

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin



**Fakulta lesnická
a dřevařská**

Heritabilita morfologických znaků u borovice lesní

Diplomová práce

Bc. Olga Náprstková

RNDr. Jaroslav Čepl, Ph.D.

2024

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Olga Náprstková

Lesní inženýrství

Název práce

Heritabilita morfologických znaků u borovice lesní

Název anglicky

Heritability of morphological traits in Scots pine

Cíle práce

Cílem rešeršní části práce je prozkoumat historii pojmu dědičnosti od dob, kdy byl tento pojem poprvé použit až po současnost. Zkoumání se zaměří na aditivní genetickou variabilitu a metodický přístup k ní. Konkrétnější potom bude zmapování studií zabývajících se tvárností kmene a úhlu nasazení větví borovic. Cílem experimentální části je popsat genetickou variabilitu v úhlu nasazení větví u juvenilních jedinců borovice lesní. V rámci této studie bude rovněž provedena asociační analýza s cílem nalézt korelaci mezi jednotlivými SNP (single-nucleotide polymorphism) a sledovanými znaky.

Metodika

Měření bude provedeno na souboru 800 dřívě genotypovaných jedinců pocházejících z tří semenných sadů borovice lesní, pokrývajících dva ekotypy (náhorní a pahorkatinný). Odhady heritabilit budou stanoveny pomocí smýšených linerních modelů a zároveň bude provedena asociační studie k nalezení korelace mezi jednotlivými SNP a sledovanými znaky v prostředí jazyka R a specializovaného softwaru ASReml.

Harmonogram práce:

Měření počtu a úhlů nasazení větví proběhne do konce roku 2023. Statistické analýzy budou finalizovány do poloviny března 2024, stejně tak i odevzdání literární rešerše a metodiky. Do konce března proběhne dokončení závěrečné práce.

Doporučený rozsah práce

50 stran

Klíčová slova

Genetická variabilita, úhel nasazení větvi, borovice lesní

Doporučené zdroje informací

- Beyer, R. M., Basler, D., Raunonen, P., Kaasalainen, M., & Pretzsch, H. (2021). Do trees have constant branch divergence angles?. *Journal of theoretical biology*, 512, 110567.
- Butler, D. G., Cullis, B. R., Gilmour, A. R., Gogel, B. J., & Thompson, R. (2017). *ASReml-R reference manual version 4*. VSN International Ltd, Hemel Hempstead, HP1 1ES, UK.
- du Toit, F., Coops, N. C., Ratcliffe, B., El-Kassaby, Y. A., & Lucieer, A. (2023). Modelling internal tree attributes for breeding applications in Douglas-fir progeny trials using RPAS-ALS. *Science of Remote Sensing*, 7, 100072.
- Hernández-Serrano, A. et al. (2014) Heritability and quantitative genetic divergence of serotiny, a fire-persistence plant trait. *Annals of botany* vol. 114,3: 571-7.
- Kastally, C., Niskanen, A. K., Perry, A., Kujala, S. T., Avia, K., Cervantes, S., ... & Pyhäjärvi, T. (2022). Taming the massive genome of Scots pine with PiSy50k, a new genotyping array for conifer research. *The Plant Journal*, 109(5), 1337-1350.
- Mäkinen, H., & Colin, F. (1998). Predicting branch angle and branch diameter of Scots pine from usual tree measurements and stand structural information. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(11), 1686-1696
- Strickland, R., & Goddard, R. (1965). Inheritance of branching and crown characteristics in slash pine. In *Proceeding 8th southern conference on forest tree improvement*, June (pp. 16-17).
- Weng, Y., Ford, R., Tong, Z., & Krasowski, M. (2017). Genetic parameters for bole straightness and branch angle in jack pine estimated using linear and generalized linear mixed models. *Forest Science*, 63(1), 111-117.

Předběžný termín obhajoby

2023/24 LS – FLD

Vedoucí práce

RNDr. Jaroslav Čepl, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra lesnické genetiky a fyziologie

Elektronicky schváleno dne 21. 3. 2024

doc. Ing. Ivana Tomášková, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 21. 3. 2024

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 27. 03. 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma: Heritabilita morfologických znaků u borovice lesní vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila, a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědoma, že na moji diplomovou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědoma, že odevzdáním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 5.4.2024

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala RNDr. Jaroslavu Čeplovi Ph.D.

Heritabilita morfologických znaků u borovice lesní

Abstrakt

Práce se v rešeršní části pokusila prozkoumat historii dědičnosti jakožto pojmu od doby kdy byl poprvé použit až po současné chápání pojmu a aditivní genetickou variabilitu a metodický přístup k ní. Dále se pak pokusila zmapovat studie zabývající se tvárností kmene a úhlu nasazení větví borovic a počtu letorostů semenáčku.

Experimentální část diplomové práce se pak pokusila popsat genetickou variabilitu v úhlu nasazení větví u juvenilních jedinců borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a popojit jednotlivé SNP a sledované znaky. Tato práce zjistila velmi nízký či nulový vliv genetické složky na znak úhlu letorostu vůči stonku letorostu testem rozptylu ANOVA, tento fakt byl posléze potvrzen při určení heritability dle genetické matice ($h^2=2,18 \times 10^{-7}$) dále byla určována heritabilita znaku počtu letorostů semenáčku dle modelu rodiny byla určena signifikantní heritabilita ($h^2 = 0,3384$), ta ovšem nebyla potvrzena modelem genetické matice, který jí určil jako nevýznamnou ($h^2 = 2,94 \times 10^{-8}$) Tento jev by mohl být takzvaným maternálním efektem také známým jako efekt matiky. Tato teorie ovšem není potvrzena a pro její potvrzení, či vyvrácení by bylo potřeba dalších studií.

Klíčová slova: Genetická variabilita, úhel nasazení větví, borovice lesní

Heritability of morphological traits in Scots pine

Abstract

In the research part, the work tried to explore the history of heredity as a concept from the time it was first used to the current understanding of the concept and additive genetic variability and the methodological approach to it. Next, this work tried to map out a study dealing with the malleability of the trunk and the angle of attachment of pine branches and number of branches of the seedling

The experimental part of the diploma thesis will then try to describe the genetic variability in the angle of branch attachment in juvenile individuals of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and connect individual SNPs and observed traits. This work found a very low or zero influence of the genetic component on the trait of the angle of the shoot to the stem of the shoot by ANOVA variance test, this fact was later confirmed when determining the heritability according to the genetic matrix ($h^2=2,18 \times 10^{-7}$) and the heritability of the trait was determined of the number of branches of the seedling and according to the family model, a significant heritability was determined ($h^2 = 0,3384$), but this was not confirmed by the genetic matrix model, which determined it to be insignificant ($h^2= 2,94 \times 10^{-8}$). This phenomenon could be the so-called maternal effect also known as the effect of the mother. However, this theory is not confirmed and further studies are needed to confirm or disprove it.

Keywords: genetic variability, angle of branch growth, Scots pine

Obsah

Úvod	11
Cíl práce	12
Literární rešerše.....	13
1.1 Dědičnost a dědivost	13
1.2 Pojem heritability.....	13
1.3 Historie.....	14
1.3.1 Hippokrates	15
1.3.2 Aristoteles	15
1.3.3 Theophrastus.....	15
1.3.4 Aeschylus	16
1.3.5 Lucretius.....	16
1.3.6 Věda vs. Křesťanství ve středověku.....	16
1.3.7 Antonie van Lewenhoek	17
1.3.8 Francis Galton.....	17
1.3.9 Mendel.....	18
1.3.10 Fisher a spol.....	18
1.3.11 Tři evoluční teorie	19
1.3.12 Hugo de Vries a znovuobjevení Mendelovy práce	20
1.3.13 Moderní syntéza evoluce	20
1.3.14 Modely heritability	21
1.3.15 Odhad heritability	21
1.3.16 Realizovaná heritabilita a šlechtitelská rovnice.....	22
1.3.17 Galton a regrese	22
1.3.18 Test ANOVA	23
1.3.19 Smíšené lineární modely	23
1.3.20 Bayesovské modely.....	23
1.3.21 Epigenetika a negativní heritabilita	24
1.3.22 Chybějící dědivost – Missing heritability	24
1.4 Genetická variabilita	25
1.4.1 Quantitative trait loci – QTL – Lokus kvantitativního znaku.....	25
1.4.2 Asociační studie – GWAS	26
1.4.3 Genotypizace lesních dřevin	26
1.4.4 Provenienční studie	27
1.4.5 Efekt matky – Maternal effect	28
1.4.6 Gen zodpovědný za tvar koruny.....	28
1.4.7 RPAS-ALS modely morfologie stromů pro šlechtitelské účely	28

1.4.8	Vliv genetická složka heritability a morfologie koruny na šlechtění stromů	29
1.4.9	Větvení jehličnatých stromů	29
1.4.10	Dědičnost RAPD	29
1.5	Borovice lesní	30
1.5.1	Popis	30
1.5.2	Ekologie	30
1.5.3	Výskyt	31
1.5.4	Fenotypy borovice lesní v prostředí a vliv prostředí na ně	31
1.5.5	Dědivost znaků a šlechtění u borovic	31
1.5.6	Genetika borovice lesní	32
1.5.7	Dědivost produkce pryskyřice a její vztah s morfologickými znaky u borovice Elliotovi (<i>Pinus Elliotii</i>)	32
1.5.8	Dědivost charakteristik jarního a letního dřeva	33
1.5.9	Dědivost tloušťky letokruhů	33
1.5.10	Geneticky podmíněná rezistence vůči lesním požárům	33
1.5.11	Variabilita úrovně rezistence proti sypavce mezi jednotlivými rodinami zkoumaných borovic	34
1.5.12	Dědivost rezistence vůči podzimnímu mrazu	34
1.5.13	Dědivost fluorescence chlorofylu	35
1.5.14	Vliv prostředí a genotypu na tloušťku větví a jejich úhel	35
1.5.15	Genetická podmíněnost tvaru kmene a úhlu větví a jejich korelace mezi sebou a celkovým objemem kmene	36
1.5.16	Plasticita koruny a vlivy ovlivňující tvar koruny	36
	Metodika	37
1.1	Sběr dat	37
1.2	Zpracování dat	38
1.2.1	Úhel letorostů vůči stonku semenáčku	38
1.2.2	Počet letorostů	39
1.2.3	Heritabilita a lineární smíšené modely	39
1.3	Vztah sledovaných znaku úhlu letorostů vůči stonku semenáčku a počtu letorostů semenáčku	40
1.4	Asociační analýza	41
	Výsledky	42
1.1	Úhel nasazení letorostu vůči stonku semenáčku	42
1.1.1	Úhel a sad	42
1.1.2	Úhel a stres suchem	44
1.1.3	Úhel a rodina	44
1.2	Počet letorostů semenáčku	45

1.2.1	Lineární smíšené modely	46
1.2.2	Model rodin.....	46
1.2.3	Genetický model.....	48
1.3	Vztah sledovaných znaků úhlu letorostu vůči stonku semenáčku a počtu letorostů semenáčků	49
1.4	Přiřazení znaků k jednotlivým SNP	50
1.5	Úhel letorostu vůči stonku semenáčku.....	50
	Diskuze	51
	Závěr	53
	Literatura:.....	54
	Seznam použitých obrázků	64
	Seznam použitých grafů.....	64
	Seznam použitých tabulek	65
	Seznam příloh.....	66

Úvod

Dědičnost, též heredita, je definována jako schopnost živých organismů přenášet znaky, či vlohy na další generaci. Většina organismů předává svou genetickou informaci jakožto sekvence nukleotidů v DNA. Díky této vlastnosti potomek získá podobné znaky jako rodičovský organismus, či organismy.

Heritabilita, nebo také dědivost, byl pojem dříve používán jakožto popis schopnosti dědit, a to jak v biologickém, tak i v právnickém smyslu slova. Tomu by odpovídal i etymologický původ slova *heritable* (v angličtině dědit, či zdědit) a *ability* (v angličtině schopnost, či možnost). [86] První zmínky o tématice dědivosti biologických znaků se objevily již v antickém Řecku, kdy řecký filozof Hippokrates přišel s teorií, že pohlavní buňky, které nazýval semena, jsou utvářena z různých částech těla a posléze během početí jsou přenesena na potomka [14, 15, 16], nebo Theophrastus, teoretizoval, že samčí rostliny zapříčiňují zrání samičích rostlin. Nejpodrobnější dílo týkající se heritability se dochovalo u Aristotela. [87]

Většina následných teorií byla od jeho teorií odvozována. Jeho teorie byla založena na předpokladu, že embryo se stále vyvíjí, a tak se vlastnosti zděděné po rodičích mění. Naproti této teorii byla postavena takzvaná preformativní doktrína, která tvrdila že rodič, nemůže vyprodukovat rozdílného potomka.

Během 18. století pak Antonie van Lewenhoek objevil takzvané “*animakuly*“ (pohlavní buňky). Po tomto objevu se začalo věřit, že každý animakul obsahuje takzvaného “*homunkula*“ (malého člověka).

Další prací přispěl Francis Galton, který pozoroval lidské charakteristiky jak fyzické, tak i mentální a jejich projevy napříč jednotlivými rodinami, a otázkou vlivu okolí versus vlivu genetiky.

Dalším významným objevem přispěl J. G. Mendel, jenž při pokusech s křížením hybridů hrachu setého (*Pisum sativum*) popsal dědičnost kvalitativních znaků. Po těchto pokusech formuloval zákony genetiky a to: Zákon uniformity (při křížení 2 homozygotů vzniknou fenotypově shodní heterozygoti), zákon segregace (náhodná segregace genů do gamet) a zákon o nezávislé kombinovatelnosti alel (pakliže jsou sledované znaky na různých chromozomech mohou vytvářet různé gamety).

Biometrická škola naproti tomu studovala kvantitativní znaky, které popisovali statistickými metodami. Ve 30. letech 20. století Fisherova práce vyústila ve spojení Mendelovské a Biometrické školy, což vyústilo v moderní pojetí dědičnosti a dědivosti.

Cíl práce

Cílem rešeršní části práce je prozkoumat historii dědičnosti od dob, kdy byl tento pojem poprvé použit až po současnost. Zkoumání se zaměří na aditivní genetickou variabilitu a metodický přístup k ní. Konkrétnější potom bude zmapování studií zabývajících se tvárností kmene a úhlu nasazení větví borovic.

Cílem experimentální části je popsat genetickou variabilitu v úhlu nasazení větví u juvenilních jedinců borovice lesní. V rámci této studie bude rovněž provedena asociační analýza s cílem nalézt korelaci mezi jednotlivými SNP (single-nucleotide polymorphism) a sledovanými znaky.

Literární rešerše

1.1 Dědičnost a dědivost

Dědičnost je unikátní schopnost živých organismů přenést své znaky na potomky prostřednictvím pohlavní či nepohlavní reprodukce. Potomci tak dostanou biologickou informaci od rodiče, či rodičů. Dědičnost neboli heredita tedy znamená schopnost předat znaky dál. [6]

Znaky jsou přenášeny z rodičovské generace na generace potomků pomocí DNA neboli deoxyribonukleové kyseliny. DNA je složena z nukleotidů, jejich sekvence do sebe kódují genetické informace, též známě jako geny a jejich formy alely. [6,7,8,9]

Potomek v případě pohlavního rozmnožování, zdědí jednu polovinu genetické informace od jednoho rodičovského organismu a druhou polovinu od druhého rodičovského organismu, na tomto procesu se obvykle podílí meióza, v tomto případě potomek zdědí polovinu genů od každého z rodičů. Při nepohlavním rozmnožování pak potomek zdědí celou svoji genetickou informaci od jednoho rodiče. Při mitóze pak vzniká kopie rodičovského organismu. [6,7,8,9]

Na konečném fenotypu se ovšem podílí i vnější okolí, tedy ne všechny vlastnosti jsou zděděné, a některé zděděné vlastnosti jsou prostředím pozměněny. Právě z těchto důvodů je také používán pojem dědivost. [1,2,6]

Dědivost jakožto statistická hodnota udává podíl, kterým se podílí genetická variabilita na celkové variabilitě fenotypu. Laicky řečeno, dědivost neboli heritabilita udává, jak moc se daný znak dá zdědit. [1,2,3]

1.2 Pojem heritability

Heritabilita, nebo též dědivost, je hodnota udávající podíl, kterým se genetická složka podílí na proměnlivosti znaku v populaci. V širším slova smyslu se jedná o podíl vlivu genetické složky na celkové variaci fenotypu v populaci. [1]

Tento pojem je typicky používán v kvantitativní genetice (studie kvantitativních znaků, jenž ovlivňuje mnoho genů s malým účinkem a okolní prostředí), či behaviorální genetice (také psychogenetika, studující interakce a vlivy genetiky a prostředí na chování, zejména při studiích dvojčat). [1,2]

Pakliže heritabilitu označíme H^2 , V_G variabilitu genotypu a V_p celkovou variabilitu fenotypu je možné heritabilitu určit podle vzorce:

$$H^2 = \frac{V_G}{V_p} \quad [1]$$

Heritabilita může nabývat všech hodnot od nuly (dědivost je nulová – ve sledované populaci není patrná variabilita genotypu ovlivňující sledovaný fenotyp a variabilita znaku v populaci tak čistě závisí na prostředí) až po jednu (dědivost je stoprocentní, a veškerá variabilita znaku v populaci závisí na variabilitě genotypu). [1]

Heritabilita je vlastnost definována pro danou populaci, a tudíž nelze jednoznačně přenést výsledky z jedné populace na populace jiné, nebo určit heritabilitu konkrétního jedince. Další limitací je i fakt, že neumožňuje určit míru citlivosti znaku na změnu prostředí, ku příkladu Wilsonova choroba (vzácné onemocnění způsobené mutací genu kódující ATP7B, to způsobuje nedostatečnou exkreci mědi a její hromadění v tkáních). [1,3]

1.3 Historie

První použití termínu heredita neboli dědičnost, je možné vysledovat do let 1530 až 1540, jakožto definici tohoto termínu. Slovo bylo převzato z latiny.

Vznik pojmu heritabilita, jako takového je dosud nejasný. Toto slovo je složeninou ze slov herit/able (z anglického inherit neboli dědit, či zdědit) ability (v angličtině schopnost či možnost) Z dostupných zdrojů je ale možné pozorovat vývoj tohoto pojmu a určit jeho tři stádia. [4,5,86]

Prvním stádiem je období do roku 1832, kdy pojem heritabilita označoval dědivost biologických znaků, či materiálních statků, tedy schopnost přenést znak či statek na další generaci. [4]

Dalším stádiem je na přelomu století, mezi lety 1832 a 1936, kdy byl používán v širokém smyslu slova po definování vlivů prostředí a negenetických fluktuací a jejich oddělení od genetických vlivů Wilhemem Johannsenem. [4]

Třetí stádium od roku 1936, kdy se začal používat v dnešním slova smyslu jakožto aditivní genetický variabilita podílející se na celkovém fenotypu, jak ji poprvé použil Dr. J. L. Lush. [4]

1.3.1 Hippokrates

Hippokrates z Kóu, řecký filozof narozen roku 460 před naším letopočtem, zemřel roku 370 před naším letopočtem. Proslavil se zejména jako lékař a zakladatel lékařské vědy a jejích etických principů, je mu také připisována Hippokratova přísaha. Podle něj semeno putovalo různými částmi těla, kde přebíralo vlastnosti rodiče a při početí pak došlo ke kombinaci se semenem druhého rodiče. Ve svých pracích popisuje úkaz rodičů, jenž trpěli deformacemi nepředali tyto deformace potomkovi, domníval se, že komponenty pro předání informací jsou stále v těle přítomny, na druhou stranu, pakliže trpěli nějakou chorobou potřebné komponenty chyběly a potomci se narodili s podobnou deformací jako rodiče. Je možné tedy pozorovat první pokusy o zachycení předání genetických informací a vlivů jenž toto předání narušují. [14,15,16]

1.3.2 Aristoteles

Aristoteles ze Stagery, byl řecký filozof a nejvýznamnější žák Platóna. Žil mezi lety 384 a 322 před naším letopočtem. Mimo jiné se zabýval i biologií a vypracoval model dědičnosti. Dle Aristotela vlastnosti rodičů jsou zakódované do otcovy a matčiny složky. Otcova složka také zachovává druh, a obě pak charakteristiky rodičů. Složka, která převládne pak určí pohlaví potomka a jeho vlastnosti. V tomto bodě se Aristotelův model dědičnosti podobá Mendelovskému modelu, tedy předání všech vlastností a následné převládnutí jedné z nich. Zároveň věřil, že vlastnosti potomků je ovlivněno okolím a životosprávou rodičů. [17,18,19,20]

1.3.3 Theophrastus

Theophrastus z Eresu, by řecký filozof žijící mezi lety 371 až 286 před naším letopočtem. Jakožto Aristotelův nástupce a hlavní představitel Athénské školy po Aristotelově smrti. Mezi mnohými se Theophrastus z Eresu zabýval i rostlinami a jejich kategorizací, v jeho době dosud nevídaného konceptu, stejně tak jako opylení. Theophrastus opylení také nerozpoznal, ale byl schopen vypořádat že pro zrání plodů samičích rostlin je nápomocné přinést samčí rostlinu. [11,12,13]

1.3.4 Aeschylus

Řecký autor dramát, znám jako otec tragédie, žil mezi lety 525/524 až 456/455 před naším letopočtem. Ve svém díle "Eumenides", což je závěrečné dílo z trilogie Oresteia (Vědecká veřejnost se domnívá, že dříve existovala i další část "Prométheus", která se nedochovala.) Aeschylus zde vyslovil teorii, že otec je jediný rodič, totiž, že jako jediný předá své znaky potomkovi a matka je pouze jakýsi "inkubátor" nebo "chůva". [21,22]

1.3.5 Lucretius

Celým jménem Titus Lucretius Carus, byl římský básník a filozof žijící mezi lety 99-55 před naším letopočtem, o jehož životě existuje jen velmi málo informací. Podobně jako práce ostatních římských a řeckých filozofů byla i jeho práce zapomenuta během středověku a nástupu křesťanství, jeho jediné dochované dílo "*De rerum natura*" přeložené jako „o přírodě“ je didakticko-epická báseň sestávající se ze 6 knih pojednávající o fungování světa, byla znovu objevena až roku 1417 v Německém klášteře. Lucretius věřil ve formu evoluce velmi podobnou takové, kterou popisoval Darwin. Lucretius popisuje přežití organismů kvůli úměrnému vztahu schopností organismů a jejich prostředí. Tato forma evoluce vyžaduje dědičnost vloh, od rodičovských organismů, které se ukázaly jako výhodné v prostředí a umožnily tak větší šanci přežití. [59,60,61]

1.3.6 Věda vs. Křesťanství ve středověku

Dlouhá odmlka mezi posledními řeckými a římskými filozofy a prvními vědci studujícími dědičnost, či evoluci, byla způsobena středověkým chápáním světa. Ve středověku neexistoval konflikt vědy a náboženství, obecně bylo vědecké bádání podporováno zástupci víry. Tento jev mohl být způsoben několika fakty, věda a teologie byla rozdělena až po konci období středověku a celá doba středověku byla celá dedikována teologickému bádání. Mnoho vědců ve středověku postavilo základy pro dnešní vědecké obory, či se zasloužili o rozvoj vědy a vzdělanosti, či vynalezením strojů, ku příkladu Roger Bacon, Mikuláš Kusánský, Robert Grosseteste, Albertus Magnus, či Johannes Gutenberg. Většina těchto středověkých vědců byla nejenom vychována, či vzdělána klérem, mnozí z nich byli církevní příslušníci, i hodnostáři, někteří, byli po smrti i svatořečeni. Je ovšem nutné podotknout, že většina objevů se týkala poznávání přírodních, mechanických a fyzikálních zákonitostí, chemie, geologie a vědeckých

postupů, ale objevy na poli dědičnosti či evoluce, prakticky neexistují. Je možné teoretizovat, že za tímto jevem stojí zejména fakt, že tehdy byla jako potvrzená pravda uváděna kreacionistická teorie křesťanského boha. Podle této teorie bůh stvořil svět tak jak ho známe, před 7 tisíci lety. Organismy jsou tedy neměnné a svět je statický a pojmy jako dědičnost či dědivost a vývoj druhu tak ztrácí význam. Zpochybňování této poněkud statické teorie by znamenalo zpochybňovat boha, a to by bylo pokládáno za kacířství a tehdejší společnost by reagovala velmi nepříznivě. [62,63,64,65]

1.3.7 Antonie van Lewenhoek

Holandský obchodník a výrobce mikroskopů narozen 24. října 1632, který zemřel 26. srpna 1723, se věnoval zkoumání bakterií a protozoí. Právě jeho práce hrály hlavní roli při tvoření základů bakteriologie a protozoologie. Při zkoumání ejakulátu zvířat a lidí objevil takzvané “*animaluky*“ tedy pohlavní buňky, jež posunulo chápání reprodukce mnohobuněčných organismů. [23,24,25]

Jeho práce se stala podkladem pro dva proudy myšlení. První známí jako “spermisté“, věřili, že každý výše zmíněný animakul obsahuje “*homunkula*“ (malého človíčka), ti podobně jako Aeschyus, věřili, že otec jako jediný předá své znaky dále, a matka je inkubátor pro růst homunkula. [26,27]

Druhý směr, takzvaní “ovisté“, věřili, že výše zmíněný homunkulus neboli malý člověk, je ve vajíčku a samčí buňky pouze stimulují jeho růst, tedy že rodičem, který předává své znaky je matka. [26,27]

1.3.8 Francis Galton

Sir Francis Galton byl narozen roku 1822 a zemřel roku 1911. Ačkoli se proslavil hlavně na poli kriminalistiky prací na poli otisků prstů, věnoval se i dědičnosti, podobně jako jeho bratranec Charles Darwin. Ve svých studiích znaků jako výška, obličejové charakteristiky, či mentální schopnosti napříč rodinami, poukázal na větší množství podobných vlastností u blízkce příbuzných, což přijal jako přesvědčivý důkaz, že vlastnosti se dědí. Dále se věnoval otázce vlivu genetiky a vlivu prostředí ve své studii dvojčat, kde studoval různé aspekty života dvojčat, které byly brzy odděleny a vychovávány v různých prostředích. Dá se říci, že se jedná o jednu

z prvních studií heritability, během kterého přišel k závěru, že vliv genetiky převažuje nad vlivem okolí. [28,29]

1.3.9 Mendel

Gregor Johan Mendel, byl Augustiánský mnich a katolický kněz žijící mezi lety 1822 a 1884. Ačkoli se z vědeckých témat věnoval hlavně meteorologii, jeho práce na poli dědičnosti, zkoumající hybridizaci různých linií, odhalily základní pravidla přenosu dědičných vlastností. V letech 1856 až 1865, uskutečnil své pokusy na rostlinách hrachu setého (*Pisum sativum*). Mendel pozoroval sedm znaků na hrachu setém a to konkrétně: celkový vzrůst rostliny (plně vzrostlá a trpasličí), barvu květu, barvu a tvar plodu, barvu děloh, tvar semene a umístění květů na stonku. [28,30,31]

Mendel vždy zkřížil jedince z linií majících rozdílné fenotypy v rodičovské generaci G1, čímž dal vzniknout generaci F1, která vykazovala znaky pouze jednoho z rodičů. Generaci F1 následně zkřížil znovu pro vznik generace F2, které překvapivě opět vykazovali znaky obou fenotypů původní generace G1. Ze svých pozorování byl posléze schopen vydedukovat určité zákonitosti podle kterých se řídí dědičnost. A to že znaky jsou kontrolovány párovými faktory, dané faktory jsou navzájem recesivní, nebo dominantní a faktory pro daný znak se rozdělí a pak zformují do gamet. [28,30,31]

1.3.10 Fisher a spol.

Sir Ronald Aylmer Fisher, byl matematik, genetik, biolog a statistik žijící mezi lety 1890 a 1962. Jeho prací na poli statistiky byl kupříkladu test ANOVA neboli analýza rozptylů. Pro pochopení dědičnosti přispěl hlavně spojením, v jeho době, znovuobjevené Mendelovy dědičnosti a Darwinistické dědičnosti. Mendelova práce se zabývá kvalitativními znaky, tedy znaky, jež ovlivňuje pouze jeden gen, a Darwinistický pohled nebo později biometrická škola se zabývala hlavně kvantitativními znaky, tedy znaky, jež jsou ovlivněny více geny a okolním prostředím. Před Fisherem se zdály tyto pohledy protichůdné, jakožto pohledy popisující znaky podléhající protichůdným či mimoběžným zákonitostem. V roce 1918 publikoval práci ve které spojil Darwinův přírodní výběr, jež do té doby neobsahoval zákonitosti dědičnosti znaků, a Mendelovu dědičnost, jež do té doby nevysvětlovala dědičnost kvantitativních znaků. Ve své

práci pojal kvantitativní znak jako mendelovský znak s nekonečně velkým počtem alel, čímž spojil do té doby protichůdné pohledy na dědičnost. [28,32,33]

1.3.11 Tři evoluční teorie

Různé teorie o vzniku světa a života na něm, vznikali ve všech kulturách už od dávnověku. Tehdy většina zahrnovala jistou formu stvoření nadpřirozenými bytostmi, nebo bohy. Postupně s pozorováním změn v druzích fosilním záznamem a lepším chápáním dědičnosti a dědivosti se začali objevovat evoluční teorie. [28,34,35]

1.3.11.1 Darwinistická teorie

Darwinistická teorie, poprvé popsána Charlesem Robertem Darwinem (1809-1882) v knize "O původu druhů", popisuje postupnou změnu druhu způsobenou přírodním a pohlavním výběrem, kdy postupným nakupením rozdílů vznikne nový druh ze starého. Tato teorie je postavená na předpokladu že jedinci s příhodnými znaky přežijí a mohou tak své vlastnosti předat dále, což je princip přírodního výběru, a také že jedinci se znaky přitažlivými pro druhé pohlaví budou preferováni při výběru partnera, což je také známo jako pohlavní výběr, Znaky výše zmíněných jedinců se tak budou objevovat častěji, než znaky jiné až dojde tak k přeměně druhu. Je nutné podotknout, že Darwin nemohl přesvědčivě vysvětlit náhlé objevení, či zmizení znaku, ani způsob dědičnosti jímž by se znaky preferované přírodním a pohlavním výběrem měli předat další generaci. [28,34,35]

1.3.11.2 Lamarckistická teorie

Teorie představena Jean-Babtistem Pierrem Antoinem de Monetem rytířem z Lamarcku (1744-1829), předcházela Darwinově teorii, a do ustanovení Darwinovi teorie, představovala obecně přijímanou evoluční teorii. Lamarckova teorie představuje proces změny druhu jako velké a náhlé skoky. Dle Lamarcka jedinci získají nové znaky, přizpůsobí se okolnímu prostředí a změny rovnou předají svým potomkům. Lamarck věřil že na druhy působí dvě síly, první síla, jenž je nutí stát se více složitými, a druhá adaptační, jenž nutí druhy adaptovat se na okolí. Ačkoli tento typ evoluce je možné pozorovat u některých druhů jednobuněčných organismů, nevysvětlovala postupné změny znaků mezi generacemi druhů. [28,34,35]

1.3.11.3 Mutační teorie

Teorie byla představena Étienneem Geoffroyem Saint-Hilairem, Lamarckovým současníkem. Tato teorie podobně jako Lamarckova teorie, pojednává o evoluci jako o náhlých skocích, ovšem tentokrát nejsou dílem přirozených sil nutící druhy ke změně, ale jako náhlá bezdůvodná změna znaku jedince, pakliže se tato změna prokáže jako příznivá, předá se dál. Tato teorie by tak vysvětlovala náhlé změny, které se v druhu objeví, a odkud se tyto změny berou, ale opět nevysvětluje postupnou změnu. [28,34,35]

Tyto teorie pak spoluexistovali jakožto konkurenční teorie evoluce až do začátku dvacátého století. Dnes už se jako evoluční teorie udává pouze Darwinova teorie, a to ještě upravená o nové poznatky na poli genetiky. [28,34,35]

1.3.12 Hugo de Vries a znovuobjevení Mendelovy práce

Hugo Marie de Vries, nizozemský botanik a evoluční biolog, narozen roku 1848 zemřel roku 1935. Hugo de Vries přišel s pojmem mutace pro fenomén náhodného a náhlého objevení variací ve znacích druhů. Podobně jako Lamarckova tak ani Darwinova teorie nevysvětlovaly tento fenomén. De Vries věřil že tento fenomén je důkazem evoluce skrze rychlé a náhodné změny, či skoky jež mohou zapříčinit vznik nového druhu, jako je tomu u teorie mutací. Jeho dalším přispěním na poli dědičnosti a evoluce bylo znovuobjevení Mendelovi práce a jeho zákonů dědičnosti roku 1900 stejně jako Carl Correns a Erich Tschermak von Seysenegg. Jejich pokusy přinesly velmi podobné výsledky jako ty Mendelovy, ačkoli o jeho práci nikdy neslyšeli. Po objevení jeho práce byly Mendelovi přiznány zásluhy za jeho objevy. [88, 89]

1.3.13 Moderní syntéza evoluce

Na začátku dvacátého století po znovu objevení Mendelovy práce a nových objevů na poli dědičnosti. Převážně díky Fisherovu propojení kvalitativní a kvantitativní dědičnosti. byla formulována nová evoluční teorie kombinující 4 evoluční síly: selekci, mutaci, genetický drift a genetický tok. Tato syntéza tak kombinovala prvky výše zmíněných evolučních teorií, genetických poznatků a zákonitostí dědičnosti. [36]

1.3.14 Modely heritability

Na rozdíl od dědičnosti Mendelovských znaků, jež určuje pouze jeden gen a nepůsobí vliv prostředí na jeho fenotyp, je dědičnost polygenních znaků mnohem složitější. Kvalitativní nebo také polygenní znaky, jako výška, tloušťka, či genetické choroby, určuje nejenom více genů ale také vzájemné vztahy genů a také prostředí, a proto jsou předmětem zájmu výzkumů mnoha vědních oborů. Společnou vlastností s kvalitativními znaky ovšem je fakt že genetickou složku zdědí z poloviny po otcovském organismu a z poloviny po mateřském organismu. [28,37]

1.3.15 Odhad heritability

Heritabilita, nebo také dědivost označuje podíl genetické variability na variabilitě celkové, tedy podíl genetické složky na výsledném fenotypu, V rovnicích je heritabilita v širokém slova smyslu je označována jako H^2 a heritabilita v úzkém slova smyslu h^2 . Rovnice výpočtu heritability v širokém slova smyslu H^2 je:

$$H^2 = \frac{V_G}{V_P}$$

Kdy V_G je genetický rozptyl a V_P je rozptyl fenotypu. Heritabilita v širokém slova smyslu H^2 může nabývat hodnot od 0 do 1, kdy hodnoty blíží se k 0 prozrazují nízkou, nebo nulovou heritabilitu, kdy genetický složka nemá žádný vliv a výsledný fenotyp je výsledkem okolního prostředí, a hodnoty blíží se k 1 prozrazují vysokou či absolutní heritabilitu, kde prostředí má malý či žádný vliv a výsledný fenotyp je výsledkem genetické složky. Absolutní heritabilita je ovšem velmi vzácná. Heritabilita v užším slova smyslu h^2 je vliv pouze aditivní genetické variability. Pro tuto heritabilitu je rovnice tato:

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

Heritabilitu lze odhadnout dle několika způsobů, dle rozptylů populací rodičů a potomků dle Mendelova zákona, dle sledování imbredního kmene a dle studie dvojčat.

Heritabilita jako taková není přímo měřitelný znak, je definována pomocí výpočtu ve specifickém modelu, je tedy jasné, že heritabilita se může velmi lišit podle použitého modelu, měření, vzorců a populací se může velmi lišit i když byla měřena pro jeden znak. [100, 101]

1.3.16 Realizovaná heritabilita a šlechtitelská rovnice

Realizovaná heritabilita je pojem používaný pro předpověď efektu selekce, také známé jako genetický zisk. Genetický zisk nebo realizovaná heritabilita vyjadřuje rozdíl mezi průměrnými hodnotami sledovaného či šlechtěného znaku mezi populací rodičovských organismů a populací potomků. Tento genetický zisk se označuje znakem ΔG a je vyjádřen rovnicí:

$$\Delta G = d * h^2$$

Kdy d je selekční diferenciál a h^2 je dědivost daného znaku. Tato rovnice se v pozměněné formě používá také jako tak zvaná šlechtitelská rovnice používaná pro šlechtitelské účely ke stanovení odpovědi fenotypu v populaci k selekci.:

$$R = h^2 * S$$

Kdy R je odpověď na selekci, h^2 je dědivost v úzkém slova smyslu a S je selekční diferenciál. [98, 99, 100]

1.3.17 Galton a regrese

Regrese, nebo také návrat k průměru, byla popsána a popularizována sirem Francisem Galtonem. Ten ve své publikaci “Regression towards mediocrity in heredity stature“ neboli “regrese k průměrnosti na úrovni dědičnosti“ pozoroval fenomén přenosu extrémní znaku rodiče na potomka, respektive nedostatku přenosu tohoto znaku. Dle Galtona tento znak měl tendenci vracet se k průměru měřených znaků. Pro Galtonem sledovaný znak výšky, byl schopen posoudit, že rozdíl výšek potomků a rodičů bude roven deviaci rodičů vůči průměru populace, tedy pakliže se rodiče od průměru populace liší o určitou výšku X , jejich potomek bude nižší o faktor regresního koeficientu násobeného výškou X . [90,91]

1.3.18 Test ANOVA

Analýza rozptylu, anglicky analysis of variance, též ANOVA, umožňuje stanovit, zda má daná veličina statisticky významný vliv na sledovaný subjekt či skupinu subjektů. Tato analýza je postavena na základě zákona totálního rozptylu. ANOVA rozděluje odchylky na různé komponenty ke kterým se snaží přiřadit zdroj, tak že ověřuje, zda jsou průměry dvou či více skupiny subjektů či populací sobě rovné. Tento test se připisuje Ronaldu Fisherovi (1890-1962), britskému matematikovi, statistikovi, genetikovi a biologovi. Ten test ANOVA představil ve své práci z roku 1918 “The Correlation Between Relatives on the Supposition of Mendelian inheritance“. Porovnáním rozptylu mezi skupinami příbuzných (např. sourozenci, rodiče a potomci) s celkovým rozptylem dokázal Fisher odhadnout dědičnost znaků neboli podíl celkové variability způsobené genetickými faktory. [92,93]

1.3.19 Smíšené lineární modely

Smíšené lineární modely je soubor statistických modelů používaných pro analýzu více typů vlivů na sledovaný znak. V kontextu genetických analýz rozkládají tyto modely variabilitu daného fenotypu dle genetických vlivů, (typicky modelovaných jako náhodné efekty) a vlivů prostředí, tak aby bylo možné určit parametry dědivosti a genetické korelace sledovaných znaků. Jako i mnoho ostatních modelů zabývajících se kvantitativní genetikou, tak se i smíšené lineární modely používají pro potřeby šlechtění a předpovědi evolučního potenciálu fenotypu daných znaků ve sledovaných populacích. Jedním typem modelu je tzv. Family model založený na informacích pouze o mateřském jedinci, nebo tzv. Animal model vycházející z podobnostní matice založené na rodokmenu. [94,95]

1.3.20 Bayesovské modely

Bayesovská statistika a modely založené na ní, jsou založeny na pravděpodobnosti vyjadřující stupeň víry v danou událost. Tento stupeň víry je založen na znalosti předcházející experimentu. Tyto znalosti mohou být založeny na předchozích experimentech, pozorování předchozích událostí či jiných podkladech. Tato statistika byla pojmenována dle zakladatele Thomase Bayese (1701-1761), anglického statistika, filozofa a presbyteriánského kněze. Bayesovské modely se pro účely studia genetiky používají pro asociační analýzy, tedy pro spojení genetické

varianty a daného fenotypu. Jednou z výhod Bayesovského modelu je porovnatelnost takto určené pravděpodobnosti asociace SNPů. [96, 97]

1.3.21 Epigenetika a negativní heritabilita

Epigenetika jakožto pojem pochází z výrazu epigenesis poprvé použitého v 17. století jakožto výraz pro další růst. Epigenetika s významem, jaký známe dnes, se ale objevila až v 90. letech minulého století. Laboratoř Cold Spring Harbor (Cold Spring Harbor laboratory – CSHL) roku 2008 definovala epigenetiku jakožto stabilní dědičnost fenotypu beze změn chromozomů, či změnu DNA. (*pozn. Aut.: Další definice, uvádějící nedědičné znaky se také dále užívají.*). Obvykle se epigeneticky předávají změny v prionových proteinech, či chromatinu. Tyto změny mohou vést k naprosto odlišnému fenotypu dvou geneticky stejných jedinců. Příkladem mohou být uvedeny samice včel, tedy královny a dělnice, ačkoli sdílejí stejný genetický základ, probíhá u nich rozdílná metylace DNA. [38, 66, 67, 68, 69, 70]

Fenomén negativní heritability byl do nedávna považován za chybu měření, či vliv náhodné složky při měření pozitivní heritability, či špatné specifikace standardního aditivního mechanismu pro který byla použita specifická statistická metoda. Dnes se spekuluje, že tato negativní heritabilita by mohla skutečně popisovat dědivost určitých znaků. O negativní heritabilitě se začalo mluvit v šedesátých letech v práci J. B. Haldana o vlivu vlastností matky na novorozeneckou žloutenku dětí. Jeho práce poukázala na fakt, že sledované děti neonemocněly novorozeneckou žloutenkou, pakliže jejich matky novorozeneckou žloutenkou prošly. Haldane pak použil model výpočtu heritability pro dědičnost specifického znaku či kondice. I dnes se o negativní heritabilitě, mluví spíše teoreticky a ve vztahu k odchylkám a chybám, které mohou vzniknout při výpočtu heritability i přestože je negativní heritabilita poměrně běžným výsledkem. Obvykle se ovšem opravdu jedná o chybu, či odchylku měření. [38, 66, 67, 68, 69, 70]

1.3.22 Chybějící dědivost – Missing heritability

Problém chybějící heritability byl poprvé popsán B. Maherem roku 2008 ve článku “The case of the missing heritability“, popisuje rozdíly v odhadech dědivosti mezi staršími kvantitativními způsoby určování dědivosti a novými genomovými metodami. Starší metody,

zakládající se na studiích dvojčat, určovali dědivost daných znaků znatelně vyšší než novější metody založené na genomových asociačních studiích. Ku příkladu studie dvojčat odhadly dědivost inteligenčního koeficientu mezi 0,5-0,7, tedy 50-70% variability v inteligenci lze přisoudit vlastnostem zděděných po rodičích. Genomické asociační metody však dědivost inteligenčního koeficientu odhadují na 0,1 tedy 10 %, tedy o 40-60% nižší. Tento trend se objevuje u mnoha zkoumaných znaků a označuje se jako chybějící dědivost neboli “*missing heritability*“. Existuje několik teorií, proč se tento rozdíl v odhadech vyskytuje. První teorie, předpokládá nedostatečný počet subjektů při genomové asociační studii, a v budoucnu bude-li se počet subjektů zvětšovat bude se odhadovaná dědivost více přibližovat té ze studií dvojčat. Druhá teorie se opírá o fakt, že predikovat skutečné chování pouze na základě DNA je prakticky nemožné, a tudíž odhad nemusí být přesný. A třetí teorie popisuje problém chápání jak a také proč genetické rozdíly skutečně ovlivňují chování subjektů. Je nutné také podotknout, že kromě DNA se obvykle dědí i prostředí, které může mít různé a různě silné vlivy na chování subjektů. [71, 72, 73, 74]

1.4 Genetická variabilita

Genetickou variabilitu, lze definovat jakožto přítomnost více než jedné formy genu, nebo alely stejného genu v populaci. Genetická variabilita se vyskytuje v naprosté většině přirozených populací, ale ne u všech genů. Zdrojem genetické variability jsou mutace. Jakožto dědičná složka se pak podílí spolu s vlivem okolního prostředí na konečném fenotypu. [39]

1.4.1 Quantitative trait loci – QTL – Lokus kvantitativního znaku

Quantitative trait loci (QTL) v překladu lokus kvantitativního znaku, je lokus neboli sekce DNA, u níž se předpokládá vliv na fenotyp daného znaku. Tento vliv se různí dle množství daných genů s vlivy mezi nimi a dalšími geny. Dle množství a síly vlivu se pak rozlišuje genetická struktura daného znaku. Typicky je znak ovlivněn mnoha geny s malým efektem nebo menším počtem genů s velkým efektem, Tyto QTL jsou typické pro kvantitativní znaky, pro daný znak je obvykle přiřazeno více QTL. QTL se také používají pro identifikaci genů s možným vlivem na daný znak, pomocí komparace dané sekce DNA v daném místě s databázemi DNA a geny jež byly již anotovány. [102, 103, 104]

1.4.2 Asociační studie – GWAS

Genomová asociační studie (genome-wide association study – GWAS) je studie porovnávající různě genetické varianty v celém genomu a sledující, zda tyto geny souvisí s určitými znaky. Tato studie se obvykle specializuje na jednonukleotidové polymorphismy takzvané SNP (single-nucleotide polymorphisms – SNP). Tyto studie se obvykle zaměřují na studium dědičných nemocí. Tyto studie jsou založeny na zkoumání skupiny subjektů vykazující určitý znak, a kontrolní skupiny beze znaku. Následně jsou obě skupiny podrobeny analýze DNA a následnému srovnání s výskytem znaku. SNP častěji se vyskytující spolu se sledovaným znakem je pak označen jakožto spojen s daným znakem. Tento SNP pak označuje část DNA, která může mít vliv na daný znak. Studie GWAS se ale používají i na lokalizaci QTL určitých znaků, kde je pomocí statistických modelů určována míra závislosti hodnoty znaku na přítomnosti různých variant SNP. Zároveň je nutné podotknout, že každá studie musí být posuzována s vědomím, že GWAS studie je typická, mimo ostatní statistické chyby jako ostatní statistické metody, zvýšeným počtem falešných pozitiv. [75,76, 81]

Nejrozšířenější zobrazení ilustrující výsledky metody GWAS je graf typu Manhattan. Používá se kvůli jeho schopnosti nejen zobrazit fyzické umístění SNPů, ale dobře patrná je i asociace s ostatními blízkými SNP v chromozomu. Jasně odlišení míst chromozomu DNA, zobrazeného na ose x, mající hodnoty p -hodnoty nad určenou hladinou významnosti, vyjádřené jako $-\log_{10}(p\text{-hodnota})$ na ose y. [81]

1.4.3 Genotypizace lesních dřevin

1.4.3.1 SNP-chip u smrku ztepilého (*Picea abies*)

Studie z roku 2020, se zabývala genotypizací smrku ztepilého, jakožto ekonomicky velmi důležitého druhu. Jedná o velmi náročný proces kvůli velkému repetitivnímu genomu (19,6 Gb, z čehož bylo 70% repetitivní). Tato studie vytvořila 50tisícové genotypové pole, založené na WGS (whole genome resequencing studies) čímž se stala první WGS analýzou SNP jehličnatých druhů stromů. Bylo nalezeno 19 954 unikátních modelů genů s rovnoměrným pokrytím 12 skupin vazeb. Efektivita tohoto modelu byla ustanovena na 99.5 %, čímž se tento model prokázal jako velmi cenný pro další genetický výzkum. [80]

1.4.3.2 SNP-chip borovice lesní (*Pinus sylvestris*)

Stejně jako u studie popsané v přechozí kapitole, i studie z roku 2023 vytvořila 50tisícové SNP genotypizační pole za účelem anotovat genom borovice lesní. Tato studie stejně jako studie v předchozí kapitole se potýkala s relativně velkým genomem s velkou repetitivností genomu. Stejně jako předchozí studie i tato byla založena na dvou stupňovém postupu, prvním stupněm bylo sekvenování DNA vybraných jedinců a vytvoření pole prohledávající SNP a posléze genotypizace vybraných populací. 40,84% variability bylo tvořeno v genových modelech a zbytek (59,16 %), byl tvořen mezigenovými interakcemi. Tento model odhalil dostatek SNP pro další genetické studie druhu borovice lesní. [85]

1.4.4 Provenienční studie

Proveniencí v lesnickém slova smyslu označujeme buďto místo původu daného reprodukčního materiálu dané dřeviny, nebo přímo reprodukční materiál určitého původu. Ve své podstatě se jedná o test potomstev populací z různých proveniencí srovnáním sledovaných znaků těchto potomstev ve srovnatelných růstových podmínkách. Provenienční studie se zabývá v první řadě získáním informace o vlivu provenience na určité fenotypové znaky a tím i vlivu na variabilitu druhu a jeho adaptační schopnost pro danou provenienci. Dále pak získání informace o takzvané ekovalenci, což je pojem označující stanovištní toleranci pro rajonizaci daného reprodukčního materiálu. Zároveň je možné provenienční plochy užité při výzkumu považovat za zdroj reprodukčního materiálu pro konzervaci genetické variability druhu a zdrojové populace pro šlechtitelské účely.

Zajímavým příkladem je činnost arboreta Sofronka v Plzni. Arboretum se nachází na chudé písčité půdě s minimálním obsahem živin a množstvím humusu ve srážkově relativně chudé oblasti. Tato oblast je zároveň místem častých teplotních extrémů i pozdních mrazíků, čímž je růst i přežití většiny druhů značně limitováno. Výzkumný objekt Sofronka později připojil i několik dalších srovnávacích ploch, a to v Bědovicích u Týniště a u polesí Mláka u Třeboně. Byly vysazeny vzorky populací pro posouzení habitatu z lesnického i ekologického hlediska. Veškerý sadební materiál byl vypěstován ve vlastní školce objektu z reprodukčního materiálu získaného od vědeckých či výzkumných ústavů soukromou cestou od jejich pracovníků, či za pomoci výměny. Neboť se ústav nezaobírá získáváním dřevní hmoty, ale pouze výzkumem biologických a evolučních informací vybraných druhů jsou všechny populace vysazené na objektu ponechány přirozenému vývoji. [82, 83, 84]

1.4.5 Efekt matky – Maternal effect

Efekt matky popisuje jev, kdy na konečný fenotyp jedince nemá vliv pouze genetická podstata a prostředí, ale také genotyp a prostředí matky. K tomuto jevu může dojít ve dvou případech. V prvním případě, určitých vlivů prostředí na matku, může dojít k ke změnám ve fenotypu potomka, tyto změny pak mohou zvýhodnit potomka při boji o přežití. Druhý případ pak nastává v momentě, kdy matka předává mediátorovou RNA, či proteiny embryu, tento potomek pak vykazuje fenotyp matky bez ohledu na svůj vlastní genotyp. [77, 78, 79]

1.4.6 Gen zodpovědný za tvar koruny

Geny a jejich dědičnost mohou ovlivňovat celou řadu znaků ve vnějším fenotypu a jejich znalost může mít vliv na pěstování a zpeněžení dřeva. Ku příkladu gen ovlivňující tvar koruny. Byl pozorován fenotyp smrku ztepilého, pomocí QTL mapování ve 2 skupinách hybridů vzniklých křížením úzko korunového fenotypu a fenotypu s normální korunou. Během této studie byly nalezeny geny v blízkosti předem vybraného určeného QTL, které měly vliv na stavbu koruny smrku. Toto poznání, jakým způsobem ovlivňuje genetické složka konečný fenotyp může usnadnit budoucí pokusy o šlechtění vybraného fenotypu či budoucí možné genetické inženýrství. [40]

1.4.7 RPAS-ALS modely morfologie stromů pro šlechtitelské účely

Studie z roku 2023 zabývající se modelováním trojrozměrného mračna bodů pro zmapování morfologie stromů a odhadu heritability daných znaků, studovala populaci douglasky tisolisté (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* Franco) na pobřeží britské Kolumbie. Pro každý strom pak byla odhadnuta délka, úhel, šířka a objem větví a posléze odhadnuta dědivost v úzkém slova smyslu. Ze sledovaných znaků vykazoval znak úhlu větve nejvyšší heritabilitu $h^2 = 0,277$, ostatní znaky vykazovali vysokou genetickou korelaci až 0,668 u výšky a délky větví. Tyto signifikantní hodnoty dědivosti a genetické korelace vypovídají, že je možné důvodně uvažovat o zařazení těchto znaků na úrovni větví, do znaků branných v úvahu při vývěru jedinců ke šlechtitelským účelům. [119]

1.4.8 Vliv genetická složka heritability a morfologie koruny na šlechtění stromů

Ideální tvar koruny je velmi žádaný znak u většiny stromů, hlavně v plantážovém hospodářství ale i mimo něj. Pro dosažení tohoto ideálního tvaru koruny se používá genetické selekce ideotypu daných druhů. Studie z roku 2023 provedená na douglasce tisolisté (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* Franco) sledovala vztah relativní růstové výkonnosti a morfologickými znaky koruny odpovídající teoretickému ideotypu druhu pro identifikaci těchto atributů, mající vliv na růstový výkon daných rodin. Studie zjistila že stromy s relativně krátkými letorosty a strmými úhly prokazovali vyšší celkovou listovou plochu na jednotku délky koruny, tento znak měl také silně pozitivní korelaci s šířkovým přírůstem. Dalším znakem byl poměr šíře koruny vůči její délce, který vykazoval mírně negativní korelaci s výškovým přírůstem. Znak celkové listové plochy na jednotku délky koruny dále vykazoval jeden mechanismus heritability řídící genetický zisk v rodinách, to spolu s vysokou heritabilitou a vlivem na růstovou výkonnost, by naznačovalo, že začlenění tohoto znaku, stejně jako do jisté míry i začlenění poměru šíře koruny vůči její délce, by mohlo zlepšit reprezentaci genetických účinků na modely růstu. Tyto poznatky o dědivosti morfologie koruny a jejího vlivu na přírůst mohou být užitečné při hospodářské úpravě lesa a plantáží pro možné šlechtění populací. Tato a podobné studie ukazují možný vliv genetické složky heritability fenotypu a jejich významnosti pro šlechtitelství stromů. [120]

1.4.9 Větvení jehličnatých stromů

Větvení rostlin je proces rozdělení daného rostlinného orgánu na více částí. Pro jehličnaté stromy je typické takzvané monopodiální větvení, tedy větvení, jehož výsledkem je silný hlavní kmen a mnoho slabých postranních větví. U monopodiálního větvení hlavní pupen pokračuje v růstu hlavního kmene, boční tvoří postranní listy a větévky. Tento růst je zapříčiněn dělivými pletivy rostliny, takzvaným meristémem, ten je klasifikován dle místa v rostlině. Dělením meristému, vznikají pupeny, z nichž má každý potenciál postupně přeměny ve větev. [107, 108, 109]

1.4.10 Dědičnost RAPD

Studie dědičnosti RAPD fragmentů v haploidních a diploidních tkáních od 8 rodičovských stromů a 80 kontrolovaných diploidních potomků, našla většinu RAPD fragmentů nalezených

v diploidních tkání rodičovských stromů i v jejich haploidních tkáních (makrogametophyty), neboli pohlavních buňkách). Dále pak všechny fragmenty RAPD pozorované v rodičovských stromech, byla nalezeny i stromů potomků. Segregace všech zjištěných fragmentů dále napovídala o Mendelovském charakteru dominantního znaku dědičnosti zjišťovaných RAPD fragmentů, podobně jako zjistily i další studie. Tato studie poukázala na RAPD fragmenty hlavně jako na genetický marker. Další studie provedené pomocí těchto markerů mohou posloužit jak na poli genetického výzkumu, tak i na poli šlechtitelství a genetického inženýrství borovic a dalších rostlin pro účely lesnictví, městského lesnictví, polnohospodářství a dalších. [46]

1.5 Borovice lesní

1.5.1 Popis

Borovice lesní latinsky známá jako *Pinus sylvestris* je rychle rostoucí světlomilná dřevina, která obvykle dosahuje výšky od 10 do 30 metrů výjimečně až 40 a více metrů. Jedná se o Jednodomou anemogamní dřevinu, která kvete v období dubna až června, věk frutifikace na volném prostranství nastává kolem 15 roku v zápoji pak může frutifikace nastat až mezi 30 a 40 rokem. Jako ostatní druhy borovic i u borovice lesní rostou až 8 centimetrové jehlice ve svazku, druhově specificky po dvou, při optimálních podmínkách pak na letorostech zůstávají až 3 roky. Borovice lesní je typická i svou kůrou, jenž v dolní části kmene nabývá hnědé až šedavé barvy borky deskovitě rozpraskané a horní části kmene je pak borka rezavá a šupinovitě odlupčivá. [41,42,43,44]

1.5.2 Ekologie

Borovice lesní je silně světlomilná dřevina, která netoleruje zastínění, kromě vysokých nároků na světlo je borovice schopná přizpůsobení i extrémním podmínkám. Kvůli jejich přizpůsobení stresovým podmínkám a vytlačení z úživnějších stanovišť ostatními dřevinami je možné zařadit borovici mezi S – strategy, tedy druhy přizpůsobené stresu. Ačkoli jsou borovice schopné růst na drtivě většině stanovišť v areálu výskytu pro svou schopnost snášet sucho, mráz a chudé a kyselé půdy, ostatními konkurenčně schopnějšími druhy byly vytlačeny na nepříznivá

stanoviště jako jsou pískovcové skály, skalní města, příkré srázy. Na extrémních stanovištích pak nabývá keřovitého charakteru. Hůře snáší znečištění a městské prostředí. [41,42,43,44]

1.5.3 Výskyt

Ze všech druhů borovice, má borovice lesní největší areál výskytu. Areál výskytu zahrnuje oblast od pyrenejského poloostrova přes střední Evropu až ke Skandinávii, na Kavkaz a Sibiř, s ostrůvkovitým výskytem i na jihu Evropy. Vyskytuje se tak v mírném a subpolárním pásu a mírně zasahuje až na polární pás v oblasti Skandinávie. V Čechách se přirozeně vyskytuje pouze jako reliktní bory na nepříznivých stanovištích, jako jsou stanoviště na chudých a kyselých půdách, písčité skalní města, strmé balvanité a skalnaté srázy, příkré srázy hlubokých říčních údolí, pískovcových skal a sutích, ale i extrémní stanoviště jako stanoviště na hadcích nebo rašelinách. [41,42,43,44]

1.5.4 Fenotypy borovice lesní v prostředí a vliv prostředí na ně

Jedinci stejného druhu často vykazují odlišné znaky, jakožto přizpůsobení jiným podmínkám v různých prostředích. Fenotyp se tedy dá považovat za kovarianci několika znaků. Studie fenotypů borovice lesní z roku 2021 sledovala varianci a kovarianci několika znaků populací borovic v Evropě. Tyto populace byly v dostatečné vzájemné blízkosti, aby bylo možné předpokládat genový tok, a tudíž byla odstraněn vliv genetické izolace, ale také se nacházely na velmi odlišných stanovištích. Tato studie odhalila velkou vnitropopulační i mezipopulační variabilitu a adaptační kovarianci podstatně větší u populací nacházejících se na stanovištích s horšími podmínkami pro druh borovice. Tyto výsledky naznačují že druh borovice lesní je fenotypicky velmi plastický druh, což vyžaduje velmi variabilní genotyp a do jisté míry i omezený faktor dědivosti, jenž by do určité míry mohl omezovat přizpůsobování stanovišti. [53]

1.5.5 Dědivost znaků a šlechtění u borovic

Borovice lesní vykazuje velkém množství variant a adaptací napříč celým ostrůvkovitým rozšířením a další velké množství kultivarů vyšlechtěných pro další účely. V ČR se vyskytují 2 ekotypy (chlumní a náhorní) ale v lesnické praxi se vylišuje i mnoho dalších regionální populací

(Třeboňská, Šumavská, Západočeská a další). Z těchto informací je možné odhadnout velkou míru adaptability, pro kterou je klíčová velká míra genetické variability. Studie o genetické variabilitě borovice lesní v ČR použila 12 mikrosatelitových polymorfních markerů u 179 jedinců, a celkově našla 146 rozdílných (tedy v průměru 12 alel na lokus) alel. Podle očekávání si nejbližší byly populace ve specifických prostředích, ku příkladu populace na hadcích a nejdále pak populace z hranic výskytu borovice. Tato studie poukázala na velkou genetickou variabilitu mezi jednotlivci, a naopak dosti malou mezipopulační genetickou variabilitu. [43,44,49]

1.5.6 Genetika borovice lesní

Borovice lesní je jeden z nejvíce rozšířených druhů jehličnatých stromů díky svým ekonomickým a ekologickým vlastnostem. Výrazným znakem borovic je jejich velký a z velké části repetiční genom, který ztěžoval jeho poznání a možnou anotaci genů pro účely šlechtitelství a genetických znalostí borovic. Proto se studie z roku 2021 pokusila určit co nejvíce ze SNP genomu borovice lesní. Ze vzorku 480 vzorků borovice lesní se podařilo najít 47 712 SNPů, pro další zkoumání. Celkově 83,2 % (39 678) SNPů, vykazovalo nízkou hladinu chybovosti (průměr 0,9 %). Celkově nalezené SNPy odpovídaly očekávání dle jejich rodokmenů se zanedbatelnou Mendelovskou chybou a jasnou identifikací populací s původem z Finska a ze Skotska. Výsledkem studie bylo genové pole zmíněných 47 712 SNPů nazvané “the PiSy50K SNP array“. [106]

1.5.7 Dědivost produkce pryskyřice a její vztah s morfologickými znaky u borovice Elliotovi (*Pinus Elliotii*)

Studie z roku 2017 studovala interakci genotypu, fenotypu a prostředí, pro porozumění vlivu genetické složky na produkci pryskyřice a morfologických znaků. Tato studie zahrnovala 3 695 stromů ze 112 rodin druhu borovice Elliotovi (*Pinus Elliotii*) na třech různých stanovištích po dobu 27 let. Tato studie odhalila průměrnou dědivost v rodinách pohybující se mezi $h^2=0,11$ až 0,55. Největší genetická variabilita byla nalezena u objemu kmene, a rozlohy koruny. Následná analýza korelace znaků naznačila pozitivní vztah rozměrových znaků a produkce pryskyřice a ostatních morfologických znaků. Různé znaky jsou ovlivněny genetickou složkou do různé míry, ale zatím u všech znaků byl jasných velký vliv prostředí. Tato studie zároveň

ukazuje, že různé znaky jsou vzájemně propojeny a fenotyp není tudíž výsledkem interakcí pouze genotypu a prostředí. Proto se u šlechtění borovic musíme zabývat více znaky než pouze šlechtěnými a vždy brát v potaz vliv prostředí. [45]

1.5.8 Dědivost charakteristik jarního a letního dřeva

Na 36letém porostu polo-sesterských jedinců druhu borovice lesní byla testována tloušťka jarního a letního dřeva v jednotlivých letokruzích. Letní dřevo zvětšovalo svoji tloušťku od středu ke kůře a zmenšovalo svoji tloušťku směrem k horní části kmene. Jarní dřevo pak nabývalo obdobných tlouštěk jak horizontálně, tak i vertikálně. Nejsilnější letokruh u obou typů dřev byl pak 10 od středu kmene, ale u jarního dřeva tloušťka pozvolna klesala a u letního dřeva zůstávala stejná. U letního dřeva pak celková biomasa klesala výrazně více směrem vrcholu dřeva než u jarního dřeva. Dědivost pro oba typy dřeva v prsní výšce byla zjištěna stejná jako dědivost hustoty dřeva, analýza ovšem indikovala postupné snížení dědivosti pro letní dřevo a zvýšení pro letní dřevo ve směru od středu kmene ke kůře a zvýšení dědivosti letního a snížení dědivosti jarního dřeva ve směru k vrcholu stromu. Tato analýza prokázala změnu dědivosti v průběhu věku. Tato skutečnost jasně prokazuje nutnost správné výchovy ve správném věku. Zároveň poukazuje na nutnost mapování věkové linie vývinu jednotlivých znaků a dědivosti pro správné a včasné zásahy. [47]

1.5.9 Dědivost tloušťky letokruhů

Během studie z roku 2005, byly analyzovány letokruhy z 1400 30letých jedinců polo-sesterské populace borovice lesní. Analýza posledních 10 letokruhů spolu s korelační analýzou rozměrů stromů, prokázala velké rozdíly dědivosti mezi jednotlivými letokruhy a zároveň rozdíly mezi potomky a rodičovskými stromy prokázala změnu dědivosti tlouště letokruhů mezi juvenilním a dospělým dřevem. Tento případ, stejně jako výše zmíněné prokazují změny dědivosti a dědičnosti v průběhu stárnutí a dospívání jedinců. [48]

1.5.10 Geneticky podmíněná rezistence vůči lesním požárům

Lesní požáry, i vzhledem k nedávnému požáru národního parku České Švýcarsko a klimatickým změnám, a jejich prevence jsou stále větším tématem jak v lesnické a ekologické

praxi tak i ve výzkumu. Španělská studie z roku 2014 provedená na borovici halepské (*Pinus halepensis*), provedla výzkum vlivu požárů na fenotyp borovic, konkrétně zdali měli požáry vliv na genetickou variabilitu serotinity (zpomalení či oddálení jistých biologických procesů) v neutrálních molekulárních markerech. Tato studie potvrdila že dědičnost serotinity ve sledovaných požárových oblastech byla větší než očekávaná dědivost ve srovnání s oblastmi s neutrálními podmínkami což naznačuje značnou adaptační diferenciaci. Tedy serotinita je dědičná a selektivní tlak požárů v oblastech s režimem požárových kalamit, zvyšuje její dědivost. Takto přizpůsobení jedinci a jejich potomci mají tudíž geneticky podmíněnou resistenci vůči lesním požárům. Toto přizpůsobení požárovým režimům a jeho budoucí možná aplikace i na další druhy borovic a jiných dřevin by mohlo potenciálně hrát zásadní roli pro ochranu porostů vůči požárům či jejich obnovu po požáru. [50]

1.5.11 Variabilita úrovně rezistence proti sypavce mezi jednotlivými rodinami zkoumaných borovic

Hrozba invazí škodlivých patogenů a škůdců je díky globalizaci a změnám klimatu nebývale vysoká. Stupeň, jakým jsou schopny porosty odolat těmto hrozbám, je přímo závislý na možnosti porostů se na nové patogeny adaptovat. Studie variability úrovně rezistence borovice lesní na patogen červené sypavky borovice (*Dothistroma septosporum*). Studie sledovala 5 rodin borovic po dobu 61 dní v kontrolovaném prostředí, kdy byly vystaveny červené sypavce. Vnímavost borovic na sypavku se různila podle jednotlivých rodin borovic. Studie prokázala, dědivost mezi 0,38 a 0,75 a stanovila schopnost evoluce (genetický koeficient variace) na 23,47, studie tedy stanovila, že borovice mají dostatečnou genetickou variabilitu, proto aby bylo možné pomocí selekce snížit vnímavost vůči tomuto patogenu. Zároveň je možné ze studie vyčíst, že dědičnost a dědivost jistých vlastností bude velmi podstatným faktorem při šlechtění odolných porostů. [51]

1.5.12 Dědivost rezistence vůči podzimnímu mrazu

V oblasti boreálních lesů je důležitý znak odolnosti semenáčků vůči mrazům. Studie z roku 2020, sledovala 54 populací borovice lesní, z různých stanovišť Skandinávie a západního Ruska, 24 populací bylo následně genotypováno. Variabilita mrazuvzdornosti odpovídala jak zeměpisné výšce, tak i zeměpisné šířce, čímž prokázala silné přizpůsobení klimatu. Ačkoli

frekvence alel i naprostá většina SNPů byla přítomna ve všech populacích, bylo nalezeno několik alel, jež byly fixovány na severozápadní Skandinávii. Ačkoli byla stanovena míra dědivosti na 0,56, nebylo možné spojit dědičnost mrazuvzdornosti s žádným určitým lokusem. [57]

1.5.13 Dědivost fluorescence chlorofylu

Dalším znakem, jenž byl prokázán jako dědičný, byla fluorescence chlorofylu. Studie dvou populací borovice lesní na dvou různých stanovištích z roku 2016, snažící se zmapovat genetickou variabilitu zodpovědnou za fluorescenci chlorofylu nebyla schopná zachytit žádnou korelaci mezi sledovanými genetickými markery a sledovanými znaky. Nalezena byla heritabilita fluorescenčních indexů i samotných hodnot fluorescence podél fluorescenční křivky, pohybující se od $h^2 = 0,1$ do 0,3. Zároveň byla zjištěna skutečnost, že fluorescence chlorofylu genotypů zůstávala stejná i na odlišných stanovištích. Tato absence vlivu interakce prostředí a genotypu ovlivňující tyto znaky spolu se zjištěnou dědivostí sledovaných znaků poukazuje na možnou neutrální polygenetickou variabilitu tohoto znaku. Je tedy možné říci, že tento znak je selektivně neutrální. [52]

1.5.14 Vliv prostředí a genotypu na tloušťku větví a jejich úhel

Studie struktury anatomické stavby z roku 2020, podrobila stavbu kosterních větví vytvořenou pomocí terestrického laseru několik druhů dřevin, a to buku lesního (*Fagus sylvatica*), smrku ztepilého (*Picea abies*) a borovice lesní (*Pinus sylvestris*). Studie zavrhlá původní předpoklad o distribuci hodnot kolem určité hodnoty a našla distribuci úhlu větví specifickou pro daný druh. Studie dále teorizuje, že tento jev může být způsoben druhově specifickou stavbou a mortalitou pupenu a přirozeného procesu vyvětlování. Jak stavba pupenu, tak i proces vyvětlování jsou znaky, jež značně ovlivňuje genotyp, ale vyvětlování je i značně ovlivněno prostředím a výchovou. [55, 56]

Další studie věnující se úhlu a tloušťce větví z Finska, se zabývala možností jejich predikce na základě rozměrů stromu a prostředí stanoviště. Tato studie zjistila minimální vliv stanovištních podmínek, včetně hustoty jedinců. Zároveň studie zjistila, že relativní délka koruny a tloušťka kmene jsou vhodnými prediktory pro úhel a tloušťku větví. Oba tyto znaky jsou silně ovlivněny jak genotypem, tak i prostředím. Je tedy možné teoretizovat, že i když prostředí neovlivňuje

znak přímo, stejně se podílí na konečném fenotypu skrze jiné znaky, jenž na daný znak přímý vliv mají. [55, 56]

1.5.15 Genetická podmíněnost tvaru kmene a úhlu větví a jejich korelace mezi sebou a celkovým objemem kmene

Genetická podmíněnost tvaru kmene a úhlu větví jsou znaky podstatné zejména pro hospodářské využití dřevin. Studie z roku 2017, sledovala parametry kmene a větví borovice Banksovy (*Pinus Banksiana*). Byly uskutečněny testy potomstev na 3 stanovištích v Kanadském Ontariu a následně byly podrobeny 3 analytickým modelům pro stanovení genetického vlivu: ordinal multitreshold linear mixed model (GLMM), binární GLMM (BGLMM), a conventional linear mixed model (LMM). Rozdíly mezi výsledky jednotlivých modelů byly relativně malé, ačkoli LMM měl poněkud nižší výsledky. Studie stanovila největší dědivosti pro dědivost pro rovnost kmene u 11letých stromů na 0,19, a dědivost pro úhly větví u 8letých stromů na 0,16. Celková rodinná podobnost byla ovšem zjištěna pouze na jednom stanovišti. Studie dále určovala korelaci mezi rovností kmene, úhlu větví a celkovým objemem kmene. Studie tedy dále zjistila signifikantní a pozitivní korelaci rovnosti kmene a úhlu větví, signifikantní ale negativní korelaci mezi objemem kmene a rovností kmene a nesignifikantní korelaci mezi úhlem větví a objemem kmene.[58]

1.5.16 Plasticita koruny a vlivy ovlivňující tvar koruny

Dalším znakem z malou, či žádnou dědivostí, či dědičností je tvar koruny jedinců. Jedním z nejvýznamnějších vlivů prostředí je konkurence, studie plasticity korun borovice lesní z roku 2017 míru vlivu, jenž jedinci v populaci na sebe navzájem vyvíjely stromy během různých fází vývoje koruny. Studie zjistila, že se jednotlivci snaží vyhnout konkurenci ohnutím koruny do nezaplňného prostoru, protože starší stromy vykazovali mnohem více nerovností než mladé stromy, naproti tomu mladší jedinci prokazovali více shluknutý charakter korun, starší jedinci tak mohly využít růstový prostor více efektivně. Jev asymetrie korun byl potvrzen jakožto výsledek v menšině abiotických a ve většině biotických faktorů. Tyto znaky stejně jakožto výše zmíněné fenotypy borovic, poukazují na velký vliv okolního prostředí a malou dědivost, stejně jako velkou genetickou variabilitu. [54]

Metodika

1.1 Sběr dat

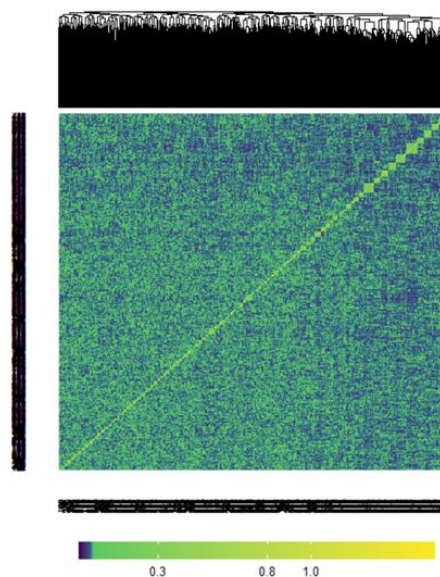
Zpracovávaná data pochází ze studie předcházející této diplomové práci, kde bylo testováno celkem 810 semenáčků pocházejících z osiva ze tří semenných sadů: Plasy (P, 385 m. n. m., celkem 303 semenáčků), Třeboň (T, 430 m. n. m., celkem 299 semenáčků) a Děčín (D, 138 m. n. m., celkem 189 semenáčků). Tito jedinci byly zasazeni a rozpěstováni v prostorách arboreta Sofronka v sadbovačích, kde jedna řada sadbovače příslušela potomstvu jedné matky.

Následně byly tyto semenáčky transportovány do fenotypovací jednotky Drásov, rozděleny a po třech zasazeny do celkem 270 květináčů obsahující 5 l směsi Gramoflor Profi-substrátu a písku v poměru 1:1. Tyto květináče byly rozděleny do dvou skupin a následně byla jedna skupina podrobena dlouhodobému suchu, a druhá skupina byla pěstována v optimálních růstových podmínkách. V průběhu této studie byly pořízeny fotografie každého květináče ze čtyř úhlů. Informace o semenáčcích pak byly zaznamenány do databáze. Tyto fotografie a databáze pak byly použity pro potřeby této práce.

Je nutné podotknout, že bylo analyzováno pouze 791 jedinců z 810 sledovaných jedinců, tudíž informace získané z 19 jedinců nebyly zahrnuty v této analýze.

Na základě prohlídky studovaných fotografií pak byl zvolen úhel nového letorostu vůči stonku a počet letorostů jakožto znaky, které jsou sledovány v této diplomové práci.

Tyto semenáčky byly podrobena genetické analýze pomocí SNP-chipu, čímž bylo možné, jak zkonstruovat matici příbuznosti (viz. obr.1), tak potvrdit zařazení semenáčků do jednotlivých rodin.

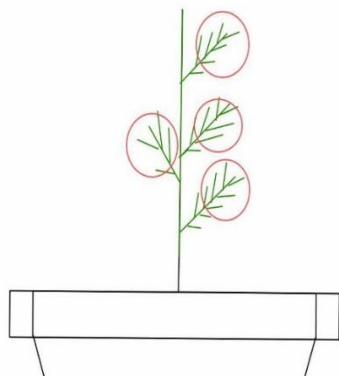


Obrázek 1- genetická matice sledovaných jedinců zobrazující vzájemnou realizovanou příbuznost testovaných semenáčků.

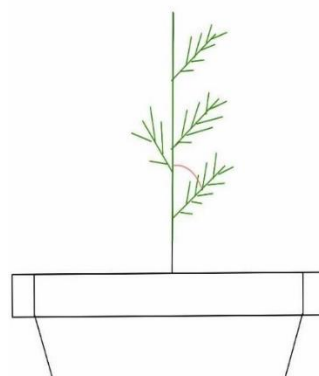
Celkově bylo identifikováno 47 712 SNPů pomocí Axiom Analysis Suite Software (thermo Fisher Scientific). Po filtrování nejkvalitnějších SNPů bylo vybráno 20 216 pro konstrukci genetické (G) matice. Ta byla zkonstruována pomocí balíčku AGHmatrix. [118, 119]

1.2 Zpracování dat

Fotografie semenáčků v květináči ze tří úhlů byly podrobeny okulární analýze v programu ImageJ [110] a systematickému měření úhlu letorostů vůči stonku semenáčku. Počet letorostů byl určen okulární analýzou. Daná trojice fotografií byla podrobena okulární analýze a byl zaznamenán počet letorostů (viz. obr. 2). Dále byl vybrán letorost, u něhož byl zaznamenán úhel vůči stonku z každé fotografie (viz. obr. 3). Úhel byl určen pomocí funkce pro měření úhlu v programu ImageJ [110]. Kvůli rozdílným úhlům, ze kterých byly fotografie pořízeny, z nichž žádná nebyla pořízena tak aby byl vybrán letorost v pravém úhlu k fotografování, a údaj o úhlu byl zkreslen. Pro minimalizaci chyby způsobené těmito okolnostmi, byl ze všech opakování vybrán úhel největší jakožto úhel nejvíce se blíží skutečnému úhlu letorostu vůči stonku. Statistické zpracování dat bylo provedeno v prostředí programovacího jazyka R a příslušných, níže specifikovaných balíčků. [118, 119, 121]



Obrázek 2-počet letorostů



Obrázek 3-úhel letorostů vůči stonku

1.2.1 Úhel letorostů vůči stonku semenáčku

Jakožto znak s normálním rozdělením byl znak úhlů letorostů vůči stonku semenáčku podroben analýze rozptylu (ANOVA). U tohoto znaku byl testován vliv sadu, tedy provenience, úrovně stresu, tedy podmínek růstu, a rodiny, tedy příbuznosti posuzované dle informace o mateřské rostlině.

Data velikosti úhlu letorostů a sadu (tedy P, D, a T) byly podrobeny testu rozptylu (ANOVA) s nulovou hypotézou nulového vlivu sadu na velikost úhlu letorostu vůči stonku a následným Tukeyho testem, pro určení rozdílů mezi jednotlivými vlivy sadů, pro určení vlivu sadu, tedy provenience na velikost úhlu letorostu vůči stonku semenáčku.

Testem ANOVA byly testovány data velikosti úhlu letorostu vůči stonku a vlivu ošetření (T – podrobení dlouhodobému suchu, C – kontrolní skupina). Nulovou hypotézou byl nulový vliv ošetření na velikost letorostu vůči stonku semenáčku.

Dále Byl podroben analýze ANOVA vliv rodiny na velikost úhlů letorostu vůči stonku, s nulovou hypotézou, že Rodina, tedy jediný genetický parametr nemá vliv na velikost úhlu letorostu vůči stonku.

1.2.2 Počet letorostů

Dalším sledovaným znakem, byl počet letorostů. Jelikož byl tento znak určen jakožto znak s Poissonovým rozdělením a nemohl být podroben testem ANOVA jež předpokládá normální rozdělení reziduální variace, tento znak byl podroben generalizovanému lineárnímu modelu (GLM). [118, 119]

1.2.3 Heritabilita a lineární smíšené modely

Smíšené lineární modely byly aplikovány pomocí balíčku ASReml [111, 118]. Sloužili k určení heritability na základě příbuznosti založené na informaci o mateřské rostlině, takzvanému family modelu, ale i dle matice genetické informace 790 jedinců, takzvanému genetickému modelu neboli modelu rodin. Tento model založený na matici genetické informace realizované příbuznosti 790 jedinců ukazoval nejen příbuznost na základě informace o mateřské rostlině, ale i celkové genetické podobnosti sledovaných jedinců (viz.: obr. č.:1), čímž bylo možné odhalit i jinou příbuznost než polosesterskou určenou na základě informací o mateřské rostlině. Tvar modelu vypadal následovně:

$$Znak_i = \mu + \beta_1 Sad_i + \beta_2 Stres_i + \beta_3 (Sad \times Stres)_i + u_{Rodina(i)} + u_{Kvetinac(i)} + \epsilon_i$$

Kde μ představuje celkový průměr, $\beta_1, \beta_2, \beta_3$ jsou matice indikující příslušnost k příslušnému typu fixního efektu. Pro sad je to Děčín, Třeboň a Plasy, pro Stres je to kontrola a stres a pro Sad×Stres je to jejich kombinace.

u_{Rodina} a $u_{Kvetinac}$ představují normálně rozdělené náhodné efekty pro jednotlivé květináče a rodiny – tedy polosesterská potomstva. Reziduální chyba je označena jako ϵ .

Znakem je úhel nasazení letorostů a počet letorostů.

V případě úhlu nasazení letorostů byl použit standardní smíšený lineární model, v případě počtu letorostů byl znovu použit zobecněný lineární smíšený model, předpokládající Poissonovo rozdělení u nezávislé proměnné.

Tvar genetického modelu vypadal následovně:

$$Znak_i = \mu + \beta_1 Sad_i + \beta_2 Stres_i + \beta_3 (Sad \times Stres)_i + u_{ID(i)} + u_{Kvetinac(i)} + \epsilon_i$$

Jedinou změnou od modelu rodin je zde náhodný efekt u_{ID} odhadující efekty asociované s maticí realizované příbuznosti G.

Pomocí těchto modelů byla odhadnuta variabilita přisouzená pro jednotlivé náhodné efekty.

Heritabilita byla odhadnuta v případě modelu rodin pomocí následující rovnice:

$$h^2 = 4 * V_{Rodiny} / V_{Znak},$$

v případě genetického modelu jako

$$h^2 = V_{Gen} / V_{Znak} \quad [118, 119]$$

1.3 Vztah sledovaných znaku úhlu letorostů vůči stonku semenáčku a počtu letorostů semenáčku

Dále by sledován vzájemný vliv sledovaných znaků, jenž byly vlivy počtu letorostů semenáčku a velikost úhlu letorostu vůči stonku. Vzájemný vliv počtu letorostů a úhel letorostů vůči stonku byl určen pomocí testu ANOVA.

1.4 Asociační analýza

Sledované znaky byly také podrobeny celogenové asociační analýze (QWAS). Ve prostředí jazyka R pomocí balíčku ASRgwas byla provedena komparace dat daných znaků u každého jedince a jednotlivých SNPů.

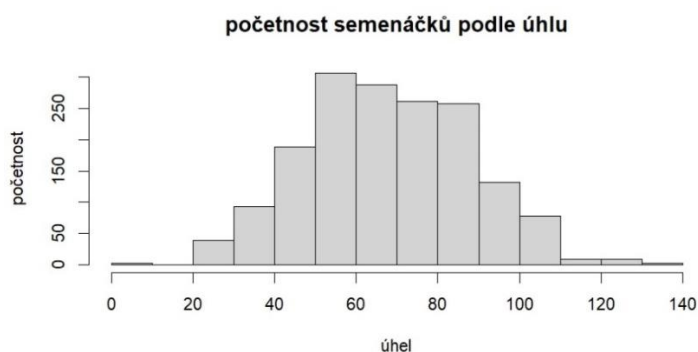
Asociační analýza byla provedena pomocí funkce QWAS ASReml, která aplikuje lineární model využívající znak jako nezávislou proměnou a jednotlivé SNPy jako vysvětlující proměnné. Jako hranice pro podrobení dalším analýzám byla zvolena statistická signifikace vlivu jednotlivých SNPů jako 0,0001. [112]

Dále pak byly takto selektované SNPy porovnány s databází anotovaných sekvencí nukleotidů. 3Nukleová sekvence okolí těchto SNPů byla získána z databáze SNP-chipu. [105,106,118]

Výsledky

1.1 Úhel nasazení letorostu vůči stonku semenáčku

Získaná data úhlů letorostů vůči stonku jsou zobrazena v grafu č.1, pro určení početnostního trendu velikostí úhlu letorostů vůči stonku semenáčku. Ze zobrazeného histogramu (viz. graf.č.1) nejsou patrné žádné izolované skupiny či trendy, vykazuje však normální rozdělení znaku úhlu letorostu vůči stonku semenáčku, předběžně tedy znak nasazení úhlu letorostu vůči stonku semenáčku tak vykazuje kvality typického kvantitativního znaku.

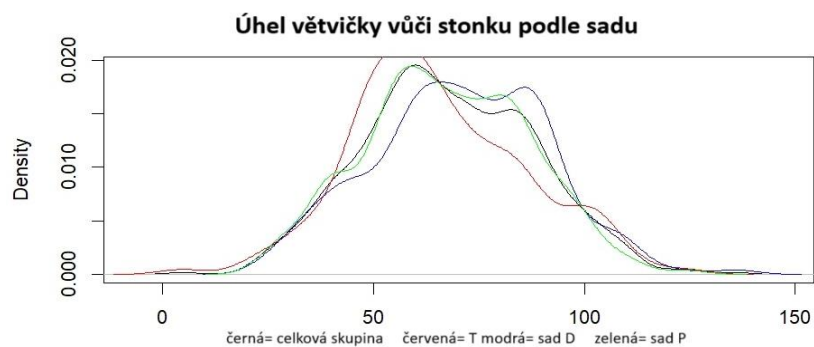


graf 1-Histogram početnosti velikostí úhlů letorostů vůči stonku semenáčků. $N = 1668$

V histogramu početnosti jedinců s určitou velikostí úhlu letorostu vůči stonku semenáčku, bylo patrné normální rozložení velikostí letorostů vůči stonku semenáčků. Nebylo tedy možné předběžně identifikovat, či vytipovat žádné fenotypické kategorie a znak úhlu nasazení byl dále hodnocen jako typicky kvantitativní znak.

1.1.1 Úhel a sad

Dále byl sledován vliv původu, tedy mateřského sadu, na úhly letorostů vůči stonku. Data jsou zobrazena v grafu č.2. V tomto grafu je možné pozorovat tři odlišné skupiny v porovnání s původní skupinou všech úhlů.



graf 2-Vliv sadu na velikost úhlů letorostů vůči stonku semenáčků. $N = 1668$

Data byla podrobena statistické analýze pomocí prostého testu ANOVA (viz tab. č.1).

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
sad	2	7868	3934	9,676	$6,64 \times 10^{-5}$
residua	1650	676938	407		

Tabulka 1-ANOVA vlivu sadu na znak úhel letorostu vůči stonku semenáčků. Zobrazeny jsou stupně volnosti, suma čtverců, střední čtverec, hodnota F statistiky a z ní odvozená p-hodnota.

Hodnota parametru p byla stanovena na $6,64 \times 10^{-5}$. Nulová hypotéza, tedy že sad nemá na velikost úhlu letorostu vůči stonku žádný vliv, byla na hladině významnosti 95 % zamítnuta. Dále pak pomocí Tukeyho testu (viz. Tab.2) byly odhaleny rozdíly mezi jednotlivými skupinami. Tukeyho test odhalil největší rozdíl mezi semenáčky ze sadu označeného jako T (Třeboňského sadu) a semenáčky ze sadu označeného jako D (Děčínského sadu), naopak nejmenší rozdíly byly zjištěny mezi semenáčky ze sadu označeného jako P (Plašského sadu) a semenáčky ze sadu označeného jako D (Děčínského sadu).

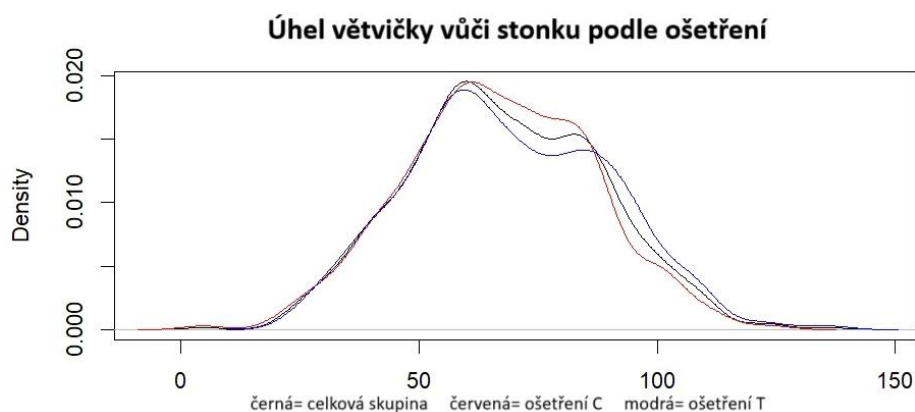
	Rozdíl	Spodní CI95	Horní CI95	p adj
P-D	5,470	2,497	8,444	0,00005
T-D	2,060	-0,796	4,916	0,209
T-P	-3,341	-6,159	-0,662	0,102

Tabulka 2-Tukeyho test párových rozdílů pro znak úhlu letorostu vůči stonku semenáčků. Zobrazen je rozdíl úhlů, spodní a horní konfidenční interval a p hodnota upravená pro mnohonásobné porovnávání.

Tyto výsledky napovídají o vlivu sadu, tedy provenience na úhel letorostu vůči stonku

1.1.2 Úhel a stres suchem

Data úhlu letorostu vůči stonku a stresu suchem jsou zanesena do grafu č.3. V Grafu skupin je možné si povšimnout, že semenáčky ve skupině ošetření typu T, tedy podrobené dlouhodobému suchu, a semenáčky ve skupině ošetření C (kontrolní skupině) jsou odlišné.



graf 3-vliv ošetření na velikost úhlů letorostů vůči stonku semenáčků. $N = 1668$

Dále byla provedena analýza dat ANOVA. Hodnota parametru p (viz. tab.3) byla stanovena na 0,0243, tedy pod hranicí 0,05. Nulová hypotéza, tedy že stres suchem nemá vliv na velikost úhlů letorostů vůči stonku, byla zamítnuta s hladinou významnosti 95 %.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Ošetření	1	2082	2082,0	5,081	0.0243
residua	1666	682724	409,8		

Tabulka 3-ANOVA vlivu ošetření na znak úhlu letorostu vůči semenáčku. Zobrazeny jsou stupně volnosti, suma čtverců, střední čtverec, hodnota F statistiky a z ní odvozená p -hodnota.

Tyto výsledky tedy napovídají o vlivu ošetření, tedy klimatických podmínek růstu, na velikost úhlů letorostu vůči stonku.

1.1.3 Úhel a rodina

Dále byl podroben analýze ANOVA vliv rodiny, tedy první zkoumané genetické složky, na velikost úhlů letorostu vůči stonku semenáčku (viz. tab. 4). Hodnota parametru p byla stanovena

na 0,0742, tedy nad 0,05. Nulová hypotéza, tedy že rodina semenáčku nemá vliv na velikost úhlu letorostu vůči stonku byla nemůže být zamítnuta.

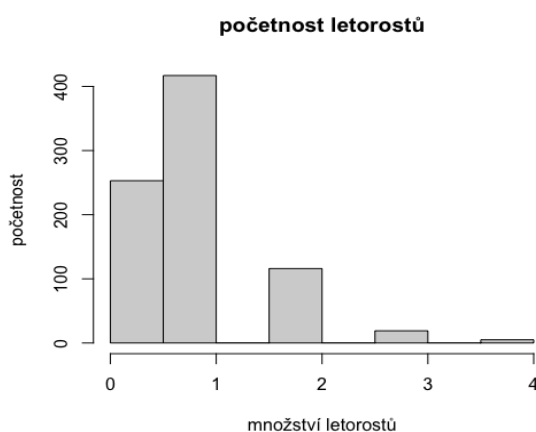
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Rodina	1	1309	1309,0	3,191	0.0742
residua	1666	683497	410,3		

Tabulka 4-ANOVA vlivu rodiny na velikost úhlů letorostů vůči stonku semenáčku. Zobrazeny jsou stupně volnosti, suma čtverců, střední čtverec, hodnota F statistiky a z ní odvozená p-hodnota.

Ze všech dosud sledovaných parametrů, rodina byla jediným genetickým parametrem, a ten také jako jediný z doposud sledovaných parametrů neměl vliv na sledované semenáčky a velikost jejich úhlů letorostu vůči stonku. Vzhledem k nulovému vlivu rodiny, tedy sledované genetické složky na velikost úhlů letorostu vůči stonku, můžeme usoudit nízkou dědivost tohoto znaku. Heritabilita bude posléze odhadnuta pomocí smíšeného lineárního modelu.

1.2 Počet letorostů semenáčku

Další sledovaný znak byl počet letorostů jednotlivých semenáčků. Počty se pohybovaly od minima žádného letorostu a po maximum 4 letorostů na jedné rostlině. Tento znak vykazoval Poissonovské rozdělení (viz. graf. č.:4.)



graf 4-histogram početnosti počtu letorostů

Poissonovské rozdělení neumožnilo použití jednoduchého testu ANOVA, proto byl použit lineární model umožňující práci s daty s Poissonovským rozdělením.

1.2.1 Lineární smíšené modely

Pro odhad heritability byly zvoleny různé typy lineárních smíšených modelů. V prvním případě bylo využito informace o mateřské rostlině a heritabilita byla odhadována pomocí matice příbuznosti založené na struktuře polosesterských potomstev. V druhém případě byla využita matice takzvané realizované příbuznosti založené na genetické informaci získané pomocí SNP-chipu. [118]

1.2.2 Model rodin

Tento model posuzoval vliv genetické složky na sledovaný znak úhlu nasazení letorostu vůči stonku semenáčku a početnosti letorostů semenáčků dle určení mateřské rostliny.

1.2.2.1 Velikost úhlů letorostů vůči stonku semenáčku

Pro znak úhlu nasazení letorostu vůči stonku semenáčku byl určen minimální vliv genetické složky ($h^2 = 0,012$, $SE = 0,124$) a velký vliv původu semenáčku, tedy sadu. (viz. tab.5).

	Df	Sum of Sq	Wald statistic	Pr (Chisq)
(Intercept)	1	2103912	5607.0	$<2 \times 10^{-16}$
Sad	2	2447	6.5	0.03834
Stres	1	640	1.7	0.19125
Sad:Stres	2	348	0.9	0.62893
residual		375		

Tabulka 5- Vliv sadu, úrovně stresu a jejich interakce na znak velikosti úhlů letorostů vůči stonku semenáčku. Zobrazeny jsou stupně volnosti, suma čtverců, hodnota Waldovy statistiky a z ní odvozená p-hodnota.

Tyto výsledky vypovídají o velkém vlivu provenience, což souhlasí s obecnou velkou variabilitou mezi populacemi ale menší vnitropopulační variabilitou, jež druh borovice lesní vykazuje obvykle. Dále byl určen vliv jednotlivých sadů, tedy proveniencí. (viz.tab.6).

Sad	Predikovaná hodnota úhlu	Standardní chyba	Spodní CI95	Horní CI95
D	65.39	1.62	68.58	62.20
P	70.81	1.52	73.78	67.83
T	67.51	1.39	70.24	64.77

Tabulka 6- Vliv sadu, úrovně stresu a jejich interakce na znak velikosti úhlů letorostů vůči stonku semenáčku. Zobrazeny jsou predikovaná hodnota (v podobě základu dekadického logaritmu), standardní chyba, transformovaná hodnota (v jednotkách větviček), standardní chyba transformované hodnoty a spodní a horní 95% konfidenční interval.

1.2.2.2 Počet letorostů semenáčku

Podobně jako při určování vlivu sadu na úhel letorostu vůči stonku semenáčku i zde je velký patrný vliv jednotlivých sadů a stresu suchem (viz, tab. 7).

	Df	Sum of Sq	Wald statistic	Pr (Chisq)
(Intercept)	1	4.529	8.615	0.0033
Sad	2	6.815	12.963	0.0015
Stres	1	24.595	46.784	7.92×10^{-12}
Sad:Stres	2	1.271	2.418	0.2984
residual (MS)			0.5257	

Tabulka 7-Vliv sadu, úrovně stresu a jejich interakce na znak velikosti úhlů letorostů vůči stonku semenáčku. Zobrazeny jsou stupně volnosti, suma čtverců, hodnota Waldovy statistiky a z ní odvozená p-hodnota.

Nejvíce se lišící sad označený jako P (Plasy) od sadu označeného jako D (Děčín), a nejméně se liší sad označený jako D (Děčín) a sad označený jako T (Třeboň) (viz, tab. 8).

Sad	Predikovaná hodnota	Standardní chyba	Transformovaná hodnota	Standardní chyba	Spodní CI95	Horní CI95
D	0,018	0,069	1,019	0,071	-0,118	0,154
P	-0,282	0,060	0,754	0,045	-0,400	-0,165
T	-0,080	0,056	0,923	0,052	-0,191	0,031

Tabulka 8-výsledky testu vlivu sadu na znak počtu letorostů semenáčku. Zobrazena je predikovaná hodnota (v podobě základu dekadického logaritmu), standardní chyba, transformovaná hodnota (v jednotkách větviček), standardní chyba transformované hodnoty a spodní a horní 95% konfidenční interval.

Test posléze odhalil vliv dlouhodobého stresu suchem na znak počtu letorostů semenáčku. (viz, tab. 9).

	Predikovaná	Standardní	Transformovaná	Standardní	Spodní	Horní
Stres	hodnota	chyba	hodnota	chyba	CI95	CI95
C	0,061	0,043	1,063	0,046	0,147	-0,024
T	-0,324	0,050	0,724	0,036	-0,226	-0,421

Tabulka 9-výsledky testu vlivu stresu na znak počtu letorostů semenáčku. Zobrazena je predikovaná hodnota (v podobě základu dekadického logaritmu), standardní chyba, transformovaná hodnota (v jednotkách větviček), standardní chyba transformované hodnoty a spodní a spodní a horní 95% konfidenční interval

Dědivost znaku počtu letorostů semenáčku, byla odhadnuta na $h^2 = 0,338$ (SE = 0,136) na první pohled se tato dědivost zdá poměrně velká, a při porovnání s dědivostí určenou genetickým modelem je možné teoretizovat o jiné příčině takto vysoké úrovně dědivosti.

1.2.3 Genetický model

Genetický model určoval vliv genetické složky, dle realizované příbuznosti založené na SNP informaci z 791 jedinců, který tak umožňuje určit příbuznost i mimo vztah s mateřskou rodinou. U znaku úhlu nasazení semenáčku opět určil hlavní vliv sadu tedy provenience a minimální vliv genetické složky ($h^2 = 2,179 \times 10^{-7}$, SE = $1,276 \times 10^{-8}$).

Pro znak počtu letorostů byl vliv genetické složky určený dle genetického modelu výrazně menší než vliv genetické složky určen dle modelu rodin. Genetický model určil dědivost na $h^2 = 2,937 \times 10^{-8}$ (SE = $1,213 \times 10^{-9}$). Tento rozdíl by mohl být způsoben lepším určením příbuznosti, případně, by tento rozdíl mohl být způsoben blíže nestudovaným mateřským efektem. (viz.: Efekt matky – Maternal effect str.:19).

Dála byla určena dědivost znaku počtu letorostů semenáčku dle genetického modelu na $h^2 = 2,937 \times 10^{-8}$ (SE = $1,213 \times 10^{-9}$).

Podobně jako předchozí výsledky s výjimkou dědivosti dle modelu rodin, potvrzuje minimální vliv genetické složky, ovšem je možné polemizovat, že výše zmíněný vysoký výsledek

dědivosti modelu rodin spíše poukazuje na efekt matky než na skutečně vysoký podíl vlivu genetické složky (viz. tab. 10).

	Family model		Genetický model	
	h ²	SE	h ²	SE
Úhel	0,012	0,124	2,179x10 ⁻⁷	1,276x10 ⁻⁸
Počet	0,338	0,136	2,937x10 ⁻⁸	1,213x10 ⁻⁹

Tabulka 10-přehled odhadnutých heritabilit podle různých modelů

Výstupy z genetického modelu, které predikují rozdíly mezi sady a úrovněmi stresu dává téměř totožné hodnoty, lišící se ve zlomcích procent, proto zde nejsou uvedeny. [118]

1.3 Vztah sledovaných znaků úhlu letorostu vůči stonku semenáčku a počtu letorostů semenáčků

Dále byl sledován vzájemný vliv sledovaných znaků, jenž byly vlivy počtu letorostů semenáčků (považovaný pro tyto účely za kategoričtý znak) a velikost úhlu letorostu vůči stonku. Statistický test ANOVA prokázaly nulový vzájemný vliv sledovaných znaků. Hodnota *p*-hodnota byla stanovena na 0,471 (viz.tab.11). Tedy nulová hypotéza, tedy že množství letorostů na velikost úhlu letorostů vůči stonku nemá vliv, nemohla být vyvrácena.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Vzájemný vliv znaků	1	214	214,1	0,521	0.471
Residua	1666	684592	410,9		

Tabulka 11- ANOVA vzájemného vlivu znaků

Tedy nulová hypotéza, tedy že množství letorostů na velikost úhlu letorostů vůči stonku nemá vliv, byla potvrzena.

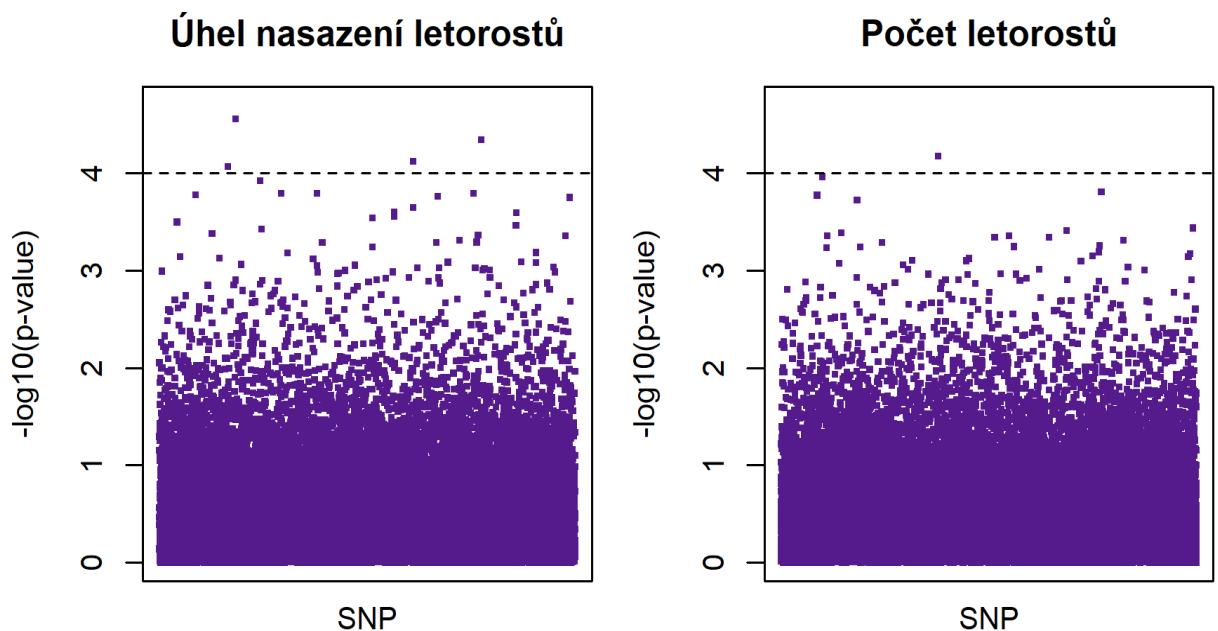
1.4 Přiřazení znaků k jednotlivým SNP

Byla provedena asociační analýza jednotlivých znaků pomocí GWAS modelu při hladině významnosti 0.0001, a bylo nalezeno celkem 5 kandidátních SNP variant.

Dále pak byly tyto SNPy porovnány s databázemi anotovaných sekvencí nukleotidů, pro určení jejich vlastností, a tedy možnému potvrzení či vyvrácení teorie a jejich vlivu na sledované znaky. Nukleotidová sekvence okolí těchto SNPů byla získána ze studie z roku 2022, a dále porovnány s databázemi pro rostlinné modely v internetovém nástroji BLAST. [105, 106]

1.5 Úhel letorostu vůči stonku semenáčku.

Asociační analýza při hladině významnosti 0,0001 našla celkem čtyři různé potenciální SNPy, mající možný vliv na sledovaný znak úhlu letorostů vůči stonku semenáčku, a pouze jeden možný SNP s možným vlivem na sledovaný znak počtu letorostů semenáčků. (viz.graf.5).



graf 5-Grafy typu Manhattan ukazující sílu asociace jednotlivých SNP s daným znakem. Přerušovanou linkou je naznačena p -hodnota <0.0001

Jednotlivé nalezené SNPy a jejich sekvence pak byly zaznamenány v tabulce č. 12. pro znak úhlu letorostů vůči stonku semenáčku byly nalezeny SNPy: AX-387816758, AX-387822552,

AX-388663873 a AX-389945755. Pro znak počtu letorostů semenáčku pak byl nalezen pouze SNP AX_388191584.

Znal	Označení SNP	Sekvence
Úhel	AX-387816758	ATCCTGGGACAGAAAAGTATCTAAAGGGCTTGCAA
Úhel	AX-387822552	AAAATGCTGAGGCATTTGAGCTTGGTTAGATGCAC
Úhel	AX-388663873	GGATTACCCTTGCTTTCACCTACCAGAAGACTTAGA
Úhel	AX-389945755	AACCAGATAAGGCTTAGCTCTGAGGATACTGACCA
Počet	AX_388191584	TTCGCTCTGGATTCCCCCACATTCCGAACATCTCC

Tabulka 12-kandidátské SNP

Pro vytipované geny, jež byly posuzovány jakožto geny s možným vlivem na sledované znaky úhlu letorostu vůči stonku semenáčku a počtu letorostů semenáčku, nebyla nalezena anotace k jejich vybraným sekvencím, a tudíž nebylo možné SNP funkčně propojit se sledovanými znaky. [105, 106, 118]

Diskuze

Tato práce sledovala dva morfologické znaky a jejich možnou dědivost u semenáčků borovice lesní, pocházející ze tří populací. Jednalo se o znak úhlu nasazení letorostů vůči stonku semenáčku, a znak počtu letorostů. Je ovšem nutné poukázat na několik skutečností. Data velikosti úhlů nasazení letorostů vůči stonku semenáčku byla zjišťována z předem pořízených fotografií sloužící pro předchozí vědeckou práci, proto nebylo možné zjišťovat přesné velikosti úhlů letorostu vůči stonku semenáčku. Je ovšem možné teoretizovat, že zkreslení, je u všech měřených jedinců totožné, a tudíž by neměli ovlivnit trendy, které by se měli ukázat bez ohledu na zkreslení. Přesné určení trendů, či fenotypů nebylo cíle této práce, cílem bylo pouze zjištění jejich existence a pokud možno přiřadit je k jednotlivým SNP.

Ačkoli byl sledováno 810 jedinců, není zaručen dostatečně velký počet sledování k jednoznačnému přiřazení fenotypů k daným SNP. Dále není jednoznačně anotován genom borovice lesní a jednotlivé geny přiřazeny ke znakům, také není dostatečně prozkoumána interakce prostředí a genetické složky na výsledný fenotyp.

Dědivost úhlu nasazení větví u borovic je v literatuře popisována jako variabilní u různých druhů a různých populací. Například Espinel a Aragonés (1997) uvádějí dědivost kategorií úhlu

nasazení větví $h^2 = 0.145$ u borovice montereyské (*Pinus radiata*). U stejného druhu Codesino a Fernández-Lopéz (2008) reportují hodnoty $h^2 = 0.1$ až 0.29 a Weng a kol. (2016) reportují heritabilitu $h^2 = 0.15$ až 0.35 (v závislosti na použitém modelu). Adams a Morenster (1991) reportují u borovice Banksovy (*Pinus Banksiana*) dokonce hodnotu $h^2 = 0.42$.

V případě této práce vychází heritabilita pro tento znak téměř nulová, a to i při použití různých metod hodnocení. Jako možné vysvětlení se nabízí, že sledovaní jedinci byly juvenilního věku a znaky, které jedinec nese nejsou zcela vyvinuty. Dalším problémem by mohl představovat vliv květináče, respektive efekt přesazení v raném věku. Efekt přesazení u semenáčků borovice lesní, často nazývané také jako transplantační šok, může mít značný vliv na růst, vývoj, a nakonec i přežití rostlin po jejich přemístění z jednoho prostředí do druhého. Tento efekt je zvláště důležitý v kontextu lesního hospodářství a obnovy lesa, kde je přesazování semenáčků běžnou praxí.[122]

Přestože se genetické faktory neukázaly mít vliv na úhel nasazení větví, ukazuje se signifikantní rozdíl mezi zkoumanými populacemi. Největší rozdíl ($5,4^\circ$, $p = 0.013$) se ukázal mezi sady Plasy a Třeboň. Naopak mezi stresovanými a nestresovanými rostlinami se rozdíly úhlů nasazení větví neukázaly jako signifikantní.

Dědivost počtu větví se v literatuře ukazuje rozporuplně. Pro počet větví v přeslenu byla u borovice montereyské reportována $h^2 = 0,16$ až $0,24$ ve studii z roku 2008 Codesima a Fernadéze-Lopéze. U borovice přímořské (*Pinus pinaster*) byla reportována heritabilita $h^2 = 0.05$ a u borovice lesní Schrum a Gerhold roku 1970 reportovali hodnoty $h^2 = 0,03$ až $0,23$ u čtyřletých jedinců z různých populací.

V případě této práce je výrazný rozdíl mezi heritabilitou odhadnutou na základě příslušnosti k rodinám pomocí family modelu a heritabilitou odhadnutou na základě G matice. Možným vysvětlením by mohla být větší podobnost jedinců příslušejícím k jedné matce na základě mateřského efektu (Maternal effect), případně efektu podobného prostředí, protože semenáčky z jedné matky vyrůstaly v těsné blízkosti (avšak v homogenních podmínkách, což by hovořilo proti tomuto efektu). Otázkou je, proč při použití G matice potom došlo k úplnému vytracení tohoto efektu. Pro uspokojivé zodpovězení této problematiky bude třeba další analýzy.

Rozdíly v počtech větví se ukazují znovu mezi sady, kde největší rozdíl je znovu mezi sady Plasy a Děčín, kde činí $0,25$ letorostu ($p = 0,002$) a ukazuje se i rozdíl mezi stresovanou a nestresovanou populací, kde je rozdíl $0,38$ letorostu ($p < 0,0001$).

Tyto rozdíly v odhadech heritability různých sledovaných znaků různých druhů a populací borovic, naznačuje složitější mechanismus či mechanismy dědivosti a vytváření sledovaných znaků, dost možná lišících se nejen na úrovni druhu ale možná i na úrovni populací. Bez

podrobnějších znalostí těchto mechanismů heritability, genomu borovic a jeho anotace nebude možné určit s dostatečnou přesností které tyto odhady jsou přesnější, nebo jsou-li dostatečně přesné či správné, aby se brali v potaz.

Výsledky této práce vycházejí pouze ze vzorku 810 jedinců ze tří sadů, heritabilita znaku úhlu letorostu vůči stonku semenáčku byla odhadnuta jako velmi nízká či nulová. Ačkoli heritabilita znaku počtu letorostů semenáčku byla odhadnuta jako signifikantní v modelu rodin, model genetické matice ji odhadl opět jako nízkou či nulovou, poukazující na možný efekt matky, spolu s výsledky předchozích studií neprokazující jednotné trendy dědivosti, nebude možné bez další studie problematiky prokázat správnost či nesprávnost daných výsledků. [113, 114, 115, 116, 117, 118, 122]

Závěr

V rešeršní části se tato práce snažila přiblížit dědivost jakožto pojem od jeho prvního používání a také vývoj vnímání, teorií a znalostí o dědičnosti jakožto směru bádání vědecké činnosti a pojmu jako takového, jak jej známe dnes. Následovala literární rešerše mapující celou škálu morfologických znaků s prokázanou dědičností u borovice lesní.

V rámci originální vědecké práce byly sledovány dva znaky: znak velikosti úhlů letorostu vůči stonkům semenáčků a znak počtu letorostů jednotlivých u stresovaných a kontrolních jedinců příslušející ke třem populacím. Proběhl odhad heritability u těchto znaků dle příslušnosti k rodinám (tj. pocházející ze stejného mateřského organismu), a dle matice realizované příbuznosti. Následně byl pomocí metody GWAS vykonán pokus přiřadit fenotypy k jednotlivým SNP. Z daných podkladů bylo možno vybrat možné 4 geny pro znak úhlu letorostu a 1 možný gen pro znak počtu letorostů jednotlivých semenáčků, které byly porovnány s databázemi pro možné propojení dříve anotovaného genu na sledované znaky úhlů letorostu vůči stonku semenáčku a počtu letorostů jednotlivých semenáčků.

Literatura:

- 1) Taylor, C. and Meaney, . F. John. "heritability." *Encyclopedia Britannica*, May 14, 2023. <https://www.britannica.com/science/heritability>. 3.2.2024
- 2) Plomin, R.. "behaviour genetics." *Encyclopedia Britannica*, February 11, 2019. <https://www.britannica.com/science/behaviour-genetics>.3.2.2024
- 3) Doc. MUDR. Brůha A., *Wilsonova choroba, IV. Interní klinika 1. LF UK*, 2011. <https://www.lf1.cuni.cz/file/60360/bruha-teze.pdf>
- 4) Bell J. H., AE. *Heritability in retrospect*. 1977 Sep-Oct;68(5):297-300. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a108840. PMID: 340503.
- 5) Editors of Merriam-ebster.com, *heritability*, *Merriam-Webster.com Dictionary*, s.v. "heritability," accessed September 11, 2023, <https://www.merriam-webster.com/dictionary/heritability>. 11.9.2023
- 6) Simmons M. J., Snustad D. P., „*Genetika*“, *Masarykova univerzita*, 2017, ISBN: 978-80-210-8613-5
- 7) Pearson H. *Genetics: what is a gene?* *Nature*. 2006 May 25;441(7092):398-401. doi: 10.1038/441398a. PMID: 16724031.
- 8) Griffiths A., Wessler J.F., Carroll S. R., Doebley J.S.B., "introduction to *Genetic Analysis*" (10 th.ed.), *W.H. Freeman and Company*, 2012, ISBN:978-1-4292-2943-2
- 9) Visscher P.M., Hill W.G., WrayN.R., "Heritability in the genomics era – concepts and misconceptions" *Nat. Rev. Genet.*9(4). 255-266, 2008, doi: 10,1038/nrg2322
- 10) Editors of Merriam-Webester.com, "Heredity." *Merriam-Webster.com Dictionary*, Merriam-Webster, <https://www.merriam-webster.com/dictionary/heredity>. Accessed 12. 9. 2023.
- 11) Negbi, Moshe, "Male and female in Theophrastus's botanical works". *Journal of the History of Biology*. 28 (2): 317–332, 1995,. doi:10.1007/BF01059192. S2CID 84754865
- 12) Britannica, T. Editors of Encyclopedia. "Theophrastus." *Encyclopedia Britannica*, October 30, 2019. <https://www.britannica.com/biography/Theophrastus>.

- 13) Strangescience, M. Scott, "Theophrastus", *strangescience.net*, 30.5.2023, <https://www.strangescience.net/theophrastus.htm>
- 14) Goldberg H. „Hippocrates: Father of Medicine“universe, 0 edition, 2006, ISBN: 978-0595380237
- 15) Smith, W. D.. "Hippocrates." *Encyclopedia Britannica*, 29.9. 2023. <https://www.britannica.com/biography/Hippocrates>.
- 16) Hippocrates, *Hippocratic Treatises: On Generation – Nature of the Child – Diseases Ic.* Walter de Gruyter. p. 6., 1981, ISBN 978-3-11-007903-6.
- 17) BERKA, Karel. „Aristoteles“, *Překlad Antonín KRÍŽ. 1. vyd. Praha: Orbis, 1966. 201 s. Portréty, sv. 14. ISBN 11-010-66*
- 18) Anyenbacher A., "Úvod do filozofie“, *SPN – pedagogické nakladatelství, 1990, ISBN:80-04-2541-4*
- 19) Osborn H.T., "Greek biology and medicine“, *TheClassics.us, 2013, ISBN:978-1230286532*
- 20) Leroi M.A., "The lagoon: How Aristotle Invented Science“, *Penquin Books, reprint edition, 2015, ISBN:978-0143127987*
- 21) Taplin, O. and Podlecki, Anthony J.. "Aeschylus." *Encyclopedia Britannica*, 31. 8. 2023. <https://www.britannica.com/biography/Aeschylus-Greek-dramatist>.
- 22) Aeschylus, "Eumenides“, *Artis & Philips Ltd., 1989, EAN:9780856683824*
- 23) Britannica, T. Editors of Encyclopedia. "Antonie van Lewenhoek." *Encyclopedia Britannica*, 22.8.2023. <https://www.britannica.com/biography/Antonie-van-Leeuwenhoek>.
- 24) Yount L., "Antoni Van Lewenhoek: Genius Discoverer of Microscopic life“, *Enslow Publisers, incorporated, 2014, ISBN: 978-0-7660-6526-0*
- 25) Antony van Lewenhoek, „Antony van Lewenhoek and his Little Animals“: being some Account of the Father of Protozoology and Bacteriology and his Multifarious Discoveries in these Disciplines. *Nature 130, 679–680 (1932)*. <https://doi.org/10.1038/130679a0>
- 26) Needham, J. *History of Embryology. New York: Abelard-Schuman, 1959*

- 27) Gottlieb G. *“Individual Development and Evolution: The Genesis of Novel Behaviour.”* Psychology Press., 2001, p. 4. ISBN 978-1-4106-0442-2
- 28) Rádl E., *„Dějiny biologických teorií novověku II“*, ACADEMIA, Praha 2006 ISBN 80-200-1363-8
- 29) Pearson K, *“The life, letters and labours of Francis Galton“*, Cambridge University Press, 2011, ISBN 9780511973185
- 30) Vítěšlav Orel, *„Gregor Mendel a počátky genetiky“*, ACADEMIA, Praha, 2003, ISBN 80-200-1082-3
- 31) Gregor Mendel, (překlad Anna Matalová), *“Pokusy s hybridy rostlin“*, K-public, 2008, ISBN-978-80-87028
- 32) Britannica, T. Editors of Encyclopedia. "Sir Ronald Aylmer Fisher." *Encyclopedia Britannica*, 25.7. 2023. <https://www.britannica.com/biography/Ronald-Aylmer-Fisher>.
- 33) Grafen, Alan; Ridley, Mark, *„Richard Dawkins: How A Scientist Changed the Way We Think“*. New York: Oxford University Press, 2006, p. 69. ISBN 978-0-19-929116-8
- 34) Ayala, F. Jose. "evolution." *Encyclopedia Britannica*, 4.9.2023. <https://www.britannica.com/science/evolution-scientific-theory>.
- 35) Bowler P. J., *„Evolution: The History of an Idea“*. (25th Anniversary Edition), University of California Press, 2009, ISBN: 978-0520261280
- 36) Bowler P. J., *„The Mendelian Revolution: The emergence of Hereditarian Concepts in Modern Science and Society“* (History: Bloomsbury Academic Collection), Bloomsbury Academic, 2015, ISBN: 978-14742417331
- 37) Hui Liu, "Heredity Indexes for Estimating Heritability Using Known and Unknown Family Data Based on the Model of Polygenic Inheritance", *Computational and Mathematical Methods in Medicine*, vol. 2020, Article ID 7243976, 5 pages, 2020. <https://doi.org/10.1155/2020/7243976>
- 38) David Steinsaltz, Andy Dahl, Kenneth W Wachter, *„On Negative Heritability and Negative Estimates of Heritability“*, *Genetics*, Volume 215, Issue 2, 1 June 2020, Pages 343–357, <https://doi.org/10.1534/genetics.120.303161>
- 39) Relichová, J., *„Genetika populací“*, Masarykova univerzita, 2014, ISBN: 9788021077362

- 40) Gil-Muñoz, F., Bernhardsson, C., Ranade, S.S. et al. „QTL mapping of the narrow-branch “Pendula” phenotype in Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.)“. *Tree Genetics & Genomes* **19**, 28 (2023). <https://doi.org/10.1007/s11295-023-01599-6>
- 41) Karel Hieke, „Encyklopedie jehličnatých stromů a keřů“, Albatros media, 2019, ISBN 978-80-264-2461-1
- 42) Musil, Hamerník, „Jehličnaté dřeviny I“ academia, 2003, ISBN: 978-80-200-1567-9
- 43) Businský, Velebil, „Borovice v České republice“, Výzkumný ústav Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví, 2011, ISBN: 978-85116-90-8
- 44) Vacek, Remeš, Vacek a kol., „Pěstování lesů“, ČZU, 2022, ISBN:978-80-213-3203-4
- 45) Lai, Meng, Leiming Dong, Min Yi, Shiwu Sun, Yingying Zhang, Li Fu, Zhenghua Xu, Lei Lei, Chunhui Leng, and Lu Zhang. "Genetic Variation, Heritability and Genotype × Environment Interactions of Resin Yield, Growth Traits and Morphologic Traits for *Pinus elliottii* at Three Progeny Trials" *Forests* **8**, no. 11: 409. 2017. <https://doi.org/10.3390/f8110409>
- 46) Lu, MZ, Szmidt, A. & Wang, XR. Inheritance of RAPD fragments in haploid and diploid tissues of *Pinus sylvestris* (L.). *Heredity* **74**, 582–589, 1995. <https://doi.org/10.1038/hdy.1995.82>
- 47) Fries A. and Mörling T.. "Density and wood biomass development in whole-tree analyses of Scots pine, and aspects on heritability estimates" *Silvae Genetica* **60**, no.1-6,: 224-232. 2011, <https://doi.org/10.1515/sg-2011-0030>
- 48) Fries Anders and Ericsson Tore. "Estimating Genetic Parameters for Wood Density of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.)" *Silvae Genetica* **55**, no.1-6 ,84-92. 2006 <https://doi.org/10.1515/sg-2006-0013>
- 49) Máchová, P., Cvrčková, H., Poláková, L., Trčková, O. „Genetic variability of selected populations of scots pine in the czech republic“, zpráva lesního výzkumu 61. 223-229., výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, 2016.
- 50) Hernández-Serrano, Ana et al. “Heritability and quantitative genetic divergence of serotiny, a fire-persistence plant trait.” *Annals of botany* vol. 114,3 (2014): 571-7. doi:10.1093/aob/mcu142

- 51) Perry, A et al. "Substantial heritable variation for susceptibility to *Dothistroma septosporum* within populations of native British Scots pine (*Pinus sylvestris*)." *Plant pathology* vol. 65,6 (2016): 987-996. doi:10.1111/ppa.12528
- 52) Čepl, Jaroslav et al. "Genetic variability and heritability of chlorophyll a fluorescence parameters in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)." *Tree physiology* vol. 36,7 (2016): 883-95. doi:10.1093/treephys/tpw028
- 53) Benavides, Raquel, Bárbara Carvalho, Silvia Matesanz, Cristina C. Bastías, Stephen Cavers, Adrián Escudero, Patrick Fonti et al. "Phenotypes of *pinus sylvestris* are more coordinated under local harsher conditions across europe", *Journal of Ecology*(7), 109:2580-2596. 2021,1 <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13668>
- 54) Jaime Uria-Diez, Arne Pommerening, „Crown plasticity in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as a strategy of adaptation to competition and environmental factors“, *Ecological Modelling*, Volume 356, 2017, Pages 117-126, ISSN 0304-3800, <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.03.018>.
- 55) Beyer, Robert M et al. "Do trees have constant branch divergence angles?." *Journal of theoretical biology* vol. 512, 2021: 110567. doi:10.1016/j.jtbi.2020.110567
- 56) Harri Mäkinen and Francis Colin. "Predicting branch angle and branch diameter of Scots pine from usual tree measurements and stand structural information". *Canadian Journal of Forest Research*. 28(11): 1686-1696 1998. <https://doi.org/10.1139/x98-141>
- 57) David Hall, Jenny Olsson, Wei Zhao, Johan Kroon, Ulfstand Wennström, Xiao-Ru Wang, „Divergent patterns between phenotypic and genetic variation in Scots pine“, *Plant Communications*, Volume 2, Issue 1, 100139, 2021 ISSN 2590-3462, <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2020.100139>.
- 58) Yuhui Weng, Randy Ford, Zaikang Tong, Marek Krasowski, „Genetic Parameters for Bole Straightness and Branch Angle in Jack Pine Estimated Using Linear and Generalized Linear Mixed Models“, *Forest Science*, Volume 63, Issue 1, 2017, Pages 111–117, <https://doi.org/10.5849/forsci.16-039>
- 59) Wells, A. Frederick. "Lucretius." *Encyclopedia Britannica*, 15.6, 2017. <https://www.britannica.com/biography/Lucretius>. 23.10.2023
- 60) Campbell Gordon, „Lucretius on Creation and Evolution: A Commentary on *De Rerum Natura*“, Book Five, Lines 772-1104 (*oxford Classical Monographs*, Oxford university Press, 2004, ISBN: 978-0199263967

- 61) Titus Lucrecius Carus, „O přírodě“, překlad: Julie Nováková, Svoboda, 1971, ISBN: 25-068-71
- 62) Courtenay, William J. „Inquiry and Inquisition: Academic Freedom in Medieval Universities.” *Church History* 58, no. 2, 1989,: 168–81. <https://doi.org/10.2307/3168722>.
- 63) Jaki Stanley L., „The Road of Science and the Ways to God“, University of Chicago Press, 1978. ISBN: 978-0226391441
- 64) Numbers Ronald L., „Galileo Goes to Jail and Othe Myths about Science and Religion“, Harvard Univesity press, 2010, ISBN: 978-0674057418
- 65) Ferngen Gary B., Larson Edward J. „The History of science and Religoin in the Western Tradition: An Encyklopedi“a, Routlede, 2000, ISBN: 978-0815316565
- 66) Berger S. L., Kouzarides t., Shiekhattar R., Shilatifard A., „An operational definition of epigenetics“, *Genes & Development*. 2009 Doi: 10,1101/gad.1787609, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3959995/>, 7.2.2024
- 67) Moore David S., „The Developing Genome: AN introduction to Behavioral Epigenetic“, Oxford university press, 2017, ISBN: 978-0190675653
- 68) Oxford Distionaries, paperback Oxford English Dictionary, Oxford university press, 2013, ISBN: 978-0199640942
- 69) Kotyk Jiří, „Co činí Královnu Královnou“ AKADEMON, 16.12.2010, <https://archiv.akademon.cz/Article/Detail?name=Co%20cini%20ze%20vcely%20kralovnu&source=1210>, 7.2.2024
- 70) Alberts B., Johnson Alexander D., Lewis J., Morgan D., Raff M., Roberts Kieth, Wakter P., „Molecular Biology of the Cell“, Garland Science, 2014, ISBN: 978-0815345244
- 71) Maher, Brendan. „Personal genomes: The case of the missing heritability.” *Nature* vol. 456,7218, 2008: 18-21. doi:10.1038/456018a
- 72) Plomin, Robert, and Sophie von Stumm. „The new genetics of intelligence.” *Nature reviews. Genetics* vol. 19,3, 2018: 148-159. doi:10.1038/nrg.2017.104
- 73) Selzam, S et al. „Predicting educational achievement from DNA.” *Molecular psychiatry* vol. 22,2, 2017: 267-272. doi:10.1038/mp.2016.107

- 74) Lucas J. Matthews, Eric Turkheimer, „Three legs of the missing heritability problem“, *Studies in History and Philosophy of Science*, Volume 93, 2022, Pages 183-191, ISSN 0039-3681, <https://doi.org/10.1016/j.shpsa.2022.04.004>.
- 75) Feero W. G., Guttmacher A. E., Manolio T.A., „Genomewide Association Studies and Assessment of the Risk of Disease“, *the new england Journal of medicine* 363:166-176, 2010, DOI: 10.1056/NEJMra0905980
- 76) *Autors of National Human Genome research Institute*, „What is genome-wide association study?“, *National Human Genome Research Institute*, 2020, <https://www.genome.gov/about-genomics/fact-sheets/Genome-Wide-Association-Studies-Fact-Sheet> , 8.2.2023
- 77) Griffiths A. J. F., Miller J. H., „Introduction to Genetic Analysis“, *W H Freeman & Co*, 1999, ISBN: 978-0716731146
- 78) Alexander F. Schier, „The Maternal-Zygotic Transition: Death and Birth of RNAs“. *Science* 316,406-407(2007). 2014, DOI:10.1126/science.1140693
- 79) Galloway, L. F. “Maternal Effects Provide Phenotypic Adaptation to Local Environmental Conditions.” *The New Phytologist* 166, no. 1, 2005: 93–99. <http://www.jstor.org/stable/1514654>.
- 80) Bernhardsson C, Zan Y, Chen Z, Ingvarsson PK, Wu HX. „Development of a highly efficient 50K single nucleotide polymorphism genotyping array for the large and complex genome of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) by whole genome resequencing and its transferability to other spruce species“. *Mol Ecol Resour.* 2021;21(3):880-896. doi:10.1111/1755-0998.13292
- 81) William S. Bush, “Genome-Wide Association Studies“, *Editor(s): Shoba Ranganathan, Michael Gribskov, Kenta Nakai, Christian Schönbach, Encyclopedia of Bioinformatics and Computational Biology, Academic Press, 2019, 235-241, ISBN 9780128114322, https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.20232-X.*
- 82) Šindelář J., „Výzkumné provenienční a jiné šlechtitelské plochy v lesním hospodářství České republiky“, *Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti*, 2004, ISBN 80-86461-18-1
- 83) Nergl Z., Novotný P., „Mezinárodní provenienční výzkum Modřínu“, *Lesnická práce č.: 6/11, ročník 90 2011, https://www.lesprace.cz/casopis-lesnicka-prace-archiv/rocnik-90-2011/lesnicka-prace-c-6-11/mezinarodni-proveniencni-vyzkum-modrinu*, 10.3.2024

- 84) Kaňák K., „historie a současnost Arboreta Sofronka“, *Lesnická práce* č.: 1/199. ročník 78, 1999, <https://www.lesprace.cz/casopis-lesnicka-prace-archiv/rocnik-78-1999/lesnicka-prace-c-1-99/historie-a-soucasnost-arboreta-sofronka>, 10.3.2024
- 85) Estravis Barcala M, van der Valk T, Chen Z, et al. „Whole-genome resequencing facilitates the development of a 50K single nucleotide polymorphism genotyping array for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and its transferability to other pine species.“ *Plant J.* 2024;117(3):944-955. doi:10.1111/tpj.16535
- 86) Editors of online etymology dictionary, „heir (n.)“, online dictionary of etymolog, <https://www.etymonline.com/word/heir>, 27.3.2024
- 87) Luhanová E., „Jak se dělá potomek: Aristoteles o rozmnožování živočichů“, 2.2.2015, vesmír, [cesmír.cz,https://vesmir.cz/cz/on-line-clanky/2015/02/jak-se-dela-potomek-aristoteles-rozmnozovani-zivocichu.html](https://vesmir.cz/cz/on-line-clanky/2015/02/jak-se-dela-potomek-aristoteles-rozmnozovani-zivocichu.html), 27.3.2024
- 88) Britannica, T. Editors of Encyclopedia. "Hugo de Vries." *Encyclopedia Britannica*, 12.2. 2024. <https://www.britannica.com/biography/Hugo-de-Vries>.27.3.2024
- 89) Olby, R. "Gregor Mendel." *Encyclopedia Britannica*, 20.2., 2024. <https://www.britannica.com/biography/Gregor-Mendel>. 27.3.2024
- 90) Galton F., „regression towards mediocrity in hereditary stature“, *Journal of Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 15–246-263, 1886, doi:10.1111/j.1467-985X.2010.00643.x
- 91) Galton F., „Natural Inheritance“, hansebooks, 2017, ISBN: 978-3337202248
- 92) Stigler S. M., „The History od statistic“, Harvard University Press, 1990, ISBN: 9780674403413
- 93) Fisher, R. A. “XV.—The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance.” *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 52, no. 2 (1919): 399–433. <https://doi.org/10.1017/S0080456800012163>
- 94) Wilson, Alastair J et al. “An ecologist's guide to the animal model.” *The Journal of animal ecology* vol. 79,1 ,2010: 13-26. doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01639.x
- 95) Wilson, Alastair J et al. “An ecologist's guide to the animal model.” *The Journal of animal ecology* vol. 79,1, 2010: 13-26. doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01639.x

- 96) Stephens, Matthew, and David J Balding. "Bayesian statistical methods for genetic association studies." *Nature reviews. Genetics* vol. 10,10,2009: 681-90. doi:10.1038/nrg2615
- 97) Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Dunson, D.B., Vehtari, A., & Rubin, D.B. (2013). „Bayesian Data Analysis“ (3rd ed.). Chapman and Hall/CRC., 2021, <https://doi.org/10.1201/b16018>
- 98) Cochran G., Brockman J., response to: 2017 :“ WHAT SCIENTIFIC TERM OR CONCEPT OUGHT TO BE MORE WIDELY KNOWN?“, Edge, <https://www.edge.org/response-detail/27199>, 23.3.2023.
- 99) Editots of mendelu.cz, „selekce, typy selekce, realizovaná heritabilita“, mendelu.cz, https://user.mendelu.cz/urban/vsg1/populace/pop_sel.htm, 23.3.2023
- 100) Snustad D. P., Simmons M. J., „Principles of genetics“ Wiley, 2011, ISBN: 978-1118129210
- 101) OTOVÁ, B., et al. "Lékařská biologie a genetika I. díl." 1. vydání. Karolinum, 2008. 123 s. ISBN 978-80-246-1594-3.
- 102) Daware, Anurag et al. "Integrated Genomic Strategies for Cereal Genetic Enhancement: Combining QTL and Association Mapping." *Methods in molecular biology* (Clifton, N.J.) vol. 2072 2020: 15-25. doi:10.1007/978-1-4939-9865-4_3
- 103) Abiola, Oduola et al. "The nature and identification of quantitative trait loci: a community's view." *Nature reviews. Genetics* vol. 4,11 2003: 911-6. doi:10.1038/nrg1206
- 104) Ishikawa A. „A Strategy for Identifying Quantitative Trait Genes Using Gene Expression Analysis and Causal Analysis.“ *Genes (Basel)*. 2017;8(12):347. doi: 10.3390/genes8120347. PMID: 29186889; PMCID: PMC5748665.
- 105) BLAST, Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information; <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>, 2004, 27.3.2023
- 106) Kastally, Chedly et al. "Taming the massive genome of Scots pine with PiSy50k, a new genotyping array for conifer research." *The Plant journal: for cell and molecular biology* vol. 109,5 (2022): 1337-1350. doi:10.1111/tpj.15628

- 107) Franklin J., „W227 Tree Growth Characteristics“, *The University of Tennessee Agricultural Extension Service*, 2009, 10-0030 W227 8/09, https://trace.tennessee.edu/utk_agexfores/18 27.3.2024
- 108) *Britannica, T. Editors of Encyclopaedia. "meristem." Encyclopedia Britannica*, May 20, 2023. <https://www.britannica.com/science/meristem>, 27.3.2024
- 109) Weber, L. M., Berlyn, Graeme Pierce and Everett, Thomas H.. "tree." *Encyclopedia Britannica*, March 3, 2024. <https://www.britannica.com/plant/tree.>, 27.3.2024
- 110) Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. [doi:10.1038/nmeth.2089](https://doi.org/10.1038/nmeth.2089)
- 111) RStudio Team (2020). *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- 112) Korecký J, Čepl J, Korolyova N, Stejskal J, Turčáni M, Jakuš R. Resistance to Bark Beetle Outbreak in Norway Spruce: Population Structure Analysis and Comparative Genomic Assessment of Surviving (LTS) and Randomly Selected Reference Trees. *Forests*. 2023; 14(10):2074. <https://doi.org/10.3390/f14102074>
- 113) Adams G. W., Morgenstern E. K.. *Multiple-trait selection in jack pine. Canadian Journal of Forest Research* 1991. 21(4): 439-445. <https://doi.org/10.1139/x91-059>
- 114) Espinel, S., & Aragonés, A.. “ Genetic parameter estimates for *Pinus radiata* in Basque country, northern Spain “. 1997, *NZ J. For. Sci*, 27(3), 272-279.
- 115) Codesido, V., & Fernández-López, J.. “ Juvenile genetic parameter estimates for vigour, stem form, branching habit and survival in three radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) progeny tests in Galicia“, NW Spain. *European journal of forest research*, 2008. 127(4), 315-325.
- 116) Schrum, G. M., & Gerhold, H. D. „Heritability estimates for Scotch pine In *Proceedings of the 2nd meeting of working group on quantitative genetics* “. Sec (VI16 Vol. 22, pp. 87-89).1970
- 117) Zas, R. & Merlo, Esther & Fernández López, J.. „Genetic parameter estimates for Maritime pine in the Atlantic coast of North-west Spain“. *Forest Genetics.*, 2004, 11. 45-53.

- 118) Butler, D. G., Cullis, B. R., Gilmour, A. R., Gogel, B. J., & Thompson, R. (2017). „ASReml-R reference manual version 4“. VSN International Ltd, 2017, Hemel Hempstead, HP1 1ES, UK.
- 119) du Toit, F., Coops, N. C., Ratcliffe, B., El-Kassaby, Y. A., & Lucieer, A. (2023). „Modelling internal tree attributes for breeding applications in Douglas-fir progeny trials using RPAS-ALS.“ *Science of Remote Sensing*, 7, 100072, DOI:10.1016/j.srs.2022.100072
- 120) Strickland, R., & Goddard, R. (1965). „Inheritance of branching and crown characteristics in slash pine“. In *Proceeding 8th southern conference on forest tree improvement*, June (pp. 16-17).
- 121) Team, R. C.. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. (No Title). 2013.
- 122) Stjernberg, E. I. *Mechanical shock during transportation: effects on seedling performance*. *New Forests*, 1997 13, 401-420

Seznam použitých obrázků

Obrázek 1- genetická matice sledovaných jedinců zobrazující vzájemnou realizovanou příbuznost testovaných semenáčků.	37
Obrázek 2-počet letorostů	38
Obrázek 3-úhel letorostů vůči stonku	38

Seznam použitých grafů

graf 1-Histogram početnosti velikostí úhlů letorostů vůči stonku semenáčků. N = 1668	42
graf 2-Vliv sadu na velikost úhlů letorostů vůči stonku semenáčků. N = 1668	43
graf 3-vliv ošetření na velikost úhlů letorostů vůči stonku semenáčků. . N = 1668	44
graf 4-histogram početnosti počtu letorostů	45
graf 5-Grafy typu Manhattan ukazující sílu asociace jednotlivých SNP s daným znakem. Přerušovanou linkou je naznačena p-hodnota <0.0001	50

Seznam použitých tabulek

Tabulka 1-ANOVA vlivu sadu na znak úhel letorostu vůči stonku semenáčku. Zobrazeny jsou stupně volnosti, suma čtverců, střední čtverec, hodnota F statistiky a z ní odvozená p-hodnota.	43
Tabulka 2-Tukeyho test párových rozdílů pro znak úhlu letorostu vůči stonku semenáčku. Zobrazen je rozdíl úhlů, spodní a horní konfidenční interval a p hodnota upravená pro mnohonásobné porovnávání.	43
Tabulka 3-ANOVA vlivu ošetření na znak úhlu letorostu vůči semenáčku. Zobrazeny jsou stupně volnosti, suma čtverců, střední čtverec, hodnota F statistiky a z ní odvozená p-hodnota.	44
Tabulka 4-ANOVA vlivu rodiny na velikost úhlů letorostů vůči stonku semenáčku. Zobrazeny jsou stupně volnosti, suma čtverců, střední čtverec, hodnota F statistiky a z ní odvozená p-hodnota.	45
Tabulka 5- Vliv sadu, úrovně stresu a jejich interakce na znak velikosti úhlů letorostů vůči stonku semenáčku. Zobrazeny jsou stupně volnosti, suma čtverců, hodnota Waldovy statistiky a z ní odvozená p-hodnota.	46
Tabulka 6- Vliv sadu, úrovně stresu a jejich interakce na znak velikosti úhlů letorostů vůči stonku semenáčku. Zobrazeny Zobrazena je predikovaná hodnota (v podobě základu dekadického logaritmu), standardní chyba, transformovaná hodnota (v jednotkách větviček), standardní chyba transformované hodnoty a spodní a horní 95% konfidenční interval.	47
Tabulka 7-Vliv sadu, úrovně stresu a jejich interakce na znak velikosti úhlů letorostů vůči stonku semenáčku. Zobrazeny jsou stupně volnosti, suma čtverců, hodnota Waldovy statistiky a z ní odvozená p-hodnota.	47
Tabulka 8-výsledky testu vlivu sadu na znak počtu letorostů semenáčku. Zobrazena je predikovaná hodnota (v podobě základu dekadického logaritmu), standardní chyba, transformovaná hodnota (v jednotkách větviček), standardní chyba transformované hodnoty a spodní a horní 95% konfidenční interval.	47
Tabulka 9-výsledky testu vlivu stresu na znak počtu letorostů semenáčku. Zobrazena je predikovaná hodnota (v podobě základu dekadického logaritmu), standardní chyba, transformovaná hodnota (v jednotkách větviček), standardní chyba transformované hodnoty a spodní a horní 95% konfidenční interval.	48
Tabulka 10-přehled odhadnutých heritabilit podle různých modelů	49
Tabulka 11- ANOVA vzájemného vlivu znaků	49

Tabulka 12-kandidátské SNP	51
----------------------------------	----

Seznam příloh

1. Databáze parametrů zkoumaných jedinců – data_zkoumaní_jedinci