

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin



Bakalářská práce

**Biometrická šetření v klonové výsadbě smrku ztepilého s
ohledem na ekotypovou proměnlivost**

Katka Zvěřinová

© 2021-2022 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Katka Zvěřinová

Lesnictví

Lesnictví

Název práce

Biometrická šetření v klonové výsadbě smrku ztepilého s ohledem na ekotypovou proměnlivost

Název anglicky

Biometric investigations in clonal trial of Norway spruce with respect to ecotypic variability

Cíle práce

Hlavním cílem práce je vyhodnocení měření růstových parametrů v rámci unikátní výsadby roubovanců smrku ztepilého. Prvním krokem bude terénní šetření na dané ploše – bude vyhodnocena aktuální mortalita, změřena výška a výčetní tloušťka.

Následná statistická analýza bude brát v potaz údaje o původu, nadmořské výšce a ekotypové příslušnosti všech zastoupených klonů.

Metodika

Výběr jedinců na základě údajů z testů potomstev se obvykle využívá jako podklad pro selekci v rámci konkrétních šlechtitelských programů. Odhady populačně genetických parametrů či šlechtitelských hodnot jsou dalším cílem testování potomstev podmíněné genetickou evaluací naměřených dat. Tyto odhady jsou použity pro budoucí šlechtění a predikci možných zisků ze šlechtění.

U výsadky roubovanců smrku ztepilého budou provedena základní měření a posouzení jednotlivých klonů. V tomto případě jsou dané klony replikovány na ploše, což umožňuje přesnější odhad genetických parametrů za předpokladu, že tyto replikace jsou vyrovnané z hlediska kvantity a heterogenity prostředí. Z kvantitativních znaků bude hodnocena výška a výčetní tloušťka. Z kvalitativních znaků bude hodnocena mortalita a okulární metodou zdravotní stav testovaných klonů. Z provedeného šetření vyplynou nezbytně nutná opatření v rámci daných ploch. Součástí práce bude i návrh dalšího postupu testování.

Doporučený rozsah práce

40-60 stran

Klíčová slova

smrk ztepilý; ekotypy; klonové replikace

Doporučené zdroje informací

- ERIKSSON, G. – EKBERG, I. *An Introduction to forest genetics*. Uppsala: SLU, 2001. ISBN 91-576-6032-8.
- MORGENSTERN E. K. A KOL. *Plus-tree Selection: Review and Outlook*. OTTAWA: CANADIAN FORESTRY SERVICE, 1975.
- MORGENSTERN, Maria. *Geographic variation in forest trees: genetic basis and application of knowledge in silviculture*. UBC press, 2011.
- MULLIN, T. J., A KOL. Genetic parameters from a clonally replicated test of black spruce (*Picea mariana*). *Canadian Journal of Forest Research*, 1992, 22.1: 24-36.
- PAULE, L. – HAMPLOVÁ, I. *Genetika a šľachtenie lesných drevín*. Bratislava: Príroda, 1992. ISBN 80-07-00409-2.
- POSPÍŠIL, J. – KOBLIHA, J. *Šľachtění lesních dřevin : Určeno pro posl. les. fak. Brno: Vysoká škola zemědělská*, 1988.
- WHITE, T L – ADAMS, W T. – NEALE, D B. *Forest genetics*. Wallingford, Oxfordshire, UK ; Cambridge, MA: CABI Pub., 2007. ISBN 9780851993485.
-

Předběžný termín obhajoby

2019/20 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Jan Stejskal, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin

Konzultant

Ing. Anna Jirošová, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 30. 1. 2020

prof. Ing. Milan Lstibůrek, MSc, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 22. 2. 2020

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 01. 11. 2020

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci " Biometrická šetření v klonové výsadbě smrku ztepilého s ohledem na ekotypovou proměnlivost" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu použitých zdrojů na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 10.4.2022

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala svému vedoucímu Ing. Janu Stejskalovi, Ph.D. za odborné vedení při psaní mé diplomové práce. Dále bych chtěla poděkovat Ing. Martinu Helebrantovi, MBA, který mi velmi pomohl s dokončením mé práce.

Biometrická šetření v klonové výsadbě smrku ztepilého s ohledem na ekotypovou proměnlivost

Abstrakt

Tato bakalářská práce věnuje pozornost ekotypové proměnlivosti smrku ztepilého. Cílem bylo posoudit ekotypovou proměnlivost na unikátní výsadbě roubovanců smrku ztepilého v závislosti na měřených růstových parametrech. Naměřená data byla vyhodnocena postupnou aplikací popisné statistiky a prostorové statistiky zpracované softwarem ASReml. Prostorová statistika prokázala střední míru heritability ve všech růstových parametrech. Výsledky statistické analýzy prokázaly v měřených růstových parametrech různou míru variability mezi smrky ekotypu horského, chlumního a vysokohorského. Vzhledem k velkému zastoupení ekotypu smrku horského, byla provedena analýza jeho vnitřní variability vzhledem k proveniencí. Výsledky z této analýzy prokázaly, že několik proveniencí je v určitých měřených znacích odlišitelných.

Klíčová slova: Smrk ztepilý, ekotypová proměnlivost, heritabilita

Biometric investigation in clonal trial of Norway spruce with respect to ecotypic variability

Abstract

This bachelor thesis focuses on the ecotype variability of Norway spruce (*Picea abies*). The thesis focuses on the assessment of ecotype variability on the unique planting of grafted Norway spruce depending on the measured growth parameters. The measured data were evaluated by the progressive application of descriptive statistics and spatial statistics processed by the ASReml software. Spatial statistics demonstrated a mean rate of heritability in all growth parameters. The results of the statistical analysis showed in the measured growth parameters a different degree of ecotype variability between *picea acuminata*, *obovata* and *europaea*. Due to the large representation of the ecotype *picea europaea*, an analysis of its internal variability with respect to provenance was performed. The results of this analysis proved that several provenances are distinguishable in certain measured characteristics.

Keywords: Norway spruce, ecotype variability, heritability

Obsah

1 Úvod.....	12
2 Cíl práce a metodika	13
2.1 Cíl práce	13
2.2 Metodika	13
3 Teoretická východiska	14
3.1 Smrk ztepilý	14
3.1.1 Vědecká klasifikace	15
3.1.2 Smrk ztepilý a jeho rozšíření	15
3.1.3 Výskyt a zastoupení smrku ztepilého v ČR.....	16
3.1.4 Ekologie	17
3.1.5 Morfologie	17
3.1.6 Ekotypová proměnlivost	18
3.1.6.1 Chlumní ekotyp	19
3.1.6.2 Horský ekotyp	20
3.1.6.3 Vysokohorský ekotyp	20
3.2 Genetika základ dědičnosti	21
3.3 Šlechtění lesních dřevin	23
3.3.1 Genofond lesních dřevin	24
3.3.2 Vegetativní reprodukce	25
3.3.2.1 Řízkování	26
3.3.2.2 Roubování.....	27
3.3.2.3 Explanátové kultury	28
3.3.3 Semenné sady	30
3.3.4 Šlechtitelské metody	32
3.3.4.1 Selekcce.....	33
3.3.5 Testy potomstev	34
3.3.6 Poznátky k využívání klonů v lesnictví	34
3.4 Fenotypová proměnlivost a její složky	35
3.4.1 Výchozí fenotypové parametry populace	36
3.4.2 Koncept kvantitativní genetiky	38
3.4.3 Heritabilita	39
3.4.3.1 Heritabilita ve šlechtitelství	42
3.5 Prostorová statistika	45
4 Vlastní práce.....	47

4.1	Klonový archiv	47
4.1.1	Stanovištní podmínky	48
4.1.2	Roubovanci	49
4.1.3	Výsadba klonového archivu	49
4.2	Terénní sběr dat	50
4.2.1	Výčetní tloušťka	50
4.2.2	Výška stromu	51
4.2.3	Nasazení živé koruny	51
4.3	Mortalita	52
4.4	Analýza dat a výsledky	53
4.4.1	Úvodní analýza celého souboru naměřených dat	53
4.4.1.1	Histogramy naměřených dat	53
4.4.1.2	Zkoumání vlivu původní nadmořské výšky roubu	55
4.4.2	Analýza ekotypové rozlišitelnosti	56
4.4.2.1	Určení spolehlivosti odhadu průměrů podle skupin ekotypů	56
4.4.2.2	Tukeyho HSD test statisticky významných rozdílů mezi ekotypy	58
4.4.3	Analýza vnitřního členění ekotypu H – horský smrk	59
4.4.3.1	Spolehlivosti odhadu průměrů dle proveniencí	59
4.4.3.2	Tukeyho HSD test statisticky významných rozdílů proveniencí ekotypu H	63
4.5	Prostorová analýza variance	65
4.5.1	Variance výšky	65
4.5.2	Variance výčetní tloušťky	67
4.5.3	Variance výšky nasazení koruny	69
4.5.4	Variance délky koruny	71
4.5.5	Heritabilita	72
5	Výsledky a diskuse	73
6	Závěr	76
7	Seznam použitých zdrojů	78
8	Seznam obrázků, tabulek, grafů a zkratk	82
8.1	Seznam obrázků	82
8.2	Seznam tabulek	82
8.3	Seznam grafů	83
8.4	Seznam použitých zkratk	84
Přílohy	85

1 Úvod

Smrk ztepilý, byl je a bude významnou dřevinou lesního hospodářství. I přesto, že je na našem území značně druhově nepřírozně zastoupen a v posledních letech čelí velkým klimatickým změnám, které na jeho vývoj a vitalitu mají velmi negativní vliv. Stále pro svou nenáročnost, rychlý růst, výbornou adaptibilitu, proměnlivost a zároveň pro dobré vlastnosti dřeva bude i nadále nezastupitelnou hospodářskou lesní dřevinou nejen u nás, ale i ve světě. Pokud však bude i nadále zájem využívat kvalit této dřeviny, je třeba při obnově používat co nejkvalitnější reprodukční materiál, který je především geneticky podmíněn.

K reprodukci materiálu lesních dřevin, lze využít více metod, každá metoda přináší svá pozitiva, ale i negativa, ať už se množí řízkováním, roubováním nebo způsobem explanátových kultur. Zájmem především bude produkce kvalitnějších a odolnějších smrkových populací. Tato skutečnost by tak mohla dát možnost k tvorbě stabilnějších ekosystémů a zároveň by byla zajištěna i vysoká produkce dřeva.

Jak ale poznat potenciálně geneticky vhodný reprodukční materiál? Díky šlechtitelským metodám a šlechtitelským programům, lze pomocí selekce na základě žádoucích fenotypových znaků vybrat z porostů vhodný materiál ke zaškolování a následnému vysazení. Podmínkou ale je, aby žádoucí znaky byly geneticky podmíněné. Jinak řečeno byly dědivé. Tato dědivost (jinak také heritabilita) se zjišťuje pomocí testů potomstev. Touto myšlenkou se zabývá první část této práce.

Druhá část práce je částečným aplikováním této myšlenky. Částečným proto, že výzkumná plocha Cukrák, na které probíhalo měření produkčních znaků, nebyla založena za účelem produkce kvalitního geneticky podmíněného materiálu. Byla založena k udržení a zabezpečení genotypu vybraných jedinců. Roubovanci jsou proto značně geneticky rozmanitý. Přestože porost je už přestárlý k tomu, aby sloužil jako matečnice pro další vegetativní množení. Dává tato plocha především skvělou možnost ke statistickým analýzám různých genetických markerů a umožňuje tak hledat různé zákonitosti mezi jednotlivými ekotypy, klony, proveniencemi, nadmořské výšky apod.

Tako práce se zabývá statistickou analýzou ekotypové proměnlivosti a vyhodnocuje míru heritability zjištěných růstových parametrů u roubovanců smrku ztepilého.

2 Cíl práce a metodika

2.1 Cíl práce

Provést terénní šetření na výzkumné ploše Cukrák – vyhodnotit mortalitu, změřit výšku, výčetní tloušťku, výšku nasazení koruny a délku koruny.

Zjistit, zda mezi výsadbou roubovanců na výzkumné ploše Cukrák je prokazatelná variabilita smrku ztepilého z hlediska ekotypové příslušnosti. Dále vyhodnotit míru heritability zjištěných růstových parametrů: výška, výčetní tloušťka, výška nasazení koruny, délka koruny. A v poslední řadě statisticky určit významnost vlivu původu a nadmořské výšky zastoupených klonů.

2.2 Metodika

Na výzkumné ploše budou měřeny na roubovancích následující růstové parametry: výčetní tloušťka, výška, výška nasazení koruny a z nich bude dopočtena délka koruny. Pomůckami pro měření budou elektronický výškoměr VERTEX LASER a přesná průměrka, bez elektronického odečítání.

Na takto získaná data budou postupně aplikovány statistické metody zpracování dat, od nejjednodušších popisných nástrojů (histogram), přes náročnější metody (určení statisticky průkazné rozlišitelnosti mezi vzorky) až po sofistikované statistické metody (heritabilita).

3 Teoretická východiska

3.1 Smrk ztepilý

Smrk ztepilý (*Picea abies* /L./ Karst.) je v lesním hospodářství považován za jeden z nejvýznamnějších druhů jehličnatých dřevin ve střední a severní Evropě. Díky obrovské ekologické adaptační schopnosti dokáže podle charakteru vnějšího prostředí dostatečně rychle uzpůsobit části svých orgánů (Fulín, 2019). Což mu dává předpoklad udržitelnosti v měnících se přírodních podmínkách. Jako populace s dostatkem geneticky variabilních jedinců jsou schopny odolat extrémnímu působení vnějších faktorů (Fulín, 2019). A pro jeho rychlý růst, a hlavně technickými přednostmi dřeva se tak stává ekonomicky velmi významnou jehličnatou dřevinou.

Avšak dramatické klimatické změny sužující naše území v posledních letech smrku ztepilému příliš neprospěly. U suchem oslabených populací smrku začalo docházet k hromadnému napadání lýkožroutem smrkovým a po celém území vznikly kalamitní holiny. Ačkoliv je smrk schopen přežít v široké amplitudě působících přírodních podmínek, je zároveň dřevinou poměrně citlivou. Málo odolává větru a také námraze a sněhu. Aby vykazoval pravidelný přírůst a vyvíjel se dle svých předpokladů, je potřeba dostatek půdní vlhkosti i vyšší relativní vlhkost vzduchu. Smrk je také citlivější k vysokým teplotám a k znečištění ovzduší. Nedostatek vláhy je limitujícím faktorem jeho dobrého růstu (Úradníček et al. 2009).

Budeme-li se dívat do budoucnosti, kde nadále chceme využívat předností této dřeviny, je potřeba zaměřit pozornost na genetickou rozmanitost a zajištění stability lesních ekosystémů. Populace vyznačující se nízkou genetickou rozmanitostí by mohly být podstatně citlivější na změny životního prostředí, napadení chorobami a škůdci (Maghuly et al. 2006). Bude-li populace geneticky rozmanitější, lépe se přizpůsobí změnám podmínek.

Smrk ztepilý je značně morfologicky proměnlivý. Tato proměnlivost se charakterizuje různými fenotypovými formami, které odrážejí vliv prostředí a genetické vlohy, které jsou zapsány v genetickém kódu jedince a populace. Pomocí DNA markerů lze stanovit genetickou skladbu organismů a její rozdílnost mezi jedinci nebo populacemi. Ověření variability genetických zdrojů, pomocí analýzy DNA, by tak přispělo ke kvalitě reprodukčního materiálu (Cvrková, 2019).

3.1.1 Vědecká klasifikace

Na severní polokouli mezi 23° a 72° s.š. a ve výškovém rozmezí 0-2450 m n. m., rozlišujeme 40 druhů smrků. Přičemž v Evropě jsou původní pouze 3 druhy (*P. abies*, *P. omorika*, *P. obovata*) a v České republice pouze jeden (*P. abies*) (Musil, 2003).

Říše	rostliny (<i>Plantae</i>)
Skupina	nahosemenné (<i>Gymnospermae</i>)
Oddělení	jehličnany (<i>Pinophyta</i>)
Třída	jehličnaté (<i>Pinopsida</i>)
Řád	borovicotvaré (<i>Pinales</i>)
Čeleď	borovicovité (<i>Piancea</i>)
Rod	smrk (<i>Picea</i>)
Druh	smrk ztepilý (<i>Picea abies</i>)

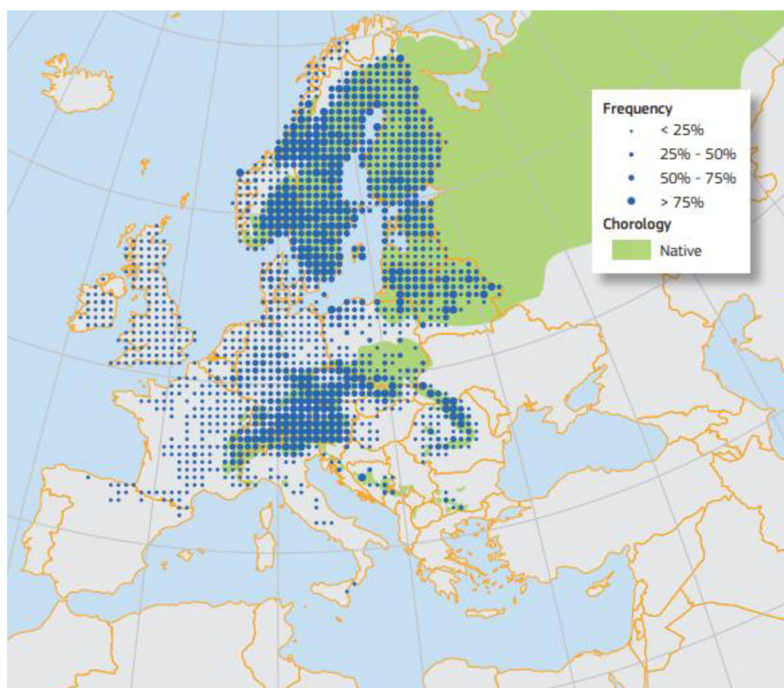
3.1.2 Smrk ztepilý a jeho rozšíření

Smrk ztepilý zabírá rozsáhlé oblasti euroasijského areálu. Evropský areál se dělí do dvou podoblastí:

- Severská oblast, zabírající téměř celou Skandinávii, zasahuje do Pobaltí a vine se přes střed Ruska směrem k pohoří Ural, kde splývá s areálem smrku sibiřského (*Picea obovata*). Zde se smrk vyskytuje převážně v nížinách.
- Sředoevropsko-balkánská oblast nemá souvislý charakter a dále se dělí na horské podoblasti:
 - Hercynsko-karpatská oblast, do této spadá Česká republika
 - Alpská oblast
 - Dinárská oblast
 - Rodopská oblast

Vertikální výskyt smrku dosahuje široké amplitudy. Výskyt závisí především na zeměpisné šířce. Obecně je schopen se vyskytovat od hladin moře (Trondheim – Norsko) až po horní stromovou hranici (2450 m n. m., Ortlerské Alpy – severní Itálie) (Úradníček, 2003). Severní hranice přirozeného výskytu smrku je závislá na délce vegetačního období.

Schopnost vyskytovat se v takto rozsáhlé a rozmanité škále působících podmínek, souvisí s morfologickou proměnlivostí a velmi dobrou přizpůsobivostí této dřeviny.



Obr. 1: Rozšíření smrku ztepilého v Evropě (<http://www.euforgen.org>)

3.1.3 Výskyt a zastoupení smrku ztepilého v ČR

Na území České republiky je smrk ztepilý zastoupen v oblasti hercynsko-karpatské. Vyskytuje se téměř ve všech nížinách i vyšších pohorích. Těžištěm rozšíření jsou pohraniční horské oblasti: Šumava, Novohradské hory, Krkonoše, Jeseníky, Krušné hory, Jizerské hory, a Orlické hory (Úřadníček, 2003). Řidčeji je také přirozeně zastoupen ve vnitrozemských horských skupinách: Českomoravská a Dražanská vrchovina, Brdy, Slavkovský les a Oderské vrchy. Bez přirozeného zastoupení jsou teplé úvaly velkých řek. Nejčastěji roste od 550 do 1000 m n. m. (Slávik a Bažant, 2016), nejnižší se však vyskytuje ve výšce 140 m n. m. v inverzních soutěskách Labských pískovců a nejvýše v 1 550 m n. m. na Sněžce (Musil, 2003).

Co se týče přirozené druhové skladby, která byla zrekonstruována jako skladba přirozených lesních společenstev a vyvinula by se za předpokladu současného klimatu a bez zásahu člověka, činilo by přirozené zastoupení smrku ztepilého 11,2 %. Současně k roku 2020 však činí 48,8 %. Jeho zastoupení ale rok od roku postupně klesá. Lesní hospodářství je díky dopadům klimatických změn více zaměřeno na biodiverzitu a snahu o větší začleňování listnatých dřevin, které v roce 2020 představovaly 28,2 % (jehličnatých dřevin celkem bylo 70,4 %) (MZe, Zpráva o stavu lesa 2020).

Vysazování monokultur v 19. století a rozsáhlé pěstování smrku na nepůvodních stanovištích má v dnešní době na lesní hospodářství a stabilitu lesních ekosystémů

nepříznivý dopad. Negativní dopad dlouhodobě působících klimatických podmínek, se stal významným stresovým faktorem a zapříčinil větší citlivost monokultur, které se staly méně odolnými vůči abiotickým i biotickým činitelům. V posledních letech ČR čelí především obrovskému nárůstu napadení smrku ztepilého podkorním hmyzem. Nahodilé těžby dosáhly rekordní hodnoty 33,91 mil. m³, což je o 2,97 mil. m³ více než v roce předešlém. Z celkové těžby dřeva představovala 95 %, což činí 35,75 mil. m³ (MZe, Zpráva o stavu lesa 2020).

3.1.4 Ekologie

Smrk není příliš náročný na světelné podmínky. Lze ho charakterizovat jako polo stinnou dřevinu. V mládí dokáže snášet zastínění, aniž by ztrácel svou potenciální růstovou energii, ta vyčkává a propukne až po uvolnění stromového zápoje. V mládí je tedy smrk k zastínění tolerantnější, v dospělosti je tomu naopak.

Smrk má velmi mělkou kořenovou soustavu, to znamená, že je velmi náročný na půdní vlhkost. Nedostatek vláhy velmi špatně snáší. Velmi dobře prosperuje na vlhkých až podmáčených stanovištích. Ovšem v důsledku mělkého kořenového systému se na podmáčených půdách stává méně stabilním, a to především při působení nepříznivého počasí. Geologické podloží a minerální složení půdy na kvalitu růstu smrku vliv nemají. Nejlépe se mu daří na hlinitopísčitéch půdách, ale zvládá i těžké půdy, podmínkou je ovšem opět dostatek vláhy.

Smrk není příliš náročný na klimatické podmínky, snese nízké teploty až k silným mrazům, ale je velmi citlivý na vysoké teploty citlivý. Optimální průměrná roční teplota se udává přes 6 °C, srážky ve vegetační době 490-580 mm (Musil, 2003). Pro smrk jsou riziková větrná a exponovaná místa, kde je velká pravděpodobnost poškození silným větrem. Ten může zapříčinit bajonetové vrcholy, vlajkové koruny a v horším případě vývraty. Na smrk velmi nepříznivě působí znečištění ovzduší a průmyslové exhalace, zejména vysoká koncentrace SO₂ (Cvrčková, 2013).

3.1.5 Morfologie

Smrk je stálezelený jehličnatý strom, za vhodných podmínek dosahující stáří 300–400 let (maximum až 600 let). Výškově dosahuje až 50 m s výčetní tloušťkou 1 – 1,5 m.

Kmen je válcovitý, štíhlý a přímý s častými kořenovými náběhy a s pravidelným přeslenitým větvením. V nižších polohách převládají plnodřevné kmeny, zatímco vyšší LVS dávají predispozice k tvorbě sbíhavých kmenů. Šupinovitá borka je zpočátku vývoje

červenohnědá později šedá. Odolnost borky není příliš vysoká, proto jsou smrky náchylné vůči biotickým činitelům. Jsou často napadány hmyzem a okusovány zvěří (Slávik a Bažant, 2016). Výmladky na kmeni nikdy netvoří. Smrkové dřevo je světle žluté, snadno opracovatelné, je lehké, měkké, pružné a pevné (Musil, 2003). Vyznačuje se dobře patrnými letokruhy, drobnými pryskyřičnými kanálky a vícevrstevnými dřevnými paprsky (Musil et al., 2001).

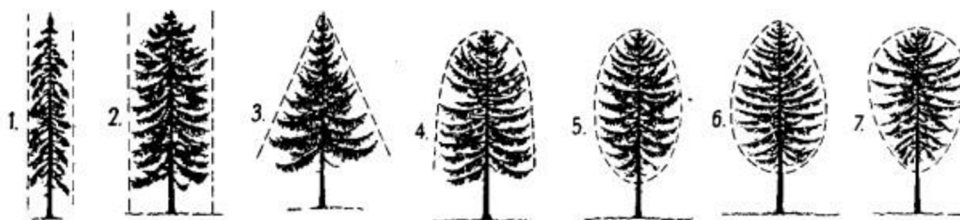
Koruna nabývá velmi variabilních tvarů, může být štíhlá s jemným ovětvením nebo široká se silnými větvemi. Jehlice jsou čtyřhranné, leskle tmavě zelené na konci zašpičatělé, 1 až 3 cm dlouhé, setrvávají 6 až 9 let (Úradníček, 2003). Na rubu mají dva bělavé proužky průduchů.

Šištičky mají elipsoidní tvar. Samičí se nacházejí v horní části koruny, jsou až 6 cm dlouhé vzpřímené, přisedlé, zelené nebo červené. Samčí mají velikost 2-2,5 cm, stopkaté, žlutavě červené ve střední části koruny. Před dozráním bývají šišky zelené nebo červenofialové. Zralé jsou hnědé, válcovité na podzim 1. roku (Musil, 2003).

Fruktifikace smrku v zapojeném porostu začíná kolem 60 roku, u solitérů začíná už v 35 letech. Kvetení probíhá v dubnu až červnu, plodné roky se opakují po 4-5 letech.

Semena jsou drobná, 2–5 mm dlouhá, kávové až černohnědé barvy, vejcovité s blanitým křídlem. Křídlo bývá 2 až 5krát delší, semeno se od něj odděluje snadno (Musil, Hamerník 2003).

Výškový přírůst je zpočátku pozvolný, později se zrychluje a ve věku 15 let kulminuje. Všechny výchovné zásahy (prořezávky, probírky) jsou do tohoto věku velmi rozhodující. Do 40 let je výškový přírůst stále velmi vysoký, v kulturách se zastavuje přibližně ve 100 letech.



Obr. 2 Variabilita korun smrku ztepilého (Samek, 1964)

3.1.6 Ekotypová proměnlivost

Jak říká staré německé přísloví "Jede Ficht' hat ein andres G'sicht", každý strom ve smrkovém porostu má jiný obličej, jiný "ksicht".

Morfologická variabilita smrku je tedy široce proměnlivá, ovlivňuje ji prostředí, fyzický stav jedince i jeho genetická výbava. Pozorovatelná je především na tvaru koruny, typu borky, jehlicích, barvy samičích šištic a zralých šištic (Slávik, 2016).

Můžeme hovořit o proměnlivosti klinální (spojité), kdy zmíněná proměnlivost znaků se mění podle geografických gradientů. Ta je výsledkem dlouhodobé přirozené selekce na znaky, které jsou adaptované na roční průběh počasí na dané lokalitě (např. závislost průměrné teploty a srážek od nadmořské výšky) (Paule, 1992).

V případě ekotypové proměnlivosti diskontinuální (nespojité), vznikly populace adaptované na specifických podmínkách prostředí. Jejich genetická struktura se adaptovala na specifické místní podmínky prostředí (mrazová kotlina, nedostatek živin, zamokřené půdy apod.). Mají tedy společné dědičné znaky a morfologické či fyziologické vlastnosti (Pospíšil et Kobliha, 1988). Ekotypy lze členit podle faktoru, který je primárně formoval. Lze tedy hovořit o klimatypech, edafotypech nebo cenotypech (Pospíšil et Kobliha, 1988), které se zpravidla vzájemně prolínají.

Proměnlivost morfologických vlastností je komplexní jev a vždy daný charakter populace bude obsahovat komponenty spojité i nespojité proměnlivosti. Populace, které byly výrazně ovlivněny ekologickými poměry po dobu jejich evoluce se nazývají ekotypy.

V České republice rozlišujeme tři původní ekotypy smrku – chlumní, horský a vysokohorský. Jejich odlišnosti lze pozorovat skrze odlišné fenotypové projevy. Kromě morfologických odlišností dochází také k rozdílnosti rašení v rámci jednotlivých ekotypů. Ve vyšších nadmořských výškách dochází k rašení dříve než u ekotypů pocházejících z nižších nadmořských výšek, pokud jsou stromy vystavené stejným teplotním podmínkám (Sogaard et al., 2008).

3.1.6.1 Chlumní ekotyp

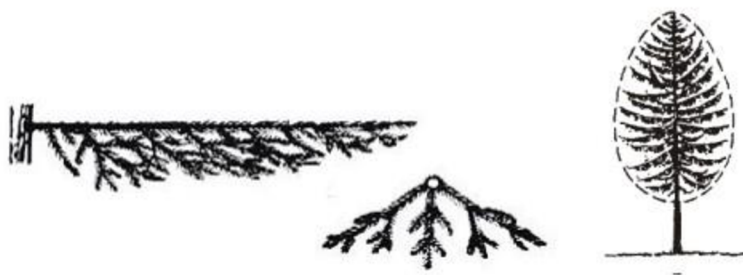
Smrk chlumní (*acuminata*) dříve uváděn jako *Picea excelsa*, se nachází v 4.–5. lesním vegetačním stupni (bukový až jedlobukový) v nadmořských výškách pod 700 m nad mořem. V mládí vykazuje rychlý růst. Kmen je plnodřevný válcovitý, borka hnědá. Koruna je široká, eliptická až vejčitá. Větve jsou štíhlé a dlouhé, odstávají kolmo od kmene. Větve 2. – 3. řádu jsou hřebenité až hřebenitosvazčité. Jehlice jsou dlouhé a relativně řídké. Šišky jsou dlouhé až 22 cm (Pospíšil et Kobliha, 1988).



Obr. 3: Ekotyp chlumní: Habitus (Morgenstern, 1996) a typ větvení (Samek, 1964)

3.1.6.2 Horský ekotyp

Smrk horský (*europaea*) dříve známý jako *Picea vulgaris*. Vyskytuje se v 6. -7. LVS (smrkobukový až bukosmrkový) v nadmořských výškách 700–1050 m. Je charakterizován válcovitým, plno-dřevným kmenem s kratší korunou, která je poněkud řidší. Větve 2. – 3. řádu jsou svazčité s přechodnými formami k typu hřebenitému (Pospíšil et Koblíha, 1988).



Obr. 4: Ekotyp horský: Typ větvení a habitus (Samek, 1964)

3.1.6.3 Vysokohorský ekotyp

Smrk vysokohorský (*obovata*) známý též pod jménem smrk sibiřský – dříve *Picea excelsa*, se nachází v nadmořské výšce nad 1050 m, tedy ve smrkovém 8. LVS. V mládí vykazuje pomalý růst. Kmen je sbíhavý s šedohnědou borkou. Koruna je kuželovitá, štíhlá a hustá. Větve jsou s ostrým úhlem nasazení, silné a relativně krátké. Větve 2. – 3. řádu jsou většinou svazčité a deskovité. Tento charakter větví dává vysokohorskému smrku

předpoklad, že bude více odolný vůči sněhu, větru i mrazu. Větve se dále vyznačují hustým zastoupením jehlic, které jsou tuhé a krátké. Jehlice se s rostoucí nadmořskou výškou zkracují, ale jejich hustota mírně roste (Musil, 2003). Šišky nabývají 5–15 cm délky (Pospíšil et Koblíha, 1988).



Obr. 5: Ekotyp vysokorský: Typ větvení (Samek, 1964) a habitus (Morgenstern, 1996)

Na závěr kapitoly věnované ekotypové proměnlivosti je nutné shrnout, že proměnlivost daných morfologických znaků není striktně dána, jednotlivé určující znaky se vzájemně prolínají. Žádný ekotyp, respektive žádného jedince dané populace, nelze posuzovat pouze podle jednoho znaku. Vždy je nutné je posuzovat na základě souboru několika morfologických znaků. Také je třeba brát v potaz, zda se určovaný jedinec vyvíjel soliterně nebo v zapojeném porostu apod. Například horský ekotyp v zápoji má korunu relativně úzkou, ale jako solitér tvoří korunu širokou. Dále například tloušťka větví stoupá s nadmořskou výškou, ale často ji také ovlivňuje i zápoj porostu.

3.2 Genetika základ dědičnosti

Evoluce živých organismů probíhá díky dědičnosti a rozmanitosti genů. Každý organismus se vyznačuje souborem genů. Tento soubor se nazývá genom, soubor všech molekul DNA. Gen je základním nositelem dědičnosti a v každém genu je zapsána informace pro vytvoření určitého znaku (velikost, tvar, struktura, vlastnost, ...). Každý gen má svůj konkrétní lokus, tedy konkrétní pozici na chromozomu a geny jsou na chromozomech uspořádány lineárně za sebou. Zmíněné znaky se v genu vyskytují v mnoha podobách, takzvaných alelách. Při mnohačetných nekontrolovaných křížení je však otázka,

která z alel se zrovna projeví. Z toho důvodu se vybírá reprodukční materiál na základě žádoucích fenotypových znaků za účelem dosažení určitých cílů, vědní disciplína zaměřující se tímto směrem se nazývá šlechtění. Předpokladem pro výběr reprodukčního materiálu je genetická podmíněnost znaků, která se řídí základy dědičnosti.

Každý jedinec přispívá svým vlastním genomem do genofondu druhu a stává se tak zdrojem pro genetické variability. Taková variabilita vzniká kombinací náhodných mutací nukleonových kyselin a chromozomů, mechanismy jako je pohlavní rozmnožování a přirozenou Darwinovskou selekcí (Morgenstern, 1996).

Fenotypový znak, který se projeví je znakem pozorovatelným, není pouze výsledkem uplatnění genetické informace, ale i výsledkem vlivu vnějších podmínek prostředí.

Znak, který je (mendelistický) dědičný tzn. že je zakódován v jednom genu a na jeho vyjádření má prostředí pouze minimální vliv, se zahrnuje do *kvalitativních znaků*. Dědičnost je řízena alelami v jediném lokusu nebo ve velmi malém počtu lokusů. Dědičnost znaků kvalitativních se řídí Mendelovými zákony, se základem v genových interakcích recesivních a dominantních alel (Eriksson at. al., 2013).

V případě znaku, který je výsledkem působení mnoha genů a zároveň silně ovlivněn prostředím, hovoříme o *kvantitativních znacích*. Dědičnost je určována alelami na mnoha lokusech. Fenotypovou hodnotu znaku ovlivňují i enviromentální účinky. Mezi ně lze řadit: vliv klimatu, složení půdy, nadmořskou výšku, expozici stanoviště, biotické činitele a kompetiční vztahy na stanovišti (White at. al., 2007).

Vztahům mezi dědičností a kvantitativními znaky se věnuje kvantitativní genetik. Tento směr genetiky je předmětem této práce a bude o ní více pojednáno v dalších kapitolách. Také tvoří metodická východiska této práce, jelikož znaky zde sledované jsou kvantitativní.

Druhy vlastností organizmů	
kvalitativní	kvantitativní
diskontinuální, nespojitá (diskrétní) variabilita	kontinuální , spojitá variabilita
podmíněna 1 nebo několika málo geny	podmíněna mnoha geny na více lokusech
monogenní (oligenní) dědičnost	polygenní dědičnost
lze určit fenotypovou hodnotu každého genotypu	rozdělení fenotypů vykazují více nebo méně kontinuální variabilitu (lze určit rozmezí hodnot)
vlastnosti jsou hodnoceny podle kvality projevu (rohatost - bezrohlost, červený - bílý květ, ...)	vlastnosti jsou kvantifikovány měřením, vážením, počítáním, ...
geny s interakčními účinky (dominance, epistáze)	vlastnosti jsou determinovány geny velkého účinku (nepřispívají kvantitativně) a větším počtem genů malého účinku (polygeny), většina genů má aditivní účinek
na projev vlastnosti nemá vliv <i>prostředí</i>	projev vlastnosti modifikuje vliv prostředí
lze detekovat efekt jednotlivých genů podílejících se na vlastnosti	nelze rozpoznat účinek jednotlivých genů podílejících se na vlastnosti

Obr. 6: Kvalitativní a kvantitativní vlastnosti (<http://user.mendelu.cz/urban/vsg3>)

Genetické struktury se odhadují s využitím různých typů znaků (White at. al., 2007):

- morfologické znaky, (např. barva semen atd.)
- biometrické znaky
- biochemické a molekulární markery (např. terpeny, alloenzymy).

3.3 Šlechtění lesních dřevin

Za základní vědní disciplínu pro šlechtění lesních dřevin lze pokládat obecnou genetiku. Této vědní disciplíně začala být věnována pozornost až ve 20. století, a to i přes fakt, že na principy dědičnosti byla známa odpověď již v roce 1866, díky Johannu Gregoru Mendelovi. Ten stanovil svými pokusy s rostlinnými kříženci základní zákony dědičnosti, k čemuž mu svými výbornými vlastnostmi posloužil hrách setý (Kočárek, 2008).

Lesnická genetika vesměs vychází z obecné genetiky. Jde o vědu, která zkoumá dědičnost a proměnlivost lesních dřevin. Lesnická genetika je úzce spojená s mnoha lesnickými disciplínami jako je např. dendrologie, anatomie a fyziologie rostlin, ekologie, pěstování lesů, ochrana lesů a podobně. Ty jsou podkladem pro praktické šlechtění lesních dřevin.

Cílem šlechtění lesních dřevin je především zvýšení kvantity a kvality produkce dřevní hmoty. Dále pak zvýšení odolnosti proti abiotickým (mráz, sníh, sucho) a biotickým (houby, hmyz, bakterie) činitelům, zajištění produkce kvalitního osiva apod. Zvláštní pozornost si zaslouží šlechtění s cílem zvyšování adaptability a snižování rizika poškození šlechtěného materiálu na tolerovanou hranici (Paule, 1992). Těchto cílů šlechtění se dosahuje za pomoci selekce nejkvalitnějšího reprodukčního materiálu. Tento materiál je obecně v koncových fázích určen k opakovaným reprodukčním či jen k záchraně genofondu lesních dřevin. K tomuto účelu se používají semenné sady a klonové archivy. Aby se

dosáhlo žádoucího šlechtitelského výsledku, vyžaduje si šlechtění dřevin určitou cyklicitu základních procesů, kterými jsou šlechtění, testování a rozmnožování (Paule, 1992).

3.3.1 Genofond lesních dřevin

Umělá obnova hraje v dnešní době nevyhnutelnou roli. Je důležité se zaměřit na použití geneticky kvalitního sadebního materiálu a na sběr geneticky kvalitního osiva. Vzhledem ke stavu lesních ekosystémů a jejich budoucnosti je třeba věnovat pozornost kandidátům vykazujícím vysokou adaptibilitu k aktuálně se vyvíjejícím přírodním podmínkám.

Dřeviny se vyznačují dlouhým produkčním a reprodukčním obdobím. Přirozené lesní ekosystémy, jež se dlouhodobě vytvářely za přirozeného působení vnějších podmínek prostředí jsou charakterizovány určitým ekotypem (klimatopem a edafotopem). Mají předpoklady k nejširší genetické proměnlivosti. Genofond je souborem všech genetických informací jedinců, kteří tvoří celou populaci. Tento soubor alel je uplatnitelný v dalších generacích. Nicméně je třeba zmínit, že jedinci tvoří jednu populaci s jedním genofondem, ale jsou genotypově i fenotypově značně odlišní, a ne každý jedinec nese kvalitní fenotypové znaky.

Vzhledem k tomu, že v historii došlo vlivem hospodaření za užitkem a rychlé produkci dřeva k četnému odlesňování a následnému zalesnění. Je dnešní krajina od té přirozené značně proměněna a vzdálena. Většina genetických zdrojů se tak vyznačuje změněnou druhovou diverzitou a genetickou strukturou. Mezi celosvětově největší nebezpečí patří: ztráta produkčního potenciálu, zhoršení ekologických podmínek jako je narušení vodní bilance, radiace, desertifikace a nenávratná ztráta rostlinných druhů (Paule, 1992).

Genofond populací poškozují a likvidují také nadměrné množství imisí (SO₂, NO_x, arzén, fluór, ozón a těžké kovy). Toto poškození je známé na našem území v oblastech Krkonoš, Krušných hor, Orlických a Jizerských hor. Dále populace významně poškozují rozsáhlé kalamity, působené větrem a suchem (především ve smrkových a borových porostech), choroby způsobované parazitickými houbami, hmyzími škůdci. Svou úlohu hraje také nevhodné obhospodařování lesních porostů. Tyto všechny faktory zapříčiňují degradaci genofondu populací lesních dřevin (Paule, 1992).

Z výše zmíněného vyplívá, že snaha o zachování genofondu lesních dřevin je jednoznačným cílem. K jeho zachování se volí dva přístupy: *in situ* (v oblasti původu) a *ex situ* (mimo oblast původu).

Postup *in situ* předpokládá zachování ekologických podmínek, to znamená přirozenou obnovu bez zásahu člověka, popřípadě se zásahem zcela nevyhnutelně jen po krátkou dobu. Všechny růstové fáze jsou zachovány v rámci ekosystémů, a využití krajiny a prostředí nebude mít negativní vliv na přežívání druhů (Paule, 1992). Při tomto přístupu ovšem nastává problém s dostatečnou početností populace, která by zajistila přežití daného druhu a zabezpečila tak trvalou obnovu bez ztráty genetických informací. Příkladem *in situ* jsou genové základny, NPR, CHKO.

V přístupu *ex situ* jde o záchranu genetického materiálu mimo areál jeho přirozeného výskytu. Při tomto způsobu se zakládají reprodukční výsadby, genové banky, klonové archivy, semenné sady, experimentální plochy. V těchto opatřeních nastává cílená změna genetické struktury (Paule, 1992).

Zcela jednoznačně se při záchraně genofondu upřednostňuje generativní cesta *in situ*. Nicméně tato cesta není vždy vhodná a možná. Proto se při uchování genofondu využívá také různých vegetativních metod reprodukce.

3.3.2 Vegetativní reprodukce

Vegetativní rozmnožování ve šlechtění lesních dřevin zastává nezastupitelnou funkci. Velmi významné je také pro navazující výzkum a pro tyto účely zastává mnoho výhod: (Paule, 1992; Kleinschmit, 1992).

- genotypy jsou v klonových archivech zachovány,
- rozmnožování určitých genotypů dává možnost šlechtitelským pokusům,
- možnost vyhodnocení genotypů a jejich interakce s prostředím prostřednictvím testů potomstev,
- stanovení genotypových a fenotypových korelací a korelací projevu růstových znaků v mladosti a dospělosti,
- soustředění cenných jedinců, pro potřeby nutného výzkumu a šlechtění,
- zabezpečení maximálních genetických zisků při šlechtění materiálu na produkci sadebního materiálu,
- genetický zisk může být získán rychle a efektivně bez ztrát způsobených křížením

- klony mohou být produkovány s konkrétními vlastnostmi pro určitá stanoviště (např. lokality s pozdními mrazy x pozdě rašící klony),
- lze efektivně rozmnožovat vzácné populace s malým množstvím osiva.

Předmětem šlechtění je genetická proměnlivost a přenos požadovaných informací na potomstvo. Toho se docíljuje rozmnožováním (Paule, 1992):

- 1) autovegetativním
- 2) heterovegetativním
- 3) explantovými kulturami in vitro

Autovegetativní rozmnožování v podobě řízkování produkuje uniformní jedince. Jedinci jsou tvořeny z jednotlivých částí oddělených z mateřské rostliny. Jedinec, který vznikl *heterovegetativní* cestou obsahuje dva odlišné genotypy ve formě podnože a roubu. Tyto dva genotypy však dávají metodě roubování jednu značnou nevýhodu. Ujímavost roubů je problematická a může tak docházet k nadměrné mortalitě. Často totiž dochází k nekompatibilitě podnože a roubu. Tyto dvě zmíněné metody klonování však v některých případech vedou k neefektivitě. Řízkování je obtížné, zdlouhavé a vyprodukuje se jen malý počet exemplářů (Pospíšil a Kobliha, 1988). Proto je snaha tyto způsoby nahrazovat biotechnologiemi. Pomocí rozmnožování kultur in vitro se pěstují explanty (orgány, pletiva, buněčné suspence) na živých mediích skládající se z makro a mikronutrientů, organických složek, vitamínů a hormonů podporující růst.

3.3.2.1 Řízkování

Pro úspěšné klonové množení lze využít metodu řízkování, ta spočívá v zakořeňování získaných letorostů z vybraných ortetů. Touto metodou bylo dosaženo velkých úspěchů například v Brazílii při klonovém pěstování eukalyptu (Ondro et al. 1995). V tomto případě bylo snadné získat řízky z mladých výhonků ortetů, které vykazovaly vynikající vlastnosti, i přes to, že byly odebrány z dospělých stromů. Nicméně v případě jehličnatých dřevin jsou k zakořeňování zpravidla vhodné jen řízky pocházející z velmi mladých stromků, jež ještě neprokázaly svůj růstový potenciál. Naopak pokud stromky zestárnou, snižuje se jejich schopnost zakořeňování a řízky vykazují plagiotropní růst a asymetrické větvení (Högberg, 2003).

Zobel (1981) uvádí, že pro řádné testování materiálu je obvykle zapotřebí minimálně třetinový až poloviční věk letokruhů (Bonga, 2015). Z toho vyplývá, že před dokončením

testování potomstev je potřeba zachovat rozmnožovací schopnost testovaných řízků. Dle Bentzera (1993) jedním ze způsobů, jak udržet vitalitu materiálu je prodloužit jej o několik let opakovaným řezem nebo opakovanými cykly řezů (Bonga, 2015). Bentzer (1993) v jedné ze svých studií uvádí, že ramety smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) byly udržovány ve stavu schopném zakořeneání až po dobu 20 let, pomocí sériového zakořeňování řízků každé tři roky. Dále uvádí u smrku ztepilého genetický zisk o 10–20 %, při využití geneticky vylepšeného materiálu pocházejícího z klonového množení pomocí řízkování (Bonga, 2015).

Klony smrku ztepilého vypěstované řízkováním vykazují rozdílné znaky ve srovnání se semenáčky. Například v určitém věku vykazují větší průměr báze kmínku. Podél báze se objevují jehlice, mají nižší úmrtnost, vykazují lepší růst přibližně do věku 10 let ve srovnání se sazenicemi o stejné velikosti a stejným genetickým původem či vykazují vyšší odolnost proti lýkožroutu borovému (*Hylobius abietis*), tzn. že stromky jsou lýkožroutem méně často napadány a poškozovány (Högberg, 2003).

3.3.2.2 Roubování

První doložené důkazy o použití techniky roubování pocházejí z Číny z doby před více než 2000 lety (Pérez-luna a et.al, 2020). Technika se využívá především pro množení ovocných, okrasných a listnatých stromů, méně často pak pro jehličnaté dřeviny. Princip metody spočívá ve spojení dvou rostlinných orgánů, roubu (nadzemní část) a mladé podnože (podzemní část). Tyto části po spojení pokračují v růstu a vytvářejí jednu rostlinu. Pro zakořeňování materiálu je výhodnější použití kořenů pocházející z mladých stromků oproti kořenům ze starých stromů (Sweet, 1973).

Jak již bylo zmíněno při této metodě je zásadní inkompatibilita roubu s podnoží, která vede k úhynu roubovance. Ta je charakteristická svou variabilní podobou odrážející se v projevech a ve výskytu. Může se projevit okamžitě po naroubování, po několika letech či se nemusí projevit vůbec. Dokonce je možné, že se vyskytne inkompatibilita mezi klony jednoho druhu. Mosse (1962) naznačila, že častá inkompatibilita je způsobena v důsledku vlivu vnějšího prostředí. Také inkompatibilitu klasifikovala jako lokální a přemístěnou (Sweet, 1973).

V prvním případě se kambium a cévní válec podnože a roubu nespojí, nebo v určité fázi po spojení dojde k dezorganizaci a ke ztrátě kontinuity. V důsledku toho dochází k velmi rychlému zlomení stonku v místě spojení.

V druhém případě je naopak cévní a kambální kontinuita v místě spojení normální a hlavním znakem je, že v místě spojení nastane degenerace floému. Roubovanci v tomto případě zřídka odumírají v důsledku zlomení stonku v místě spojení (Sweet, 1973). U některých jehličnanů je riziko odmítání roubů vysoké, příkladem může být douglaska tisolistá (*Peudotsuga menziesii*) (Miller and DeBell, 2013). Úspěšná tvorba kalusu je ovlivněna mnoha faktory. Mezi nejdůležitější patří způsob naroubování, fenologický a fyziologický stav roubu a podnože, taxonomická příbuznost dřeviny a mikroklimatické podmínky stanoviště, v kterých se roubovanci udržují (Pérez-luna a et.al, 2020).

3.3.2.3 Explanátové kultury

Mikropropagace neboli množení v kulturách in vitro umožňuje za použití explanátu a při zajištění specifických podmínek, jeho další tvorbu a růst orgánů až po výslednou regeneraci v kompletní rostlinu. Tento postup se nazývá *organogeneze*. Dosáhnout životaschopné rostliny lze také použitím somatických buněk, pomocí kterých se vyvine embryo. Zmíněný postup se nazývá *somatická embryogeneze (dále v textu jako SE)* (Pexidr, 2018).

Přístupem organogeneze lze předejít problémům se zakořeňováním řízků. Prvního úspěchu s explanátem, kdy bylo vyříznuto a použito zygotické embryo, bylo dosaženo u dřeviny *Pinus palustris* (Sommer et al. 1975). Na explanátu zygotického embrya nebo na jeho části či na meristematických nodech se vytvoří adventivní výhonky a tyto výhonky se zakoření. Nicméně využití organogeneze je u jehličnatých dřevin problematické a mnohem praktičtější využití má pro listnaté dřeviny. Pro jehličnaté dřeviny je mnohem výhodnější použití somatické embryogeneze. Kultury vzniklé organogenezí mají tu nevýhodu, že v juvenilním stavu je lze kryokonzervací uchovávat pouze na poměrně krátkou dobu. Jelikož po delší době uskladnění ztrácejí schopnost zakořeňování, které pro řádné testování potomstev pak není dostatečné a je potřeba delšího časového odstupu (Bonga, 2016). Naopak kultury vytvořené SE lze kryokonzervací uchovávat desítky let a zároveň bez ztráty rozmnožovací schopnosti. Další velkou výhodou SE je možnost selekce genotypů v rámci rodiny, nikoli pouze mezi rodinami jako je tomu u ostatních reprodukčních metod (Egertsdotter, 2019).

Kryokonzervace umožňuje zachovávat mladost a regenerovatelnost embryogenních kultur, hraje důležitou roli při testování potomstev jednotlivých genotypů. Tento způsob uchování umožňuje dlouhodobě zachovávat genotypově cenné kultury, které jsou poté

využitelné ve šlechtitelských programech (Hazubska-przybył a Bojarcuk, 2016). Somatická embrya lze uchovávat v tekutém dusíku při teplotě $-196\text{ }^{\circ}\text{C}$. Důležité je při konzervaci udržet obsah vody v buňkách dostatečně nízko, tím se zabrání nežádoucí tvorbě ledových krystalů a nepoškodí se tak buňky. Další možnou metodou konzervace je pomalé chlazení somatických embryí. Teplota se snižuje obvykle rychlostí $-1\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{min}$ až na hranici -40°C , tento způsob je však zdoluhavý a finančně nákladný oproti přímému ponoření embryí do kapalného dusíku. Nejaktuálněji se využívá vitrifikace embryí, pro zmrazování je používáno dvou strategií. Buď se buňky chemicky dehydratují pomocí vysoce koncentrovaných verifikačních roztoků dimethylsulfoxidu nebo sacharózy. Nebo se buňky dehydratují fyzikálně a embrya jsou tak vystavena sterilnímu vzduchu nebo silikagelu (Guyan et. al, 2016).

Somatická embryogeneze se dělí do několika kroků: iniciace kultury, proliferace, zrání a klíčení in vitro. K iniciaci jsou používány různé typy explantátů, jako jsou nezralá nebo zralá embrya získaná ze semen, pupenů, jehlic, listů či explantáty vrcholů výhonů (Hazubska-przybył a Bojarcuk, 2016). Za poměrně obtížný krok se považuje poslední krok přenesení somatického semenáčku z petriho misky do školek. Jelikož klíčení probíhá v inkubační místnosti s kontrolovanými podmínkami prostředí, je po vyklíčení nutné somatické semenáčky vystavit aklimatizaci v ex vitro podmínkách, aby mohli úspěšně zvládnout zaškolkování a následnou výsadbu (Hazubska-przybył a Bojarcuk, 2016).

Přirozená produkce semenáčků ze semen bude vždy nejlevnější reprodukční metodou. Tato metoda je však limitující, protože dřeviny jsou charakteristické svým dlouhým životním cyklem a další komplikací je pozdní fenotypový projev žádoucích znaků pro šlechtitelské programy. Pro současné lesnictví není prioritou přirozená obnova lesa ani přizpůsobení se aktuálním klimatickým podmínkám, ale jejich hlavním cílem je zisk bez dodatečných nákladů spojených s klonovým lesnictvím. Efektivní metodou pro produkci reprodukčního materiálu se využívá rychlá analýza genetické informace vyselektovaného reprodukčního materiálu. Skvělé předpoklady pro rychlou reprodukci materiálu, a to především díky možnosti kryokonzervace dává metoda SE.

V případě rozvinutí genomické selekce pro jehličnaté dřeviny bude možné provádět selekce v rámci rodiny bez pomoci kryokonzervace a z toho důvodu by organogeneze společně se zakořeňováním řízků nabývala stejných výhod jako SE (Bonga 2014). Přínos genomické selekce by byl pro šlechtitelské účely značný. Snížily by se chyby v identifikaci,

zpřesnily by se odhady příbuznosti, zlepšila by se přesnost genotypování šlechtitelských hodnot, zkrátily by se šlechtitelské cykly a zároveň by bylo získáno maximálního genetického zisku (Hazubska-Przybył, Wawrzyniak at.al, 2022).

Využití SE však s sebou nese omezení a nevýhody. Metoda je finančně nákladná a u mnoha druhů je iniciace, zrání či klíčivost málo zdárná, proto jsou stále preferovanými metodami klonování řízkování, organogeneze či roubování (Bonga, 2014). Roubování je však velice časově náročné a je přítomné riziko inkompatibility. Nicméně je třeba zmínit, že z hlediska současných studií, je metoda SE velice perspektivní pro dřeviny *Picea spp.* a *Pinus spp.* (Hazubska-Przybył, Wawrzyniak at.al, 2022).

Na závěr je třeba poznamenat, že existuje i další metoda vegetativního rozmnožování a tou je hřížení. Větev pokrytá opadem nebo půdou má schopnost vytvářet adventivní kořeny a dát tak možnost k vývoji nového jedince. U smrku ztepilého je tohoto projevu možné si povšimnout jen v určitém prostředí např. ve vysokých nadmořských výškách. Takto přirozeně vznikají klony. Této metody se však pro množení jehličnatých stromů nevyužívá, jelikož touto schopností příliš nedisponují. Daná metoda se aplikuje u listnatých dřevin, které mají schopnost tvorby adventivních kořenů (Högberg, 2003).

3.3.3 Semenné sady

Semenný sad je cílená výsadba, jehož důvodem založení je maximální produkce geneticky kvalitního osiva určeného pro obnovu lesních porostů. Vzniká vegetativně nebo generativně a jejich zakládání se řídí směrnici a legislativou.

Každý zdroj reprodukčního materiálu, tedy i semenné sady musí být uznány. V České republice vede jejich evidenci pověřená osoba, tedy Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem (ÚHÚL). Existuje rejstřík, v kterém je pro každou evidovanou jednotku veden: druh dřeviny, kategorie reprodukčního materiálu, typ zdroje, evidenční číslo, poloha, nadmořská výška nebo výškové pásmo, plocha, původ a v případě testovaného reprodukčního materiálu údaj o tom, zda se jedná o geneticky modifikovaný organismus (Kaňák et al, 2008). Tento rejstřík je dostupný ve webové aplikaci ERMS2 na www.eagri.cz.

Semenný sad lze za zdroj reprodukčního materiálu uznat v kategorii kvalifikovaný, popř. testovaný. Jeho uznání upravuje § 15 zákona č. 149/2003 Sb., tento zákon taktéž definuje uvádění reprodukčního materiálu do oběhu.

První semenný sad byl založen ve Švédsku v roce 1947 ve Varmlandu. V ČR započalo zakládání semenných sadů v roce 1956 ve Vizovicích, kde byla založena první pokusná plocha s roubovanci modřínu dr. Gustavem Vincentem (Musil et al, 2007).

Podmětem k zakládání sadů a k jejich rozšíření je dlouhá periodičita plodnosti lesních dřevin, neplodnost či malá a nekvalitní plodnost v důsledku působení nepříznivých přírodních poměrů v průběhu vývoje dřeviny. Dalším faktorem je usnadnění přístupu pro sběr reprodukčního materiálu. Východiskem se z toho důvodu stalo *vegetativní množení* lesních dřevin. To umožnilo kontrolu sběru semenného materiálu, možnost řízeného vzájemného opylování vybraných kvalitních jedinců a pěstování materiálu v příznivějších přírodních podmínkách.

Další výhodou semenného sadu je kontrolovatelné křížení a očekávaný heterózní efekt vybraného materiálu (Paule, 1992). Nicméně jsou zde i nevýhody, jako je riziko zúžení genetické variability výběrové populace (Vašíček, 1992). V poslední době dochází ke značným změnám klimatu a negativním změnám životního prostředí vlivem antropogenního působení. Semenné sady jsou proto skvělým směrem pro záchranu genofondu lesních dřevin, a především k získání požadovaného genetického zisku (Ivanek, 2010).

Druhým způsobem vzniku semenných sadů je *rozmnožování generativní*, jinak nazýván jako jádrový. Tyto sady vznikají ze semenáčků, které vzniknou volným sprášením nebo kontrolovaným opylením. Jejich zakládání, je výborným řešením pro druhy dřevin schopné vykazovat plnou plodnost v nízkém věku (Kaňák et al, 2008). V případě klonové výsadby se dřeviny vyznačují pozdějším kvetením i plodností.

V ČR se nejčastěji lze setkat s klonovými výsadbami. Klony jsou ramety získány z vybraných ortetů roubováním, řízkováním, mikrovegetativním množením, hřížením nebo dělením. Při výběru klonu musí výběr probíhat dle daných zásad. Za prvé při přenosu klonů se musí dodržovat zásad PLO, za druhé se přenosy reprodukčního materiálu řídí vyhláškou č. 139/2004 Sb. Jako poslední se musí respektovat přenosy klimatických ekotypů (Kaňák et al, 2008).

Semenné sady je možno rozlišit dle jejich převažující funkce:

- a) *Provozní (produkční)* semenné sady sloužící především k produkci kvalitního osiva pro umělou obnovu.
- b) *Klonové archivy* vznikají na základě šlechtitelských programů, za účelem zachování cenných genotypů a experimentálním pracím.

- c) *Speciální (hybridizační)* semenné sady jsou zakládány pro cílené vzájemné křížení ekotypů.
- d) *Udržovací (konzervační)* semenné sady mají za cíl zachování genofondu populací.

Obecně lze říci, že hlavním cílem semenných sadů je zvyšování genetického zisku, kterého docílíme při stanovení šlechtitelských programů. Jejich efektivita je závislá na četnosti realizovaných šlechtitelských cyklů, které se skládají ze šlechtění → testování → rozmnožování. N-tými selekčními cykly v rámci šlechtitelských populací se docílí v semenných sadech až n-tých generací (Ivanek, 2010). První generace je založena jedinci na základě vyselektovaného materiálu z mateřského porostu, pouze na základě fenotypových znaků a vlastností. Tyto semenné sady jsou neotestované.

Semenné sady druhé generace a vyšší jsou založeny z vybraných pozitivně geneticky ověřených klonů ze semenného sadu první generace na základě biometrického měření, fenotypového šetření a genetických analýz. K zakládání sadů vyšších generací jsou pak vybírány klony, jejichž vlastnosti jsou geneticky podmíněné, popřípadě je možné ze sadu první generace jen odstranit geneticky nevhodné jedince (genetická probírka) (Kaňák et al, 2008).

V případě je-li známa pouze matka, je prováděno testování polosesterských potomstev a semenný sad jeden a půl té generace se zakládá na vybraných pozitivně geneticky ověřených klonech ze sadu první generace (Ivanek, 2010).

3.3.4 Šlechtitelské metody

Šlechtitelské metody se z hlediska fenotypové proměnlivosti rozlišují dle variační šířky. Pokud se variační šířka zužuje, tak se jedná o šlechtění dřevin metodou výběru (individuální nebo hromadný výběr). Nebo se variační šířka populace rozšiřuje, tzn. že se generují jedinci s novými kombinacemi dědičných vloh (Paule, 1992), v tomto případě se jedná o metodu novošlechtění.

Šlechtění metodou výběru je obdobou nahrazení výběru přirozeného. Jednotlivé stromy se selektují na základě požadovaných fenotypových znaků. Vybrané selektované stromy poté slouží k zakládání semenných sadů, klonových výsadeb, k testům potomstev a jiným šlechtitelským pokusům. Výběr jednotlivých stromů se odráží v závislosti na daném šlechtitelském cíli. Selektují se jedinci, kteří vykazují vysokou odolnost, jedinci brzo rašící nebo jedinci vykazující značné tloušťkové přírůsty apod. Lze také používat přístupu

hromadného výběru, tohoto výběru se využívá v případě vykazuje-li populace vysokou míru heterogenity. Využívá se při probírkách, obnovných způsobech a při uznávání lesních porostů ke sběru semen (Pospíšil, Kobliha, 1988).

Hybridizace, mutační šlechtění a genové manipulace jsou metody spadající do kategorie novošlechtění, při těchto způsobech se vytvářejí nové odrůdy lesních dřevin.

3.3.4.1 Selekcce

Selekcce je nástroj používaný pro záměrné zlepšování populací, cílem je změna genového složení. Selekcí vybraných znaků se zvyšuje frekvence příznivých alel. Genetického zisku v daném znaku lze dosáhnout pouze pokud selektovaná populace má vyšší frekvenci příznivých alel než populace základní. Selekcce se zaměřuje na vyhledávání a udržení jedinců, kteří vykazují lepší kombinaci alel, znamená to, že cílem není generování nové variability či vznik nových mutací (White, 2007).

Umělý výběr, jak již bylo zmíněno, se uskutečňuje na základě žádoucího fenotypového projevu. V přirozeném prostředí o selekci rozhoduje evoluce, která se nedá předpovídat. Cílem šlechtění je tedy záměrné usměrňování evolučního vývoje (Brown, 2014). Aby byl šlechtitelský program s využitím selekcce úspěšný, musí být splněny některá základní kritéria. Za prvé, selektovaný materiál musí být vybírán na základě správných fenotypových projevů, tzn. že výběr musí provádět jen odborně zaškolená zkušená osoba. Za druhé, vybíraný materiál musí mít co nejvíce genetické povahy. Bez genetické složky není možno dosáhnout žádného pokroku ve šlechtitelském programu, protože v takovém případě mezi pozorovanými rozdíly nebude dědičný vztah, ale bude převažovat reakce na prostředí (Brown, 2014). Selekcce se rozlišuje také podle toho, zda se jedinci s nežádoucími znaky z populace vyřazují. Jedná se o *negativní* selekci. Nebo se z populace vybírají jen ti nejlepší jedinci k rozmnožování, v tomto případě se jedná o selekci *pozitivní*. V obou případech je pozornost zaměřena na extrémní konec rozdělení variability znaku (Brown, 2014).

Podstatou selekcce nejlepších jedinců je realizace a tvorba *genetického zisku* ΔG , avšak je třeba brát v úvahu, že současně s tím dochází také ke ztrátě genetické diverzity (Brown, 2014). Podstatou genetického zisku je odezva na selekci, té je věnována pozornost v pozdější kapitole.

$$\Delta G = h^2 * S = i * h^2 * s$$

$$i = S/s$$

Dle rovnice si lze všimnout, že efektivita selekce závisí na 3 faktorech (Paule, 1992):

- 1) *heritabilitě* (h^2) – se zvyšující heritabilitou stoupá efektivita selekce, charakterizuje se jako podíl genotypové proměnlivosti ku celkové fenotypové proměnlivosti;
- 2) *selekční intenzitě* (i) – podíl selektovaných jedinců k celkové populaci z které se uskutečňuje výběr, je možné ji ovlivňovat;
- 3) *směrodatné odchylce* (s) - vyjadřuje celkovou proměnlivost sledovaného znaku vybraných jedinců;
- 4) *selekční rozdíl* (S) vyjadřuje rozdíl mezi průměrem znaku selektované části populace a průměrem znaku původní populace

3.3.5 Testy potomstev

Použije-li se ve šlechtitelském programu metoda selekce individuální nebo hromadná, vybírá se materiál na základě dobrého fenotypu a genetická hodnota není známá. Je tedy nutné provést testy potomstev, které poskytnou informace o genetické hodnotě vybraného materiálu. Na základě testů potomstev, lze určit které vlastnosti mateřských stromů, skupin stromů jsou dědičně podmíněné a které jsou výsledkem působení prostředí. Na základě výsledků se poté provádí odstranění geneticky nevhodných jedinců (tzv. genetická probírka).

3.3.6 Poznatky k využívání klonů v lesnictví

Vegetativní množení za použití selekce na základě hodnocení genetických markerů usnadní nasazení genetického pokroku. Pomocí tohoto způsobu, lze přesněji předpovědět vlastnosti sadebního materiálu než při použití semen z běžného porostu. Takto geneticky vybraný materiál je flexibilnější ke změnám klimatu, životního prostředí a využití lesa. (Rosvall et al., 2019). Jak uvádí Wu (2019) při použití klonových výsadeb je možné získat 5-25 % dodatečného genetického zisku ze šlechtitelského materiálu.

Použití klonů v lesnictví je spojeno s určitými riziky: neúspěchem výsadby, ztrátou diverzity lesa a krajiny a ztrátou genetického zisku související s úspěšností množení. Tyto rizika se nejjednodušeji minimalizují použitím směsí klonů s dostatečnou variabilitou (Burdon, 2001; Burdon a Aimers-Halliday, 2003). Při výsadbě porostu by mělo být cílem všechny klony namíchat, tím dojde ke snížení propojenosti mezi rametami klonů (Prospero a Cleary, 2017) a sníží se negativní aspekt inbreedingu.

Pro udržení zdravých a nadějných klonových porostů, by měly být brány v potaz tyto tři důležitá kritéria: chyby z výběru, genotypová diverzita a genová diverzita (Ingvarsson and Dahlberg, 2018). Negativním dopadům, těchto tří kritérií se dá předcházet správným počtem klonů. Genová diverzita je potřeba, protože udržuje produktivitu a adaptibilitu porostu během celé doby obmýtí. Nízká genotypová diverzita může způsobit, že klonové porosty budou náchylnější k některým škůdcům a chorobám (Wu, 2019). Pro běžné škodlivé organismy může být využití klonů v lesnictví výhodné díky použití rezistentních nebo tolerantních klonů (Adams et al. 2016), což však vyžaduje rozsáhlé a dlouhodobé testování. Jako bezpečný počet se v literatuře uvádí 5-30 klonů. Doporučení pro klonové směsi je nejméně 6 klonů, ale preferovaný počet je 15-20, uvažovány jsou počty testovaných klonů. Volba vyššího počtu klonů s myšlenkou lepšího zabezpečení genetické variability porostu nemá žádnou přidanou hodnotu. (Wu., 2019).

Tyto navrhované počty klonů na porost pro zachování úrovně genetické variability, jsou použitelné bez ohledu na celkovou velikost osazované plochy. Současně platí, že čím větší plocha, tím více směsí klonů a tím více rozmanitého genetického materiálu bude ze šlechtitelského materiálu použito pro obnovu lesů a bude tak zabezpečena genová i genotypová diverzita.

Genetické variability porostu lze kromě zvýšení počtu klonů, dosáhnout také smícháním vegetativně rozmnožených semenáčků společně s klonovým materiálem. Tento postup je označován jako MOCAS (směs klonů se semenáčky) (Park et al., 1998).

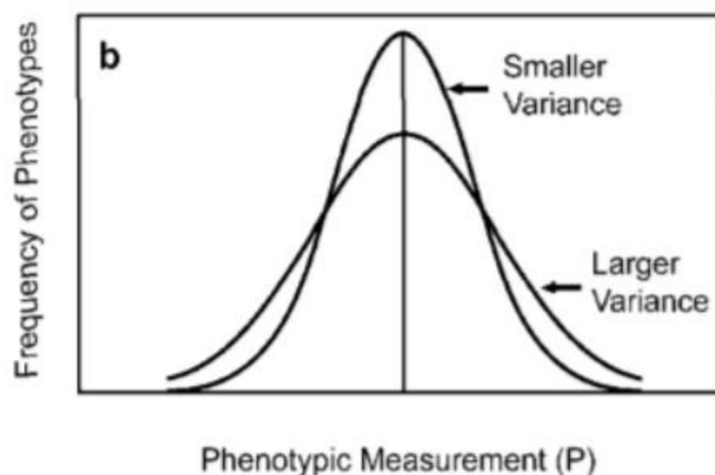
3.4 Fenotypová proměnlivost a její složky

Jak již bylo zmíněno, na fenotypovou expresi kvalitativních znaků se podílí mnoho genů malého účinku (též polygeny), ale současně na projev mají vliv podmínky životního prostředí organismu, a to ať už působí kladně či záporně. V případě studia fenotypového znaku, je třeba určit jeho měřitelnou hodnotu. Platí, že na základě fenotypové hodnoty lze odhadnout genotypovou hodnotu znaku (Hruban a Majzlík, 2002). Kvalitativní vlastnosti jsou tedy znaky měřitelné, proto se při jejich studiu využívá biometrických metod. Zjišťují se charakteristiky jako je výška, tloušťka kmene, sbíhavost, rychlost růstu, frekvence kvetení, produkce semen a mnoho dalšího.

Proměnlivost znaků není sledovatelná u jedince nýbrž se sleduje z pohledu celé populace. Typická je různorodost jedinců, která dává populaci polymorfický charakter.

Takový charakter je důsledkem vlivu neustálého mutačního procesu, současně s procesem křížení (Hruban a Majzlík, 2002).

Protože jedinci v populaci jsou zastoupeni v různých četnostech a v různých stupních sledovaného znaku. Fenotypový projev kvantitativního znaku nabývá charakteru křivky normálního rozdělení (Gaussovy křivky). K popisu distribuce fenotypu je nutné určit střed distribuce (průměr) a variabilitu (variaci, rozptyl) (Hruban a Majzlík, 2002).



Obr. 7: Dvě křivky znázorňující normální distribuci se stejným průměrem, ale různou variací fenotypu (White, 2007)

Nejvyšší četnost znaku v populaci se nachází uprostřed grafu a oboustranně rovnoměrně od tohoto středu klesá. Současně těmito směry roste a klesá pravděpodobnost výskytu znaku. Gaussova křivka je funkcí o dvou proměnných, kde vodorovná osa označuje pravděpodobnost výskytu určovaného kvalitativního znaku a vertikální osa představuje počet jedinců v daném souboru populace. Obecně lze říct, že většina jedinců populace se bude přibližovat střední hodnotě a malé procento se bude od střední hodnoty výrazně odchylovat. Tvar křivky grafu je závislý na velikosti směrodatné odchylky. Plochosť křivky také vyjadřuje velikost fenotypové variability populace, čím ploššího charakteru křivka nabývá, tím je rozdělení populace rovnoměrnější fenotypově variabilnější a naopak.

3.4.1 Výchozí fenotypové parametry populace

Popisná statistika je základní analytickou metodou, kterou lze popsat hlavní parametry definující populaci.

Průměr (střední hodnota) je středovou hodnotou distribuce znaku. Určí se jako aritmetický průměr všech naměřených hodnot znaku dělený počtem měření.

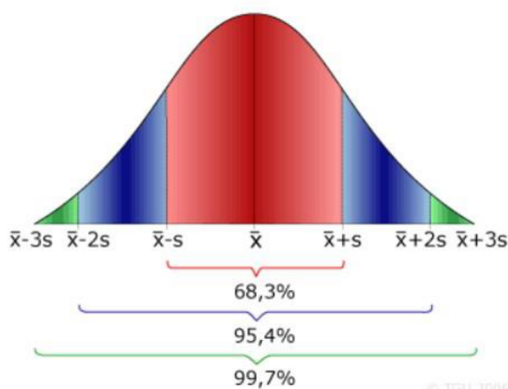
$$\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$$

Rozptyl (variance) vyjadřuje míru variability znaku. Definována je jako součet čtverců odchylek od průměru u jednotlivých naměřených hodnot znaku. Pro rozptyl se užívá znaků σ^2, s^2, V .

$$s^2 = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}$$

Směrodatná odchylka vyjadřuje proměnlivost znaku v jednotkách měřené veličiny. Je možné ji také odvodit geometricky z grafu normálního rozdělení.

$$s = \sqrt{s^2}$$



Obr. 8: Křivka normální distribuce fenotypového znaku (<http://user.mendelu.cz/urban/vsg3>)

Variační koeficient (v %) Vyjadřuje relativní míru variance. Slouží k porovnání variability s různými dalšími znaky.

$$v = \frac{s}{\bar{x}} \times 100$$

Střední chyba průměru (s_x) charakterizuje přesnost odhadu průměru, čím větší je velikost souboru, tím je odhad parametru přesnější. Platí čím menší hodnota s_x je, tím je odhad spolehlivější.

$$s_x = \sqrt{\frac{s^2}{n}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

Dalším důležitým měřítkem znaků je genetická korelace. Často se sleduje více znaků, které na sebe vzájemně působí v různých vztazích. Korelací se proto určuje možná existence vzájemného vztahu mezi těmito znaky (x, y), přičemž **korelačním koeficientem (r_{xy})** se hodnotí vzájemná těsnost vztahů mezi znaky (x, y). Možná existence závislosti mezi znaky může být podmíněna vazbou genů nebo pleiotropním účinkem (jeden gen se podílí svým

účinkem na realizaci více znaků), v takovém případě lze očekávat změnu znaku „x“ vyvolanou změnou znaku „y“ a naopak (Hruban a Majzlík, 2002). Korelační koef. nabývá hodnot $(-1,1)$, přičemž nulová hodnota znamená vzájemnou nezávislost znaků, kladná přímou úměrnost a záporná nepřímou úměrnost.

$$r_{x,y} = \frac{cov\ x}{\sqrt{var\ x \times var\ y}} = \frac{\sum(x-\bar{x}) \times (y-\bar{y})}{s_x \cdot s_y} \quad s_r = \sqrt{\frac{1-r^2}{n-2}}$$

Existuje výsledek korelace, kdy jeden znak bude závisle a druhý bude nezávisle proměnnou. V takovém případě dochází k regresi a je třeba její velikost vyjádřit pomocí **regresního koeficientu** (b_{xy}, b_{yx}).

$$b_{xy} = \frac{cov_{xy}}{s_y} \quad b_{yx} = \frac{cov_{xy}}{s_x}$$

3.4.2 Koncept kvantitativní genetiky

Koncept kvantitativní genetiky je následující, jestliže je fenotyp projevem genotypu v daném prostředí, lze zapsat vztah mezi těmito dvěma proměnnými takto:

$$P = G + E \quad \text{u populace: } \sum P = \sum G + \sum E$$

Změřená fenotypová hodnota (P) je výsledkem působení genotypové hodnoty organismu (G) a prostředí (E). Přičemž se předpokládá, že hodnoty G a E jsou nezávisle proměnné a interakce mezi nimi je rovna nule ($GE=0$).

Jestliže platí daný vztah, pak variance celkové fenotypové populace σ_P^2 je součtem variance podmíněné dědičností σ_G^2 a variance podmíněné prostředím σ_E^2 , platí pro nehomogenní materiál klonů vztah:

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$$

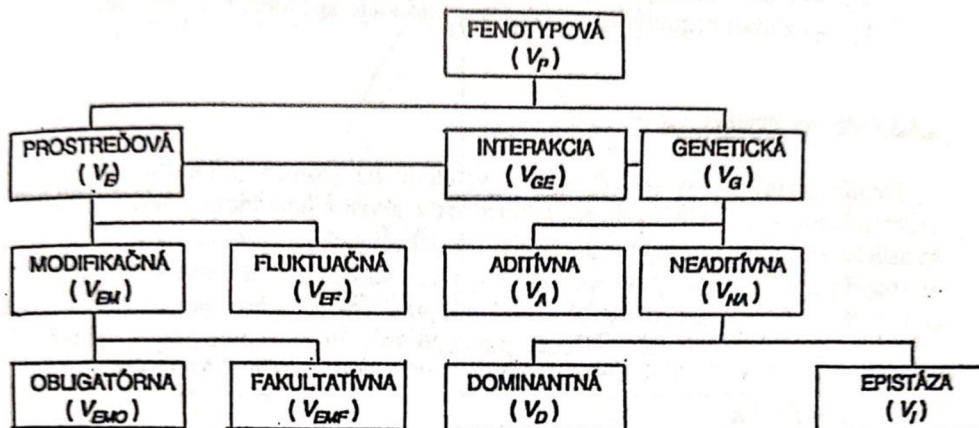
V případě sledování znaku v homogenním materiálu klonů, jsou genotypy shodné a zjišťovaná proměnlivost je způsobena pouze negenetickými vlivy prostředí, pak platí že $\sigma_P^2 = \sigma_E^2$ (Hruban a Majzlík, 2002).

Genotypová hodnota (G) je souborem aditivní složky (A) a neaditivní složky (NA) skládající se z dominance (D) a interakce (I).

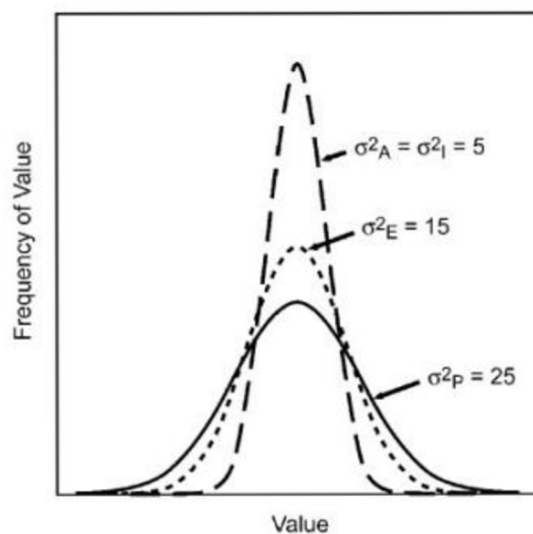
$$G = A + D + I \quad (NA = D + I)$$

Rovněž **proměnlivost ovlivněná prostředím** obsahuje dvě složky. Prostředí působí na všechny členy populace dvěma způsoby, stále (E_p - modifikační proměnlivost) a krátkodobě jednorázově (E_t - flukuační proměnlivost). Variačně lze celkovou fenotypovou proměnlivost vyjádřit jako součet všech dílčích složek:

$$\sigma_P^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_{E_p}^2 + \sigma_{E_t}^2$$



Obr. 9: Složky fenotypové proměnlivosti (Paule, 1992)



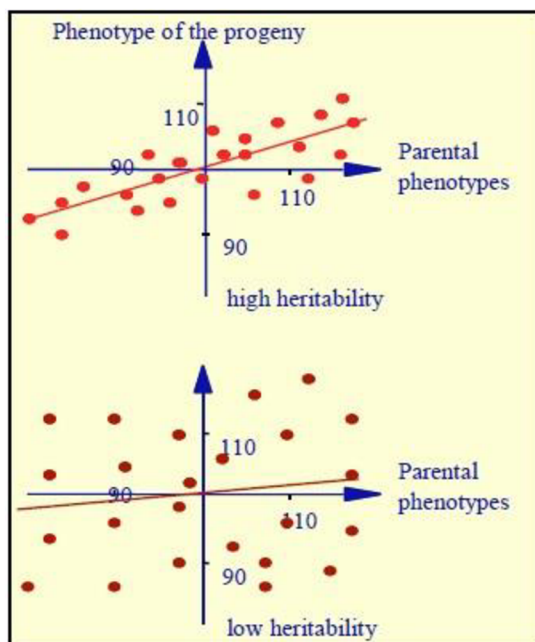
Obr. 10: Účinky základních složek na celkový fenotypový rozptyl organismu σ_P^2 : aditivní variance σ_A^2 , neaditivní variance σ_I^2 a variance způsobená vlivy prostředí σ_E^2 . Pro hypotetický znak platí $\sigma_P^2 = 25$, $\sigma_A^2 = 5$, $\sigma_I^2 = 5$, $\sigma_E^2 = 15$, $h^2 = 0,20$ a $H^2 = 0,40$ (White, 2007).

3.4.3 Heritabilita

Dalším důležitým pojmem je heritabilita neboli dědivost, vyjadřuje podíl celkové fenotypové proměnlivosti podmíněné dědičností. Je důležitým genetickým parametrem ve šlechtitelství i v evoluci, jelikož na její hodnotě závisí metoda výběru. Platí pouze v určitém čase, v konkrétních podmínkách a určuje se pro danou populaci.

Význam heritability je zobrazen na obr.5. Do grafu jsou vyneseny fenotypy potomků oproti fenotypům jejich rodičů. V horní části obrázku je zobrazena dobrá shoda a vysoká dědičnost. Znamená to, že z rodiče s dobrým fenotypem vzniknou potomci dobrého

fenotypu, tento znak dává ve šlechtitelství možnost na jeho zlepšení. V dolní části obrázku je zobrazena shoda nepříznivá, a tudíž dědičnost nízká. V takové situaci je nemožné identifikovat dobré genotypy prostřednictvím jejich fenotypů (Eriksson et. al., 2013).



Obr. 11: Heritabilita (Eriksson et al., 2013)

Jestliže je při metodě umělého výběru cílem zlepšování znaku, je zapotřebí vyloučit možnost, že byla variabilita znaku výlučně podmíněna prostředím. Při výběru se vychází u jednotlivců z velikosti odchylky od průměru. Přičemž velká odchylka od průměru bude selekčně výhodná pouze za předpokladu, že bude podmíněná z větší části genotypově (Hruban a Majzlík, 2002).

Úspěchem selekce je zjištění, jakou mírou se na projevu kvantitativního znaku podílí dědičnost, ta se hodnotí *koeficientem dědivosti* (h^2), který nabývá hodnot $\langle 0, 1 \rangle$.

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2}$$

Blíží-li se h^2 k nulové hodnotě, pak o proměnlivosti znaku rozhoduje výlučně prostředí, tento stav je pro selekci nežádoucí. V případě nabývá-li h^2 hodnot blíží se jedné, pak o proměnlivosti znaku výlučně rozhoduje genotyp, což je pro selekci žádoucí. Jestliže $h^2 = 1$ nejedná se o kvantitativní znak, ale o znak kvalitativní (Hruban, Majzlík, 2002).

Znaky dle uvedené hodnoty h^2 lze kategorizovat na nízko dědivé ($h^2 \leq 0,3$), středně dědivé $0,31 \leq h^2 \leq 0,50$ a vysoce dědivé $h^2 \geq 0,5$ (Hruban, Majzlík, 2002).

Dědivost je dvojího druhu. Jak již bylo zmíněno, genotypová proměnlivost se skládá z aditivní složky (σ_A^2) a neaditivní složky (σ_I^2) obsahující dominanci a epistázi, z toho vyplývá že:

- **Dědivost v širším slova smyslu (H^2 ; broad – sense heritability)**, je definovaná jako poměr celkové genetické variance k celkové fenotypové varianci:

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2}{\sigma_P^2}$$

- **Dědivost v užším slova smyslu (h^2 ; narrow – sense heritability)**, je definována jako poměr aditivní složky genetické variance k celkové fenotypové varianci:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

Obě veličiny mohou nabývat hodnot v intervalu $(0, 1)$, ale dědivost v užším slova smyslu nikdy nebude dosahovat vyšších hodnot než dědivost v širším slova smyslu. Je třeba mít na paměti, že ke každému výpočtu koeficientu dědivosti (H^2 a h^2) je vztažena chyba, proto je třeba počítat i jejich střední chyby, případně intervaly spolehlivosti (Paule, 1992).

Jak dědičnost v úzkém slova smyslu, tak dědičnost v širokém slova smyslu jsou specifické pro daný znak, danou populaci a jsou značně ovlivněny homogenitou prostředí. Heritabilita musí být odhadnuta z polních pokusů potomstev, jelikož skutečná heritabilita nikdy není známa. Pro klonální potomstvo slouží odhad H^2 a pro generativní potomstvo odhad h^2 .

Přesný odhad heritability je obtížný, aby se minimalizovala velikost střední chyby vyžaduje testování velký počet klonů/rodin. Ve volně rostoucích porostech heritabilitu odhadnout nelze, tudíž k jejímu odhadu je zapotřebí oddělit vlivy prostředí působící na fenotyp od vlivů genetických, proto se selektuje vzorek stromů z přirozeně rostoucích porostů, vysází se na testovací plochu, která vyhovuje podmínkám šlechtitelského záměru a je dostatečně homogenní, aby testy potomstev vykazovaly co nejmenší zkreslení výsledků. Uplatňuje se myšlenka, že testovací plocha a porost na něm, nikdy nemůže zažívat stejný soubor působících vlivů prostředí jako porost původní.

Dědičnost znaků, také souvisí se stresem (např. odolností vůči chorobám, suchu nebo chladu), je-li tato vlastnost hodnocena, musí být v experimentálním prostředí tento konkrétní stresový faktor přítomen (White, 2007).

Cornellius (1994) provedl ve svých výzkumech mnoho odhadů pro heritabilitu v úzkém slova smyslu (h^2), z nichž lze vyvodit několik závěrů:

- 1) Přesnost odhadu znaku závisí na velikosti experimentu a homogenitě experimentálního prostředí, jelikož heritabilita je současně funkcí prostředí. Tzn. je-li velmi homogenní stanoviště, ve kterém populace vyrůstá, je heritabilita mnohem větší, jelikož rozptyl prostředí je menší.
- 2) Medián odhadu pro h^2 se ve většině znacích pohybuje mezi hodnotami 0,19 a 0,26, výjimku však tvoří specifická hmotnost dřeva, do které se zahrnuje výška, průměr, objem borky, přímost kmene a některé charakteristiky větvení.
- 3) Pro specifickou hmotnost dřeva je medián odhadu h^2 roven 0,48, což značí u této skupiny znaků silnější genetický vliv, než je tomu u znaků jiných.
- 4) Trendy v odhadech h^2 v důsledku druhových skupin nebo stáří se neprojevují.

Na základě výzkumných prací, které Cornellius podal lze konstatovat, že heritabilita v úzkém slova smyslu pro specifickou hmotnost dřeva se pohybuje v rozmezí 0,30 až 0,60, zatímco pro mnohé ostatní znaky růstu a tvaru kmene se pohybují v rozmezí 0,10 až 0,30 (White, 2007).

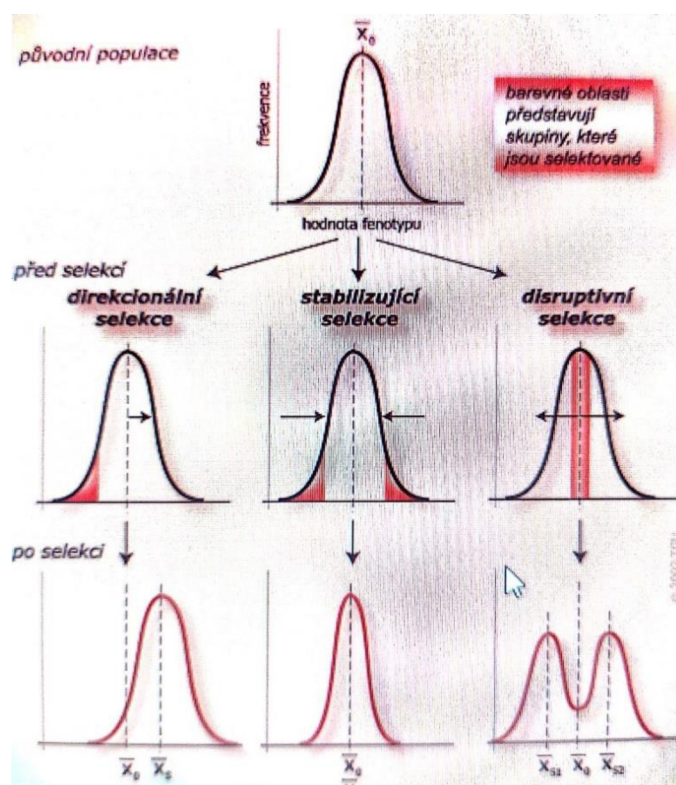
3.4.3.1 Heritabilita ve šlechtitelství

Přirozený vývoj populací je v neustálém pohybu. Hardy-Weinbergerova (H-W) rovnováha je v přirozených podmínkách neustále porušována řadou vnějších a vnitřních faktorů, které na populaci působí. Tento evoluční vývoj je zapříčiněn působícími systematickými a stochaickými (náhodnými) vlivy, které vyvolávají změnu genetické struktury populace. Evoluční faktory, které změnu způsobují jsou selekce, mutace, migrace a náhodný tlak (Morgenstern, 1996).

Principem jak přirozené, tak umělé selekce je výběr prováděn z kombinací příčin genetických i negenetických. Ale jen umělý výběr je úmyslně zapříčiněn člověkem na základě fenotypického pojevu. Selekcce se dělí se na tři typy:

- a) *Direkcionální (směrová) selekce* odstraňuje jedince na jednom konci křivky a upřednostňuje fenotypové extrémy na druhém konci křivky.

- b) *Stabilizující selekce* upřednostňuje fenotypy se středními hodnotami, tzn. že je udržována populace dobře adaptovaná na své prostředí. Eliminuje extrémy např. předrůstavé jedince, zaostávající atd. Populace vykazuje zvýšení celkové produkce dřevní hmoty.
- c) *Disruptivní selekce* nastává existuje-li dva nebo více fenotypových extrémů, dochází k eliminaci přechodných typů a může docházet k evoluci nových ekotypů nebo druhů.



Obr. 12: Typy umělé selekce (<http://user.mendelu.cz/urban/vsg3>)

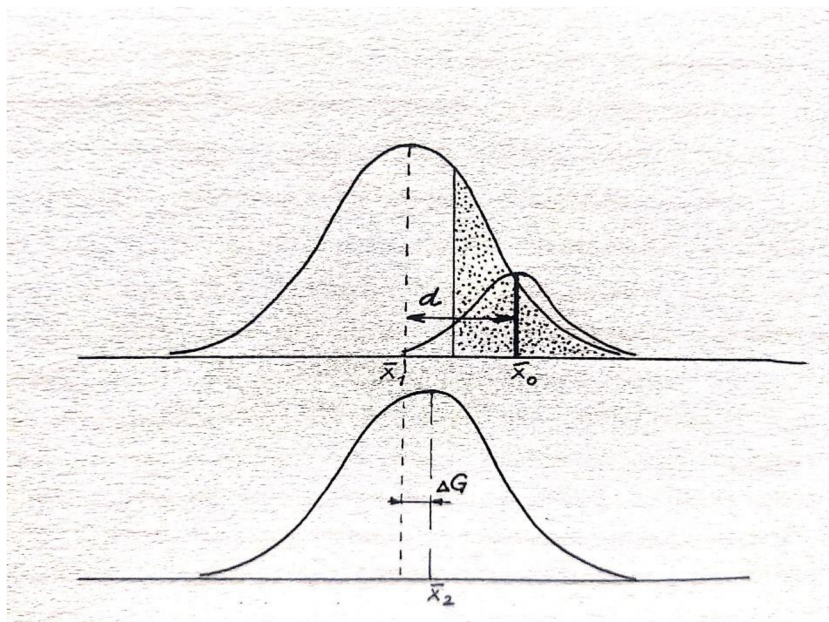
Příznivé i nepříznivé geny zastoupené v populaci vytváří genovou bilanci. Při šlechtitelství umělý výběr jednoho znaku vyvolá současně změnu i u jiných znaků a snaha o jeho rychlou změnu způsobí porušení genové balance, což se odrazí na snížení životnosti populace. Podle selektovaného znaku a jeho heritability existuje 5 typů odezvy na selekci (Hruban a Majzlík, 2002):

- 1) Rychlá počáteční odezva, později snižování odezvy – u znaků s vysokou heritabilitou.
- 2) Pomalá odezva na selekci končící dosažením určité hranice – typické pro znaky s nízkou heritabilitou.

- 3) Malá či žádná odezva na selekci – u znaků s velmi nízkou heritabilitou.
- 4) Pomalá dlouhotrvající odezva na selekci – vysoká možnost vzniku genových kombinací při nižší nezanedbatelné heritabilitě.
- 5) Rychlá odezva s poklesem účinnosti selekce – schopnost opětovného obnovení genetické variability při přerušení selekce.

Genetický zisk ΔG je důležitým ukazatelem efektivity prováděného šlechtění, u kvantitativních znaků se odezva na selekci vyjadřuje právě pomocí této hodnoty, která je definována jako rozdíl mezi průměrnou hodnotou znaku rodičovské populace (původní) a průměrnou hodnotou znaku v následující generaci potomků vybraných rodičů.

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



Obr. 13: Genetický zisk – znázornění odezvy na selekci (Hruban, Majzlík, 2002)

Selekční diferenciál (d) je rozdíl mezi průměrnou užitkovostí celé rodičovské populace (\bar{x}_1) a vybraných rodičů k rozmnožování (\bar{x}_0). Z obr. 5 je patrné, že po výběru vykazují vybraní potomci zlepšení průměrné hodnoty znaku genetickým ziskem, avšak došlo pouze ke zlepšení o určitou část selekční difference tzn. $\Delta G = d$ neplatí.

Existuje i takzvaná **realizovaná heritabilita**, ta se používá pro předpověď efektu selekce, v případě, že je znám genetický zisk a selekční diferenciál. Hodnota genetických přírůstků je odhadnuta zpětně po vypěstování potomstva ze selektovaných stromů.

Realizovaná heritabilita je někdy používána k nezávislému ověření dědičnosti znaku odhadnutými jinými metodami (White, 2007).

$$h^2 = \frac{\bar{x}_2 - \bar{x}_1}{\bar{x}_0 - \bar{x}_1} = \frac{\Delta G}{d}$$

3.5 Prostorová statistika

Při prostorové analýze se zjišťuje struktura rozptylu v daném pokusu. V případě vhodné struktury se použije k odhadům účinků v daném pokusu. Cílem prostorových modelů je získat přesnější odhady, vyloučením trendů způsobených faktory prostředí. Obecně jde o přizpůsobení prostorového modelu ke skutečným pozorovaným datům (Burgueno, 2000).

Hlavní myšlenkou **prostorové variance** je zjištění míry heterogenity pokusné plochy, pomocí prostorové autokorelace sousedících parcel definovaných řádky a sloupci. Míra heterogenity je zjišťována korelacemi mezi rezidui nacházejících se od sebe v různých vzdálenostech (Burgueno, 2000).

Cílem je vyhodnotit, zda uvažovaná proměnná v prostoru sleduje určitý vzorec. Není-li přítomen v rezidui žádný vzorec, korelace budou velmi nízké. Ale bude-li vzorec přítomen, rezidua si budou podobnější a korelace budou také vyšší (Burgueno, 2000).

Koncept prostorové korelace výstižně popsal Tobler (1970) ve svém prvním geografickém zákoně: všechno souvisí se vším, ale jen blízké věci spolu souvisejí více než věci od sebe vzdálené. Z toho vyplývá, že sousední pozorování mají tendenci být mezi sebou více konzistentní, jelikož je zde předpoklad, že na ně působí velmi podobné topografické, edafické a klimatické faktory. Proto skvělého využití zastává v mnoha oborech, v kterých lze nalézt jakékoliv prostorové vzorce nebo gradienty.

Variogram, původně nástroj oboru geostatiky, umožňuje studovat prostorovou genetickou strukturu, která je využitelná v oboru šlechtitelství (Wagner, 2004). Jde o nástroj, který se používá pro kontrolu přítomnosti cizí variability. Popisuje prostorové korelace bodových pozorování na uvažovaném prostoru. Variogram nabývá plochého charakteru, nemají-li rezidua žádný vzorec. Je-li přítomna cizí variabilita, vzorce jsou znatelnější a variogram nabývá zubatého charakteru. Je-li mezi rezidui velký rozptyl, jednotlivá pozorování jsou daleko od sebe vzdálená a pravděpodobnost variance se zvyšuje. S přibližující se vzdáleností jednotlivých pozorování se rozptyl mezi rezidui zmenšuje a

jedinci se tak v prostoru více ovlivňují a sdílejí více charakteristik (Gilmour, Gogel at. al, 2021).

Pro popis variogramů existuje mnoho modelů (exponenciální, sférické atd.) (Klimprová, 2009) a je třeba si uvědomit, že tyto modely jsou jen teoretické, to znamená, že nemusí přesně odpovídat zkoumaným datům. Dále je třeba mít na vědomí, že pro výpočet variogramu je potřeba mít minimální počet pozorování, aby byla funkce spolehlivá.

Statistický software **ASMreml** je schopný zpracovávat velké soubory dat se složitými rozptylovými modely. Umožňuje přizpůsobit lineární smíšené modely pomocí metody REML (Restricted maximum likelihood), která se používá k omezeným odhadům maximální pravděpodobnosti. Program je prakticky využitelný pro analýzu dat v mnoha směrech a oborech. Uplatňuje se pro analýzu (ne)vyvážených longitudinálních dat, analýzu opakovaných měření, analýzu jednorozměrných i vícerozměrných dat z chovu zvířat a genetiky, analýzu pravidelných nebo nepravidelných prostorových dat a jiné (Gilmour, Gogel at. al, 2021).

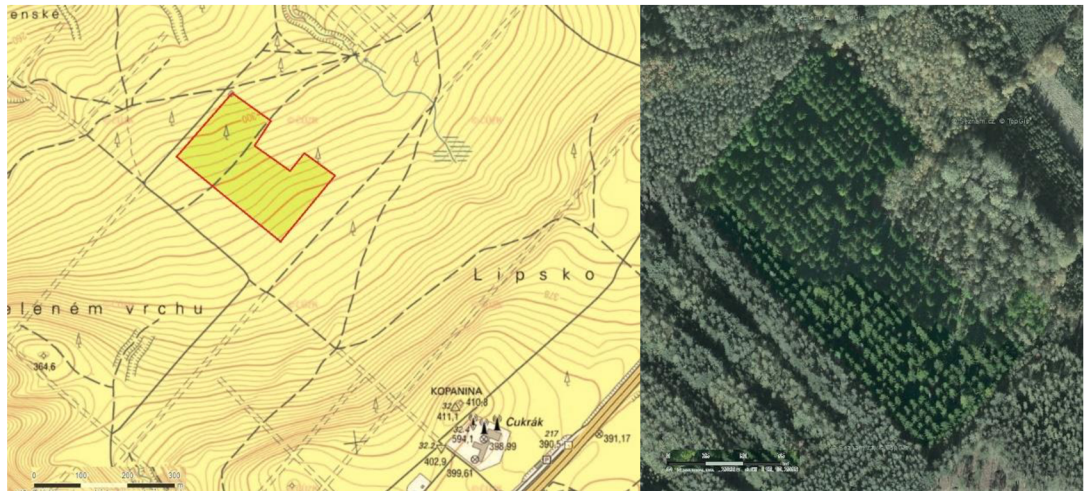
Metoda REML zjišťuje odhady parametrů, které jsou vzhledem k pozorovaným datům nepravděpodobnější, a to použitím funkce maximalizace věrohodnosti. Funkce vyjadřuje pravděpodobnost modelu sumou složek fixních efektů a složek variance a kovariance náhodných efektů (Gilmour, Gogel at. al, 2021). Vzhledem k tomu, že jsou k dispozici údaje o pozorování, poskytuje REML efektivní a konzistentní odhady parametrů.

Tento software a metoda je použita pro druhou část sofistikovanější analýzy naměřených dat, a to pro heritabilitu v závislosti na daných parametrech. Taktéž jsou tímto softwarem vytvořeny variogramy a vypočtena míra variability ekotypů. Pro určování šlechtitelských a genotypových hodnot se doporučuje používat neúplné blokové a řádkově-sloupcové modely (Isik at. al., 2017).

4 Vlastní práce

4.1 Klonový archiv

Zájmová oblast s klonovým archivem se nachází v prostoru souřadnic 49.9415939 N, 14.3488608 E. Lokalita je umístěna na území obce Jíloviště, asi 10 km jižně od Prahy, pod vrchem Kopanina. Na tomto vrchu se nachází vysílač Cukrák, podle něhož je nazývána tato experimentální plocha. Archiv se nachází v nadmořské výšce 290–320 m. Terén tvoří velmi mírný severozápadní svah.



Obr. 14: Poloha klonového archivu v mapě (www.mapy.cz)

Klonový archiv vznikl v letech 1970-1972. Na ploše se nachází padesáti letí roubovanci smrku ztepilého. Rouby pochází především z oblasti Čech a z menších částí územích Moravy. Zastoupeny jsou všechny tři ekotypy – vysokohorský, horský a chlumní.

O vzniku tohoto archivu pojednává vědecké sdělení Ing. Jiřího Šindeláře CSc. „Klonové archivy smrku ztepilého *Picea abies* Karst. na PLO Zbraslav – Strnady – polesí Jíloviště“. Následující poznatky v této kapitole jsou čerpány z tohoto pojednání.

Cíle výsadby klonových archivů:

1. Udržení a zabezpečení genotypu vybraných jedinců pro budoucí šlechtitelské využití.
2. Zabezpečení možnosti dalšího namnožení genotypu vybraných jedinců pro šlechtitelské využití. Klonový archiv má sloužit podle potřeby i jako matečnice pro další vegetativní množení.

3. Soustředění různých šlechtitelsky cenných a podle zvolených kritérií vybraných genotypů, takovým způsobem, aby je bylo možno využít snadno pro další šlechtitelské práce – především pro kontrolované křížení.
4. Využití pro pozorování, jejichž cílem je poskytnout představu o genetické podmíněnosti určitých vybraných vlastností stromů/klonů.

Vzhledem k technice založení klonových archivů I. a II. a rozmístění klonů, nebyly archivy založeny za účelem budoucího poskytování osiva. Nebyly zde zabezpečeny podmínky, které by zabránily vzájemnému opylení klonů a na lokalitách není zabezpečená žádoucí izolace od okolních porostů.

4.1.1 Stanovištní podmínky

Dle Samka (1962) geologickým podkladem plochy jsou jílovité algongické fylitické břidlice s různě silnými hlinitými sprašovými a svahovými překryvy. Půdu je možné charakterizovat jako středně hlubokou hnědozem, v dolních vrstvách silně skeletovitou. Svrchní horizonty půdy jsou hlinité, spodní těžší – jílovitohlinité. Všeobecně jde o půdy bohatší na skelet (částice > 2 mm).

Z hlediska chemického složení jsou půdy kyselé. Slabé na minerály, převážně velmi chudé na K_2O , CaO a P_2O_5 . Pórovitost je příznivá ve vrchních vrstvách, ve spodinách jsou fyzikální poměry příznivé méně.

Průměrná roční teplota v oblasti (1980-2016) je 8,6 °C a průměrný úhrn srážek činí 587 mm. (Tomášková, 2021).

Samek (1962) typologicky plochu charakterizoval jako černýšové doubravy (Melampyro-Quercetum). Před smýcením původní lesní porost tvořila převážně 60 - 80letá pařezina dubu zimního s vtroušeným habrem, břízou a lokálně nepříliš vitálním bukem. Malou příměs také tvořily vtroušené modřiny průměrného vzrůstu. Porost byl smýcen na holo a pařezy na plochách klučeny nebyly.

Smrk ztepilý vyniká širokou růstovou amplitudou a velkou adaptační schopností. Nicméně stanovištní poměry na této lokalitě nejsou pro smrk příliš vyhovující, protože jeho povrchová kořenová soustava je náročná na vzdušnou a půdní vlhkost (Cvrčková et. Máchová, 2013) a klima plochy je příliš suché a teplé, a půda minerálně chudá a vysychavá. Z důvodu nedostatku jiného vhodnějšího prostředí bylo nutno klonový archiv založit (Šindelář, 1975).

4.1.2 Roubovanci

V klonových archivech I. a II. je soustředěno celkem 243 klonových potomstev výběrových stromů. Tento materiál byl vybírán v letech 1962–1967 a byl vyhledáván podle principů uvedených ve směrnících pro uznávání lesních porostů a výběrových stromů ke sklizni osiva z r. 1996. Podle těchto kritérií bylo vyselektováno 125 stromů. Dále byl z hlediska fenotypické odolnosti proti průmyslovým imisím selektován materiál z oblasti Krušných hor. Odběr materiálu byl také proveden v západních Krkonoších v r. 1966, podnětem k tomuto sběru byl vznik značných polomů, při kterých byly poškozeny zbytky vysokohorských autochtonních porostů. Z této oblasti byly odebrány rouby z 15 nejtypičtějších vyvrácených jedinců. Rouby tedy pochází z různých druhů populací a při jejich výběru bylo cíleno na:

- a. morfologické znaky,
- b. podpora autochtonních populací,
- c. zachování populací smrků odolných vůči znečištění.

Materiál byl odebírán z různých ekologických podmínek a lesních oblastí. Často bylo ve výběru použito i velmi odlišných kritériích, je tedy velmi různorodý. Největší podíl klonů pochází z nadmořských výšek 700–800 m. Celkový rozptyl výšek je však v mezích od 360 do 1170 m. Výběrové stromy se pohybovaly v mezích nad 100 let, nejstarší v době měření vykázal věk 154 let. V Krušných horách se výběr uskutečnil v 60–70letých porostech. V případě morfologických znaků je výběr velmi rozmanitý.

Výsadba klonového archivu I. se uskutečnila v r. 1970. Bylo vysázeno celkem 1579 roubovanců ze 167 klonů na ploše o velikosti 2,84 ha. Klony pocházejí z 8 provenienčních oblastí: Brdy, Středočeská pahorkatina, Český les, Šumava, Českomoravská vrchovina, Hrubý Jeseník, Krušné hory, Krkonoše.

4.1.3 Výsadba klonového archivu

Materiál byl roubován v letech 1963–1968. Roubování se uskutečnilo z části ve skleníku a z části na volných záhonech. Podnoží bylo použito čtyřletých, výjimečně i tříletých smrkových sazenic. Na výzkumné plochy se roubovanci vysazovali 4 až 7 let po naroubování. Materiál byl velmi věkově i vyspělostně rozmanitý.

Výsadba roubovanců téhož klonu byla provedena do řad. Bylo tak provedeno z důvodu přehlednosti a jelikož se nejedná o semenný sad nebylo třeba dbát na náhodné rozmístění jednotlivých klonů, za účelem získání podmínek blízcím se možností

vzájemného rovnoměrného křížového opylování mezi jednotlivými klony. Principem výsadby bylo: 10 kusů roubovanců jednoho druhu, rozestupy do řad po 6 m, vzdálenost roubovanců v řadě po 3 m. Předpokladem byla redukce roubovanců klonu na 5 kusů, s úpravou na čtvercový spon 6x6 m do věku 25–30 let. Počty roubovanců však nebyly vždy ideální, jejich počty se pohybují od 4 do 12 kusů. Výsledky výsadby byly hodnoceny příznivě a ztráty po prvním roce výsadby byly méně než 7 % sazenic. Ztráty byly doplněny v následujícím roce z rezervního materiálu. Ani další rok se neobešel bez ztrát, nicméně ty byly taktéž nahrazeny rezervním materiálem.

4.2 Terénní sběr dat

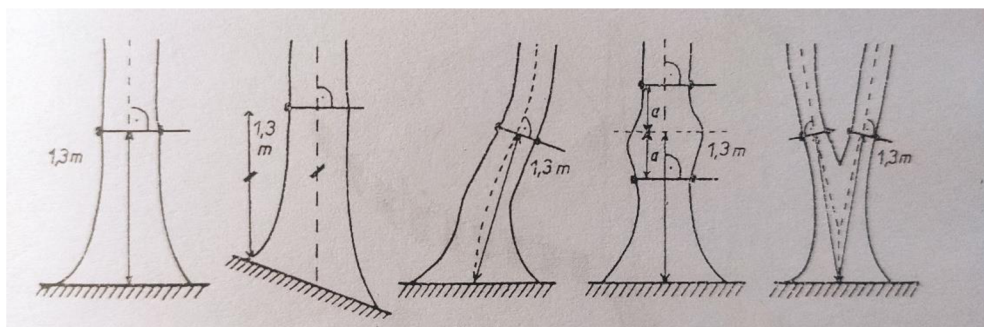
Pro provedení statistické analýzy, bylo nutné provést sběr potřebných dat. Samotný sběr proběhl v roce 2018 a z důvodu časové náročnosti probíhal v několika dnech v rozmezí měsíců srpen-září. Objektem sběru byl každý jednotlivý strom na výzkumné ploše. Každý jedinec výsadby byl označen plechovým štítkem (tomu tak již není) a je veden pod konkrétním pořadovým číslem. Kvalitativní dendrometrické charakteristiky, které byly zjišťovány jsou výška stromu, výčetní tloušťka a výška nasazení živé koruny. Tyto hodnoty byly určeny celkem pro 669 klonů. Dále z hlediska kvalitativních charakteristik byla v roce 2018 evidována mortalita a v roce 2022 v měsíci únor byla provedena její aktualizace.

4.2.1 Výčetní tloušťka

Výčetní tloušťka ($d_{1,3}$) se měří jako tloušťka příčného průřezu kmene, která je definována jako vzdálenost dvou rovnoběžných tečen vedených v protilehlých bodech obvodu průřezu. Jelikož kmen je nepravidelného tvaru a nabízí tak velké množství míst kde hodnoty měřit, zavádí se standardní místo, kde se veličina měří. Tato veličina je nazývána jako výčetní tloušťka, kvůli snadné dostupnosti a dobrému vyjádření tloušťky kmene, se měří ve výšce 1,3 m. Pomůcky, které jsou pro měření běžně využívány jsou průměrky. Při měření tlouštěk průměrkami je nutné dodržovat určitá pravidla pro přesné měření, tzn. správné přiřkládání průměrky a přesné čtení a měření ve správně výšce. Dodržování pravidel při provádění měření eliminuje co nejvíce nahodilých a systematických chyb (Šmelko a kol., 2003).

Při sběru hodnot pro tuto práci byla pro přesnost výčetní tloušťka měřena pro každý strom dvakrát s přesností na milimetry a současně byly dodržovány pravidla pro přesné

měření. Pro odčítání hodnot byly použity obyčejné neelektronické přesné taxační průměrky MANTAX BLUE s milimetrovým dělením stupnice.



Obr. 15: Pravidla pro přikládání průměrky při měření výčetních tloušťek (Šmelko a kol., 2003)

4.2.2 Výška stromu

Výška stromu (h) je kolmá vzdálenost mezi dvěma rovinami vedenými od paty až po vrchol stromu.

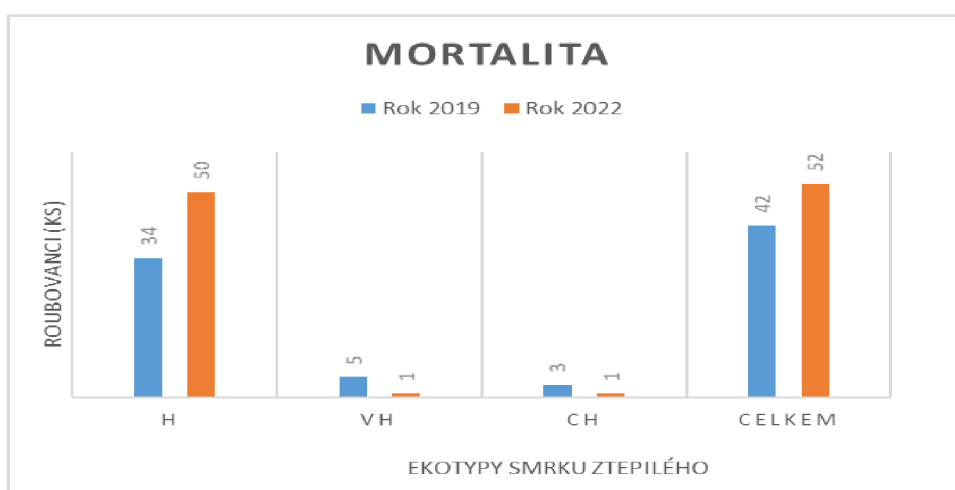
Pro její zjištění je možné využívat mnoha různých metod a pomůcek určených pro měření výšek. V našem případě bylo použito elektronického výškoměru VERTEX LASER 5 pracující na ultrazvukovém i laserovém principu. Pro měření bylo použito pouze ultrazvukového způsobu. Tento způsob je rozumným řešením při určování výšek v hustém porostu. Pracuje na principu automatického přepočtu změřené šikmé vzdálenosti a příslušného vertikálního úhlu na přesnou výšku měřeného objektu. Při ultrazvukovém měření je potřeba použít aktivní odrazku, tzv. transpondér, ten se umísťuje na měřený objekt. Paprsek při měření dopadne na místo, kam je zacílen a prostřednictvím transpondéru změří kolmou vzdálenost (pata-vrchol stromu). Toto je obrovská výhoda ultrazvukového měření, jelikož v případě laserového měření, se cílený paprsek odrazí od nejbližšího předmětu (např. listu) a namísto kolmé vzdálenosti přístroj naměří šikmou a výsledná výška bude nesprávně určena.

4.2.3 Nasazení živé koruny

Výška nasazení živé koruny se měří stejným principem jako celková výška stromu. Neměří se však po vrchol, ale po místo, kde začíná spodní okraj živé (zelené) koruny. Toto místo je ve skutečnosti poměrně problematické určit, ale u jehličnatých dřevin obecně platí, že se měří do místa, kde se v přeslenu nachází alespoň dvě živé větve a současně je tento přeslen součástí souvislé živé koruny.

4.3 Mortalita

V době sběru dat na výzkumné ploše bylo zaevidováno celkem 669 roubovanců z toho příslušelo, 610 ks k ekotypu horskému, 16 ks k ekotypu vysokohorskému a 43 ks k ekotypu chlumnímu. V roce 2019 činila celková mortalita smrku ztepilého na výzkumné ploše Cukrák 6,3 %. Po provedení šetření v únoru v roce 2022 se mortalita roubovanců navýšila přibližně o polovinu, aktuálně tedy činí 14,1 %. Za tento nárůst zřejmě může podkorní hmyz, který zasáhl v kalamitním rozsahu okolní porosty výzkumné plochy Cukrák a v různé míře postihl celé poleší Jíloviště. Zasáhl tak také naši experimentální plochu. V důsledku toho byla velká část roubovanců, nacházející se na horní hranici svahu, pokácena. Celkem bylo ze všech uhynulých roubovanců v roce 2022 pokáceno 83 %. Viz přílohač.1



Graf 1: Mortalita dle vyskytujících se ekotypů smrku ztepilého v r. 2019 a 2022

Rok/ekotyp	H	VH	CH	celkem
2019	34	5	3	42
2022	50	1	1	52
celkem (ks)	84	6	4	94
k celé ploše %	13,8	37,5	9,3	14,1

Tab. 1: Mortalita dle vyskytujících se ekotypů smrku ztepilého v r. 2019 a 2022, včetně procentuálního zastoupení vztáženého k celé ploše

Pozn.: H – ekotyp horský, VH – ekotyp vysokohorský, CH – ekotyp chlumní.

4.4 Analýza dat a výsledky

Při zpracování výsledků jsem se snažila postupovat od jednodušších metod analýzy ke složitějším. Při tom jsem měla na paměti zejména to, že práce musí být srozumitelná a případně použitelná i jako cenný zdroj informací pro budoucí výzkum

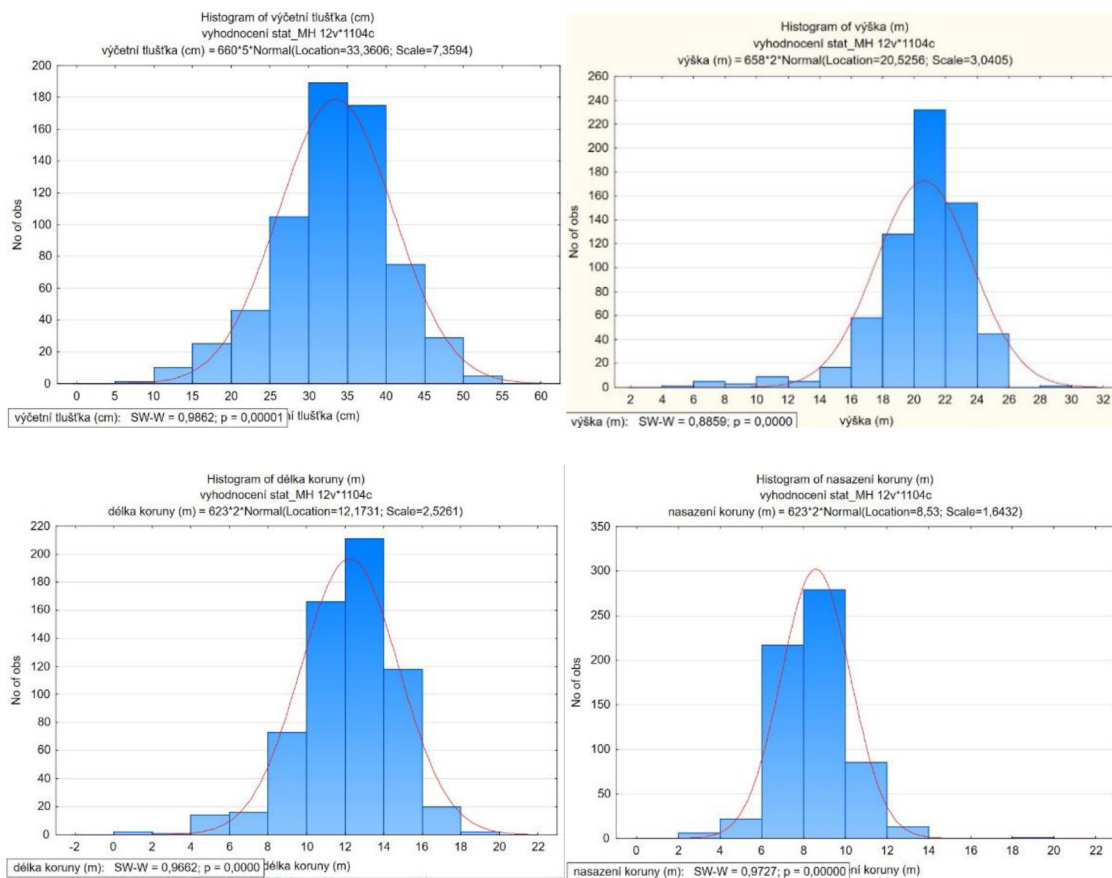
Při koncipování jednotlivých pokusů, resp. testů jsem se rozhodla respektovat princip vědeckého experimentu, respektive hypotézy, kdy důkaz platnosti závěru se provádí sporem. Podle toho jsem volila nulové hypotézy.

4.4.1 Úvodní analýza celého souboru naměřených dat.

V této části se zabývám základním zhodnocením souboru naměřených dat z hlediska jejich dalšího statistického zpracování. Protože cílem práce je prokázat variabilitu ekotypové příslušnosti roubovanců na výzkumné ploše Cukrák, **výchozí nulové hypotézy budou předpokládat, že variabilita mezi ekotypy neexistuje.**

4.4.1.1 Histogramy naměřených dat

Histogram je jedním z nejjednodušších statistických nástrojů, který je díky své jednoduchosti srozumitelný. Současně s tvorbou histogramu je otestována normalita získaných dat jako podmínka pro jejich další korektní statistické zpracování.



Graf 2: Rozložení výčetních tlouštěk, výšek, délek koruny a výšek nasazení koruny celého souboru (zleva)

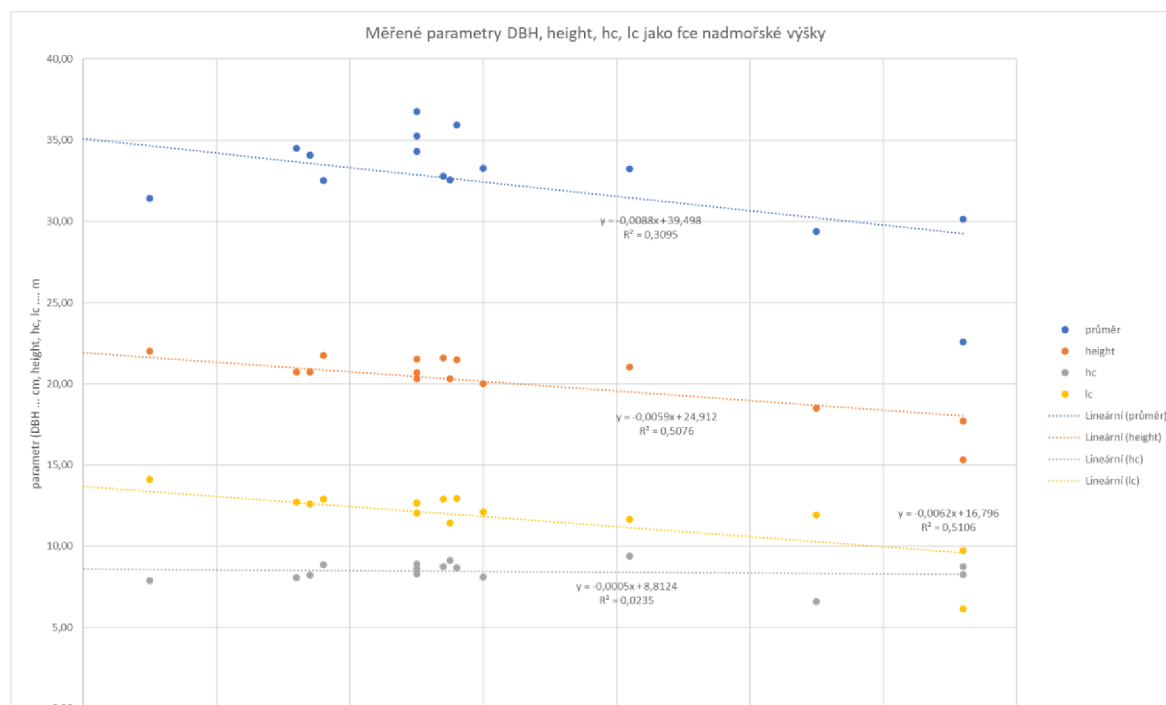
Všechny čtyři histogramy ukazují, že data mají podobu klasické Gaussovy křivky. To je v souladu nulovou hypotézou, že všechna data pocházejí z jednoho jediného souboru.

Všechny čtyři soubory měřených dat mají zcela jednoznačně normální rozdělení (pravděpodobnost jiného než normálního rozdělení $p = 0$), což se u rozsáhlých souborů dat dalo očekávat. Současně to ukazuje, že rozdíly mezi jednotlivými ekotypy budou pravděpodobně malé a variace v rámci běžného rozdělení rozdílů mezi ekotypy překryje.

4.4.1.2 Zkoumání vlivu původní nadmořské výšky roubu

Protože se mi nepodařilo prokázat histogramem a testem normality vnitřní variabilitu skupin naměřených dat způsobenou ekotypem roubu, hledala jsem v datech jiný možný zdroj variability. K dispozici jsem měla údaje o nadmořských výškách původu roubů a zkusila jsem ověřit závislost naměřených dat na nadmořské výšce formou lineární regrese. Z důvodu přehlednosti jsem pracovala s hodnotami agregovanými do skupin podle jednotlivých proveniencí (míst původu). Pokud bych postupovala podle jednotlivých rodin klonů, měli bychom pro další statistické zpracování příliš malé skupiny dat.

Tato analýza má platnost pouze v oboru 550–1150 metrů, v jiných výškách data k dispozici nejsou.



Graf 3: Závislost parametrů výčetní tloušťky, celkové výšky, výšky nasazení koruny a délky koruny na nadmořské výšce.

Lineární regrese **prokázala závislost tří ze čtyř měřených parametrů na nadmořské výšce** jako nezávislé proměnné.

Výška nasazení koruny (hc) se jeví jako prakticky necitlivá na nadmořskou výšku původu roubu a drží se trvale kolem 8,8 metru. Hodnota R^2 určující kvalitu regrese, je velmi nízká, v podstatě indikuje, že variabilitu výšky nasazení koruny vysvětluje nadmořská výška původu roubu jen z cca 2 %.

Celková výška (height) a délka koruny (lc) s rostoucí nadmořskou výškou klesá s prakticky shodným gradientem cca 6 mm na každý metr nadmořské výšky. R^2 naznačuje, že nadmořská výška původu roubu vysvětluje cca 50% variability u obou parametrů. Tato

shodnost je dána faktem, že délka koruny (lc) se počítá jako celková výška (height) – výška nasazení koruny (hc). Protože hc je na nadmořské výšce prakticky nezávislé (konstantní), je logické, že lc bude jen posunutím od height směrem dolů. Sejná situace pak musí být i u R^2 , které je prakticky shodné u obou parametrů.

Výčetní průměr (průměr, DBH) s rostoucí nadmořskou výškou klesá s gradientem cca 0,9 mm na každý metr nadmořské výšky. R^2 naznačuje, že nadmořská výška původu rouby vysvětluje cca 30% variability.

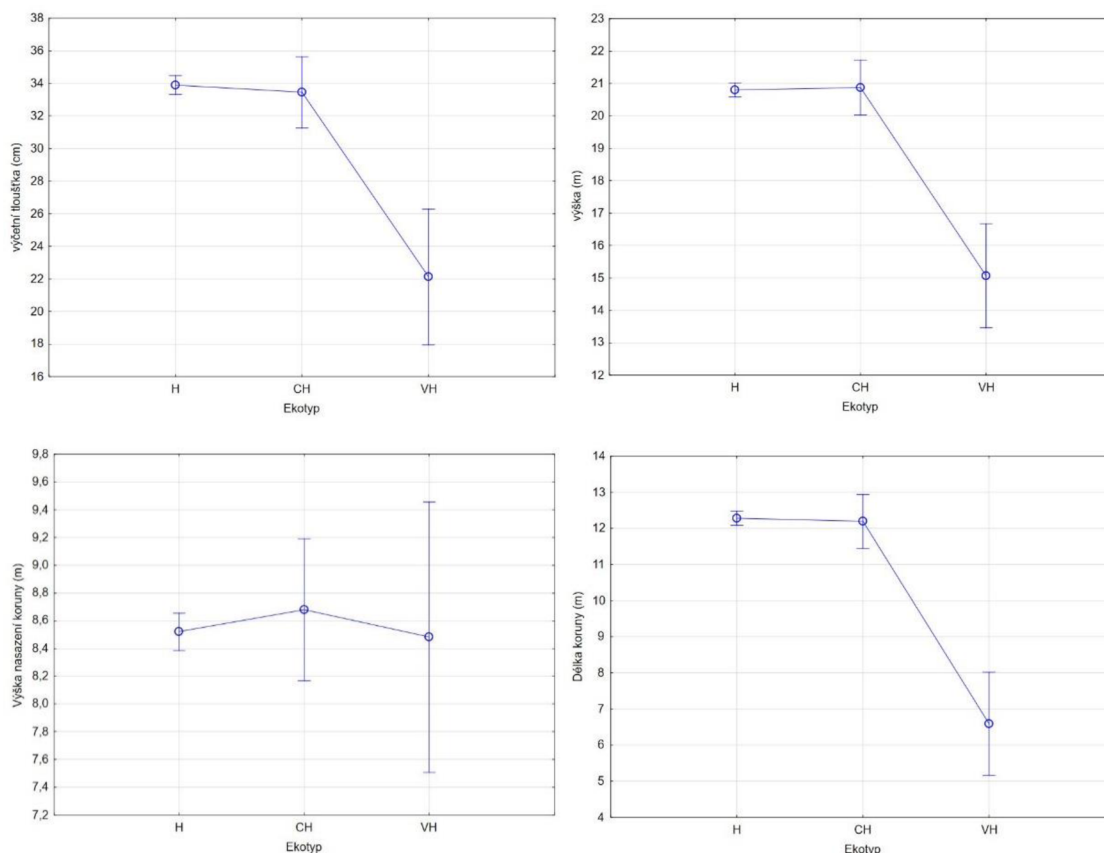
4.4.2 Analýza ekotypové rozlišitelnosti

4.4.2.1 Určení spolehlivosti odhadu průměrů podle skupin ekotypů

Pro určení odlišnosti souborů dat jsem se rozhodla použít silnější statistické nástroje, kterými jsem testovala proti sobě naměřené hodnoty podle jednotlivých ekotypů. Základní statistické zpracování ukazuje následující tabulka, která uvádí vždy průměrnou hodnotu, směrodatnou odchylku, spodní mez 95% spolehlivosti určení průměru měřené veličiny a horní mez 95% spolehlivosti určení průměru měřené veličiny. Výsledky z tab.2 jsou také následně interpretovány graficky graf.4.

Výčetní tloušťka (cm)					
ekotyp	počet měření	průměr	sm. odchylka	spodní mez -95,00%	horní mez 95,00%
H	572	33,888	0,294	33,31	34,465
CH	40	33,444	1,062	31,295	35,592
VH	11	22,127	2,65	16,223	28,031
Výška (m)					
ekotyp	počet měření	průměr	sm. odchylka	spodní mez -95,00%	horní mez 95,00%
H	572	20,8	0,113	20,577	21,022
CH	40	20,873	0,242	20,383	21,362
V	11	15,073	1,624	11,454	18,691
Výška nasazení koruny (m)					
ekotyp	počet měření	průměr	sm. odchylka	spodní mez -95,00%	horní mez 95,00%
H	572	8,52	0,067	8,39	8,651
CH	40	8,68	0,217	8,242	9,118
V	11	8,482	1,182	5,848	11,115
Výška koruny (m)					
ekotyp	počet měření	průměr	sm. odchylka	spodní mez -95,00%	horní mez 95,00%
H	572	12,279	0,102	12,078	12,48
CH	40	12,193	0,277	11,633	12,752
V	11	6,591	0,896	4,594	8,588

Tab. 2: Spolehlivost odhadů průměrů měřených veličin podle jednotlivých ekotypů



Graf 4: Grafická interpretace výsledků spolehlivost odhadů průměrů měřených veličin podle jednotlivých ekotypů z tab.2

Již prostým pohledem lze z těchto grafů konstatovat následující závěry, **výčetní tloušťka, výška i délka koruny** ukazují vždy stejný výsledek z **naměřených hodnot**:

- a) lze odlišit vysokohorský ekotyp (VH) od horského ekotypu (H) a chlumního ekotypu (CH).
- b) nelze odlišit horský ekotyp H od chlumního ekotypu CH

Podle výšky nasazení koruny není mezi ekotypy statisticky významný rozdíl. I zde se ukazuje, že pro potřeby rozlišení mezi ekotypy není výška nasazení koruny vhodný parametr.

Je třeba mít na paměti, že výsledný verdikt je negativně ovlivněn skutečností, že výčetní tloušťka, výška a délka koruny ekotypu chlumního vykazují významné odchýlení od normálních dat. Z polohy průměrů a intervalů spolehlivosti jejich odhadů ovšem lze odhadnout, že ani výrazným zvětšením vzorku ekotypu smrku chlumního bychom zřejmě nedosáhli průkazné odlišnosti mezi horským a chlumním ekotypem.

4.4.2.2 Tukeyho HSD test statisticky významných rozdílů mezi ekotypy

Data jsem následně podrobila Tukeyho HSD (honestly significant difference) testu. **Nulovou hypotézou je, že všechny ekotypy jsou stejné a že tedy skupiny naměřených dat od sebe nelze odlišit.** Pravděpodobnosti, že nulová hypotéza je platná jsou zobrazeny v následující tabulce. Červeně jsou uvedeny pravděpodobnosti popírající nulovou hypotézu, že mezi daty jednotlivých ekotypů není statisticky významný rozdíl. Písmena před jednotlivými hodnotami indikují, které skupiny měření se pravděpodobnost týká: tl je výčetní tloušťka, v je výška, dk je délka koruny, nk je výška nasazení koruny.

	ekotyp H	ekotyp CH	ekotyp VH
ekotyp H		tl 0,921408	tl 0,000022
		v 0,985202	v 0,000022
		dk 0,973911	dk 0,000022
		nk 0,823939	nk 0,996726
ekotyp CH	tl 0,921408		tl 0,000028
	v 0,985202		v 0,000022
	dk 0,973911		dk 0,000022
	nk 0,823939		nk 0,933337
ekotyp VH	tl 0,000022	tl 0,000028	
	v 0,000022	v 0,000022	
	dk 0,000022	dk 0,000022	
	nk 0,996726	nk 0,933337	

Tab. 3: Párové porovnání ekotypů v jednotlivých měřených veličinách

Pro lepší názornost lze výsledky uvádět i v procentech. Pokud tedy srovnáváme ekotyp H s ekotypem CH, pak můžeme konstatovat, že podle výčetní tloušťky je 92,1408% pravděpodobnost, že není rozdíl mezi daty H a CH; podle výšky je 98,5202% pravděpodobnost že není rozdíl mezi daty H a CH; podle délky koruny je 97,3911% pravděpodobnost, že není rozdíl mezi daty H a CH a podle výšky nasazení koruny je 82,3939% pravděpodobnost, že není rozdíl mezi daty H a CH. To znamená, že **na základě naměřených dat nelze od sebe odlišit soubory měření ekotypů H a CH.**

V případě ekotypu VH data (s výjimkou výšky nasazení koruny) ukazují, že pravděpodobnost že by ekotyp VH patřil do stejné skupiny se skupinami H a CH nepřesahuje

0,0028 %. Naměřená **data ekotypu VH se statisticky významně liší od dat ekotypů H a CH.**

Současně se ukazuje, že pro rozlišení mezi ekotypy není výška nasazení koruny použitelná. Podle této skupiny dat je téměř jisté, že všechny naměřené hodnoty patří do jednoho souboru (nejnižší pravděpodobnost je 82,3939 %).

Jednou z příčin nemožnosti rozlišit data ekotypu chlumního od dat ekotypu horského je velký rozsah pásma spolehlivosti odhadu průměrů chlumního ekotypu, daný malým počtem měření. Navíc měření výčetní tloušťky, výšky a délky koruny nemají úplně normální rozdělení. Zvýšením počtu vzorků bychom sice mohli výrazně 95% pásma spolehlivosti odhadů populace dosáhnout normality dat, ale průměrné hodnoty jednotlivých kategorií jsou si natolik blízké, že ani výrazné zvýšení počtu vzorků by zřejmě nevedlo k tomu, že bychom mohli chlumní ekotyp odlišit od horského.

4.4.3 **Analýza vnitřního členění ekotypu H – horský smrk**

Vzhledem k tomu, že máme k ekotypu horský smrk H dostatek dat a známe i další vnitřní členění této skupiny (provenience), pokusila jsem se stejným způsobem potvrdit i významnost členění mezi jednotlivými místy původu roubů, mezi proveniencemi.

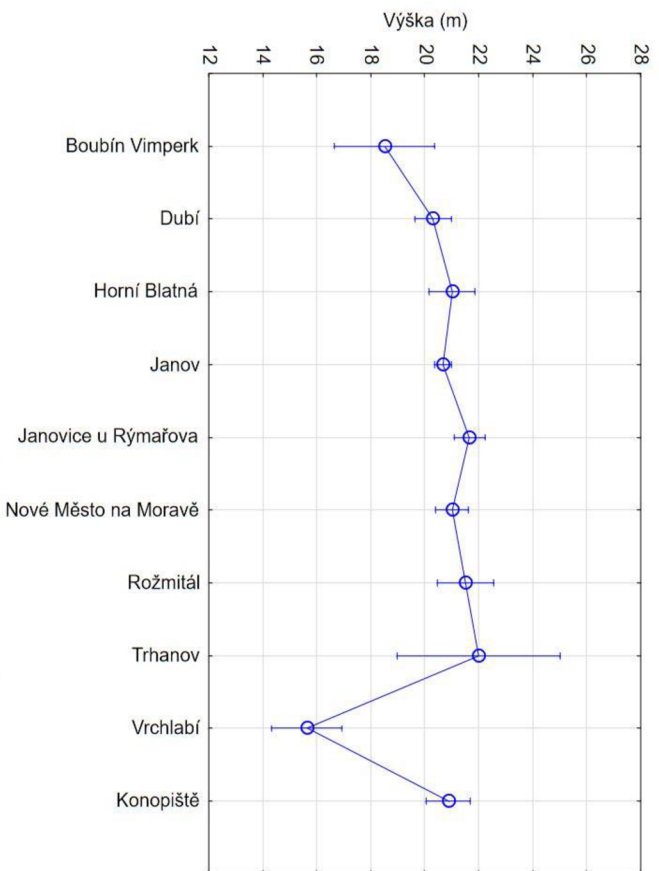
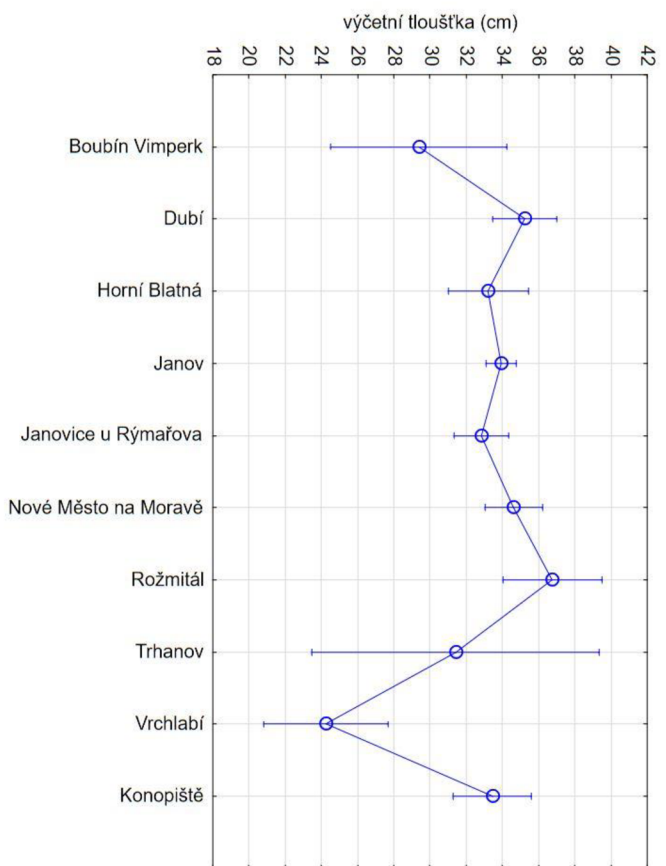
4.4.3.1 Spolehlivosti odhadu průměrů dle proveniencí

Vycházíme z nulové hypotézy, že roubovanci jsou všichni stejní bez ohledu na provenienci (původ roubu).

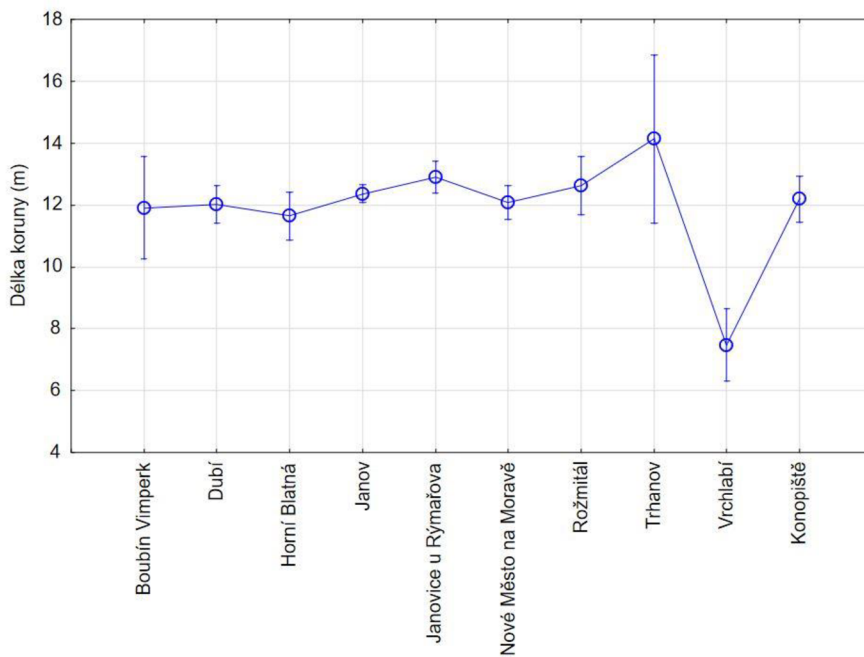
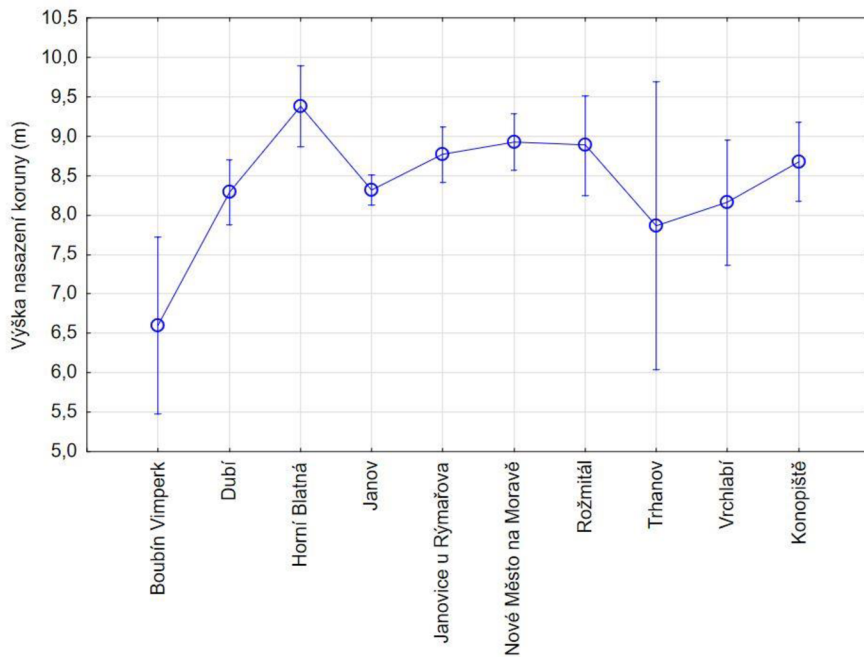
Základní statistické zpracování ukazuje následující tab.4, která uvádí vždy průměrnou hodnotu, směrodatnou odchylku, spodní mez 95% spolehlivosti určení průměru měřené veličiny a horní mez 95% spolehlivosti určení průměru měřené veličiny. Výsledky z tab.4 jsou také následně interpretovány graficky graf.5 a graf.6.

Výčetní tloušťka (cm)					
původ roubu	n	průměr	sm. odchylka	spodní mez -95%	horní mez +95%
Boubín Vimperk	8	29,381	2,781	22,804	35,958
Dubí	60	35,247	0,803	33,641	36,853
Horní Blatná	38	33,225	1,08	31,036	35,414
Janov	268	33,939	0,435	33,083	34,794
Janovice u Rýmařova	83	32,86	0,771	31,327	34,392
Nové Město na Moravě	76	34,631	0,877	32,884	36,378
Rožmitál	25	36,768	1,003	34,697	38,839
Trhanov	3	31,417	2,699	19,803	43,03
Vrchlabí	6	30,158	1,357	26,669	33,647
Výška (m)					
původ roubu	n	průměr	sm. odchylka	spodní mez -95%	horní mez +95%
Boubín Vimperk	8	18,513	1,004	16,138	20,887
Dubí	60	20,31	0,268	19,773	20,847
Horní Blatná	38	21,021	0,55	19,907	22,135
Janov	268	20,681	0,158	20,371	20,991
Janovice u Rýmařova	83	21,663	0,333	21	22,325
Nové Město na Moravě	76	21,013	0,285	20,446	21,581
Rožmitál	25	21,52	0,517	20,453	22,587
Trhanov	3	22	1,106	17,241	26,759
Vrchlabí	6	17,717	0,318	16,9	18,533
Nasazení koruny (m)					
původ roubu	n	průměr	sm. odchylka	spodní mez -95%	horní mez +95%
Boubín Vimperk	8	6,6	0,32	5,844	7,356
Dubí	60	8,288	0,243	7,803	8,774
Horní Blatná	38	9,376	0,291	8,786	9,967
Janov	268	8,318	0,088	8,145	8,49
Janovice u Rýmařova	83	8,765	0,182	8,403	9,127
Nové Město na Moravě	76	8,926	0,154	8,62	9,233
Rožmitál	25	8,884	0,41	8,037	9,731
Trhanov	3	7,867	0,775	4,531	11,203
Vrchlabí	6	8	0,361	7,071	8,929
Délka koruny (m)					
původ roubu	n	průměr	sm. odchylka	spodní mez -95%	horní mez +95%
Boubín Vimperk	8	11,913	0,892	9,803	14,022
Dubí	60	12,022	0,317	11,387	12,657
Horní Blatná	38	11,645	0,421	10,792	12,497
Janov	268	12,363	0,145	12,078	12,649
Janovice u Rýmařova	83	12,898	0,28	12,34	13,455
Nové Město na Moravě	76	12,087	0,273	11,543	12,631
Rožmitál	25	12,636	0,459	11,689	13,583
Trhanov	3	14,133	0,406	12,389	15,878
Vrchlabí	6	9,717	0,474	8,497	10,936

Tab. 4: Spolehlivost odhadů průměrů měřených veličin ekotypu horského podle jednotlivých proveniencí



Graf 5: Grafická interpretace výsledků spolehlivosti odhadů průměrů výčetní tloušťky a výšky ekotypu horského podle jednotlivých proveniencí z tab.4



Graf 6: Grafická interpretace výsledků spolehlivosti odhadů průměrů výšky nasazení koruny a délky koruny ekotypu horského podle jednotlivých proveniencí z tab.4

Již z pouhého pohledu na tyto čtyři grafy je zjevné, že z hlediska proveniencí (z hlediska místa původu rouby) se konsistentně v rámci horského smrku H odlišuje pouze Vrchlabí. Ve třech případech, tj. výčetní tloušťka, výška a výška nasazení koruny, se dá vypořádat konsistentní odlišnost i u dat provenience Boubín Vimperk. Bohužel, tyto provenience mají pro naše potřeby malý počet dat, intervaly spolehlivosti odhadu průměrné

hodnoty jsou (zejména v případě Boubín Vimperk) velké a neumožňují rozhodnout o významné odlišnosti.

Znovu se ukazuje, že **výška nasazení koruny je jako vodítko pro určení příslušnosti smrku ztepilého do nějaké skupiny, i uvnitř ekotypu smrku horského, nevhodná a nespolehlivá.**

4.4.3.2 Tukeyho HSD test statisticky významných rozdílů proveniencí ekotypu H

Data jsem v rozlišila podle proveniencí a podrobila **Tukeyho HSD testu. Nulovou hypotézou je, že všechny provenience jsou stejné a skupiny podle proveniencí naměřených dat od sebe nelze odlišit.** Pravděpodobnosti, že nulová hypotéza je platná jsou zobrazeny v následující tab.5. Červeně jsou uvedeny pravděpodobnosti popírající nulovou hypotézu, že mezi daty jednotlivých ekotypů není statisticky významný rozdíl. Zeleně jsou uvedeny pravděpodobnosti menší než 50 %, tzn. že mezi daty jednotlivých proveniencí není statisticky významný rozdíl. Písmena před jednotlivými hodnotami indikují, které skupiny měření se pravděpodobnost týká; tl je výčetní tloušťka, v je výška, dk je délka koruny, nk je výška nasazení koruny.

	Boubín	Dubí	Horní	Janov	Janovice u Rýmařova	Nové Město	Rožmitál	Trhanov	Vrchlabí	Konopiště
Boubín Vimperk		tl 0,435755	tl 0,923233	tl 0,723989	tl 0,943212	tl 0,583825	tl 0,216187	tl 0,999992	tl 0,798185	tl 0,892192
		v 0,735244	v 0,307035	v 0,403083	v 0,043698	v 0,248836	v 0,139240	v 0,640019	v 0,263621	v 0,390661
		dk 1,000000	dk 1,000000	dk 0,999957	dk 0,983725	dk 1,000000	dk 0,999217	dk 0,936426	dk 0,000806	dk 1,000000
		nk 0,140646	nk 0,000421	nk 0,086276	nk 0,010464	nk 0,003995	nk 0,017192	nk 0,977818	nk 0,433754	nk 0,029057
Dubí		tl 0,435755	tl 0,928990	tl 0,951561	tl 0,587614	tl 0,999966	tl 0,996057	tl 0,995654	tl 0,000013	tl 0,961460
		v 0,735244	v 0,955496	v 0,993432	v 0,078327	v 0,878044	v 0,657963	v 0,986940	v 0,000012	v 0,989895
		dk 1,000000	dk 0,999077	dk 0,992373	dk 0,485639	dk 1,000000	dk 0,986869	dk 0,896319	dk 0,000012	dk 0,999999
		nk 0,140646	nk 0,037081	nk 1,000000	nk 0,767723	nk 0,391840	nk 0,869637	nk 0,999990	nk 1,000000	nk 0,973719
Horní Blatná		tl 0,923233	tl 0,928990	tl 0,999885	tl 1,000000	tl 0,991596	tl 0,621034	tl 0,999992	tl 0,000710	tl 1,000000
		v 0,307035	v 0,955496	v 0,999252	v 0,966858	v 1,000000	v 0,999324	v 0,999834	v 0,000012	v 1,000000
		dk 1,000000	dk 0,999077	dk 0,777611	dk 0,185359	dk 0,995534	dk 0,844943	dk 0,776734	dk 0,000013	dk 0,991769
		nk 0,000421	nk 0,037081	nk 0,005738	nk 0,642070	nk 0,925380	nk 0,974353	nk 0,865450	nk 0,245124	nk 0,662328
Janov		tl 0,723989	tl 0,951561	tl 0,999885	tl 0,967795	tl 0,999048	tl 0,644093	tl 0,999820	tl 0,000015	tl 0,999994
		v 0,403083	v 0,993432	v 0,999252	v 0,093190	v 0,994133	v 0,887624	v 0,997616	v 0,000012	v 0,999993
		dk 0,999957	dk 0,992373	dk 0,777611	dk 0,750706	dk 0,996852	dk 0,999941	dk 0,959656	dk 0,000012	dk 0,999993
		nk 0,086276	nk 1,000000	nk 0,005738	nk 0,447190	nk 0,102487	nk 0,805358	nk 0,999979	nk 0,999997	nk 0,947243
Janovice u Rýmařova		tl 0,943212	tl 0,587614	tl 1,000000	tl 0,967795	tl 0,850225	tl 0,295100	tl 0,999999	tl 0,000280	tl 0,999992
		v 0,043698	v 0,078327	v 0,966858	v 0,093190	v 0,875427	v 1,000000	v 0,998162	v 0,000012	v 0,872823
		dk 0,983725	dk 0,485639	dk 0,185359	dk 0,750706	dk 0,504632	dk 0,999980	dk 0,997110	dk 0,000012	dk 0,880472
		nk 0,010464	nk 0,767723	nk 0,642070	nk 0,447190	nk 0,999796	nk 0,999999	nk 0,994761	nk 0,931982	nk 1,000000
Nové Město na Moravě		tl 0,583825	tl 0,999966	tl 0,991596	tl 0,999048	tl 0,850225	tl 0,947768	tl 0,998839	tl 0,000015	tl 0,997315
		v 0,248836	v 0,878044	v 1,000000	v 0,994133	v 0,875427	v 0,998162	v 0,999794	v 0,000012	v 1,000000
		dk 1,000000	dk 1,000000	dk 0,995534	dk 0,996852	dk 0,504632	dk 0,992655	dk 0,910667	dk 0,000012	dk 1,000000
		nk 0,003995	nk 0,391840	nk 0,925380	nk 0,102487	nk 0,999796	nk 1,000000	nk 0,982971	nk 0,772822	nk 0,998814
Rožmitál		tl 0,216187	tl 0,996057	tl 0,621034	tl 0,644093	tl 0,295100	tl 0,947768	tl 0,963498	tl 0,000013	tl 0,692230
		v 0,139240	v 0,878044	v 1,000000	v 0,994133	v 0,875427	v 0,998162	v 0,999794	v 0,000012	v 1,000000
		dk 0,999217	dk 0,986869	dk 0,844943	dk 0,999941	dk 0,999980	dk 0,992655	dk 0,990931	dk 0,000012	dk 0,999353
		nk 0,017192	nk 0,869637	nk 0,974353	nk 0,805358	nk 0,999999	nk 1,000000	nk 0,990193	nk 0,923789	nk 0,999973
Trhanov		tl 0,798185	tl 0,995654	tl 0,999992	tl 0,999820	tl 0,999999	tl 0,998839	tl 0,963498	tl 0,833567	tl 0,999978
		v 0,263621	v 0,986940	v 0,999834	v 0,997616	v 1,000000	v 0,999794	v 1,000000	v 0,005296	v 0,999462
		dk 0,000806	dk 0,896319	dk 0,776734	dk 0,959656	dk 0,997110	dk 0,910667	dk 0,990931	dk 0,000448	dk 0,940771
		nk 0,433754	nk 0,999990	nk 0,865450	0,999979	nk 0,994761	nk 0,982971	nk 0,990193	nk 1,000000	nk 0,997868
Vrchlabí		tl 0,798185	tl 0,000013	tl 0,000710	tl 0,000015	tl 0,000280	tl 0,000015	tl 0,000013	tl 0,833567	tl 0,000399
		v 0,263621	v 0,000012	v 0,000012	v 0,000012	v 0,000012	v 0,000012	v 0,000012	v 0,005296	v 0,000012
		dk 0,000806	dk 0,000012	dk 0,000013	dk 0,000012	dk 0,000012	dk 0,000012	dk 0,000012	dk 0,000448	dk 0,000012
		nk 0,977818	nk 0,999990	nk 0,245124	nk 0,999979	nk 0,994761	nk 0,982971	nk 0,990193	nk 1,000000	nk 0,997868
Konopiště		tl 0,892192	tl 0,961460	tl 1,000000	tl 0,999994	tl 0,999992	tl 0,997315	tl 0,692230	tl 0,999978	tl 0,000399
		v 0,390661	v 0,989895	v 1,000000	v 0,999993	v 0,872823	v 1,000000	v 0,994440	v 0,999462	v 0,000012
		dk 1,000000	dk 0,999999	dk 0,991769	dk 0,999993	dk 0,880472	dk 1,000000	dk 0,999353	dk 0,940771	dk 0,000012
		nk 0,029057	nk 0,973719	nk 0,662328	nk 0,947243	nk 1,000000	nk 0,998814	nk 0,999973	nk 0,997868	nk 0,984825

Tab. 5: Párové porovnání proveniencí ekotypu horského v jednotlivých měřených veličinách

Tukeyho HSD test statisticky významných rozdílů ukazuje, že ačkoliv u různých proveniencí nalezneme určité anomálie, dobrým příkladem jsou Boubín Vimperk, Janov a Janovice u Rýmařova, statisticky průkazně odlišná je pouze provenience Vrchlabí. Tabulka potvrzuje, že výška nasazení koruny je pro identifikaci provenience nevhodný, skoro nepoužitelný parametr.

4.5 Prostorová analýza variance

Pomocí statistického softwaru ASReml byly metodou REML analyzovány rozptyly pro výšku, výčetní tloušťku, výšku nasazení koruny a délku koruny. Z komponent rozptylů byla vypočtena klonální heritabilita pozorovaných parametrů a semivariogramem byla zobrazena jejich prostorová variance.

V návaznosti byly testovány hypotézy o významnosti zdrojů variability, pomocí Waldova testu (nazýván také jako Waldův Chí-kvadrát test) stanovením fixních efektů. Jako fixní efekt byly zvoleny ekotyp a provenience (původ roubu). Testujeme jednu hypotézu na dvou parametrech. Jsou provenience a ekotypy v závislosti na rozložení pozorovaného znaku shodné?

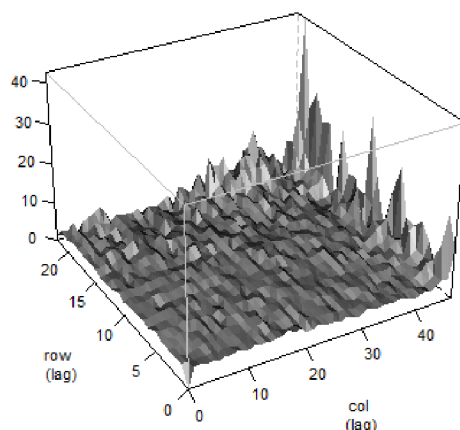
Ve většině případech ukázal Waldův test existenci významných změn mezi ekotypovými průměry. Proto dalším krokem bylo identifikovat, zda se ekotypy od sebe vyznačují významnou odchylkou z hlediska odhadnutých průměrů pozorovaného znaku.

V posledním kroku analýzy následovalo párové porovnání ekotypů. Bylo třeba také porovnat vzájemnou odlišnost odhadnutých průměrů a určit, zda jsou ekotypy mezi sebou odlišitelné. K tomuto účelu posloužila metoda LSD (Lest Significant Difference – nejmenší významná odlišnost).

4.5.1 Variance výšky

dekompozice rozptylu	component	std.error	z.ratio
clone!clone	3.09868638	0.59801402	5.1816283
col:row!R	5.39614266	0.39536705	13.6484380
col:row!col!cor	0.06893263	0.06331449	1.0887338
col:row!row!cor	0.02302912	0.05031353	0.4577123

Tab. 6: Dekompozice rozptylu výšky včetně prostorové korelace



Obr. 16: Semivariogram k varianci výšky

Hodnota z ratio, jež je vyšší než 1.96 poukazuje na významný genetický rozptyl pozorovaného znaku. V tomto případě poukazuje na **přítomnost významného genetického rozptylu výšky tab.6**. Autokorelace jsou bez významností. Prostorový trend na semivariogramu není patrný obr.16. Semivariogram není dostatečně vyhlazený.

fixní efekty	Df	Sum of Sq	Wald statistic	Pr(Chisq)
(Intercept)	1	76628	14064.4	< 2.2e-16 ***
ecotype	2	79	14.5	0.000715 ***
prov	9	89	16.4	0.059346
residual (MS)	5			

Tab. 7: Testování fixních efektů na hladině významnosti s proměnnou výšky; kde *** je nejvíce signifikantní (významný)

Z tab.7 dle výsledné p – hodnoty (Pr), $p(Pr) < 0,05$, fixního parametru ekotypu je přítomna signifikantní významnost. Tzn. **na hladině významnosti 95 % hypotézu zamítáme, ekotypy shodné nejsou. V případě fixního parametru provenience je výsledek na hladině významnosti na hraně, hypotézu nemůžeme zamítnout ani přijmout. Za tento výsledek může pravděpodobně skutečnost, že některé provenience nejsou dostatečně reprezentované.**

ekotyp	predicted.value	std.error	status
H	20.58688	0.1954286	Estimable
CH	20.08034	0.7099965	Estimable
VH	16.92201	1.0240324	Estimable

Tab. 8: Predikce průměrů všech tří ekotypů odhadovaný znak průměrná výška

ekotyp		diff	std.diff	t.value	p.value
H	CH	0.506542	0.7362786	0.6879759	0.2462109184
H	VH	3.664868	1.0422938	3.5161564	0.0002818867
CH	VH	3.158326	1.2460884	2.5345923	0.0060883020

Tab. 9: Párové porovnání ekotypů podle odhadovaných průměrných výšek

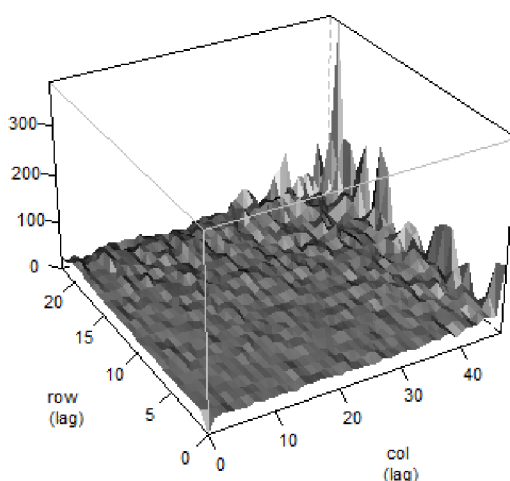
Z tab.8 je patrné že odhadnutá průměrná výška ekotypu smrku vysokohorského se od odhadnutých průměrů ostatních ekotypů výrazně odlišuje. **Ekotyp smrku vysokohorského je tedy odlišný od ostatních ekotypů v rámci pozorovaného znaku, kterým je výška.**

Dle tab.9. z výsledků p – hodnot (Pr), $p(Pr) < 0,05$, na hladině významnosti 95 % můžeme konstatovat, že **mezi ekotypem smrku horského a ekotypem smrku vysokohorského je významná odlišnost z hlediska pozorované znaku. Současně s nimi jsou nepatrně méně od sebe odlišné také smrk ekotypu chlumního a smrk ekotypu vysokohorského. Ekotyp smrku horského a chlumního touto metodou nelze odlišit.**

4.5.2 Variance výčetní tloušťky

dekompozice rozptylu	component	std.error	z.ratio
clone!clone	18.99051204	3.87874250	4.896049
col:row!R	36.68252770	2.90037822	12.647498
col:row!col!cor	0.15398153	0.06397811	2.406785
col:row!row!cor	-0.07582703	0.04896830	-1.548492

Tab. 10: Dekompozice rozptylu výčetní tloušťky včetně prostorové korelace



Obr. 17: Semivariogram k varianci výčetní tloušťky

Hodnota z *ratio*, jež je vyšší než 1.96 poukazuje na významný genetický rozptyl pozorovaného znaku. V tomto případě lze konstatovat **přítomnost významného genetického rozptylu výčetní tloušťky tab.10**. Dle z *ratia* je dále **průkazná prostorová autokorelace ve směru sloupců tab.10, která může značit pravděpodobnost výskytu kompetice na ploše**. Prostorový trend na semivariogramu je o něco výraznější, je vidět větší vyhlazení obr.17.

fixní efekty	Df	Sum of Sq	Wald statistic	Pr(Chisq)
(Intercept)	1	220021	6056.1	< 2e-16 ***
ecotype	2	296	8.1	0.01707 *
prov	9	468	12.9	0.16828
residual (MS)	36			

Tab. 11: Testování fixních efektů na hladině významnosti s proměnnou výčetní tloušťky; kde *** je nejvíce signifikantní (významný)

Dle tab.11 z výsledné p – hodnoty (Pr) fixního parametru ekotypu je přítomna významnost, která je mnohonásobně méně výraznější oproti výšce viz tab.7. Tzn. **na hladině významnosti 95 % hypotézu zamítáme, ekotypy shodné nejsou. V případě fixního parametru provenience hypotézu přijímáme p (Pr)>0,05**.

ekotyp	predicted.value	std.error	status
H	33.61354	0.4537638	Estimable
CH	32.33129	1.6518536	Estimable
VH	27.19840	2.2632989	Estimable

Tab. 12: Predikce průměrů všech tří ekotypů, odhadovaný znak průměrná výčetní tloušťka

ekotyp		diff	std.diff	t.value	p.value
H	CH	1.282257	1.712719	0.7486675	0.227538016
H	VH	6.415142	2.308807	2.7785525	0.003032295
CH	VH	5.132885	2.801990	1.8318711	0.034346632

Tab. 13: Párové porovnání ekotypů podle odhadovaných průměrných výčetních tlouštěk

Z tab.12 je patrné že odhadnutá průměrná výška ekotypu smrku vysokohorského se od odhadnutých průměrů ostatních ekotypů výrazně odlišuje. **Ekotyp smrku vysokohorského je tedy odlišný od ostatních ekotypů v rámci pozorovaného znaku, kterým je výčetní tloušťka**.

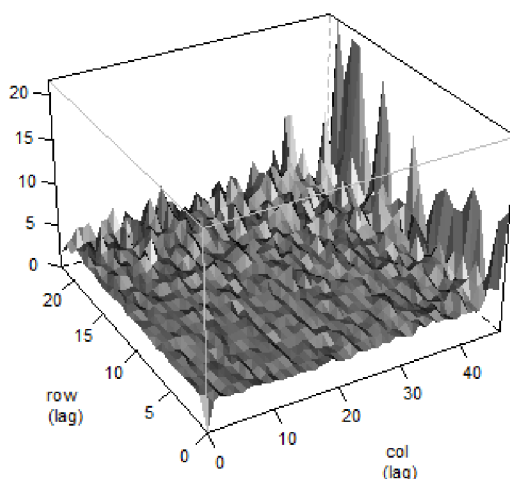
Podle tab. 13 z výsledků p – hodnot (Pr), p (Pr) <0,05, vycházejí stejné závěry jako v případě párového porovnání znaku výšky viz. tab.9. Rozdíl je pouze v řadově vyšších p – hodnotách (Pr), tudíž rozdílnost v tomto znaku není tak výrazná jako u výšky. **Na hladině**

významnosti 95 % můžeme konstatovat, že mezi ekotypem smrku horského a ekotypem smrku vysokohorského je významná odlišnost z hlediska pozorované znaku. Současné s nimi jsou poměrně méně od sebe odlišné také smrky ekotypu chlumního a smrky ekotypu vysokohorského. Ekotypy smrku horského a chlumního touto metodou nelze odlišit.

4.5.3 Variance výšky nasazení koruny

dekompozice rozptylu	component	std.error	z.ratio
clone!clone	1.98369447	0.44899904	4.4180372
col:row!R	4.10951390	0.35066905	11.7190663
col:row!col!cor	0.19522846	0.06778104	2.8802813
col:row!row!cor	0.01895692	0.05349861	0.3543442

Tab. 14: Dekompozice rozptylu výšky nasazení koruny včetně prostorové korelace



Obr. 18: Semivariogram k varianci výšky nasazení koruny

Hodnota *z.ratio*, jež je vyšší než 1.96 poukazuje na významný genetický rozptyl pozorovaného znaku. V tomto případě lze konstatovat **přítomnost významného genetického rozptylu výšky nasazení koruny tab.14**. Dle *z.ratia* je dále **průkazná prostorová autokorelace ve směru sloupců tab.14**, která opět může značit **pravděpodobnost výskytu kompetice na ploše**. Prostorový trend na semivariogramu není patrný obr.18

fixní efekty	Df	Sum of Sq	Wald statistic	Pr(Chisq)
(Intercept)	1	27333.9	6658.7	< 2.2e-16***
ecotype	2	136.3	33.2	6.192e-08***
prov	9	48.3	11.8	0.2263
residual (MS)	04.l			

Tab. 15: Testování fixních efektů na hladině významnosti s proměnnou výčetní tloušťky; kde *** je nejvíce signifikantní (významný)

Dle tab.15 z výsledné p – hodnoty (Pr) fixního parametru ekotypu je přítomna signifikantní významnost. Tzn. **na hladině významnosti 95 % hypotézu zamítáme, ekotypy shodné nejsou. V případě fixního parametru provenience hypotézu přijímáme p (Pr)>0,05.**

ekotyp	predicted.value	std.error	status
H	12.251599	0.1577639	Estimable
CH	12.202843	0.5669470	Estimable
VH	7.096803	0.8900748	Estimable

Tab. 16: Predikce průměrů všech tří ekotypů, odhadovaný znak průměrná výška nasazení koruny

ekotyp		diff	std.diff	t.value	p.value
H	CH	0.04875595	0.5880365	0.08291314	4.670070e-01
H	VH	5.15479658	0.9035900	5.70479578	2.392533e-08
CH	VH	5.10604062	1.0552986	4.83847955	1.413199e-06

Tab. 17: Párové porovnání ekotypů podle odhadovaných průměrných výšek nasazení koruny

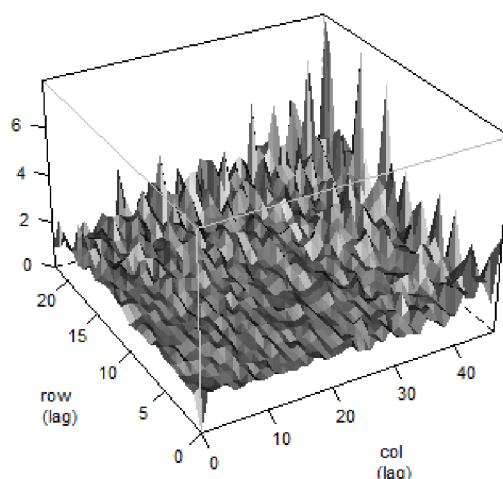
Z tab.16 je patrné, že odhadnutá průměrná výška nasazení koruny ekotypu smrku vysokohorského se od odhadnutých průměrů ostatních ekotypů výrazně odlišuje. **Ekotyp smrku vysokohorského je tedy odlišný od ostatních ekotypů v rámci pozorovaného znaku, kterým je výška nasazení koruny.**

Podle tab. 17 z výsledků p – hodnot (Pr), p (Pr) < 0,05, vycházejí stejné závěry jako v případě párového porovnání znaku výšky a výčetní tloušťky viz. tab.9 a tab.12. **Na hladině významnosti 95 % můžeme konstatovat, že mezi ekotypem smrku horského a ekotypem smrku vysokohorského je signifikantní odlišnost z hlediska výšky nasazení koruny. Současně s nimi jsou od sebe obdobně výrazně odlišné také smrk ekotypu chlumního od smrku ekotypu vysokohorského. Ekotyp smrku horského a chlumního touto metodou nelze odlišit.**

4.5.4 Variance délky koruny

dekompozice rozptylu	component	std.error	z.ratio
clone!clone	0.97421439	0.18319137	5.3180147
col:row!R	1.68497571	0.12353304	13.6398794
col:row!col!cor	0.03860307	0.06286687	0.6140447
col:row!row!cor	0.05924281	0.05364479	1.1043534

Tab. 18: Dekompozice rozptylu délky koruny včetně prostorové korelace



Obr. 19: Semivariogram k varianci délky koruny

Hodnota *z.ratio*, jež je vyšší než 1.96 poukazuje na významný genetický rozptyl pozorovaného znaku. V tomto případě lze konstatovat **přítomnost významného genetického rozptylu délky koruny tab.18**. Autokorelace nejsou detekované **tab.18**. tzn. že ani prostorový trend na semivariogramu není detekován. Semivariogram je tak značně „zubatý“ obr.19.

fixní efekty	Df	Sum of Sq	Wald statistic	Pr(Chisq)
(Intercept)	1	12503.0	7420.3	<2e-16***
ecotype	2	3.9	2.3	0.3173
prov	9	25.9	15.4	0.0814
residual (MS)	4.7			

Tab. 19: Testování fixních efektů na hladině významnosti s proměnnou délkou koruny

Dle tab.19 z výsledných *p – hodnot (Pr)* obou fixních parametrů není přítomna žádná významnost. Tzn. **na hladině významnosti 95 % hypotézu pro oba fixní parametry přijímáme $p (Pr) > 0,05$.**

ekotyp	predicted.value	std.error	status
H	8.464812	0.1063414	Estimable
CH	8.640568	0.3833799	Estimable
VH	9.360450	0.5971070	Estimable

Tab. 20: Predikce průměrů všech tří ekotypů, odhadovaný znak průměrná délka koruny

ekotyp		diff	std.diff	t.value	p.value
H	CH	-0.1757551	0.3977808	-0.441839	0.32954893
H	VH	-0.8956374	0.6063448	-1.477109	0.07063394
CH	VH	-0.7198824	0.7095889	-1.014506	0.15580242

Tab. 21: Párové porovnání ekotypů podle odhadovaných průměrných délek koruny

Z tab.20 je patrné že odhadnuté průměrné délky koruny ekotypů se od sebe odlišují velmi málo. Také podle výsledných p – hodnot (Pr) z tab.21 z párového porovnání ekotypů nejsou průkazné žádné odlišnosti (Pr) $>0,05$. Ostatně tyto závěry už predikovala Waldova analýza fixních efektů tab.19. Tímto jsme si hypotézu jen potvrdili a **závěrem můžeme konstatovat, že v tomto jediném znaku, to znamená v délce koruny, není ekotypová variabilita průkazná.**

4.5.5 Heritabilita

Z jednotlivých komponent rozptylu, byla vypočtena klonální heritabilita v širším slova smyslu pro každý pozorovaný fenotypový znak.

	Heritabilita (H^2)	Chyba odhadu
Výška	0,37	0,05
Výčetní tloušťka	0,34	0,06
Výška nasazení koruny	0,33	0,06
Délka koruny	0,37	0,05

Tab. 22: Heritabilita v širokém slova smyslu pro pozorované fenotypové znaky

Podle kategorizace zmíněné v kapitole 3.4.1 jsou všechny výše zkoumané znaky dle tab.22 středně dědivé, spadají do intervalu $0,31 \leq H^2 \leq 0,50$. Kde $H^2 \leq 0,3$ značí nízkou dědivost znaků a znaky v intervalu $H^2 \geq 0,5$ jsou vysoce dědivé. Výška koruny má však nejmenší hodnotu, tento znak heritability je z 33 %.

5 Výsledky a diskuse

Cílem této práce bylo popřít nebo potvrdit prokazatelnou odlišnost ekotypů smrku ztepilého horského, chlumního a vysokohorského. Dále určit podíl heritability pozorovaných kvantitativních fenotypových znaků: výška, výčetní tloušťka, výška nasazení koruny, délka koruny. Mortalitu na dané výzkumné ploše. A v poslední řadě vzít v analýze v potaz údaje o původu a nadmořské výšce zastoupených klonů.

Nástroje popisné statistiky (viz kap. 4.4) jsou jedním způsobem k určení výše zmíněných odlišností. Naznačuje nám, že jak **výška, tak výška koruny a výčetní tloušťka jsou závislé na nadmořské výšce**, ale tato závislost vysvětluje pouze cca 30 % (výčetní tloušťka) nebo 50 % (výška a délka koruny) pozorované variability. Výška nasazení koruny se zdá být nezávislá na nadmořské výšce.

Dalším zpracováním jsme došli k závěru, že jsme schopni **odlišit vysokohorský ekotyp od horského a chlumního ekotypu na základě měřené výčetní tloušťky, výšky a délky koruny**. Podle znaku výšky nasazení koruny se nám nepodařilo odlišit žádný z ekotypů. A na základě žádného měřeného znaku jsme nebyli schopni odlišit ekotyp horský od chlumního.

Pokud bychom jsme měli dostatek dat, pak bychom byli schopni **v rámci horského ekotypu bezpečně odlišit zpracováním údajů o výčetní tloušťce, výšce a délce koruny, alespoň jednu z proveniencí klonů (Vrchlabí) a poukázat na nejméně tři podezřelé provenience (Boubín Vimperk, Janov a Janovice u Rýmařova)**, které by mohly být odlišitelné při větším počtu měření. I v tomto případě se nám jeví, že zpracování údajů o výšce nasazení koruny není pro potřebu určení provenience použitelné.

Přesnost a spolehlivost rozlišení bude v případě popisné statistiky záviset především na velikosti vzorků, zejména v případě, kdy rozdíly mezi jednotlivými proveniencemi jsou malé. Ideální by bylo, kdyby vzorky mohly být stejně velké.

Metodou analýzy prostorové variance (viz kap. 4.5) jsme byli schopni **odlišit ekotyp vysokohorský od horského a chlumního zpracováním údajů o výčetní tloušťce, výšce a výšce nasazení koruny**. Zpracováním údajů o délce koruny jsme nebyli schopni odlišit ani jeden ekotyp. Žádné zpracování dat nám neodlišilo ekotyp horský od chlumního.

Jako použitý fixní efekt provenience, analýza prokázala možnou variabilitu pouze v případě výšky. Výsledek však vyšel značně na hraně spolehlivosti, tudíž tuto skutečnost nelze vyloučit ani potvrdit. Tento výsledek je pravděpodobně zapříčiněn tím, že některé provenience nejsou dostatečně reprezentované.

Současně nám další zpracování umožnilo kvantifikovat heritabilitu, tedy míru dědičnosti, jež se podílí na fenotypové proměnlivosti pozorovaných znaků. Ať se podíváme na kterýkoliv fenotypový znak, jejich **míra heritability se pohybuje mezi 33 a 37 %**. Výška nasazení koruny má podíl 33 %, výčetní tloušťka 34 %, výška a délka koruny mají shodně 37 % podílu na heritabilitě.

Domnívám se, že **kombinací obou metod se mi tedy podařilo identifikovat $30 + 34 = 64$ % zdrojů variability výčetní tloušťky, $50 + 37 = 87$ % zdrojů variability výšky, $50 + 37 = 87$ % zdrojů variability délky koruny a v případě výšky nasazení $0 + 33 = 33$ % zdrojů variability.**

Co je zdrojem zbývajících procent variability? Především jsem použila předpoklad, že všechny pozice zkoumané na ploše jsou rovnocenné. To ale nemusí být pravda, různá místa mohou mít různé chemické složení půdy, a tedy i úživnost. Zkoumaná plocha je částečně nakloněná a svažuje se jednou částí k nedalekému potoku (cca 60 metrů od severovýchodního konce plochy protéká Kazínský potok). Ten svým odparem může ovlivňovat lokálně vlhkost ovzduší a měnit podmínky růstu.

Důkazem o působení dalších, v práci nepodchycených vlivů, je rozložení mortality na ploše. Na jihovýchodním okraji je mortalita napříč všemi ekotypy výrazně větší než na jihozápadní straně plochy. V jihovýchodním cípu plochy je 74 % všech odumřelých stromů na ploše. Na ploše proběhlo v minulosti pročištění od náletů ostatních dřevin. Jihozápadní strana plochy je chráněná vyšším porostem. Tyto rozdíly jsou i prostým okem detekovatelné např. na leteckých snímcích zkoumané plochy veřejně dostupných na stránkách mapy.cz, kde najdeme snímky z let 2003–2018. Porost nese stopy zasažení kůrovcem, protože polesí Jílové se potýká s kůrovcovou kalamitou. Všechny tyto aspekty se musely nutně promítnout i do měřených parametrů a mohou být zdrojem jejich variability.

Uvnitř plochy probíhá také vnitřní kompetice jedinců o co nejlepší podmínky k životu. Rychleji dospívající stromy ubírají okolním vláhu, světlo – toto je negativní stránka faktu, že např. vyšší porost na jihozápadní straně chrání plochu před větrem.

Dále je potřeba podotknout, že velmi pěkným ukazatelem variability by bylo získat pohled z hlediska jednotlivých rodin klonů. Bohužel analýza z tohoto hlediska nebyla možná, jelikož soubor roubovanců obsahuje velmi malé počty rodin, v jednom jediném případě 7 ks na rodinu a v pár případech max 6 ks na rodinu.

Závěrem diskuse je třeba zdůraznit, že nezbytně nutnou podmínkou použitelnosti, v práci popsaných postupů je, aby zkoumané populace byly stejného věku, a aby heterogenita prostředí byla co nejvíce minimalizována.

6 Závěr

Zpracováním výsledků měřené výčetní tloušťky, výšky, výšky nasazení koruny a délky koruny, které proběhlo na roubovancích smrku ztepilého na výzkumné ploše Cukrák, dokázala tato práce **průkaznou odlišnost získanou na roubovancích ekotypu horského a chlumního od roubovanců ekotypu vysokohorského. Průkaznou odlišnost mezi daty získanými z roubovanců ekotypu horského a chlumního se najít nepodařilo.**

Odlišnost smrku ekotypu vysokohorského od smrku ekotypu horského a chlumního se podařilo prokázat dvěma různými cestami, využitím nástrojů popisné statistiky a analýzou prostorové variance.

Odlišnost ekotypu vysokohorského od ekotypu horského a chlumního **se podařilo prokázat oběma metodami na měření výčetní tloušťky a výšky.**

Odlišnost ekotypu vysokohorského od ekotypu horského a chlumního **se podařilo prokázat statistickými metodami na měření délky koruny,** nepodařilo se prokázat odlišnost na měření nasazení výšky koruny.

Odlišnost ekotypu vysokohorského od ekotypu horského a chlumního **se podařilo prokázat analýzou prostorové variance na měření výšky nasazení koruny,** nepodařilo se prokázat odlišnost na měření délky koruny.

V případě dalšího zpracovávání dat, doporučuji na základě výše uvedeného nejen pro účely odlišení souborů dat ekotypů vysokohorského smrku ztepilého od dat horského a chlumního, použít údaje jen o výčetní tloušťce a výšce.

Odhad heritability v širokém slova smyslu se pohyboval u měřených znaků výšky, výčetní tloušťky, výšky nasazení koruny a délky koruny v rozmezí 33 až 37 %. Což značí, že všechny pozorované kvantitativní fenotypové znaky jsou středně dědivé. Zatímco výška nasazení koruny se ukázala jako znak s nejnižší proměnlivostí zapříčiněnou genetickými faktory. Kvantitativní znaky výška a délka nasazení koruny jsou shodně z 37 % proměnlivosti zapříčiněné genetickými vlivy.

Důsledkem neprokázané variability znaků dle proveniencí, může mít na svědomí skutečnost, že roubovanci vyskytující se na výzkumné ploše nejsou dostatečně reprezentované. Nicméně díky množství roubovanců smrku ekotypu horského, bylo popisnou statistikou prokázáno, že alespoň jedna provenience (Vrchlabí) se značně odlišuje

od ostatních a další tři se jeví podezřele také odlišně. Tato skutečnost by mohla být pohnutkou proč tomu tak je a co by mohlo dále způsobovat prokázanou odlišnost proveniencí.

7 Seznam použitých zdrojů

- BONGA, J.M., 2015. A comparative evaluation of the application of somatic embryogenesis, rooting of cuttings, and organogenesis of conifers. *Canadian Journal of Forest Research* [online]. Canada, (45), 379–383 [cit. 2022-03-09]. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0360>
- BONGA, J.M., 2016. Conifer clonal propagation in tree improvement program: Vegetative Propagation of Forest Trees. *National Institute of Forest Science (NIFoS)* [online]. Seoul, Korea, 3-31 [cit. 2022-03-11].
- BROWN, Jack, Peter CALIGARI a Hugo CAMPOS, 2014. *Plant Breeding*. 2nd. UK: Wiley-Blackwell. ISBN 9780470658291.
- BURDON, R.D. a R.D. AIMERS-HALLIDAY, 2003. Risk management for clonal forestry with *pinus radiata* — analysis and review. 1: strategic issues and risk spread. *N. Z. j. of Forestry Science* [online]. (33) [cit. 2022-04-10]. ISSN 1179-5395.
- BURDON, R.D. a R.D. AIMERS-HALLIDAY, 2003. Risk management for clonal forestry with *pinus radiata* — analysis and review. 1: strategic issues and risk spread. *N. Z. j. of Forestry Science* [online]. (33) [cit. 2022-02-18]. ISSN 1179-5395.
- BURGUENO, J. a et. al., 2000. *User's Guide for Spatial Analysis of Field Variety Trials_x0001_ Using ASREML* [online]. Mexico: CIMMYT [cit. 2022-04-10]. ISBN 970-648-060-9.
- CVRČKOVÁ, Helena, 2018. Genetická variabilita vybraných porostů smrku ztepilého z Jeseníků, Orlických a Krušných hor. *Zprávy lesnického výzkumu* [online]. VÚLHM, (4), 290-298 [cit. 2022-03-14]. ISSN 1805-9872.
- CVRČKOVÁ, Helena a kol., 2013. Hodnocení genetické diverzity vybraných populací smrku ztepilého pomocí mikrosatelitových markerů. *Zprávy lesnického výzkumu* [online]. VÚLHM, (3), 273-279 [cit. 2022-03-14]. ISSN 1805-9872.
- ČEPL, Jaroslav, Jan STEJSKAL a Jiří KORECKÝ, 2020. The dehydrins gene expression differs across ecotypes in Norway spruce and relates to weather fluctuations. *Scientific Reports* [online]. (10) [cit. 2022-02-13]. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1038/s41598-020-76900-x>
- EGERTSDOTTER, Ulrika, 2019. Plant physiological and genetical aspects of the somatic embryogenesis process in conifers. *Scandinavian Journal of Forest Research* [online]. (5), 360-369 [cit. 2022-03-12]. ISSN 1651-1891. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1080/02827581.2018.1441433>
- ERIKSSON, Gösta, Inger EKBERG a David CLAPHAM, 2013. *Genetics Applied to Forestry An Introduction*. 3rd. Sweden: Department of Plant Biology and Forest Genetics. ISBN 978-91--576-9187-3.
- FULÍN, Martin, 2019. Srovnání fenotypových charakteristik vybraných porostů smrku ztepilého uvnitř a vně genové základny č. G 102-1 v orlických horách: případová studie. *Zprávy lesnického výzkumu* [online]. VÚLHM, (4), 198-206 [cit. 2022-03-14]. ISSN 1805-9872.
- GILMOUR, A. R., B. J. GOGEL a at. al. *ASReML-SA User Guide Release 4.2 Functional Specification* [online]. 2021. UK [cit. 2022-03-30].
- GUAN, Yuan a et. al., 2016. Application of Somatic Embryogenesis in Woody Plants. *Frontiers in Plant Science* [online]. (7) [cit. 2022-03-12]. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00938>
- HAZUBSKA-PRZYBYŁ, Teresa a Krystyna BOJARCZUK, 2016. Tree somatic embryogenesis in science and forestry. *Dendrobiology* [online]. Polsko, (76), 105–116 [cit. 2022-03-12]. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.12657/denbio.076.010>

- HAZUBSKA-PRZYBYŁ, Teresa, Mikołaj Krzysztof WAWRZYŃIAK a et. al., 2022. Somatic Embryogenesis of Norway Spruce and Scots Pine: Possibility of Application in Modern Forestry. *Forests* [online]. Polsko, (13) [cit. 2022-03-13]. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.3390/f13020155>
- HÖGBERG, Karl-Anders, 2003. *Possibilities and Limitations of Vegetative Propagation in Breeding and Mass Propagation of Norway Spruce* [online]. Švédsko [cit. 2022-03-09]. Doctoral thesis. Swedish University of Agricultural Sciences.
- HRUBAN, Vojtěch a Ivan MAJZLÍK, 2002. *Obecná genetika*. Praha: ČZU. ISBN 978-80-213-0600-4.
- INGVARSSON, Pär K. a Helena DAHLBERG, 2019. The effects of clonal forestry on genetic diversity in wild and domesticated stands of forest trees. *Scandinavian Journal of Forest Research* [online]. (34) [cit. 2022-02-18]. ISSN 1651-1891. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1007/BF02822713>
- ISIK, Fikret, James HOLLAND a Christian MALTECCA, 2017. *Genetic Data Analysis for Plant and Animal Breeding* [online]. USA: Springer [cit. 2022-03-31]. ISBN 978-3-319-55177-7.
- IVANEK, Ondřej, 2010. *Metodika zakládání semenných sadů 1,5. generace: Lesnický průvodce 7/2010*. Strnady: VULHM. ISBN 978-80-7417-037-9.
- KAŇÁK, Jan, Josef FRÝDL a Jiří ČÁP, 2008. *Metodika zakládání semenných sadů*. Jiloviště-Strnady: VULHM. ISBN 978-80-7417-007-2.
- KLEINSCHMIT, J., 1992. *Use of spruce cuttings in plantations: Super Sitka for the 90s* [online]. Germany: FORESTRY COMMISSION, (103), 1-10 [cit. 2022-04-10]. ISSN 0 11 710305 5.
- KLIMPROVÁ, Lucie, 2009. *Regresní metody pro statistickou analýzu prostorových dat* [online]. Brno [cit. 2022-03-28]. Diplomová práce. Vysoké učení technické v Brně.
- KOČÁREK, Eduard, 2008. *Genetika*. Praha: Scientia. ISBN 978-80-86960-36-4.
- KORECKÝ, Jiří, 2019. Principy dědičnosti kvantitativních znaků a význam vlivu prostředí na fenotyp. *Lesnická práce*. (3), 24-25. ISSN 0322-9254.
- MAGHULY, F., 206n. l. Genetic diversity in managed subpopulations of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Forest Ecology and Management* [online]. (222), 266-271 [cit. 2022-03-14]. ISSN 0378-1127. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.025>
- MILLER, Lawrence K. a Jeffrey DEBELL, 2013. *Current Seed Orchard Techniques and Innovations* [online]. USDA Forest Service Proceedings; Rocky Mountain Research Station, (69), 80-86 [cit. 2022-03-06].
- MORGENSTERN, E. K., 1996. *Geographic variation in forest trees*. Vancouver: UBC Press. ISBN 077480579X.
- MUSIL, I. a J. HAMERNÍK, 2003. *Lesnická dendrologie 1: Jehličnaté dřeviny*. 2.ed. Česká zemědělská univerzita v Praze. ISBN 80-213-0992-X-2.
- ONDRO, William J. a et. al., 1995. The status and practice of forestry in Brazil in the early 1900s. *The forestry chronicle* [online]. Canada, (1), 106-119 [cit. 2022-03-09].
- ONDRO, W.J. a et. al., 1995. *The status and practice of forestry in Brazil in the early 1900s*. [online]. Canada: The forestry chronicle, (1), 106-119 [cit. 2022-04-10].
- PARK, Y.S., J.D. BARET a J.M BONGA, 1998. Application of somatic embryogenesis in high-value clonal forestry: Deployment, genetic control, and stability of cryopreserved clones. *In Vitro Cell. Dev. Biol. - Plant* [online]. (34) [cit. 2022-02-18]. ISSN 1054-5476. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1007/BF02822713>

PAULE, Ladislav, 1992. *Genetika a šlechtění lesních dřevin*. Bratislava: Příroda. ISBN 80-07-00409-2.

PÉREZ-LUNA, ALBERTO a et. al., 2020. Grafting in Conifers: A review. *Pakistan Journal of Botany* [online]. Pakistan, (4) [cit. 2022-03-08]. Dostupné z: doi:[http://dx.doi.org/10.30848/PJB2020-4\(10\)](http://dx.doi.org/10.30848/PJB2020-4(10))

PEXÍDR, Jiří a kol., 2018. *Metodické postupy vegetativního množení starších donorových stromů smrku ztepilého řízkováním a roubováním: Lesnický průvodce*. Strnady: VÚLHM. ISBN 978-80-7417-179-6.

POSPÍŠIL, J. a J. KOBLIHA, 1988. *Šlechtění lesních dřevin*. Brno: Vysoká škola zemědělská.

PROSPERO, Simone a Michelle CLEARLY, 2017. Effects of Host Variability on the Spread of Invasive Forest Diseases. *Forests* [online]. (8) [cit. 2022-02-18]. ISSN 1999-4907. Dostupné z: doi:[doi:10.3390/f8030080](https://doi.org/10.3390/f8030080)

ROFF, Derek A., 1997. *Evolutionary quantitative genetics*. UK: Chapman and Hall. ISBN 9780412129711.

ROSVALL, Ola a et al, 2019. Using Norway spruce clones in Swedish forestry: implications of clones for management. *Scandinavian journal of forest research* [online]. (34) [cit. 2022-02-16]. ISSN 0282-7581. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1080/02827581.2019.1590631>

SAMEK, V., 1964. Metodika výzkumu morfologické proměnlivosti smrku z hlediska fytogeografického. *Zprávy lesnického výzkumu* [online]. Jíloviště – Strnady: VÚLHM, (10), 18-25.

SLÁVIK, Martin a Václav BAŽANT. *Dřevařská dendrologie I*. Česká zemědělská univerzita v Praze. ISBN 978-80-213-2622-4.

SØGAARD, G., Ø. JOHNSEN, J. NILSEN a O. JUNTILA, 2008. Climatic control of bud burst in young seedlings of nine provenances of Norway spruce. *Tree Physiology* [online]. (2), 311-320 [cit. 2022-04-10]. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1093/treephys/28.2.311>

SOMMER, H.E. a et. al., 1975. Differentiation of Plantlets in Longleaf Pine (*Pinus palustris* Mill.) Tissue Cultured In vitro. *International Journal of Plant Sciences* [online]. Chicago, (2) [cit. 2022-03-12]. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1086/336802>

SWEET, G.B. a I. J. THULIN, 1973. Graft Incompatibility in Radiata Pine in New Zealand. *New Zealand Forest Service* [online]. (3), 82-90 [cit. 2022-03-06].

ŠMELKO, Štefan a kol., 2003. *MERANIE LESA A DREVA*. Zvolen: Ústav pre výchovu a vzdelávanie pracovníkov LVH SR. ISBN 80-89100-14-7.

TOBLER, W.R., 1970. A Computer Movie Simulating Urban Growth in the Detroit Region. *Economic Geography* [online]. USA, (46), 234-240 [cit. 2022-03-26]. ISSN 1944-8287. Dostupné z: doi:[doi:10.2307/143141](https://doi.org/10.2307/143141)

TOMÁŠKOVÁ, Ivana, Filip PASTIEROVIČ, Anna KREJZKOVÁ a et. al., 2021. Norway spruce ecotypes distinguished by chlorophyll a fluorescence kinetics. *Acta Physiologiae Plantarum* [online]. (43) [cit. 2022-02-13]. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1007/s11738-020-03190-1>

URBAN, Tomáš, 2008. *Virtuální svět genetiky 3: Principy genetiky kvantitativních znaků* [online]. Brno: Mendelova univerzita [cit. 2022-04-10]. Dostupné z: <http://user.mendelu.cz/urban/vsg3/meta.html>

ÚŘADNÍČEK, L., 2003. *Lesnická dendrologie I. (Gymnospermae)*. Brno: MZLU.

VAŠÍČEK, J., 1992. *Teoretické principy zakládání a obhospodařování semenných sadů: Zakládání a obhospodařování semenných sadů*. Praha: MZe, s. 72-74.

WAGNER, Helen W. a et. al. Variogram Analysis of the Spatial Genetic Structure of Continuous Populations Using Multilocus Microsatellite Data. *Genetics* [online]. Switzerland, 2004(3), 1739–1752 [cit. 2022-03-28]. Dostupné z: doi:10.1534/genetics.104.036038

WHITE, Timothy L., W. Thomas ADAMS a David B. NEALE, 2007. *Forest genetic*. UK: CABI. ISBN 9781845932855.

WO, Harry X., 2019. Benefits and risks of using clones in forestry – a review. *Scandinavian Journal of Forest Research* [online]. (34) [cit. 2022-02-18]. ISSN 1651-1891. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1080/02827581.2018.1487579>

Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství 2020, 2020. Praha: Ministerstvo zemědělství. ISBN 978-80-7434-571-5.

8 Seznam obrázků, tabulek, grafů a zkratk

8.1 Seznam obrázků

Obr. 1: Rozšíření smrku ztepilého v Evropě (<http://www.euforgen.org>)

Obr. 2 Variabilita korun smrku ztepilého (Samek, 1964)

Obr. 3: Ekotyp chlumní: Habitus (Morgenstern, 1996) a typ větvení (Samek, 1964)

Obr. 4: Ekotyp horský: Typ větvení a habitus (Samek, 1964)

Obr. 5: Ekotyp vysokorský: Typ větvení (Samek, 1964) a habitus (Morgenstern, 1996)

Obr. 6: Kvalitativní a kvantitativní vlastnosti (<http://user.mendelu.cz/urban/vsg3>)

Obr. 7: Dvě křivky znázorňující normální distribuci se stejným průměrem, ale různou variancí fenotypu (White, 2007)

Obr. 8: Křivka normální distribuce fenotypového znaku (<http://user.mendelu.cz/urban/vsg3>)

Obr. 9: Složky fenotypové proměnlivosti (Paule, 1992)

Obr. 10: Účinky základních složek na celkový fenotypový rozptyl organismu σ_P^2 : aditivní variance σ_A^2 , neaditivní variance σ_I^2 a variance způsobená vlivy prostředí σ_E^2 . Pro hypotetický znak platí $\sigma_P^2=25$, $\sigma_A^2=5$, $\sigma_I^2=5$, $\sigma_E^2=15$, $h^2=0,20$ a $H^2=0,40$ (White, 2007).

Obr. 11: Heritabilita (Eriksson et al., 2013)

Obr. 12: Typy umělé selekce (<http://user.mendelu.cz/urban/vsg3>)

Obr. 13: Genetický zisk – znázornění odezvy na selekci (Hruban, Majzlík, 2002)

Obr. 14: Poloha klonového archivu v mapě (www.mapy.cz)

Obr. 15: Pravidla pro přikládání průměrky při měření výčetních tloušťek (Šmelko a kol., 2003)

Obr. 16: Semivariogram k varianci výšky

Obr. 17: Semivariogram k varianci výčetní tloušťky

Obr. 18: Semivariogram k varianci výšky nasazení koruny

Obr. 19: Semivariogram k varianci délky koruny

8.2 Seznam tabulek

Tab. 1: Mortalita dle vyskytujících se ekotypů smrku ztepilého v r. 2019 a 2022, včetně procentuálního zastoupení vztáženého k celé ploše

Tab. 2: Spolehlivost odhadů průměrů měřených veličin podle jednotlivých ekotypů

- Tab. 3: Párové porovnání ekotypů v jednotlivých měřených veličinách
- Tab. 4: Spolehlivost odhadů průměrů měřených veličin ekotypu horského podle jednotlivých proveniencí
- Tab. 5: Párové porovnání proveniencí ekotypu horského v jednotlivých měřených veličinách
- Tab. 6: Dekompozice rozptylu výšky včetně prostorové korelace
- Tab. 7: Testování fixních efektů na hladině významnosti s proměnnou výšky; kde *** je nejvíce signifikantní (významný)
- Tab. 8: Predikce průměrů všech tří ekotypů odhadovaný znak průměrná výška
- Tab. 9: Párové porovnání ekotypů podle odhadovaných průměrných výšek
- Tab. 10: Dekompozice rozptylu výčetní tloušťky včetně prostorové korelace
- Tab. 11: Testování fixních efektů na hladině významnosti s proměnnou výčetní tloušťky; kde *** je nejvíce signifikantní (významný)
- Tab. 12: Predikce průměrů všech tří ekotypů, odhadovaný znak průměrná výčetní tloušťka
- Tab. 13: Párové porovnání ekotypů podle odhadovaných průměrných výčetních tlouštěk
- Tab. 14: Dekompozice rozptylu výšky nasazení koruny včetně prostorové korelace
- Tab. 15: Testování fixních efektů na hladině významnosti s proměnnou výčetní tloušťky; kde *** je nejvíce signifikantní (významný)
- Tab. 16: Predikce průměrů všech tří ekotypů, odhadovaný znak průměrná výška nasazení koruny
- Tab. 17: Párové porovnání ekotypů podle odhadovaných průměrných výšek nasazení koruny
- Tab. 18: Dekompozice rozptylu délky koruny včetně prostorové korelace
- Tab. 19: Testování fixních efektů na hladině významnosti s proměnnou délkou koruny
- Tab. 20: Predikce průměrů všech tří ekotypů, odhadovaný znak průměrná délka koruny
- Tab. 21: Párové porovnání ekotypů podle odhadovaných průměrných délek koruny
- Tab. 22: Heritabilita v širokém slova smyslu pro pozorované fenotypové znaky

8.3 Seznam grafů

Graf 1: Mortalita dle vyskytujících se ekotypů smrku ztepilého v r. 2019 a 2022

Graf 2: Rozložení výčetních tlouštěk, výšek, délek koruny a výšek nasazení koruny celého souboru (zleva)

Graf 3: Závislost parametrů výčetní tloušťky, celkové výšky, výšky nasazení koruny a délky koruny na nadmořské výšce.

Graf 4: Grafická interpretace výsledků spolehlivosti odhadů průměrů měřených veličin podle jednotlivých ekotypů z tab.2

Graf 5: Grafická interpretace výsledků spolehlivosti odhadů průměrů výčetní tloušťky a výšky ekotypu horského podle jednotlivých proveniencí z tab.4

Graf 6: Grafická interpretace výsledků spolehlivosti odhadů průměrů výšky nasazení koruny a délky koruny ekotypu horského podle jednotlivých proveniencí z tab.4

8.4 Seznam použitých zkratk

H – smrk ztepilý ekotypu horský

CH – smrk ztepilý ekotypu chlumní

VH – smrk ztepilý ekotypu vysokohorský

PLO – přírodní lesní oblast

LVS – lesní vegetační stupeň

SE – somatická embryogeneze

