

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

**Posouzení genetické variability hyperspektrální
reflektance lokálních populací smrku ztepilého**

Diplomová práce

Autorka: Bc. Klára Janatová

Vedoucí práce: Ing. Jan Stejskal, Ph.D.

2021

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Klára Janatová

Lesní inženýrství

Lesní inženýrství

Název práce

Posouzení genetické variability hyperspektrální reflektance lokálních populací smrku ztepilého

Název anglicky

Hyperspectral reflectance genetic variability assessment in local populations of Norway spruce

Cíle práce

Cílem práce je posoudit geneticky podmíněnou variabilitu hyperspektrální reflektance lokálních populací smrku ztepilého a následně korelovat tyto parametry s laboratorně stanoveným obsahem fotosyntetických pigmentů. Následně bude kvantifikována genetická variabilita a odhadnuty fenotypové i genetické korelace reflektancí s obsahem fotosyntetických pigmentů.

Jako nový a inovativní prvek genetické evaluace budou hodnoceny fyziologické parametry, konkrétně hyperspektrální reflektance zjišťovaná metodami laboratorní spektroskopie. Tato měření přinesou zásadní informace především vzhledem k fyziologickému stavu stromů, přičemž sledujeme též projevy hydrického stresu.

Metodika

Struktura a design stávajícího experimentu umožňují genetickou evaluaci, jelikož se jedná o znáhodněný experiment, kde figurují všechny tři popsané ekotypy smrku ztepilého (chlumní, horský a vysokohorský). Experimentální design na ploše nedaleko Cukráku efektivně kombinuje kompletní znáhodnění s klonovými řadami roubovanců konkrétních ekotypů. Sběr materiálu pro následné měření reflektance a extrakce pigmentů proběhne během vegetační sezóny 2020 v rámci dvou kampaní (červen/srpen). Odhadovaný počet roubovanců pro náš experiment je 75.

Při obou výše zmíněných analýzách bude dodržen standardní laboratorní protokol, který je dlouhodobě využíván na FLD (a na UK) a byl optimalizován pro naše hlavní dřeviny. Následně budou využity smíšené lineární modely pro statistickou analýzu – cílem je dekompozice rozptylu (software ASReml) Vícerozměrné modely poté umožní odhad genetických korelací mezi znaky.

Literární rešerše a metodika práce budou odevzdány do konce února 2021.

Doporučený rozsah práce

60 stran

Klíčová slova

reflektance, smrk ztepilý, ekotypová proměnlivost, pigmenty

Doporučené zdroje informací

- Čepl, J., Holá, D., Stejskal, J., Korecký, J., Kočová, M., Lhotáková, Z., ... & Kaňák, J. (2016). Genetic variability and heritability of chlorophyll a fluorescence parameters in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *TREE PHYSIOL*, 36(7), 883-895.
- Čepl, J., Stejskal, J., Lhotáková, Z., Holá, D., Korecký, J., Lstibůrek, M., ... & Hejtmánek, J. (2018). Heritable variation in needle spectral reflectance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) peaks in red edge. *REMOTE SENS ENVIRON*, 219, 89-98.
- Eriksson, G., Ekberg, I., & Clapham, D. (2001). An introduction to forest genetics. Genetic Center, Department of Plant Biology and Forest Genetics, SLU. ISBN 91-576-6032-8
- Kubásek, J., Tomášková, I. (2017). Fyziologie lesních dřevin II. : růst, vývoj a rozmnožování. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin. ISBN 9788021328006.
- Neuwirthová, E., Lhotáková, Z., & Albrechtová, J. (2017). The effect of leaf stacking on leaf reflectance and vegetation indices measured by contact probe during the season. *SENSORS*, 17(6), 1202.
- Tomášková, I., Kubásek, J. (2016). Fyziologie lesních dřevin I. : fyziologie, produkce a stresy rostlin. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin. ISBN 978-80-213-2608-8.
- White, T. L., Adams, W. T., & Neale, D. B. (Eds.). (2007). Forest genetics. Cabi. ISBN 9780851993485.
-

Předběžný termín obhajoby

2020/21 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Jan Stejskal, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin

Elektronicky schváleno dne 25. 10. 2020

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

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 25. 10. 2020

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 26. 02. 2021

Prohlašuji, že jsem diplomovou prací na téma *Posouzení genetické variability hyperspektrální reflektance lokálních populací smrku ztepilého* vypracovala samostatně pod vedením Ing. Jana Stejskala, Ph.D. a použila jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědoma, že zveřejněním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V..... dne.....

.....
Podpis autora

Poděkování

Touto cestou bych ráda poděkovala svému vedoucímu Ing. Janu Stejskalovi, Ph.D. za odborné vedení při psaní mé diplomové práce. Dále bych chtěla poděkovat Mgr. Zuzaně Lhotákové, Ph.D. za proškolení v oblasti práce se spektrometrem a poskytnuté materiály, Ing. Anně Krejzkové za pomoc se zpracováním vzorků v laboratoři a za odborné konzultace, Ing. Jakobovi Dvořákovi a Ing. Jakobovi Hejtmánkovi za pomoc se sběrem materiálu a RNDr. Jaroslavu Čeplovi, Ph.D. za pomoc se grafy. V neposlední řadě mé díky patří Ing. Rastislavu Jakušovi, Ph.D. z Exemit - K za poskytnutí dat růstových veličin roubovanců.

Nakonec bych ráda poděkovala mámě a tátovi za zázemí a podporu, mému drahému za trpělivost a Kačence, že mě v tom nikdy nenechala.

ABSTRAKT

Práce si klade za cíl posoudit geneticky podmíněnou reflektanci tří ekotypů smrku ztepilého a tyto parametry korelovat s obsahem fotosyntetických pigmentů.

V rámci této práce byly uskutečněny dvě kampaně sběru vzorků (květen, srpen) v klonovém archivu „Cukrák“ ležícím nedaleko Prahy. Zdejší padesátileté roubovance smrku ztepilého pochází z výběrových stromů napříč Českou republikou a zastupují chlumní, horský i vysokohorský ekotyp. Na vzorcích (smrkových větvích) bylo provedeno měření hyperspektrální reflektance pozemním spektrometrem ASD FieldSpec 4 WR, jehož výstupem jsou hyperspektrální data, která byla použita k posuzování fyziologického stavu vegetace. Srpnové vzorky byly též podrobeny laboratorní extrakci fotosyntetických pigmentů. Dalším krokem bylo statistické zpracování a genetická evaluace dat.

Výsledky ukázaly významné rozdíly v reflektanci mezi květnovými a srpnovými sběry, kde svou roli zřejmě sehrálo rozdílné počasí. Porovnání dvojic ekotypů se všemi hodnocenými parametry ukázalo, že mezi horským a vysokohorským ekotypem jsou významné rozdíly v obsahu všech fotosyntetických pigmentů. Největší rozdíly v reflektanci byly zaznamenány v srpnovém měření mezi horským a chlumním ekotypem. Všechny fotosyntetické pigmenty vykazují silnou fenotypovou korelaci s odrazivostí, především kolem 500, 700 a nad 1300 nm. Významné fenotypové korelace byly také prokázány mezi fotosyntetickými pigmenty a téměř všemi posuzovanými vegetačními indexy. Vysoké pozitivní korelace vykazují fotosyntetické pigmenty navzájem, nejvyšší dosahují chlorofyl a a karotenoidy (0,9985). Z výsledků také vyplývá, že téměř 50 % rozptylu hodnocených vegetačních indexů je podmíněno geneticky.

Klíčová slova: reflektance, smrk ztepilý, ekotypová proměnlivost, pigmenty

ABSTRACT

This thesis aims to evaluate Norway spruce genetically dependent reflectance of three ecotypes and correlate these parameters with the content of photosynthetic pigments.

As a part of this work two campaigns of sample collection (one in May and one in August) were carried out in the clonal archive 'Cukrák' near Prague. Local 50-years old graftings of Norway spruce come from plus trees selected across the whole Czech Republic. They represent all three main Czech ecotypes of Norway spruce. The hyperspectral reflectance of samples (spruce needles) was measured with the ASD FieldSpec 4 WR. The hyperspectral data were used to assess the physiological state of vegetation. The next step was the statistical analyses and genetic evaluation of the data.

The results show significant differences in hyperspectral reflectance of needles between May and August. The weather was probably a important factor which influenced these results. Comparing pairs of ecotypes with all evaluated parameters showed significant differences between medium-elevation and high-elevation ecotype in all photosynthetic pigment contents. The biggest differences in hyperspectral reflectance were in August measurements between medium-elevation and low-elevation ecotype. All photosynthetic pigments show strong phenotypical correlation with reflectance, especially in regions around 500, 700 and above 1300 nm. Significant phenotypic correlations were also proven between photosynthetic pigments and nearly all assessed vegetation indices. The content of photosynthetic pigments correlated positively with the content of other photosynthetic pigments. The biggest correlation was found between the chlorophyll *a* content and carotenoids (0,9958). The results also show that almost 50% variation of evaluated vegetation indices is driven genetically.

Key words: reflectance, Norway spruce, ecotype variability, pigments

OBSAH

1	ÚVOD	14
2	CÍLE PRÁCE	16
3	ROZBOR PROBLEMATIKY.....	17
3.1	Smrk ztepilý	17
3.1.1	Systematické zařazení	17
3.1.2	Charakteristika	17
3.1.3	Ekologie	19
3.1.4	Rozšíření a význam.....	20
3.1.5	Smrk v ČR.....	21
3.2	Ekotypová proměnlivost smrku.....	22
3.2.1	Chlumní ekotyp	23
3.2.2	Horský ekotyp	23
3.2.3	Vysokohorský ekotyp	23
3.3	Fotosyntetické pigmenty	24
3.3.1	Chlorofyly	25
3.3.2	Karotenoidy	27
3.3.3	Spektrofotometrie	27
3.4	Reflektance	28
3.4.1	Spektroskopie	28
3.4.2	Spektrální chování rostlin	29
3.4.3	Hyperspektrální data	32
3.4.4	Vegetační indexy.....	32
3.5	Heritabilita.....	33
4	MATERIÁL A METODIKA.....	35
4.1	Klonový archiv	35

4.1.1	Cíle založení	37
4.1.2	Stanovištní podmínky	37
4.1.3	Roubovance	38
4.1.4	Metodický princip výsadby	38
4.2	Sběr materiálu	39
4.3	Měření reflektance	40
4.3.1	Příprava vzorků	40
4.3.2	Nastavení spektrometru	40
4.3.3	Měření	41
4.4	Extrakce fotosyntetických pigmentů.....	42
4.4.1	Homogenizace vzorku.....	42
4.4.2	Proces extrakce.....	43
4.4.3	Měření	44
4.5	Vegetační indexy	45
4.6	Statistická analýza dat	45
4.6.1	Popisná statistika	46
4.6.1.1	Aritmetický průměr.....	46
4.6.1.2	Rozptyl.....	46
4.6.1.3	Směrodatná odchylka	46
4.6.2	Parametrické testy.....	47
4.6.2.1	Dvouvýběrový t-test.....	47
4.6.3	Genetická evaluace.....	49
4.6.3.1	Korelace	49
4.6.3.2	Fenotypová korelace	50
4.6.3.3	Genetická korelace	50
4.6.3.4	Klonální heritabilita	51

4.6.4	<i>P</i> -hodnota.....	51
4.6.5	ASReml.....	51
4.6.5.1	Testování hypotéz LRT.....	53
5	VÝSLEDKY.....	54
5.1	Zaznamenané rozdíly v hyperspektrální reflektanci.....	54
5.1.1	Porovnání dvou období sběru.....	54
5.1.2	Porovnání ekotypů.....	55
5.2	Fenotypové korelace sledovaných znaků.....	57
5.2.1	Reflektance a obsah pigmentů.....	57
5.2.2	Reflektance a růstové vlastnosti.....	59
5.2.3	Vegetační indexy s růstovými vlastnostmi a pigmenty.....	60
5.3	Genetické korelace sledovaných znaků.....	61
5.3.1	Reflektance s růstovými vlastnostmi a pigmenty.....	61
5.3.2	Vegetační indexy s růstovými vlastnostmi a pigmenty.....	64
6	DISKUZE.....	66
7	ZÁVĚR.....	72
8	SEZNAM LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ.....	73

SEZNAM TABULEK, OBRÁZKŮ A GRAFŮ

Seznam tabulek

Tabulka 1: Vybrané vegetační indexy, jejich vzorec a autor	45
Tabulka 2: Porovnání dvojic ekotypů s růstovými vlastnostmi a fotosyntetickými pigmenty	55
Tabulka 3: Fenotypové korelace mezi dříve publikovanými vegetačními indexy, růstovými vlastnostmi a fotosyntetickými pigmenty	60
Tabulka 4: Genetické korelace růstových vlastností a fotosyntetických pigmentů	61
Tabulka 5: Odhadovaná heritabilita vegetačních indexů, růstových vlastností a fotosyntetických pigmentů.....	65
Tabulka 6: Genetické korelace mezi dříve publikovanými vegetačními indexy a dalšími parametry	65

Seznam obrázků a grafů

Obrázek 1: Šiška, jehlice a semínko smrku ztepilého	18
Obrázek 2: Distribuce biomasy mezi kmenem, korunou a kořenovým systémem smrku ztepilého	18
Obrázek 3: Tvar šupin šišek, větví a korun smrku ztepilého	24
Obrázek 4: Absorpční spektra některých fotosyntetických pigmentů	26
Obrázek 5: Spektrální křivky reflektance pro vodu, vegetaci a suchou půdu bez vegetace.....	30
Obrázek 6: Charakteristiky spektrální křivky odrazivosti zdravé vegetace	31
Obrázek 7: Mapa s vyznačeným klonovým archivem „Cukrák“ (mapy.cz)	35
Obrázek 8: Spektrometr ASD FieldSpec 4 WR s kontaktní sondou ASD Plant Probe připravený k měření.....	41
Obrázek 9: Letorosty připravené v černého Petriho misce k měření.....	42
Obrázek 10: Měření kontaktní sondou ASD Plant Probe.	42

Obrázek 11: Homogenizace vzorku – krájení jehlic skalpelem	43
Obrázek 12: Homogenizace vzorku – mražení tekutým dusíkem	43
Obrázek 13: Proces extrakce fotosyntetických pigmentů.....	44
Obrázek 14: Rozdíl reflektance v květnu a v srpnu	54
Obrázek 15: Rozdíly reflektance mezi ekotypy v květnu	56
Obrázek 16: Rozdíly reflektance mezi ekotypy v srpnu	56
Obrázek 17: Fenotypová korelace chlorofylu a s reflektancí.....	57
Obrázek 18: Fenotypová korelace chlorofylu b s reflektancí.....	58
Obrázek 19: Fenotypová korelace karotenoidů s reflektancí	58
Obrázek 20: Fenotypová korelace výšky stromů s reflektancí	59
Obrázek 21: Fenotypová korelace výšky nasazení koruny s reflektancí.....	59
Obrázek 22: Genetická korelace délky koruny s reflektancí	62
Obrázek 23: Genetická korelace výšky nasazení koruny s reflektancí	62
Obrázek 24: Genetická korelace chlorofylu a s reflektancí	63
Obrázek 25: Genetická korelace chlorofylu b s reflektancí	63
Obrázek 26: Genetická korelace karotenoidů s reflektancí.....	64

SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK

ATP	adenosintrifosfát
CRI2	název vegetačního indexu
d _{1,3}	výčetní tloušťka
DC	dark current
DPZ	dálkový průzkum Země
DWSI4	název vegetačního indexu
FAR	fotosynteticky aktivní záření
FLD	Fakulta lesnická a dřevařská
GI	název vegetačního indexu
h	výška stromu
hc	výška nasazení koruny
IR	infračervené záření
lc	délka koruny
LRT	test poměru pravděpodobnosti
LVS	lesní vegetační stupeň
NADPH	nikotinamidadenindinukleotidfosfát
NDVI	normalizovaný diferenční vegetační index
NIR	blízké infračervené záření
PLO	přírodní lesní oblast
PVI	ortogonální index
REIP	inflexní bod červeného okraje
RVI	jednoduchý poměrový index
SR3	název vegetačního indexu
SR4	název vegetačního indexu
SR5	název vegetačního indexu
SWIR	krátkovlnné infračervené záření
TCARI2	název vegetačního indexu
UV	ultrafialové záření
VIS	viditelné záření
WR	white reference

1 ÚVOD

Reflektance (odrazivost) je optická vlastnost materiálu která vypovídá o tom, jaké množství světla (elektromagnetického záření) se odrazilo od materiálu potom, co na něj dopadlo. Vegetace odráží elektromagnetické záření specifických vlnových délek (Jensen, 2014). Obor, který se zabývá vznikem a vlastnostmi spekter elektromagnetického záření na základě jeho interakce se vzorkem, se nazývá spektroskopie (Klimeš, 2010).

Spektrální projev vegetace závisí na obsahu biochemických látek v rostlině, které jsou schopné v určité části elektromagnetického spektra záření absorbovat (Jensen, 2006). Hlavními sloučeninami, které určují optické vlastnosti rostlin, jsou fotosyntetické pigmenty (Čepl a kol., 2018), tedy chlorofyl *a*, chlorofyl *b* a karotenoidy. Tyto pigmenty zajišťují fotosyntézu u vyšších rostlin (Pavlová, 2006). Obsah fotosyntetických pigmentů v listech či jehlicích snadno reaguje na podmínky prostředí a lze je tak využít jako indikátor stresu (Čepl a kol., 2018).

Spektroskopicky získaná data mohou být buď multispektrální nebo hyperspektrální, přičemž pro posuzování stavu vegetace jsou nezbytná data hyperspektrální (Albrechtová a kol., 2017), protože poskytují komplexnější a detailnější informaci. Předmětem této práce je posouzení genetické variability reflektance u ekotypů smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) H. Karst.) s využitím právě hyperspektrálních dat.

Smrk ztepilý je hospodářsky velmi významná dřevina s takřka celoevropským areálem rozšíření. Díky svým relativně nízkým ekologickým nárokům a širokému hospodářskému využití byl od 18. století vysazován na velmi rozmanitých lokalitách (Krása, 2007). Zde tvoří často stanovištně nevhodné monokultury, které jsou náchylné jak na vlivy biotických tak abiotických činitelů (Slávik, 2016). V posledních letech navíc dochází k rychlé změně klimatu (mj. stoupání průměrných ročních teplot), která má vliv na vodní režim a mikroklima v lesích (Karlsson a Högberg 1997). Výzkumy potvrzují domněnku, že hydrický stres má značné dopady na zdravotní stav porostů smrku ztepilého (Ditmarová a kol. 2010). Oslabené stromy jsou pak náchylnější na další poškození, například kůrovcem.

Za rozsáhlý areál, který se táhne od francouzských Alp na západě až po pohoří Ural na východě (Oleksyn a kol., 2002) a zároveň výškový rozsah od hladiny moře až do 2400 m n. m. (Caudullo a kol., 2016), vděčí smrk ztepilý své velké morfologické proměnlivosti, která je podmínkou přizpůsobivosti (Palát a Hauck, 2002). Odpovědí na nespojitý charakter ekologických podmínek, které takto velký areál rozšíření zahrnuje, je vznik ekotypů (Palátová a Longauer, 2017). Standardně se vylišují tři ekotypy smrku, chlumní, horský a vysokohorský (Morgenstern, 1996; Samek, 1964; Paule, 1992). Všechny tři ekotypy se přirozeně vyskytují na území České republiky. Hlavní rozdíly mezi ekotypy smrku spočívají v rozsahu nadmořských výšek, kde se přirozeně vyskytuje, ve tvaru koruny, typu větví, velikosti a tvaru šišek (Musil, 2003; Morgenstern, 1996). Cílem práce je zhodnotit geneticky podmíněnou variabilitu hyperspektrální reflektance těchto ekotypů smrku ztepilého a následně korelovat tyto parametry s laboratorně stanoveným obsahem fotosyntetických pigmentů.

2 CÍLE PRÁCE

Cílem práce je posoudit geneticky podmíněnou variabilitu hyperspektrální reflektance lokálních populací smrku ztepilého a následně korelovat tyto parametry s laboratorně stanoveným obsahem fotosyntetických pigmentů. Poté bude kvantifikována genetická variabilita a odhadnuty fenotypové i genetické korelace reflektancí s obsahem fotosyntetických pigmentů.

Jako nový a inovativní prvek genetické evaluace budou hodnoceny fyziologické parametry, konkrétně hyperspektrální reflektance zjišťovaná metodami laboratorní spektroskopie. Tato měření přinesou zásadní informace především vzhledem k fyziologickému stavu stromů, přičemž sledujeme též projevy hydrického stresu.

3 ROZBOR PROBLEMATIKY

3.1 Smrk ztepilý

3.1.1 Systematické zařazení

Z pohledu širšího systematického zařazení náleží smrk do říše rostliny (*Plantae*), podříše cévnaté rostliny (*Tracheobionta*), oddělení nahosemenné (*Gymnospermy*). Nahosemenné rostliny představují evoluční mezistupeň mezi kapraďorosty a krytosemennými rostlinami. Název *nahosemenné* je odvozen od toho, že jejich semeno leží „nahé“ na plodolistu, kdežto *krytosemenné* rostliny ho mají „kryto“ plodem. Pro nahosemenné rostliny je také typická absence květu, místo kterého utváří šištice. Ty velmi často zdřevnatí a vytvoří šišku.

Z užšího systematického pohledu řadíme smrky do třídy jehličnany (*Pinopsida*), řád borovicotvaré (*Pinales*), čeleď borovicovité (*Pinaceae*), rod smrk (*Picea*).

Rod *Picea* zahrnuje přes 40 druhů stromů. P. A. Schmidt (1991) je na základě morfologických znaků šišek a jehlic rozdělil do dvou podrodů a ty do sekcí. *Picea abies* podle tohoto dělení náleží do podrodu *Picea*, sekce *Picea* a je jediným původním smrkem na území ČR.

Druh *Picea abies* vykazuje vysokou vnitrodruhovou proměnlivost, v rámci které se vylíší různé formy (Pagan, 1999), které jsou diskutovaným tématem (Tutin a kol., 1964). Existují dva hlavní taxonomické typy: *Picea abies* „*abies*“ - smrk ztepilý rostoucí v Evropě a *Picea abies* „*obovata*“ - sibiřský smrk. Tyto dva typy však mají tak velkou genetickou podobnost, že se předpokládá, že patří ke stejnému druhu (Krutovskii a Bergmann, 1995).

3.1.2 Charakteristika

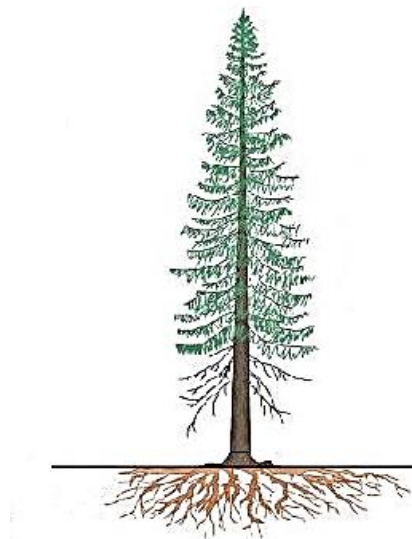
Jedná se o jednodomý (Musil, 2003) vždyzelený jehličnatý strom dosahující výšky 30 až 50 m, který se dožívá 200–300 let (Hejný a Slavík, 1997). Koruna je kuželovitá a pravidelná. Primární větve jsou stavěny přeslenitě (každý rok nový přeslen), mírně ohnuté k zemi, na konci srpovitě zakřivené (Slavík a Bažant, 2016), pouze větve vrcholových partií jsou vždy mírně vztyčené (Krása, 2007). Jehlice jsou štíhlé a tuhé s ostrou špičkou. Mají

kolem 3 cm, jsou tmavě zelené, lesklé (Slávik a Bažant, 2016), na průřezu kosočtvercové (Musil, 2003). K opadu jehlice dochází po 6-9 letech (Slávik a Bažant, 2016). Na svrchní straně letorostů vyrůstají do všech stran, na spodní straně mají dvouřadé uspořádání (Hejný a Slavík, 1997).

Kmen má přímý, barvy červenohnědé nebo šedé (Hejný a Slavík, 1997). Poměrně tenká borka je ve vyšším věku šupinovitá až štítkovitá, u věkovitých jedinců bývá ve spodní části kmene rozpuštěná (Musil, 2003), naopak u mladších jedinců je kůra z počátku hladká a světlá (Slávik a Bažant, 2016). Odolnost borky není příliš vysoká, proto jsou smrky náchylné vůči biotickým činitelům – jsou často napadány hmyzem, okusovány zvěří, ale trpí i na teplotní extrémny (Slávik a Bažant, 2016). Kořenové náběhy bývají značně vyvinuté (Musil, 2003).



Obrázek 1: Šiška, jehlice a semínko smrku ztepilého (iStock)



Obrázek 2: Distribuce biomasy mezi kmenem, korunou a kořenovým systémem smrku ztepilého (Hakkila, 2014; upraveno)

Kořenový systém smrku je plošný (Slávik a Bažant, 2016). Rozložený je blízko při povrchu a bez hlavního kořene, zpravidla je řídký a labilní vůči větru (Konôpka, 2001), vodu získává především ze srážek (Slávik a Bažant, 2016).

U solitérů plodnost začíná kolem 35 let, u jedinců v zápoji až kolem 60 let. Ve velmi nepříznivých podmínkách výjimečně plodí i výrazně mladší jedinci (Slávik a Bažant, 2016). Ke kvetení dochází v dubnu až červnu, plodné roky se opakují po 4-5 letech. Samčí šištice jsou elipsoidní až 2,5 cm dlouhé,

žlutavě červené, umístěné na jednoletých prýtech ve střední a dolní části koruny. Samičí šištice jsou až 6 cm dlouhé, přisedlé, mohou být zelené nebo červené, umístěné převážně v horní části koruny (Musil, 2003). Zralé šišky jsou tuhé, hnědé, převislé a zůstávají na stromě (Slávik a Bažant, 2016).

3.1.3 Ekologie

Smrk ztepilý není nijak zvlášť náročná dřevina. Nároky na světlo má středně vysoké, v mladším věku je výrazněji tolerantní k zástině (často v podrostu pod jiným druhem) (Slávik a Bažant, 2016). Schopnost snášet zástin se mění věkem a je různá s ohledem na stanovištní nároky (Musil, 2003). Ve smrkových porostech na povrch půdy dopadá málo světla, protože jedinci bývají značně semknutí. Zvláštní nároky nemá ani na geologické podloží. Roste na kyselých půdách, na vápencích, naplavených půdách i na křemičitých půdách a kyselých rašelinách, kde sice neprospívá, ale přežije (Slávik a Bažant, 2016).

Nároky na půdní a vzdušnou vlhkost jsou naopak značné (Musil, 2003), kvůli plošnému kořenovému systému je pro smrk limitujícím faktorem dostatek vláhy v horním půdním horizontu (Slávik a Bažant, 2016). Nejvhodnějšími půdami proto jsou půdy kyselé s humusovou vrstvou, středně až silně vlhké až rašelinné a podzolové (Hejný a Slávik, 1997) a svěží hlinitopísčité. Smrk svým kyselým opadem výrazně ovlivňuje půdotvorné činitele, a to především při nedostatku vláhy, chudosti půdy a hlavně při nedostatku vápníku. Za těchto podmínek dochází snadno k podzolizaci (Slávik a Bažant, 2016).

Obecně lze říci, že ekologické optimum smrku ztepilého v Evropě je tam, kde slábne konkurenceschopnost buku a jedle. To odpovídá výše položeným, studeným a mrazem ohroženým lokalitám (Musil, 2003). Přirozeně se smrk vyskytuje na specifických stanovištích jako jsou horské lesy, inverzní údolí a rašeliniště (vlhké a kyselé půdy). Díky svému rozmanitému a širokému hospodářskému využití byl v minulosti vysazován na různá stanoviště, kde tvoří monokultury s velkou ekologickou nestabilitou (Krása, 2007).

V posledních letech dochází k rychlé změně klimatu, která má vliv na vodní režim a mikroklima v lesích, také stoupá průměrná roční teplota (Karlsson a Högberg 1997). Pozorování posledních let potvrzují, že dopady

hydrického stresu (sucha) na smrk ztepilý jsou významné (Ditmarová a kol. 2010).

3.1.4 Rozšíření a význam

Smrk ztepilý se jako euroasijská dřevina rozprostírá na rozsáhlém areálu. Vděčí za to své velké morfologické proměnlivosti, která je podmínkou přizpůsobivosti (Palát a Hauck, 2002). Areál smrku ztepilého v Evropě má dvě oddělené části: Severskou oblast, kde roste především v nížinách (Skandinávie, Pobaltí, Rusko) a Středoevropsko-balkánskou oblast, kde naopak roste ve vysokých horách (střední a jihovýchodní Evropa). Středoevropsko-balkánská oblast nemá souvislý charakter, proto se dále dělí na podoblasti podle horstev – Hercynsko-karpatská oblast do které patří i Česká republika, Alpská oblast, Dinárská oblast a Rodopská oblast (Slávik a Bažant, 2016).

Smrk ztepilý je hlavním druhem v boreálních a subalpínských jehličnatých lesích (Caudullo a kol., 2016) od francouzských Alp (5 ° východní délky) až po pohoří Ural (155 ° východní délky) (Oleksyn a kol., 2002). Výškový rozsah smrku ztepilého se pohybuje od hladiny moře v severní Evropě až do výšky 2400 m n. m. v italských Alpách, kde roste v zakrnělé formě (Caudullo a kol., 2016).

Z lesnického pohledu je smrk nejdůležitější dřevina a hlavní zdroj dřevní hmoty. Jeho dřevo je pevné, lehké, pružné a dobře se opracovává (Hejný a Slávik, 1997). Díky pravidelnému a rovnému kmeni je hojně využíván pro stavbu dřevěných konstrukcí a na výrobu nábytku. Používá se také pro výrobu papíru a mnoho dalšího (Caudullo a kol., 2016).

Počátky pěstování smrku ztepilého se datují do 18. století. Díky široké amplitudě ekologických podmínek, začalo rozšiřování smrku i mimo oblasti jeho přirozeného výskytu (např. v nížinách). Ještě v roce 1909 v učebnici pěstování lesů Mayer popírá existenci ekologicko-geografických ras smrku. Díky této neznalosti docházelo k nekontrolovatelnému přemísťování reprodukčního materiálu (Musil, 2003).

Došlo tak k přeměně lesů přirozených na lesy hospodářské. Smrk ztepilý již zdomácněl na mnoha nepůvodních místech v Evropě včetně Anglie

a Pyrenejí. Také byl introdukován mimo Evropu do Spojených států amerických, Kanady, Japonska, Jižní Afriky, Tasmánie a na Nový Zéland (Caudullo a kol., 2016).

3.1.5 Smrk v ČR

Na území České republiky se vyskytuje smrk hercynsko-karpatského typu. Nejčastěji roste od 550 do 1000 m n. m. (Slávik a Bažant, 2016), nejníž se však vykytuje ve výšce 140 m n. m. v inverzních soutěskách Labských pískovců a nejvýš v 1 550 m n. m. na Sněžce (Musil, 2003). Těžištěm rozšíření na území ČR jsou příhraniční horstva, ale vyskytuje se i v řadě vnitrozemských horských skupin (Slávik, 2016). Díky své proměnlivosti a rozmanitému prostředí výskytu vytváří v původních porostech tři různé ekotypy (viz kap. 3.2) (Musil, 2003).

Podle tzv. Zelené zprávy z roku 2019 zabírá smrk 1 292 461 ha porostní půdy ČR, což odpovídá 49,54 % z její celkové výměry. To je o téměř půl procenta méně, než v roce 2018 a o 4,56 % méně než v roce 2000. Smrk je ovšem stále bezkonkurenčně nejhojněji zastoupenou dřevinou na našem území. Pro srovnání druhá nejhojnější dřevina, borovice lesní, zaujímá 16,1 % porostní půdy a nejhojnější listnáč, buk lesní, 8,8 %. Rekonstruované přirozené zastoupení smrku přitom činí pouze 11,2 % a doporučené, ekonomicky, ekologicky a funkčně optimalizované zastoupení 36,5 % (Ministerstvo zemědělství, 2020). Aktuální prognózy klimatických změn předpokládají významný úbytek smrkových porostů ve středních polohách, což bude mít z dlouhodobého pohledu významný negativní dopad na ekonomiku jednotlivých lesních majetků (Šrámek a kol., 2018). Díky trvalému úsilí lesníků o dosažení optimální druhové skladby lesů narůstá poměr smíšené zastoupení jednotlivých druhů dřevin v rámci jednotek prostorového rozdělení lesa ve prospěch smíšených porostů a porostů s převahou listnáčů. Svůj podíl na snížení zastoupení smrku má také již několik let trvající kůrovcová kalamita (Ministerstvo zemědělství, 2020).

Přes všechny stávající obtíže nebude klady smrku jako plastické a ve dřevozpracujícím průmyslu široce využitelné dřeviny možné v budoucnosti zcela nahradit (Klíma, 2004).

3.2 Ekotypová proměnlivost smrku

Proměnlivost druhu v rámci areálu jeho výskytu se označuje jako proměnlivost geografická a je ovlivněna několika faktory: velikost areálu na principu „čím větší areál, tím větší proměnlivost“; diverzita prostředí (nadmořská výška, kontinentální vs. oceánické podnebí); charakterem přirozeného areálu (souvislý nebo nesouvislý). faktorů. Geografická proměnlivost se dělí na proměnlivost klinální (spojitou), která zahrnuje všeobecné trendy geografické proměnlivosti – provenience stejného druhu lépe prospívají: na vlhčích místech než suchých (trend sucho – vlhko), v jižních oblastech než v severních (severojižní trend), v nižších polohách než na horách (výškový trend) a proměnlivost ekotypovou (diskontinuitní, nespojitou) (Palátová a Longauer, 2017).

Ekotypová proměnlivost (diskontinuitní, nespojitá) je dána nespojitým charakterem ekologických podmínek. Odpovědí na tuto diskontinuitu je vznik ekotypů. Ekotypy se dále dělí podle faktoru, na který jsou přizpůsobeny (edafotypy, klimatypy, cenotypy) (Palátová a Longauer, 2017). Podle Lesnického naučného slovníku (Poleno, 1994) je ekotyp genetickou podjednotkou druhu, která vznikla jako výsledek dlouhodobého selektivního procesu v přírodním prostředí a na dané prostředí vykazuje adaptabilitu. Jsou to populace, které vznikly přirozeným výběrem a mají definovanou ekologickou proměnlivost. Existence ekotypů lesních dřevin je významným podkladem pro identifikaci přírodních lesních oblastí a stanovení pravidel rajonizace reprodukčního materiálu (Palátová a Longauer, 2017).

Podle Samka (1964) lze rozlišit tři základní populace (ekotypy) smrku ztepilého; smrk subalpinský, smrk vysokohorský a horský, smrk nížinný. Paule (1992) v tomto smyslu rozlišuje přirozené původní populace smrku ztepilého stejně, přičemž chlumní ekotyp charakterizuje jako pahorkatinný, smrk vysokohorský a horský charakterizuje jako ekotyp horský a smrk subalpinský jako smrk vysokohorský. Morgenstern (1996) popisuje také tři morfologické formy, které rovněž pojmenoval podle nadmořských výšek. Největší rozdíl podle něj spočívá ve tvaru koruny.

3.2.1 Chlumní ekotyp

Chlumní ekotyp, *Picea abies* „*acuminata*“ (Morgenstern, 1996), roste v nadmořských výškách pod 700 m v 4. a 5. LVS. Ze všech tří ekotypů v mládí vykazuje nejrychlejší růst. Kmen dospělých jedinců je plnodřevný, válcovitý s hnědou borkou (Palátová a Longauer, 2017). Má širokou korunu s dlouhými větvemi (Morgenstern, 1996), tvaru eliptického až vejčitého. Větve jsou štíhlé, ke kmeni nasedají kolmo. Jehlice má dlouhé a řídké, šišky dlouhé (Palátová a Longauer, 2017). Délka šišky je obvykle 12 cm (Morgenstern, 1996). Semenné šupiny šišek jsou dlouze zúžené, vytažené, zvlňené, zoubkaté. Na vrcholu bývají vykrojené do dvou špiček (Musil, 2003).

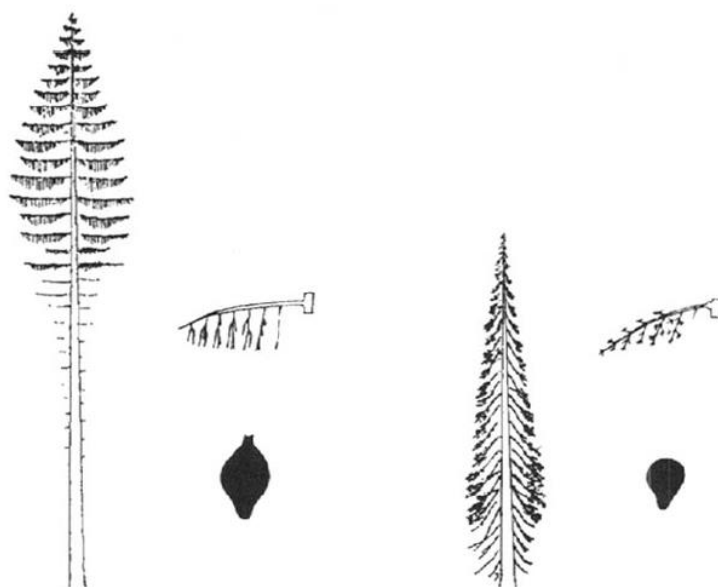
3.2.2 Horský ekotyp

Horský ekotyp smrku ztepilého, *Picea abies* „*europaea*“ (Morgenstern, 1996), se nachází v 6. a 7. LVS (Palátová a Longauer, 2017) v nadmořských výškách do 1500 m (Morgenstern, 1996). Kmen tohoto ekotypu je plnodřevný a válcovitý, koruna je oproti vysokohorskému ekotypu kratší a řidší. Větve druhého a třetího řádu jsou svazčité až hřebenité (Palátová a Longauer, 2017). Velikost šišky je typicky 11 cm (Morgenstern, 1996). Semenné šupiny šišek jsou široce eliptické s vykrojeným nebo jemně zoubkovaným vrcholem (Musil, 2003).

3.2.3 Vysokohorský ekotyp

Picea abies „*obovata*“ se vyskytuje v nadmořských výškách 1200 až 1500 m (Morgenstern, 1996), v 8. lesním vegetačním stupni (LVS). Vzhledem k podmínkám, které na horách panují, je vysokohorský ekotyp smrku odolný vůči větru a škodám způsobeným mokrým sněhem a námrazou (Palátová a Longauer, 2017). V mládí se vyznačuje pomalým růstem. Stromy mají sbíhavější kmen s šedohnědou borkou (Musil, 2003). Koruna je štíhlá a hustá s krátkými větvemi směřujícími dolů (Morgenstern, 1996). Větve nasedají na kmen v ostrém úhlu, ve druhém a třetím řádu (Palátová a Longauer, 2017) mají deskovité rozložení (Morgenstern, 1996). Jehlice jsou krátké, tuhé a hustě rostlé (Palátová a Longauer, 2017). Jehlice se s rostoucí nadmořskou výškou zkracují, ale jejich hustota mírně roste (Musil, 2003). Typická délka šišky je 9

cm (Morgenstern, 1996). Vrchol má obvejčité semenné šupiny široce zaokrouhlené, celokrajné (Musil, 2003).



Obrázek 3: Tvar šupin šišek, větví a korun smrku ztepilého. Vlevo chlumní ekotyp smrku ztepilého, vpravo vysokohorský ekotyp smrku ztepilého (Morgenstern, 1996)

3.3 Fotosyntetické pigmenty

Podle množství studií fotosyntéza vznikla nedlouho po vzniku života. Je jediným signifikantním procesem, který umožňuje skladování sluneční energie na Zemi. Je také zdrojem veškeré potravy a většiny našich energetických zdrojů (Blankenship, 2010). Vděčíme jí mimo jiné za kyslíkatou atmosféru, evoluci mnohobuněčných organismů nebo za vázání části oxidu uhličitého, který vyprodukuje lidstvo (Tomášková a Kubásek, 2016).

Fotosyntézu provádí fotoautotrofní organismy, především zelené rostliny, které dokáží získávat energii bez metabolismu organických látek. Využívají k tomu energii světelného záření. Proces fotosyntézy se dělí na dva stupně, primární a sekundární (Tomášková a Kubásek, 2016). V primární (světelné) fázi fotosyntézy dochází k absorbování světelné energie fotosyntetickými pigmenty. Energie je použita k vytvoření ATP, ferredoxinu a NADPH. Dochází k uvolňování kyslíku (Pavlová, 2006). Sekundární (temnostní) fáze fotosyntézy využívá ATP a NADPH, které vznikly v primární

fázi, k redukci oxidu uhličitého do jednoduchých organických látek (Tomášková a Kubásek, 2016).

Fotosyntetické pigmenty jsou barviva uložená ve fotosystémech tylakoidů v plastidech provozujících fotosyntézu, které se nazývají chloroplasty (Tomášková a Kubásek, 2016). Podle výzkumů chloroplasty, potažmo eukaryotická fotosyntéza, vznikly endosymbiózou organismů podobným sinicím (Margulis, 1992). Mají proto vlastní DNA a ribozomy a nazývají se semiautonomní organely (Tomášková a Kubásek, 2016).

Chemicky se fotosyntetické pigmenty řadí mezi tetrapyroly a karotenoidy (Pavlová, 2006). Jejich význam spočívá v pohlcování části viditelného záření a v předávání této energie dalším molekulám. Dělí se na tři skupiny: chlorofyly, karotenoidy a fykobiliny (Tomášková a Kubásek, 2016), přičemž u vyšších rostlin a zelených řas se nachází chlorofyl *a*, chlorofyl *b* a karotenoidy. Z karotenoidů slouží k fotosyntéze β -karoten a xantofyly (Pavlová, 2006).

3.3.1 Chlorofyly

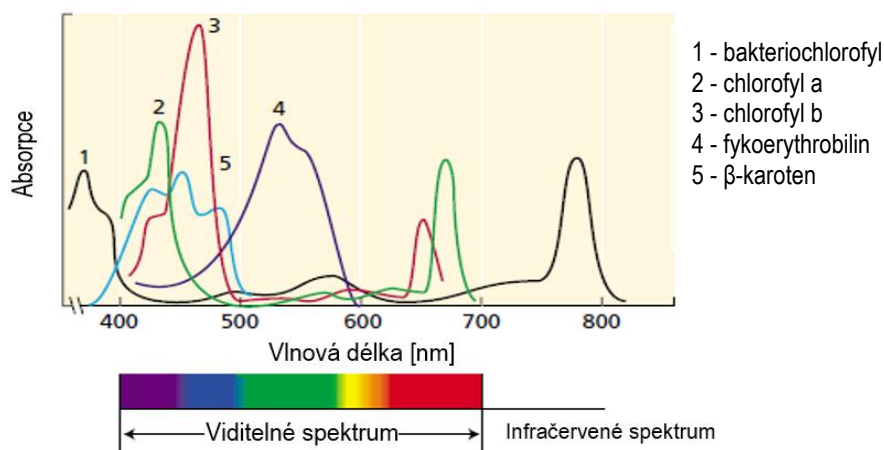
Z chlorofylů fotosyntézu vyšších rostlin a zelených řas zajišťuje chlorofyl *a* a *b*. Dále však existuje také chlorofyl *c*, který se vyskytuje u rozsivek, obrněnek a hnědých řas a chlorofyl *d*, který obsahují ruduchy a sinice. U fotosyntetizujících bakterií jsou to bakteriochlorofyly *a*, *b*, *c*, *d*, *e* a *g*. Chlorofyly se vyskytují po dvojicích, přičemž jeden z dvojice je vždy chlorofyl *a*, který je tím pádem obsažen ve všech fotosyntetizujících organismech (Pavlová, 2006).

U vyšších rostlin je neaktivnějším fotosyntetickým pletivem mesofyl v listech. Jeho buňky obsahují velké množství chloroplastů se spoustou chlorofylu. Zjednodušeně lze říct, že reakční centrum fotosyntézy u vyšších rostlin obsahuje molekul chlorofylu 200 až 300. U některých druhů řas a bakterií to může být až několik tisíc molekul těchto pigmentů (Taiz a Zeiger, 2002).

Molekula chlorofylu se v podstatě skládá ze dvou částí. První je tetrapyrolový kruh s atomem hořčíku uprostřed, druhá část je fytolový 20uhlíkatý řetězec (Tomášková a Kubásek, 2016). Cyklické uspořádání tetrapyrolu je složené ze čtyř pyrolových jader spojených methinovými můstky.

Jádra se značí A–D (nebo I. - IV.). Chlorofyl *a* a *b* se liší pouze postranním řetězcem navázaným na jádru B, přičemž chlorofyl *b* vzniká oxidací této skupiny na chlorofylu *a*. Chlorofyl *a* má na jádře B navázanou skupinu -CH₃, chlorofyl *b* -CHO. Fytolový řetězec je navázaný na jádře D (Pavlová, 2006) a slouží k ukotvení chlorofylu ve fotosystému. Tetrapyrolový kruh s atomem hořčíku slouží k zachycení fotosynteticky aktivního záření (Tomášková a Kubásek, 2016).

Na Zemský povrch ze Slunce dopadají celkem 3 typy záření: UV (Ultraviolet/ultrafialové), FAR (Photosynthetic Active Radioation/fotosynteticky aktivní záření) a IR (Infrared/infračervené). Rostliny jsou schopny fotosynteticky využít asi jen 40 % tohoto záření (Taiz a Zeiger, 2002) a to pouze z úzkého pruhu viditelného záření, kde určitý rozsah vlnových délek barvou odpovídá tomu, jak je vnímá lidské oko. FAR odpovídá vlnovým délkám 400 - 700 nm (Obr) (Tomášková a Kubásek, 2016).



Obrázek 4: Absorpční spektra některých fotosyntetických pigmentů (Taiz a Zeiger, 2002; přeloženo)

Chlorofyl je pro lidské oči zelený, protože absorbuje světlo hlavně v červené a modré části spektra. To způsobuje, že se k očím odráží pouze ta část viditelného záření, která se jeví jako zelená (kolem 550 nm) (obr.4) (Taiz a Zeiger, 2002).

3.3.2 Karotenoidy

Karotenoidy se stejně jako chlorofyl a vyskytují u všech fotosyntetizujících organismů. Naproti tomu fykobiliny, třetí skupina fotosyntetických barviv, jsou obsaženy pouze v ruduchách a sinicích (Pavlová, 2006).

Na rozdíl od chlorofylů nemají molekuly karotenoidů cyklickou část, ale jsou složené lineárně z tetraterpenů se 40 uhlíky. Karotenoidy v rostlině zajišťují hned několik funkcí. Krom toho, že se částečně podílí na fotosyntéze, rozhodují o barvě plodů a květů a především působí jako antioxidanty. Obsaženy jsou především v chromoplastech, což jsou právě díky karotenoidům do žluta či červena zbarvené plastidy bez fotosyntetické funkce (Tomášková a Kubásek, 2016). Jejich charakteristickou barvu jim zajišťuje absorpční pásmo v oblasti 400 - 500 nm viditelného záření (obr.4) (Taiz a Zeiger, 2002).

Fotosynteticky aktivní β -karoten a některé xantofyly (např. lutein, neoxantin, violaxanin) (Pavlová, 2006) se však nachází v chloroplastech, kde dokáží předávat energii chloroplastům a podílet se tak na fotosyntéze. Účinnost přenosu energie tímto způsobem se ovšem odhaduje na pouhých 30 % (Lawlor, 1993). Možná větší význam proto mají jako ochrana fotosyntetické aparátu před poškozením reaktivními formami kyslíku (oxidativní stres), které vznikají v případě nadměrného ozáření. Tato ochrana se děje přeměnou nadměrné energie na teplo dřív, než vzniknou nebezpečné radikály anebo rychlou přeměnou těchto radikálů na neškodné molekuly, která je umožněna antioxidačními schopnostmi karotenoidů (Tomášková a Kubásek, 2016).

3.3.3 Spektrofotometrie

Obsah fotosyntetických pigmentů v rostlině se nejnadhěji stanoví spektrofotometricky. Spektrofotometrie je analytická metoda, kterou se měří pohlcování světla různých vlnových délek elektromagnetického záření (Klouda, 2003). To, jakou měrou látka světlo různých vlnových délek pohlcuje (absorbuje), závisí na její struktuře. Pokud je látka rozpuštěná v roztoku,

absorbované množství světla určité vlnové délky závisí na její koncentraci (Spektrofotometrie, 2019).

Základními veličinami, které se ve spektrofotometrii používají jsou transmittance a absorbance. Transmittance představuje množství světla určité vlnové délky, které prošlo vzorkem a absorbance udává, kolik světla bylo vzorkem pohlceno. K jejich měření se používají přístroje zvané spektrofotometry. Pro měření optických vlastností roztoků se užívá kyveta, což je speciální laboratorní nádoba, do které se roztok nalije a vloží se do spektrofotometru (Klouda, 2003).

Zjištění obsahu fotosyntetických pigmentů v rostlinném vzorku se provádí měřením absorbance roztoku rostlinného materiálu a vhodného rozpouštědla při různých vlnových délkách, které se volí tak, aby odpovídaly absorpčním maximům jednotlivých složek. Tato metoda se běžně používá pro stanovení obsahu chlorofylu *a* a *b* a karotenoidů. Použití této metody je ovšem omezeno na pigmenty, které se spektrálně výrazně liší. Nelze jí určit např. jednotlivé složky karotenoidů, pouze karotenoidy jako celek (Spektrofotometrie, 2019).

3.4 Reflektance

Odrazivost (reflektance) je optická vlastnost materiálu či spíše jeho povrchu, která ukazuje, jaké množství světla se od materiálu odrazilo v poměru k množství, které na materiál dopadlo. Odraživé vlastnosti povrchů v závislosti na vlnové délce a na fyzikálních a chemických vlastnostech formují tzv. spektrální chování. Vypovídající hodnotu pro studium vegetace má elektromagnetické záření, která se pohybuje od viditelného (400-750 nm; VIS, visible spectrum), přes blízké infračervené (750-1200 nm; NIR, near infrared) až po krátkovlnné infračervené záření (1200-2500 nm; SWIR, short-wave infrared) (Albrechtová a kol., 2017).

3.4.1 Spektroskopie

Spektroskopie je fyzikální obor, který se zabývá vznikem a vlastnostmi spekter elektromagnetického záření na základě jeho interakce se vzorkem (Klimeš, 2010). Elektromagnetické záření dopadající na určitý objekt či materiál může být na jeho povrchu pohlceno (absorbance) nebo odraženo

(reflektance), anebo tímto povrchem může procházet (transmitace). Jak významně se který z těchto tří jevů projeví, záleží na: vlnové délce záření, na materiálu (voda, vegetace, horniny atd.) a na kondici daného povrchu (např. vlhkost) nebo třeba i na směru, z jakého záření přichází. Pro spektrometrii je rozhodující záření odražené (Albrechtová a kol., 2017).

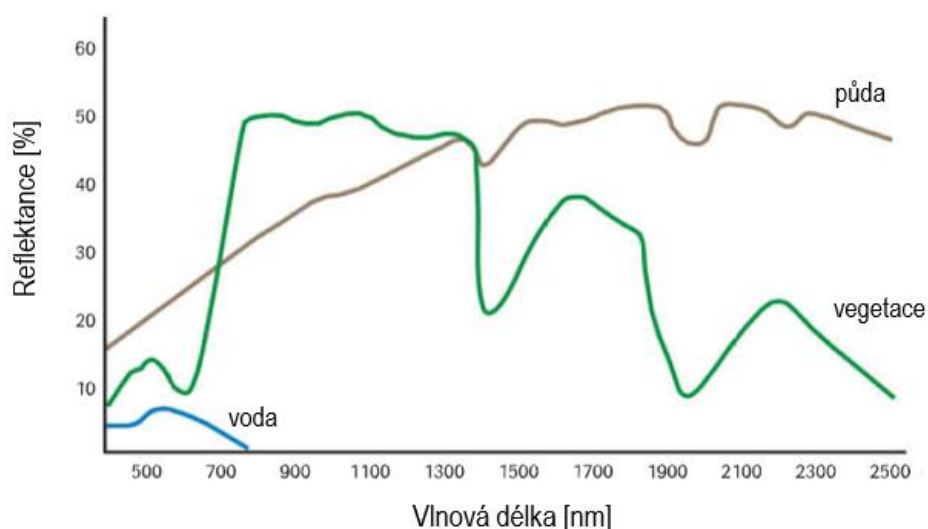
Obrazová spektroskopie je vědecko-technická disciplína, která se zabývá zkoumáním spektrálních vlastností povrchu Země, k čemuž využívá spektra elektromagnetického záření odvozená z obrazových dat. Tato data jsou pořizována v rámci dálkového průzkumu země (DPZ), jehož náplní je právě získávání informací o povrchu Země a objektech na něm, bez fyzického kontaktu. Užívána jsou data z družic nebo z letadel či multikoptér (dronů), které slouží jako nosiče pro hyperspektrální letecké obrazové senzory měřící reflektanci. Obrazová data se nejčastěji využívají ke kvalitativním analýzám, tedy k určení objektů. Hyperspektrální obrazová data však mohou být použita i pro odhady kvantitativních parametrů objektů. Využívá se toho ve vegetačních studiích pro modelování vlastností porostů jako je obsah fotosyntetických pigmentů v listoví nebo k určení množství biomasy (Albrechtová a kol., 2017).

Pozemní spektroskopie využívá pozemní spektroradiometry. Lze je využít buď pro měření přímo v terénu pomocí optického kabelu či pistolového nástavce, nebo pro měření v laboratorních podmínkách, kde se k měření vzorků využívá kontaktní sonda či integrační sféra. Spektroradiometry namísto obrazových dat poskytují spektrální křivky měřených objektů (Albrechtová a kol., 2017). Existuje více různých typů pozemních spektroradiometrů, v této práci však bude více popsán pouze mobilní Spektroradiometr ASD FieldSpec 4 Wide-Res s kontaktní sondou, který byl použit pro experimentální část. Podrobnější informace jsou uvedeny v metodice (kap. 4.3).

3.4.2 Spektrální chování rostlin

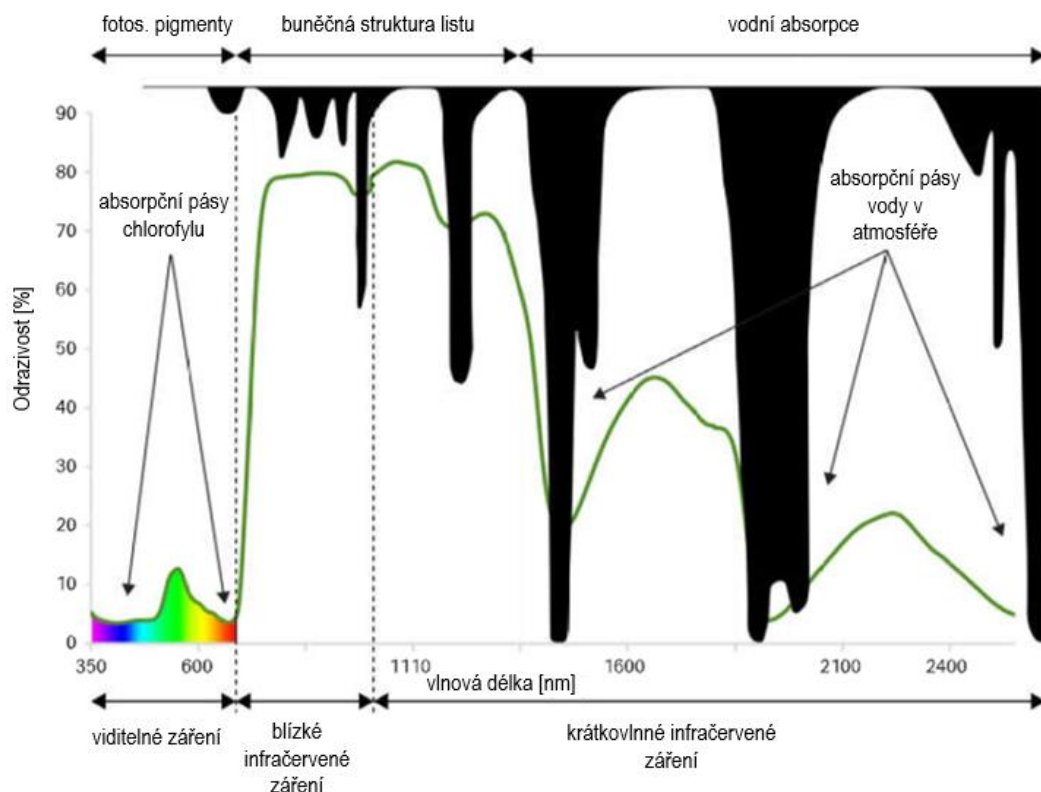
Spektrální chování daného povrchu lze popsat pomocí křivky spektrální odrazivosti, která zobrazuje závislost odrazivosti na vlnové délce záření, takže popisuje odrazivost povrchu v celém spektru vlnových délek, které nasnímal senzor. Na obrázku 5 je ukázané spektrální chování (křivky spektrální

odrazivosti) pro tři různé povrchy. Jak je patrné, dva povrchy mohou v určitém vlnovém intervalu odrážet stejné množství energie, v jiném intervalu je však odražené množství energie zcela rozdílné. Spektrální chování objektu může být do určité míry rozdílné i pro stejný povrch v závislosti na jeho kondici (Albrechtová a kol., 2017).



Obrázek 5: Spektrální křivky reflektance pro vodu, vegetaci a suchou půdu bez vegetace (Albrechtová a kol., 2017; upraveno)

Vegetace, jako i jiné materiály nebo jejich složky, absorbuje elektromagnetické záření velmi specifických vlnových délek. Tím ve spektru vznikají tzv. absorpční maxima – místa s minimální odrazivostí. Spektrální projev vegetace závisí mimo jiné na obsahu různých látek v rostlině, které jsou schopné v určité části elektromagnetického spektra záření absorbovat (Jensen, 2006). Hlavními biochemickými sloučeninami, které určují optické vlastnosti listů rostlin ve viditelné části elektromagnetického spektra, jsou fotosyntetické pigmenty (Čepl a kol., 2018). Dalšími důležitými látkami v rostlinách z pohledu optických vlastností jsou dusík, celulóza, lignin a voda (Jensen, 2006).



Obrázek 6: Charakteristiky spektrální křivky odrazivosti zdravé vegetace (Albrechtová a kol., 2017; upraveno)

Obsah fotosyntetických pigmentů v listu snadno reaguje na podmínky prostředí a lze je tak využít jako indikátor stresu (Čepl a kol., 2018). Spektrální projev ostatních pigmentů je často maskován absorpcí chlorofylu. Karotenoidy se projevují ve vlnové délce 450 nm. Nejvýrazněji se projevuje chlorofyl, který může maskovat spektrální projev ostatních pigmentů. Ty se výrazněji projevují, pokud je obsah chlorofylu snížený. K tomu dochází například u listnáčů na podzim nebo při vystavení rostliny nějakému stresu (Albrechtová a kol., 2017). Lze říci, že stres u rostlin značně mění její spektrální vlastnosti z důvodu rychlého rozpadu chlorofylu, který tak ztrácí své absorpční vlastnosti. Stres navíc často vede k chloróze (žloutnutí) listů, kdy se v důsledku ztráty chlorofylu více projevují karotenoidy. Stresované rostliny tedy vykazují odlišné spektrální chování, které lze pozorovat jak ve viditelném světle (VIS) (žloutnou), tak v oblasti NIR, kde se posunuje do kratších vlnových délek (Roman a Ursu, 2016).

V oblasti NIR je spektrální projev vegetace typický prudkým nárůstem odrazivosti v intervalu vlnových délek cca 700-800 nm. Tato oblast se nazývá Red-edge (červený okraj). Zkoumána je především pozice inflexního bodu,

tzv. Red-edge inflection point (REIP) (Albrechtová a kol., 2017), protože je velmi citlivý na fyziologický stav rostlin (Čepl a kol., 2018). Je významný při hodnocení zdravotního stavu vegetace, a také při výpočtu některých vegetačních indexů (Jensen, 2006).

3.4.3 Hyperspektrální data

Hyperspektrální data mají stovky pásem kolem 3-15 nm, která na sebe navazují (Albrechtová a kol., 2017). Hyperspektrální odrazivost odhaluje informace spojené se zdravotním stavem rostlin nebo s obsahem vody a různých biochemických sloučenin (Kovár a kol., 2019). Naproti tomu multispektrální data zahrnují jednotky spektrálních intervalů o desítkách až stovkách nanometrů, které na sebe nenavazují, mezi spektrálními pásy jsou mezery. Pro posuzování stavu vegetace jsou proto nezbytná data hyperspektrální (Albrechtová a kol., 2017).

Výsledky výzkumů naznačují, že spektrální odrazivost listů s největší pravděpodobností indikuje stres rostlin v citlivých vlnových délkách 535–640 nm a 685–700 nm (Carter, 1993). Tyto informace jsou nejčastěji prezentovány jako vegetační indexy vypočítané na základě měření odrazivosti (Jiang a kol., 2018).

3.4.4 Vegetační indexy

Vegetační indexy vyjadřují vztah mezi reflektancí v intervalu červené viditelné části spektra (600–700 nm; RED) a v blízké infračervené části spektra (přibližně 700–900 nm; NIR) (Dobrovský a kol., 2001). Jejich účelem je zmenšení spektrálního rozsahu dat na jednu hodnotu vystihující vlastnost vegetace, která je zkoumána. Základem pro tvorbu vegetačních indexů bývají vlnové délky odpovídající absorpčním maximům a minimům určité látky ve spektrální křivce odrazivosti vegetace (Albrechtová a kol., 2017). Existuje celá řada algoritmů pro výpočet vegetačních indexů, funkčně jsou však většinou ekvivalentní. Vegetační indexy je možné dělit do skupin několika způsoby. Pro základní představu postačí rozdělení na poměrové indexy a ortogonální indexy (Dobrovský a kol., 2001).

Nejjednodušším příkladem poměrového indexu je RVI (Ratio vegetation index), který poměrem dává do vztahu odrazivost povrchu v RED a NIR oblasti

(rovnice a). Dalším příkladem může být normalizovaný diferenční vegetační index NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) (rovnice b) (Dobrovský a kol., 2001).

$$RVI = \frac{NIR}{RED} \qquad RVI = \frac{NIR - RED}{NIR + RED}$$

Pomocí ortogonálního indexu PVI (Perpendicular Vegetation Index) lze například do značné míry odlišit odrazivost vegetace a půdního substrátu (význam v DPZ). Ortogonální indexy představují lineární kombinaci původních pásem a spektrálního obrazu (Dobrovský a kol., 2001).

3.5 Heritabilita

Celková fenotypová variance organismu (σ_P^2 ; všechny vnější znaky jedince) je dána součtem variance podmíněné dědičností (σ_G^2 ; geneticky) a variance podmíněné prostředím (σ_E^2) (Urban a Křížanová, 2008). Geneticky podmíněnou varianci lze rozdělit na aditivní složku (σ_A^2 ; odchylka mezi skutečnými reprodukčními hodnotami stromů v referenční populaci) a neaditivní složku (σ_I^2 ; rozptyl způsobený rozdíly v interakce alely mezi jednotlivci). Fenotypovou varianci potom můžeme zapsat takto (White a kol., 2007):

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

Heritabilita (dědivost) pak popisuje, jak velká část rozdílů ve fenotypech populace je dána geneticky (Bennett a kol., 2014). Jinak řečeno, vyjadřuje podíl dědičně podmíněné složky na konečném fenotypovém projevu znaku. Skutečné hodnoty jednotlivých variancí nejsou nikdy známe (White a kol., 2007), existují ale způsoby, jak je odhadnout.

Pro odhad relativního množství genetické kontroly pro daný znak v populaci se používají dvě veličiny a to heritabilita v širším smyslu (H^2) a heritabilita v užším smyslu (h^2). Heritabilita v širším smyslu je vyjádřena jako poměr celkové genetické variance k celkové fenotypové varianci:

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

kdežto heritabilita v užším smyslu je vyjádřena jako poměr aditivní složky genetické variance k celkové fenotypové varianci (White a kol., 2007):

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

Heritabilita v širším smyslu se nejvíce využívá u klonů nebo vysoce inbredních populací, kde jsou genotypy potomků prakticky totožné s rodiči. Heritabilita v užším smyslu se využívá především ve šlechtění (pro odhad šlechtitelské hodnoty) (Urban a Křížanová, 2008). Obě nabývají hodnot od 0 do 1, přičemž heritabilita v širším smyslu je vždy větší než heritabilita v užším smyslu (pokud ovšem existuje neaditivní genetická složka) (White a kol., 2007). Cornelius (1994) uvádí, že h^2 pro většinu znaků komerčního zájmu se pohybuje mezi 0,19 0,26 (výjimkou je měrná hmotnost dřeva s $h^2 = 0,48$). Heritabilita je ovšem relativní pojem, který závisí na jednotlivých testováních a podmínkách prostředí (Eriksson a kol., 2006). Vyšší hodnoty heritabilita vychází, pokud jsou podmínky prostředí homogenní, protože se tím snižují jeho nežádoucí účinky. To znamená, že pozorovaná heritabilita platí vždy pouze pro konkrétní soubor podmínek (místo a čas). Pokud zájmové znaky souvisí s odolností vůči stresu (např. sucho), musí být tento stres přítomen v experimentálním prostředí, aby se znak a jeho heritabilita mohli projevit (White a kol., 2007).

4 MATERIÁL A METODIKA

Sběr materiálu pro praktickou část diplomové práce probíhal na lokalitě ležící jižně od Prahy na území obce Jíloviště (N 49 ° 56,37 ', E 14 ° 20,96') pod vrchem Kopanina (411 m n. m.), v severní části Brdské vrchoviny. Na Kopanině stojí televizní a rozhlasový vysílač Cukrák, podle kterého se přezdívá jak samotné Kopanině, tak i výzkumné ploše – klonovému archivu.



Obrázek 7: Mapa s vyznačeným klonovým archívem „Cukrák“ (mapy.cz)

Hlavním zdrojem informací pro tuto kapitolu je vědecké pojednání Ing. Jiřího Šindeláře CSc. „Klonové archivy smrku ztepilého *Picea abies* Karst. na PLO Zbraslav – Strnady – polesí Jíloviště“. Toto vědecké sdělení vznikalo v letech 1970-1975 společně se založením dvou klonových archivů smrku ztepilého, o nichž pojednává. Tato diplomová práce se věnuje pouze jednomu, který Šindelář označuje jako „Klonový archiv I“.

V tomto klonovém archivu se nachází padesátileté roubovance smrku ztepilého, které byly přeneseny z různých oblastí Čech a Moravy a to v zastoupení všech třech ekotypů: chlumní, horský a vysokohorský.

4.1 Klonový archiv

Roubování je součástí nepohlavního rozmnožování. Jeho podstatou je přenos části jedné rostliny, roubu (obvykle jednoletého nebo dvouletého výhonu) na druhou, zakořeněnou rostlinu, která se označuje jako podnož.

Takto vzniklý jedinec se nazývá roubovanec. Obecně se jedinci, kteří pochází z vegetativního rozmnožování, nazývají klony, protože jejich genotyp je shodný s mateřským jedincem (Tomášková a Kubásek, 2017).

Do klonových archivů se soustřeďují klony (roubovanci) za účelem zachování genotypů výběrových stromů či stromů jinak důležitých pro šlechtění (Šindelář, 1975).

Podle vyhlášky č. 82/1996 Sb. Ministerstva zemědělství „O genetické klasifikaci, obnově lesa, zalesňování a o evidenci při nakládání se semeny a sazenicemi lesních dřevin“ jsou uznané klonové archivy „účelové výsadby potomstev výběrových stromů lesních dřevin pěstovaných mimo původní místo“. Tato vyhláška byla zrušena vyhláškou č. 139/2004 Sb., která se ovšem o klonových archivech nezmiňuje. Následující informace proto čerpají ze zrušené vyhlášky č. 82/1996 a jsou zde za účelem poskytnutí lepší představy funkce a významu klonových archivů.

Vlastník této účelové výsadby (stejně jako u semenného sadu či matečnice) předkládá při podání žádosti o uznání odborný posudek, který vypracovává pověřená právnická osoba. Vlastník jím dokládá, že „účelová výsadba byla založena podle zásad umožňujících použití semen a vegetativních částí jako reprodukčního materiálu pro obnovu lesů a k zalesňování pozemků prohlášených za pozemky určené k plnění funkcí lesa“. Tento zdroj reprodukčního materiálu je považován za kvalifikovaný zdroj nebo v případě ověření genetických vlastností za zdroj testovaný. Reprodukční materiál z něho získaný se označuje písmenem (Vyhláška č. 82/1996 Sb.). Pro produkci osiva se častěji z roubovanců zakládají semenné sady (Šindelář, 1975).

Klonový archiv „Cukrák“ ale nebyl založen za tím účelem, aby v budoucnu poskytoval osivo smrku upotřebitelné v lesnické praxi. Technika jeho založení a zejména pak rozmístění jednotlivých klonů neodpovídá schématu semenné plantáže. Další překážkou je značná různorodost sortimentu (různé ekotypy) a absence izolace od okolních smrkových porostů (Šindelář, 1975).

4.1.1 Cíle založení

Šindelář (1975) vymezil jako hlavní cíle zakládání klonových archivů tyto čtyři body:

- udržení a zabezpečení genotypu vybraných jedinců pro šlechtitelské účely v budoucnosti
- zachování možnosti dalšího vegetativního namnožení (roubování, řízkování) pro další šlechtitelské využití. Klonový archiv by měl sloužit dle potřeby i jako matečnice.
- soustředění šlechtitelsky cenných genotypů tak, aby je bylo možné dále šlechtitelsky využít, především pro kontrolované křížení.
- využití pro získání orientační představy o tom, v jaké míře jsou některé ze znaků a vlastností vybraných stromů (klonů) geneticky podmíněny, případně pro jiná pozorování.

4.1.2 Stanovištní podmínky

Zkoumaná plocha se nachází v nadmořské výšce 320–340 m n.m. Terén tvoří mírný severozápadní svah. Podloží je tvořeno jílovitými algongickými fylitickými břidlicemi s různě silnými hlinitými sprašovými a svahovými překryvy. Půdy lze charakterizovat jako středně hluboké hnědozemě ve spodinách silně skeletovité. Půdy jsou obecně bohatší na skelet (částice > 2 mm).

Samek (1962) charakterizoval lokalitu jako černýšovou doubravu. Původním lesním porostem na této lokalitě byl dub zimní s vtroušeným habrem, břízou a lokálně s bukem (nepříliš vitální), který tvořil převážně dubové pařeziny (60-80leté). Malou příměsí zde byly modřínky a dubové cca 150leté výstavky. Tento porost byl holosečně smýcen za účelem založení klonového archivu.

Z výše popsaného vyplývá, že zvolená lokalita není pro smrk ztepilý stanovištně vyhovující. Je zejména příliš teplá, suchá, minerálně ne příliš bohatá. Zvolena byla z ryze praktických důvodů, archiv nebylo kam jinač umístit (Šindelář, 1975).

4.1.3 Roubovance

Šlechtitelský materiál (stromy pro odběr roubů) byl vybírán v letech 1962–1967. Jedná se jak o strom výběrové, tak také o stromy, které byly selektovány v oblasti Krušných hor pro svou fenotypickou odolnost vůči průmyslovým emisím. Dále se zde nachází roubovance ze západních Krkonoš, které byly odebrány po značných polomech v roce 1966 s cílem alespoň částečně udržet genofond vysokohorských autochtonních porostů (Šindelář, 1975).

Stromy, z nichž byly rouby odebrány, pochází z různých ekologických podmínek (bukové smrčiny, smrkové bučiny, kyčelnicové bučiny). Vzhledem k zastoupení všech třech ekotypů jsou velmi různé i nadmořské výšky, ze které stromy/rouby pocházejí: vysokohorský ekotyp smrku ztepilého (*obovata*) z 1145-1175 m n.m., horský ekotyp (*europaea*) z 770-775 m n.m. a chlumní ekotyp (*acuminata*) z nadmořské výšky 360 m. Věk výběrových stromů se v době pořizování roubů pohyboval vesměs nad 100 let, výjimkou jsou některé stromy z Krušných hor, které byly staré okolo 60-70 let (Šindelář, 1975).

Roubování probíhalo v letech 1963–1968 v pokusné lesní školce VÚLHM Zbraslav – Strnady na polesí Jíloviště pod vedením Ing. Z. Zavadila CSc. Část roubování probíhala ve sklenících, část na volných záhonech. Jako podnože byly využity tří – či spíše čtyřleté smrkové sazenice. Roubovanci se na výzkumnou plochu vysazovali 4-7 let po roubování (Šindelář, 1975).

Klonový archiv Cukrák byl založen na jaře roku 1970 na ploše 4,36 ha (osázená plocha 2,84 ha). Na plochu bylo vysázeno 163 klonů a celkový počet 1579 roubovanců (Šindelář, 1975).

4.1.4 Metodický princip výsadby

Protože se nejedná o semenný sad ale klonový archiv, nebylo zvoleno náhodné rozmístění kvůli opylování. Roubovance téhož klonu byly naopak vysazovány do řad kvůli přehlednosti. Výsadba se držela tří principů: základní počet roubovanců jednoho klonu je 10, řady se sází s rozstupem 6 m, vzdálenost roubovanců v řadě jsou 3 m. Dělo se tak s předpokladem, že se časem počet roubovanců bude redukovat na výsledných 5 roubovanců od jednoho klonu ve sponu 6 x 6 m. Počty roubovanců nebyly vždy ideální,

v průměru ovšem bylo dodrženo číslo 10 (4-12). Výsadba byla úspěšná a po prvním roce uhynulo méně než 5 % sazenic, které byly vesměs doplněny z rezerv. Později již ke ztrátám téměř nedocházelo (Šindelář, 1975).

4.2 Sběr materiálu

Sběr materiálu pro následné měření reflektance a extrakce pigmentů proběhl během vegetační sezóny 2020 v klonovém archivu „Cukrák“ v rámci dvou kampaní. Oproti původnímu záměru proběhl první sběr již v květnu (25.5.) místo června, a to z důvodů aktuálního počasí a stavu stromů. Druhý sběr proběhl podle plánu v srpnu (18.8.). Při obou sběrech byly odebrány vzorky 86 klonů se zastoupením ekotypů: 7 vysokohorský, 41 horský a 37 chlumní.

Průměrná výška stromů byla 20,6 m, průměrná výčetní tloušťka 33,1 cm. Dlouhodobý roční průměr srážek v oblasti kolem Cukráku je 587 mm a průměrná roční teplota je 8,6 ° C (průměr hodnot z let 1980 až 2016).

Období května a srpna byla vybrána kvůli aktuálním klimatickým podmínkám, zejména kvůli zjištění míry vodního stresu působícího na stromy. Při prvním sběru vzorků (květen), nebyly zaznamenány žádné viditelné známky hydrického stresu, kdežto u druhého sběru (srpen) již byl vodní stres patrný. Klimatická data byla získána z nejbližší meteorologické stanice Praha – Libuš, která se nachází přibližně 10 km jižně od klonového archivu „Cukrák“.

Sběr materiálu probíhal ve 3-4členném týmu. Jeden člen týmu naváděl tým po klonovém archivu k předem vytipovaným jedincům, jiný speciálně upravenými (prodlouženými) teleskopickými zahradnickými nůžkami odstříhl vhodnou část větve a zbytek týmu tento letorost opatřil štítkem s označením (ekotyp, číslo) a připravil k přepravě.

Materiál byl následně uskladněn ve speciální chladící místnosti po nezbytně dlouhou dobu před dalším zpracováním.

4.3 Měření reflektance

Reflektance jehlic byla měřena mobilním Spektroradiometrem ASD FieldSpec 4 WR, který laskavě zapůjčila Katedra aplikované geoinformatiky a kartografie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy.

Při měření reflektance spektrometry v laboratorních podmínkách se využívá integrační sféry či kontaktní sondy. V případě této práce byla zvolena kontaktní sonda ASD Plant Probe, jejíž výhodou je oproti časově náročnému měření integrační sférou kratší doba zpracování vzorků (Neuwirthová a kol., 2017). Tato kontaktní sonda má kruhové zorné pole s poloměrem 11 mm (plocha 133 m²). Reflektance byla měřena mezi 350 - 2 500 nm.

Před samotným měřením proběhla příprava vzorků a nastavení spektrometru.

4.3.1 Příprava vzorků

Z nasbíraného materiálu, smrkových větví, bylo odstříhnuto cca 10 přírůstků posledního roku (2020). Ty byly vloženy do znovu uzavíratelných plastových sáčků spolu s označením ekotypu a čísla jedince. Takto mohly být skladovány v chladnu do samotného měření reflektance a posléze do zjišťování obsahu fotosyntetických pigmentů (viz kap 4.4).

4.3.2 Nastavení spektrometru

Spektrometr musí být zapnutý alespoň půl hodiny před začátkem měření, aby se zahřál. Nejprve je třeba propojit spektrometr s notebookem a kontaktní sondou. To se dělá optickým kabelem a kabelem ke zdroji světla v sondě.

Potom, co se spektrometr nahřeje, je třeba nastavit specifika měření a ukládání dat v notebooku. Práce probíhá v programu RS³, kde se nastaví cílový formulář pro ukládání dat, průměrování DC (dark current), WR (white reference/bílá reference) a vzorku. Nastavení pro tuto práci bylo průměrování DC 50, WR 100 a průměr skenování vzorku 20, aby se zabránilo přehřátí listů.

Optimalizace světelných podmínek sensorů se provádí tlačítkem OPT, přičemž je třeba držet optickou sondu nehybně na spectralonu (99%

referenční bílý terč). Stejně se měří WR, tedy stisknutím tlačítka WR a přiložením optické sondy na spectralon, kde se drží tak dlouho, dokud se spektrální křivka nevykreslí jako vodorovná čára s hodnotou odrazivosti 1.



Obrázek 8: Spektrometr ASD FieldSpec 4 WR s kontaktní sondou ASD Plant Probe připravený k měření (Albrechtová a kol., 2017)

4.3.3 Měření

Osušené letorosty se porovnají ve vyčerněné Petriho misce tak, aby vytvořily souvislou vrstvu (obr.9). Miska má černou barvu kvůli eliminaci spektrálního šumu z okolního prostředí (Neuwirthová a kol., 2017). Z každého vzorku bylo provedeno 5 skenů, každý z jiného místa. Skeny se provádí tak, že se po přiložení optické sondy k jehlicím počká, až se spektrální křivka ustálí, poté se stiskne mezerník, který sken uloží (oznámeno zvukovým signálem). Číslo skenu bylo vždy zaznamenáno do pomocného protokolu k číslu vzorku. V následném zpracování dat se z těchto pěti měření určila střední hodnota pro každou vlnovou délku.

Optimalizace byla prováděna na začátku série každého měření (na začátku dne), měření bílé reference po 3 vzorcích (15 měření). Každá provedená bílá reference byla uložena a zaznamenána do protokolu.



Obrázek 9: Letorosty připravené v černého Petriho misce k měření



Obrázek 10: Měření kontaktní sondou ASD Plant Probe

4.4 Extrakce fotosyntetických pigmentů

Většina fotosyntetických pigmentů je málo polární, takže se dobře rozpouští i v málo polárních nebo téměř nepolárních organických rozpouštědlech. Ovšem pro jejich spektrofotometrické stanovení je třeba je uvolnit z thylakoidních membrán, a proto se používá silně polární organické rozpouštědlo (Hniličková a kol., 2012). V případě této práce byl použit aceton.

Získání dat o obsahu pigmentů v jehlicích probíhalo v několika krocích. Nejprve bylo třeba jehlice homogenizovat (pokrájet, nadrtit), poté pigmenty extrahovat pomocí acetonu a nakonec změřit jejich obsah spektrofotometrem.

Celý postup extrakce fotosyntetických pigmentů byl založen na ověřených laboratorních postupech, které se standartně využívají v laboratoři FLD. Poměrně novým, avšak prověřeným prvkem, je homogenizace vzorku pomocí tekutého dusíku, drtících kuliček a oscilačního mlýnu namísto třecí misky. Hlavní výhodou spočívá ve zvládnutí většího množství vzorků za kratší čas.

4.4.1 Homogenizace vzorku

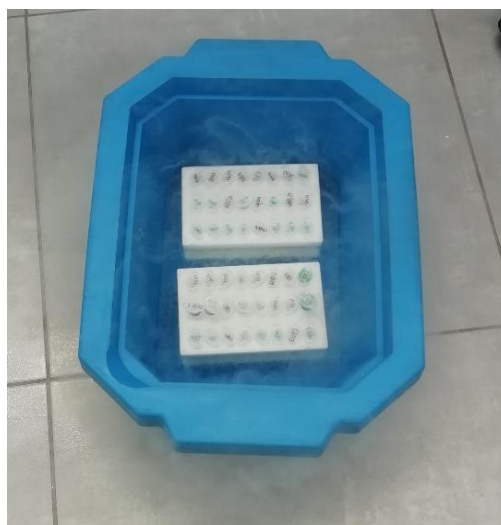
K spektrofotometrickému měření fotosyntetických pigmentů byl použit materiál (letorosty), na kterém již bylo provedeno měření reflektance. Obsah fotosyntetických pigmentů byl zjišťován pouze jednou, a to z materiálu ze

srpnové kampaně. Z každého letorostu bylo odebráno zhruba 20 jehlic. Jehlice byly skalpelem nakrájeny na 1-3 mm velké kousky (obr. 11), které byly vloženy do 2ml zkumavek Eppendorf, které se, jako vzorky ve všech následujících krocích, řádně označily.

Do každé zkumavky byly vloženy 2 ocelové drtící kuličky o průměru 0,3 mm. Vzorky byly zmrazeny v termoizolační nádobě tekutým dusíkem (obr.12) a vloženy na 5 min do oscilačního mlýnu MM400 na maximální rychlost (30 Hz). Mražení a drcení bylo opakováno, dokud z jehlic nevznikl homogenní prášek.



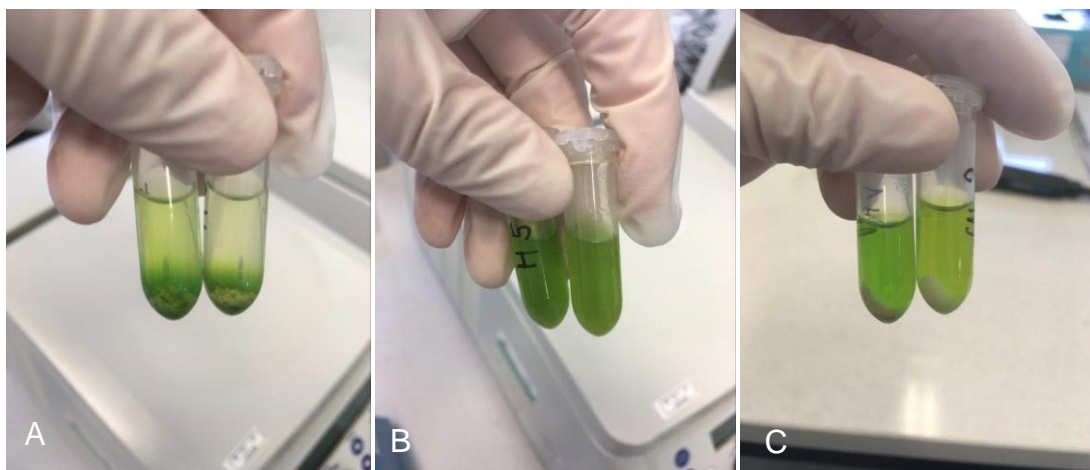
Obrázek 11: Homogenizace vzorku – krájení jehlic skalpelem



Obrázek 12: Homogenizace vzorku – mražení tekutým dusíkem

4.4.2 Proces extrakce

Z každého vzorku bylo odváženo 0,025 g homogenního materiálu do nové 2ml zkumavky Eppendorf. K odváženému vzorku byl přidán 1 ml acetonu (C_3H_6O), který posloužil k uvolnění fotosyntetických pigmentů (obr. 13A) a na špičku skalpelu uhličitanu hořečnatého ($MgCO_3$), který zajistí, aby chlorofyl nedegradoval. Směs se 30 s vortexovala (obr.13B). Zkumavky byly přendány na 10 min do centrifugy Eppendorf 5424R a stočily se na 14 000 rpm. Výsledný extrakt (obr. 13C) byl přepipetován do 25ml kádinek a roztok byl doplněn acetonem na 10 ml.



Obrázek 13: Proces extrakce fotosyntetických pigmentů

4.4.3 Měření

Měření obsahu fotosyntetických pigmentů bylo provedeno na spektrofotometru Hach LANGE DR6000 UV-VIS v laboratorních kyvetách, ve kterých se měří optické vlastnosti roztoků. Kyveta bývá nejčastěji z křemenného skla, které propouští jak viditelné spektrum tak UV světlo. Aby nedocházelo k nežádoucímu rozptylu světla a tím i k odchýlkám měření, musí být kyveta dokonale čistá (Klouda, 2003).

Před začátkem měření byl spektrofotometr zkalibrován pomocí kyvety naplněné čistým acetonem - tzv. blank. Extrakt byl do kyvety přelit tak, aby byla naplněna minimálně z 1/3. Měření každého vzorku bylo provedeno 3x. Měřena byla absorbance fotosyntetických pigmentů na vlnových délkách 663, 646 a 470 nm, které se, po zprůměrování všech tří měření, dosazují do rovnic podle Wellburn. Tyto rovnice slouží k vypočtení koncentrace fotosyntetických pigmentů v extraktu (Wellburn, 1994).

$$chl\ a = 12,21 \times A_{663} - 2,81 \times A_{646} ; [mg.l^{-1}]$$

$$chl\ b = 20,13 \times A_{646} - 5,03 \times A_{663} ; [mg.l^{-1}]$$

$$c + x = \frac{1000 \times A_{470} - 3,27 \times C(chl\ a) - 104 \times C(chl\ b)}{198} ; [mg.l^{-1}]$$

kde:

A_{xxx}absorbance v příslušné vlnové délce při šířce kyvety 1 cm

4.5 Vegetační indexy

Spektrální informace o vegetaci se tradičně vykresluje pomocí předem vybraných vegetačních indexů. Ty jsou vybrány pro jejich specifické vlastnosti, jako je schopnost reflektovat přítomný stres nebo přímo detekovat zdravotní stav. Zvoleno bylo 7 vegetačních indexů (tab.1), které vykazují heritabilitu pro následnou vícerozměrnou analýzu.

K jejich před selekci i k následnému výpočtu byl použit datový balíček hsdar pro statistický software R. V tabulce 1 je uveden název indexu, vzorec pro výpočet a vědecký tým, který ho poprvé použil. R_{xxx} ve vzorci představuje reflektanci jehlic ve vlnové délce XXX .

Tabulka 1: Vybrané vegetační indexy, jejich vzorec a autor

Vegetační index	Vzorec pro výpočet	Autor
CRI2	$\frac{1}{R_{515}} - \frac{1}{R_{770}}$	Gitelson a kol., 2003
DWSI4	$\frac{R_{550}}{R_{680}}$	Apan a kol., 2004
GI	$\frac{R_{554}}{R_{677}}$	Smith a kol., 1995
SR3	$\frac{R_{750}}{R_{550}}$	Gitelson a Merzlyak, 1997
SR4	$\frac{R_{700}}{R_{670}}$	McMurtrey a kol., 1994
SR5	$\frac{R_{675}}{R_{700}}$	Chappelle a kol., 1993
TCARI2	$3((R_{750} - R_{705}) - 0,2(R_{750} - R_{550}))$	Wu a kol., 2008

4.6 Statistická analýza dat

Analýza experimentálních dat a jejich interpretace patří v řadě klasických i moderních oborů mezi neustále se rozvíjející směry zkoumání, které leží na hranici matematické statistiky a informatiky. Význam statistické analýzy dat nabývá stále většího významu a často se stává jedním z hlavních přístupů v řadě přírodovědných, technických a sociálních věd (Meloun a Militký, 1994).

4.6.1 Popisná statistika

Popisná statistika je část statistika, která se zabývá popisem stavu nebo vývoje hromadných jevů. Předmětem zkoumání je zde statistický soubor, který představuje, množinu všech prvků, které jsou předmětem zkoumání. Na rozdíl od matematické statistiky není založena na teorii pravděpodobnosti (Homola, 2014).

4.6.1.1 Aritmetický průměr

Pro výpočet průměru hodnot se nejčastěji využívá aritmetický průměr, který se vypočte podle vzorce:

$$\bar{x} = \frac{x_1 + x_2 + \dots + x_n}{n}$$

kde:

\bar{x}aritmetický průměr
n.....počet měření
 x_1, x_2hodnoty jednotlivých měření

4.6.1.2 Rozptyl

Rozptyl (variance) udává, jak moc jsou hodnoty ve zvoleném statistickém souboru (např. populaci) rozptýleny. Ve standardním používání je zavedeno hned několik označení: $var(x), D(x), \sigma^2, s^2$. Vzorec pro rozptyl:

$$var(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2$$

kde:

$var(x)$rozptyl
n.....počet měření
 x_ihodnota měření
 \bar{x}aritmetický průměr

4.6.1.3 Směrodatná odchylka

Směrodatná odchylka udává, jak jsou sledované hodnoty statistického souboru (např. populace) rozptýleny od průměrné hodnoty.

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2}$$

kde:

σsměrodatná odchylka
 x_ihodnota měření
 \bar{x}aritmetický průměr
 npočet měření

Směrodatnou odchylku lze také definovat jako odmocninu rozptylu:

$$\sigma = \sqrt{\text{var}(x)}$$

V matematické statistice se často odhaduje směrodatná odchylka náhodné veličiny s neznámým rozdělením naměřené na výběru populace. Takový odhad se nazývá **výběrová směrodatná odchylka** a označuje se s . Výběrová směrodatná odchylka charakterizuje proměnlivost (variabilitu) statistického souboru.

$$s = \sqrt{\frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2}$$

kde:

ssměrodatná odchylka
 x_ihodnota měření
 \bar{x}aritmetický průměr
 npočet měření

4.6.2 Parametrické testy

Parametrické testy patří spolu s neparametrickými testy do části statistiky zvané matematická, do oblasti testování hypotéz. Matematická statistika zkoumá statistické soubory nepřímo prostřednictvím výběrů. Při testování hypotéz se volí hladina významnosti, nejčastěji $\alpha = 0,05$ (5 %). Poté se zformuluje nulová hypotéza H_0 , která se po výpočtu potvrzuje nebo zamítá. Parametrickým testem se rozumí takový test, pro který je třeba specifikovat typ rozdělení. Nejčastěji se předpokládá normalita dat, normální rozdělení (Kladivo, 2013).

4.6.2.1 Dvouvýběrový t-test

Dvouvýběrový t -test se používá pro srovnání hodnot dvou populací (x a y). Nulová hypotéza (H_0) se stanoví tak, že střední hodnoty dvou populací (μ_x a μ_y) jsou stejné:

$$H_0 : \mu_x = \mu_y$$

Při výpočtu se nejprve vypočtou aritmetické průměry obou populací (\bar{x}_x a \bar{x}_y) a směrodatnou odchylku pro každou populaci (s_x a s_y) a poté spočítáme sdruženou výběrovou směrodatnou odchylku podle vzorce:

$$S = \sqrt{\frac{(n_x - 1)s_x^2 + (n_y - 1)s_y^2}{n_x + n_y - 2}}$$

kde:

S.....sdružená směrodatná odchylka
 n_xpočet měření v populaci x
 n_ypočet měření v populaci y
 s_xsměrodatná odchylka v populaci x
 s_ysměrodatná odchylka v populaci y

následně s pomocí S směrodatnou chybu v rozdílech mezi průměry:

$$SE_{(\bar{x}_x - \bar{x}_y)} = S \sqrt{\frac{1}{n_x} + \frac{1}{n_y}}$$

kde:

$SE_{(\bar{x}_x - \bar{x}_y)}$směrodatná chyba v rozdílech mezi průměry
 Ssdružená směrodatná odchylka
 n_xpočet měření v populaci x
 n_ypočet měření v populaci y

a nakonec t-test pomocí vzorce:

$$T = \frac{\bar{x}_x - \bar{x}_y}{SE_{(\bar{x}_x - \bar{x}_y)}}$$

kde:

T.....hodnota dvouvýběrového t-testu
 $SE_{(\bar{x}_x - \bar{x}_y)}$směrodatná chyba v rozdílech mezi průměry
 Ssdružená směrodatná odchylka
 \bar{x}_xaritmetický průměr měření v populaci x
 \bar{x}_yaritmetický průměr měření v populaci y

Za platnosti H_0 má studentovo dvouvýběrové t -rozdělení s $n_x + n_y - 2$ stupni volnosti. Vypočtená hodnota T se porovná s hodnotou z tabulek pro t -rozdělení.

Jestliže platí:

1) $t \leq t_{1-\frac{\alpha}{2}}$; hypotézu H_0 nelze zamítnout. Střední hodnoty μ_x a μ_y nejsou dostatečně odlišné, rozdíl je statisticky nevýznamný.

2) $t \geq t_{1-\frac{\alpha}{2}}$; hypotézu H_0 lze zamítnout. Rozdíl mezi μ_x a μ_y je statisticky významný.

Na základě distribuční funkce studentova rozdělení lze získat p -hodnotu pro dvouvýběrový t -test.

4.6.3 Genetická evaluace

Genetická evaluace je součástí šlechtitelských programů lesních dřevin a také nástrojem k získání populačních genetických parametrů šlechtitelských populací. Tradičně genetická evaluace kombinuje fenotypová data a podobnost mezi příbuzenstvem s účelem předpovědět genetickou hodnotu jednotlivce (Isik a kol., 2017).

4.6.3.1 Korelace

Korelace ve statistice označuje vzájemný lineární vztah mezi znaky nebo veličinami x a y . Dvě proměnné (veličiny) se považují za korelované, když určité hodnoty proměnné x mají tendenci se vyskytovat společně s určitými hodnotami proměnné y . Míru korelace vyjadřuje korelační koeficient r .

Pearsonův korelační koeficient

Jedná se o parametrický korelační koeficient, který měří statistickou závislost lineárních dat. Spočítá se pomocí směrodatných odchylek obou proměnných a jejich kovariance, což je míra vzájemné polohy mezi veličinami.

$$r = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^N \left(\frac{x_i - \bar{x}}{s_x} \right) \left(\frac{y_i - \bar{y}}{s_y} \right)$$

kde:

rhodnota Pearsonova korelačního koeficientu
 nvelikost výběru
 x_ijednotlivá měření v populaci x
 \bar{x}aritmetický průměr měření v populaci x
 y_ijednotlivá měření v populaci y
 \bar{y}aritmetický průměr měření v populaci y
 s_xaritmetický průměr měření v populaci x
 s_yaritmetický průměr měření v populaci y

Korelační koeficient r nabývá hodnot -1 až jedna. Když je r rovno nule, znamená to, že veličiny na sobě nejsou závislé. Pokud je r rovno 1, jedná se o přímou závislost, pokud je rovno -1, je to závislost nepřímá.

4.6.3.2 Fenotypová korelace

Fenotypová korelace je označení pro závislost mezi pozorovanými hodnotami dvou znaků (x a y). Lze ji považovat za kombinaci závislostí genotypových hodnot obou znaků a účinků prostředí na oba znaky. Je vyjádřena jako závislost mezi sledovanými naměřenými hodnotami a značí se r_p (Urban a Křížanová, 2008).

Za hypotetický příklad budiž považován lesní porost, ve kterém lze očekávat, že tendence k nadprůměrné výšce a nadprůměrné tloušťce se bude vyskytovat u těch samých jedinců. Tento vztah mezi dvěma znaky, výškou a tloušťkou, se nazývá pozitivní fenotypová korelace. Negativní fenotypová korelace by naopak znamenala, že čím je jeden znak nad průměrem, tím je druhý více pod průměrem. Pokud se $r_p = 1$ nebo -1 existuje mezi znaky dokonalý lineární vztah, takže hodnota jednoho znaku umožňuje přesně předpovědět druhý znak. Pokud se korelace pohybuje kolem 0, souvislost mezi znaky je nízká. (White a kol., 2007).

4.6.3.3 Genetická korelace

Genetická korelace je závislost mezi odpovídajícími aditivními hodnotami znaku (x) a (y), značí se r_A (Urban a Křížanová, 2008), proto je možné označit ji jako korelaci šlechtitelských hodnot dvou znaků (Eriksson a kol., 2006). Genetické korelace vznikají kvůli pleiotropnímu působení genů, což znamená, že jeden gen ovlivňuje ve stejném čase více znaků. Nejčastěji

užívanou metodou odhadu genetické korelace je analýza variance a kovariance (Urban a Křížanová, 2008):

4.6.3.4 Klonální heritabilita

Klonální heritabilita je heritabilita odhadnutá na základě využitých smíšených lineárních modelů, čerpá z komponent rozptylu dle REML. Vzorec pro výpočet odpovídá základní formuli uvedené v kapitole 3.5. V čitateli však nepočítáme s aditivním genetickým rozptylem, ale s rozptylem klonů, které reprezentují ekotypy zastoupené v experimentální výsadbě.

4.6.4 P-hodnota

P-hodnota je pojem spadající do oblasti testování hypotéz. Je poměrně častým výstupem statistických testů, např. program STATISTICA ho uvádí vždy. Užívá se při rozhodnutí o platnosti či neplatnosti nulové hypotézy namísto přímého porovnávání hodnoty testovacího kritéria s kritickými hodnotami. *P*-hodnota vyjadřuje pravděpodobnost (za platnosti H_0) s níž by se získala stejná nebo ještě méně pravděpodobná hodnota testované statistiky. *P*-hodnotu lze definovat i jako nejmenší hladinu významnosti testu, při níž se ještě H_0 zamítá (Holčík a kol., 2015).

P-hodnota se porovnává se zvolenou hladinou významnosti α . Nulová hypotéza se zamítá ve chvíli, kdy je *p*-hodnota menší než α . Standardně užívanou hladinou významnosti je $\alpha = 0,05$, H_0 by tedy byla zamítnuta v případě, že by *p*-hodnota byla nižší než 0,05 (Holčík a kol., 2015).

4.6.5 ASReml

Pro statistickou analýzu byly použity funkce softwaru R a softwarový balíček ASReml pro R. Zkratka REML znamená Restricted Maximum Likelihood, což by se dalo přeložit jako „metody maximální věrohodnosti“ a odkazuje na lineární smíšené modely, které ASReml využívá a modifikuje. Dochází k odhadu komponent rozptylu a jeho dekompozici zároveň s rozdělením na jednotlivé složky. Tento proces umožňuje přesně odhadnout fixní i náhodné faktory, které ovlivňují variabilitu experimentu (Burgeno a kol., 2000).

Smíšené lineární modely jsou velmi flexibilními nástroji analýzy souborů dat ze zemědělství, biologie, medicíny i environmentálních studií (Gilmour a kol., 2009).

K odhadu genetické korelace mezi konkrétními páry znaků byl použit upravený dvoufaktorový model založený na předpokladu, že oba znaky jsou modelovány jako nezávislé entity. Tento přístup umožnil modelovat specifickou reziduální strukturu pro oba zájmové znaky. Jedná se o efektivní a jedinečný přístup prostorové korelace založené na souřadnicích jednotlivých stromů.

$$Y = \mu + X_1a + X_2b + X_3ba + e$$

kde:

Y.....datový vektor
 μcelkový průměrný účinek
a.....fixní vektor jednotlivých ekotypů
b.....fixní vektor provenience
ba.....fixní vektor interakce ekotypů s proveniencí
e.....náhodný vektor chyb
 $X_{1,2,3}$určují matice incidence pro všechny fixní efekty

příčemž: $e \sim MVN(0, I_n \otimes R)$

kde:

R.....matice variance-kovariance
 I_nmatice identifikující jednotlivé stromy

Prostorový model využívá autoregresní prostorovou složku a náhodné prostorové efekty v základním modelu (Chen a kol. 2018). Ostatní části jsou stejné jako u základního modelu.

$$y = Xb + Zu + \xi + \eta$$

kde:

ξ fixní prostorové efekty
 η náhodné prostorové efekty

Prostorově fixní rezidua (ξ) se modelují pomocí kovarianční struktury, která předpokládá oddělitelný autoregresní proces v řádcích a sloupcích (Chen a kol. 2018):

$$R = \sigma_{\xi}^2 [AR1(pcol) \otimes AR1(prow)] + \sigma_{\eta}^2 I$$

kde:

- σ_{ξ}^2 fixní prostorová odchylka
- σ_{η}^2 náhodné prostorová odchylka
- I matice shody
- \otimes přímý součin (Kronecker) pro matice
- $AR1(pcol)$ autoregresní korelační matice ve směru sloupců
- $AR1(prow)$ autoregresní korelační matice ve směru řádků

4.6.5.1 Testování hypotéz LRT

Testování hypotéz týkajících se složek rozptylu může být založeno na „hodnotě Z“ získané použitím možnosti „covtest“. Tento test má však relativně nízkou spolehlivost, zejména u komponent rozptylu odhadovaných s několika stupni volnosti.

Testování hypotéz proto bývá obvykle realizováno pomocí LRT - „Likelihood ratio test“ (testu poměru pravděpodobnosti). Tento test vyžaduje, aby byl přidán smíšený model pro každý testovaný faktor, který testovaný faktor v původním modelu nahradí. Pravděpodobnost tohoto „redukovaného“ modelu lze srovnávat s pravděpodobností „úplného“ modelu pro vytvoření testu nulové hypotézy. Ta se stanoví tak, že komponenta variance pro zrušený člen je nulová.

$$LRT = (-2) \ln \frac{\text{pravděpodobnost redukovaného modelu}}{\text{pravděpodobnost celého modelu}}$$

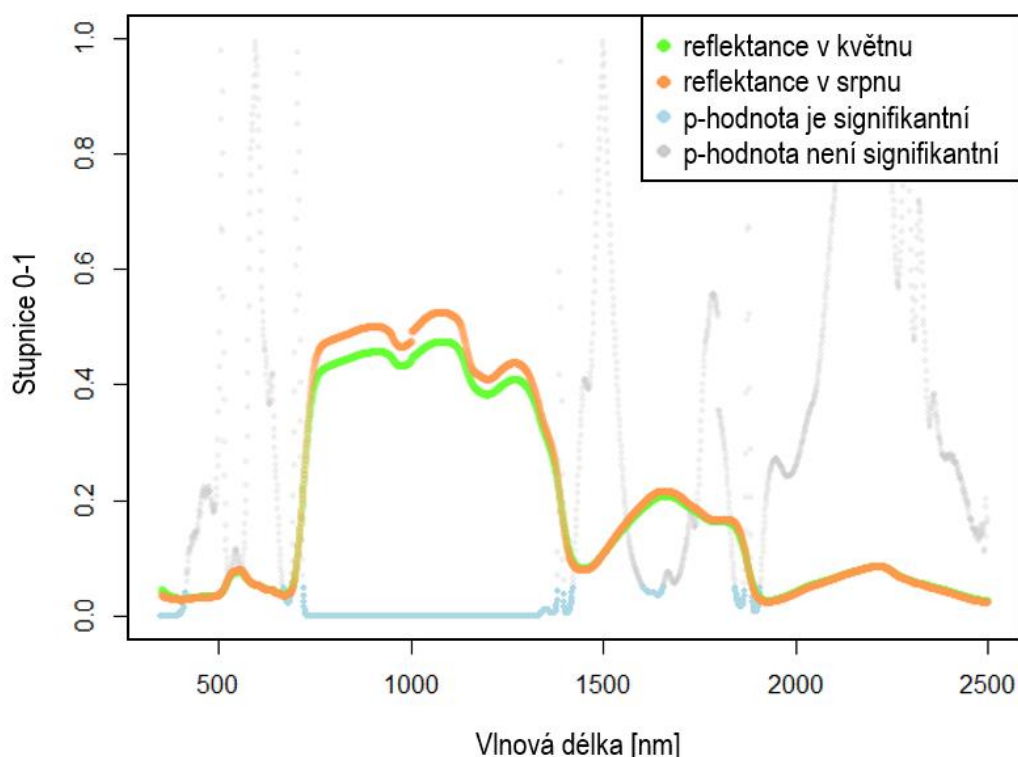
Pokud odstranění výrazu způsobí velký pokles pravděpodobnosti redukovaného modelu, komponenta variance pro výraz je větší než nula. Výsledná hodnota je distribuována přibližně jako hodnota chí-kvadrát s jedním stupněm volnosti, protože modely se liší právě v jednom parametru.

5 VÝSLEDKY

5.1 Zaznamenané rozdíly v hyperspektrální reflektanci

5.1.1 Porovnání dvou období sběru

Mezi vzorky nasbíranými v květnu a v srpnu byl zjištěn statisticky signifikantní rozdíl, který je soustředěn především do oblasti mezi vlnovými délkami 700 až 1300 nm (obr.14).



Obrázek 14: Rozdíl reflektance v květnu a v srpnu

Největší rozdíl byl zaznamenán ve vlnové délce 1050 nm (téměř 5 %). Byla také zjištěna pozitivní vztah mezi vyššími průměrnými srážkami v srpnu a vyšší reflektancí. Průměrné denní srážky v květnu byly 2,6 mm a v srpnu 4,3 mm. V srpnu byla také vyšší průměrná teplota, 20,9 °C, kdežto v květnu průměrná teplota dosáhla jen 12,5 °C. To mohlo spektrální chování jehlic také ovlivnit.

Obrázek 14 ukazuje rozdíly mezi odrazivostí jehlic v květnu a srpnu. Existuje více oblastí vlnových délek, ve kterých jsou vzorky signifikantně odlišné. Oblasti vlnových délek, kde je p-hodnota pod hladinou významnosti 0,05: 350 - 415, 667 - 668, 720 - 1421, 1604 - 1657, 1844 - 1867 a 1888 - 1909. Největší rozdíl v odrazivosti je mezi 720 a 1421 nm.

5.1.2 Porovnání ekotypů

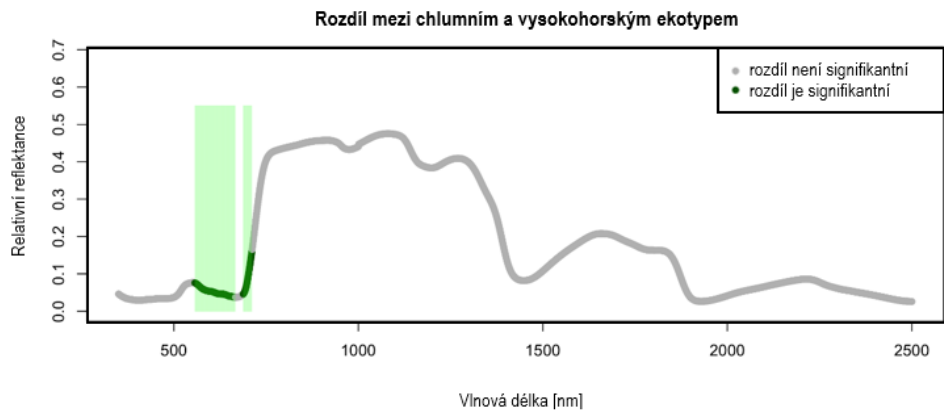
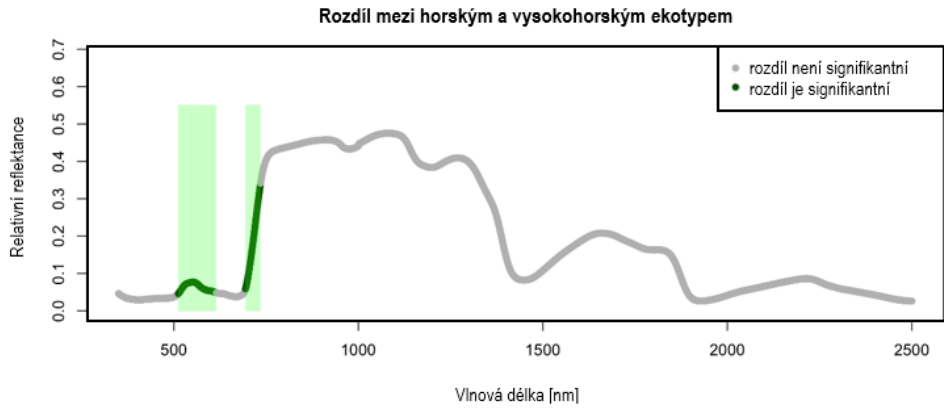
Mnohonásobným porovnáním bylo ověřeno, že mezi ekotypy smrku ztepilého jsou statisticky signifikantní rozdíly v reflektanci, které se většinou omezují pouze na konkrétní části spektra. Výraznější rozdíly byly zjištěny v druhém (srpnovém) měření. Párové rozdíly mezi ekotypy jsou však specifické pro sledovaný měsíc.

V tabulce 2 je porovnání dvojic ekotypů se všemi hodnocenými růstovými znaky a také s obsahem fotosyntetických pigmentů. Signifikantní rozdíly byly zaznamenány mezi horským a chlumním ekotypem ve všech třech fotosyntetických pigmentech. V růstových vlastnostech jsou nejvýznamnější rozdíly ve výčetní tloušťce, celkové výšce a délce koruny a to shodně mezi horským a vysokohorským ekotypem a mezi chlumním a vysokohorským ekotypem. Všechny signifikantní rozdíly jsou vyznačeny zeleně.

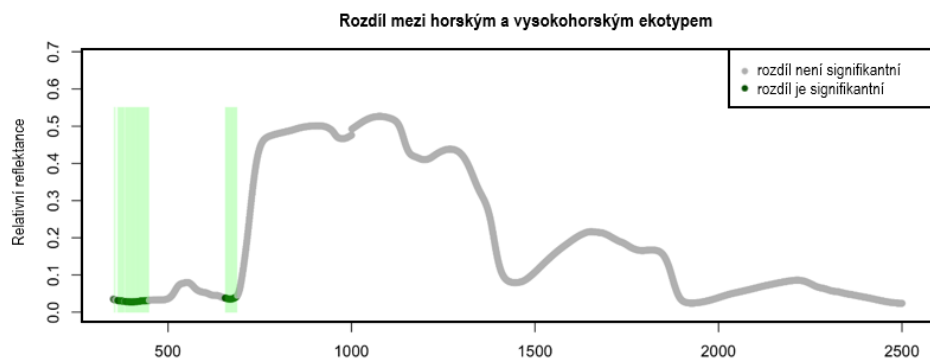
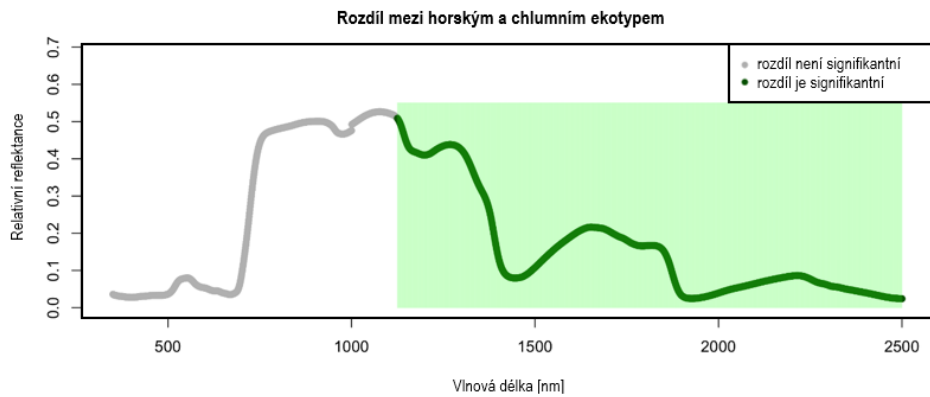
Tabulka 2: Porovnání dvojic ekotypů s růstovými vlastnostmi a fotosyntetickými pigmenty

	H x CH	H x VH	CH x VH
d_{1,3}	0,23	0,00	0,03
h	0,38	0,00	0,00
hc	0,31	0,06	0,14
lc	0,47	0,00	0,00
Chl a	0,03	0,16	0,33
Chl b	0,05	0,14	0,44
Kar	0,03	0,15	0,34

Na obr. 15 jsou vyobrazeny grafy, které představují rozdíly v reflektanci mezi dvojicemi ekotypů v květnu. Na grafech jsou zobrazeny reflektanční křivky (šedě) se zvýrazněnými oblastmi, kde byl rozdíl v reflektanci signifikantní (zeleně). Největší rozdíl byl pozorován mezi chlumním a vysokohorským ekotypem (mezi vlnovými délkami 600 a 700 nm).



Obrázek 15: Rozdíly reflektance mezi ekotypy v květnu



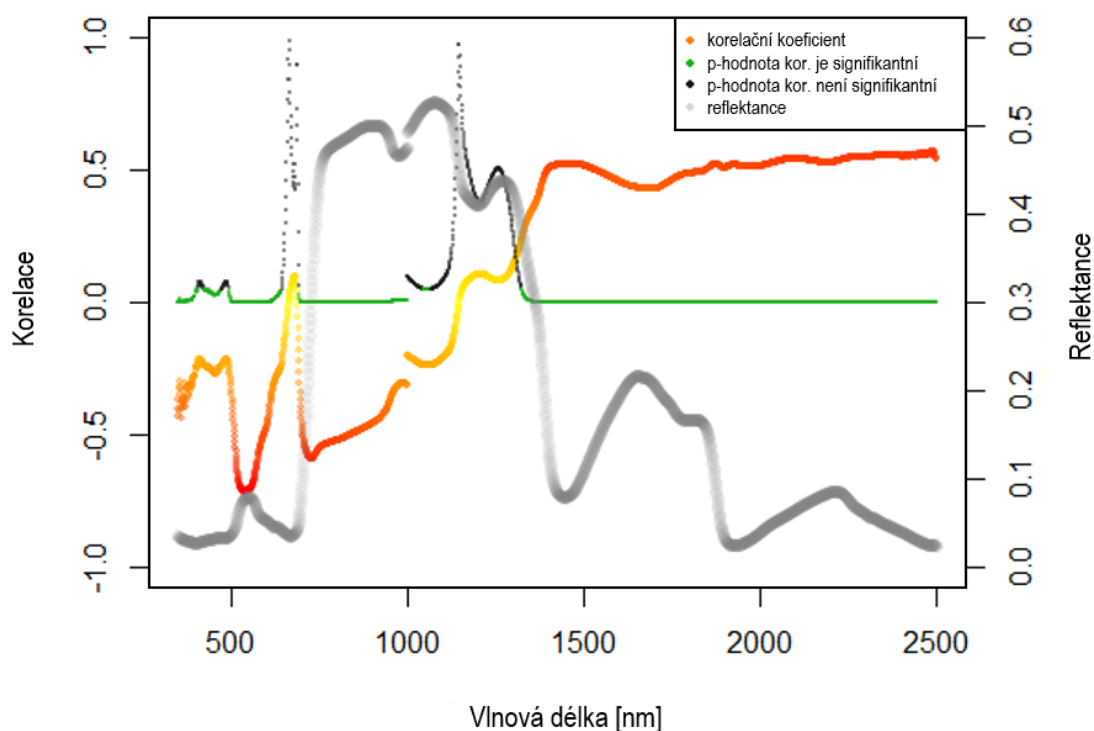
Obrázek 16: Rozdíly reflektance mezi ekotypy v srpnu

Na druhé sadě grafů (obr. 16) je vyobrazen rozdíl v odrazivosti mezi ekotypy v srpnu. Zde byly zjištěny největší rozdíly mezi chlumním a horským ekotypem. Statisticky signifikantní rozdíl lze pozorovat v převážné části spektra, konkrétně od 1150 do 2500 nm.

5.2 Fenotypové korelace sledovaných znaků

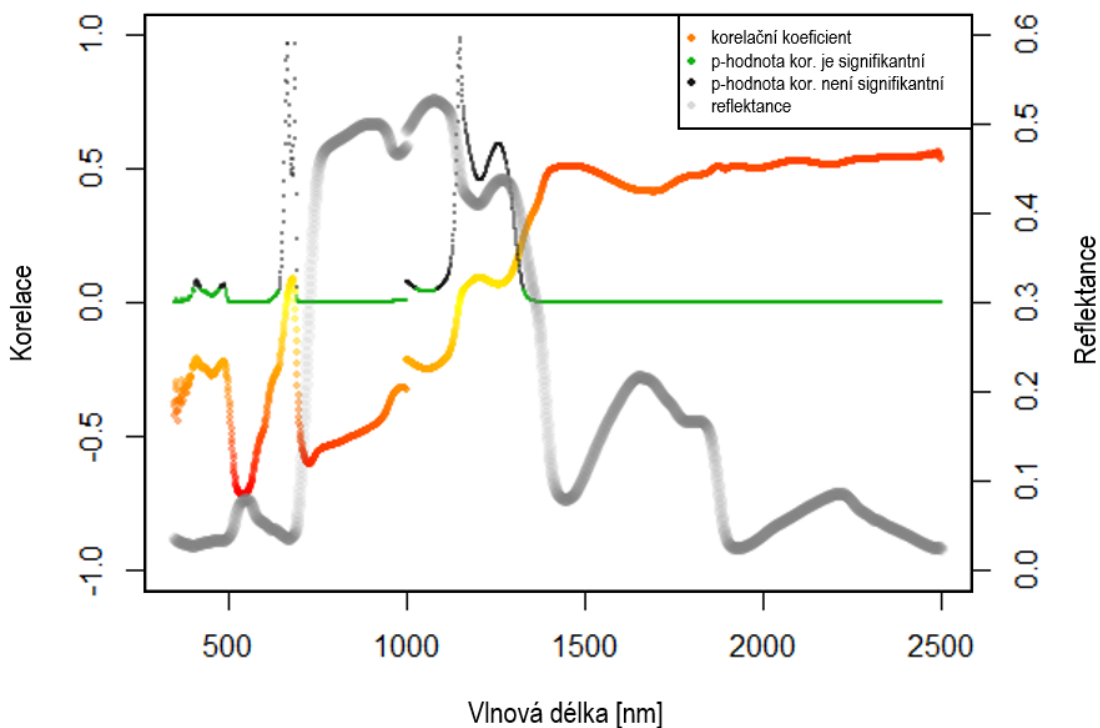
5.2.1 Reflektance a obsah pigmentů

Fenotypové korelace mezi hyperspektrální odrazivostí a fotosyntetickými pigmenty jsou prezentovány na obrázcích 17, 18 a 19. Hodnoty korelace vychází ze základního výpočtu Pearsonova korelačního koeficientu dle vzorce uvedeného v metodice. Na obrázku 17 je znázorněna korelace chlorofylu *a* s reflektancí, na obrázku 18 korelace chlorofylu *b* s reflektancí a na obrázku 19 korelace karotenoidů s reflektancí.

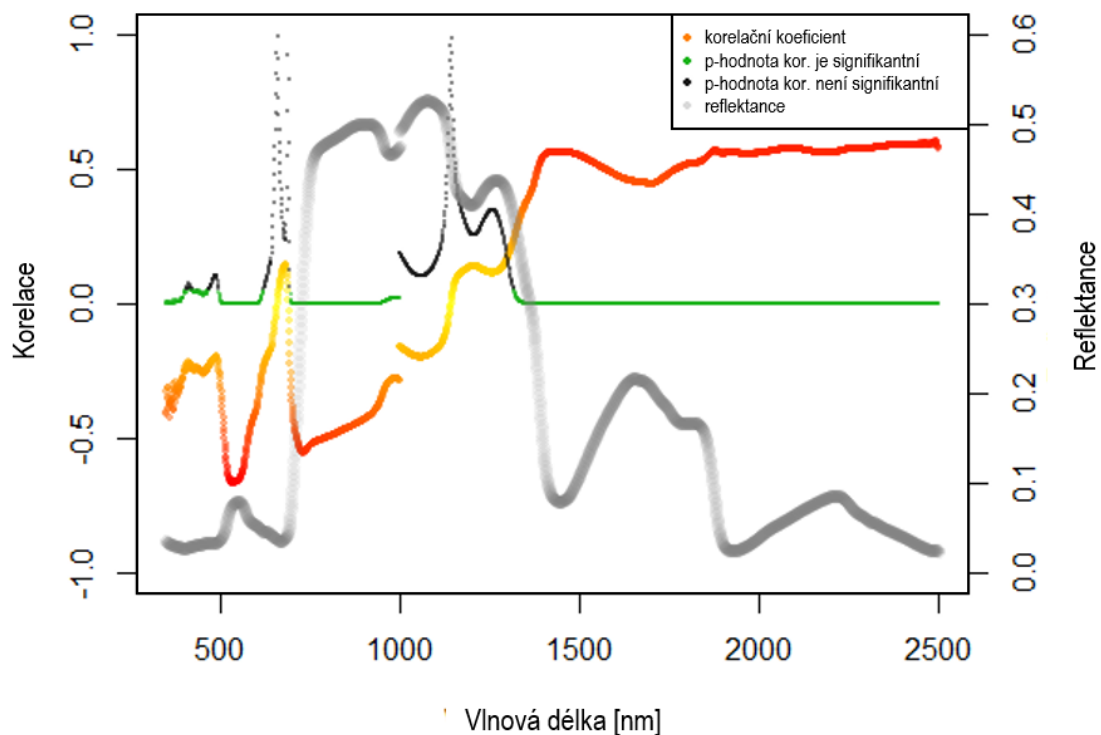


Obrázek 17: Fenotypová korelace chlorofylu *a* s reflektancí

Zelená čára v grafech ukazuje významné p-hodnoty korelací mezi pigmenty a odrazivostí, červená čára hodnotu korelačního koeficientu. Všechny tři fotosyntetické pigmenty vykazují relativně silnou korelaci se spektrální odrazivostí a to zejména v oblasti kolem 500, 700 a nad 1300 nm.



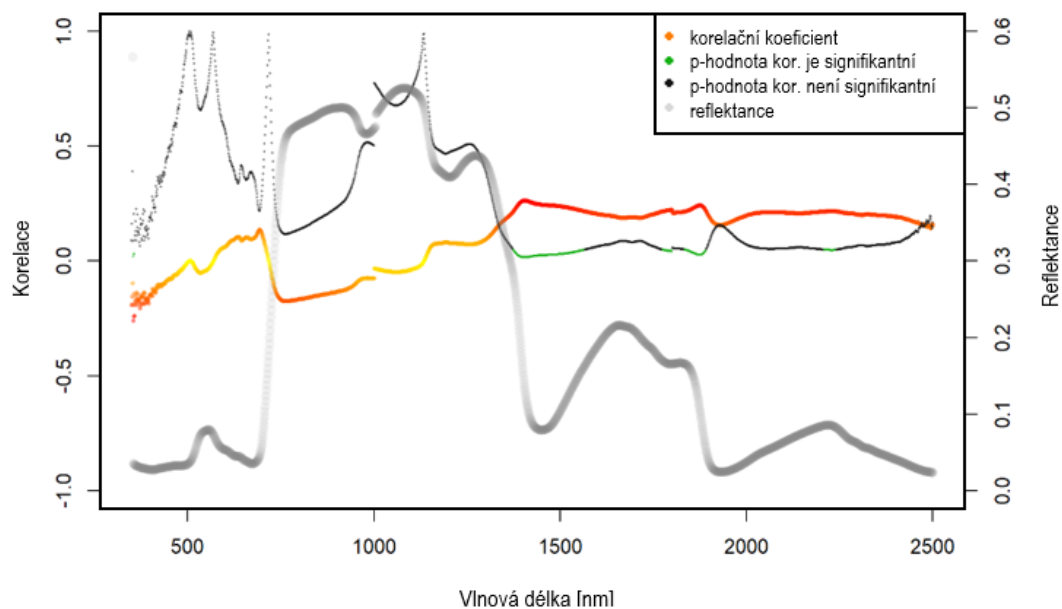
Obrázek 18: Fenotypová korelace chlorofylu b s reflektancí



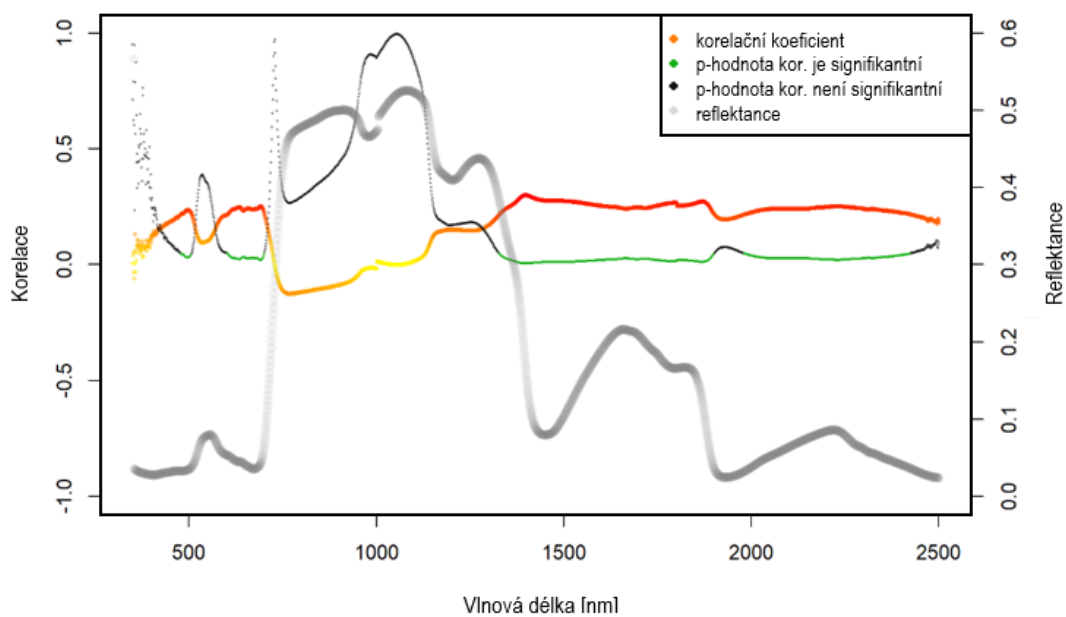
Obrázek 19: Fenotypová korelace karotenoidů s reflektancí

5.2.2 Reflektance a růstové vlastnosti

Následující dva grafy ukazují fenotypovou korelaci mezi odrazivostí a celkovou výškou stromů (obr.20) a výškou koruny (obr.21). Korelace s výškou koruny je viditelná v podstatně rozsáhlejších oblastech spektra, zejména nad 1300 nm.



Obrázek 20: Fenotypová korelace výšky stromů s reflektancí



Obrázek 21: Fenotypová korelace výšky nasazení koruny s reflektancí

5.2.3 Vegetační indexy s růstovými vlastnostmi a pigmenty

Tabulka 3: Fenotypové korelace mezi dříve publikovanými vegetačními indexy, růstovými vlastnostmi a fotosyntetickými pigmenty

		Vegetační indexy						
		CRI2	DWSI4	GI	SR3	SR4	SR5	TCARI2
Růstové vlastnosti	d _{1,3}	0	0.07	0.07	-0.07	0.14	-0.16	0.12
	h	0.16	-0.12	-0.12	-0.11	0.01	-0.02	0.22
	hc	-0.03	-0.08	-0.08	-0.26	-0.02	0.02	0.33
	lc	0.22	-0.09	-0.09	0.03	0.02	-0.03	0.06
Fotos. pigmenty	Ch a	0.59	-0.72	-0.72	0.46	-0.64	0.69	-0.29
	Ch b	0.59	-0.72	-0.72	0.45	-0.63	0.68	-0.3
	Kar	0.58	-0.70	-0.70	0.40	-0.58	0.63	-0.24

V tabulce 3 jsou shrnuty zjištěné fenotypové korelace indexů odrazivosti s růstovými vlastnostmi a s fotosyntetickými pigmenty. Všechny indexy odrazivosti (kromě TCARI2) vykazují významné pozitivní nebo negativní korelace s obsahem všech tří fotosyntetických pigmentů (tmavě zelená barva). Nejvyšší negativní korelaci mají fotosyntetické pigmenty s indexy odrazivosti DWIS4 a GI (nad -0,70). Naopak nejvyšší pozitivní korelace byla zjištěna mezi fotosyntetickými pigmenty a indexem SR5 (nad 0,63).

Žádná z růstových vlastností (výčetní tloušťka, výška, výška nasazení koruny, délka koruny) nevykazuje s žádným indexem odrazivosti významnější korelaci. O střední hodnotě negativní korelace lze hovořit v případě vztahu výšky nasazení koruny a indexu SR3. Podobných hodnot, avšak v opačném poměru, nabývá korelace mezi délkou koruny a indexem CRI2. Světle zeleně jsou vyznačeny všechny hodnoty nad 0,2 a pod -0,2. Hodnotu -0,24 mezi karotenoidy a indexem TCARI2 se nepodařilo ověřit na hladině významnosti 0,05.

5.3 Genetické korelace sledovaných znaků

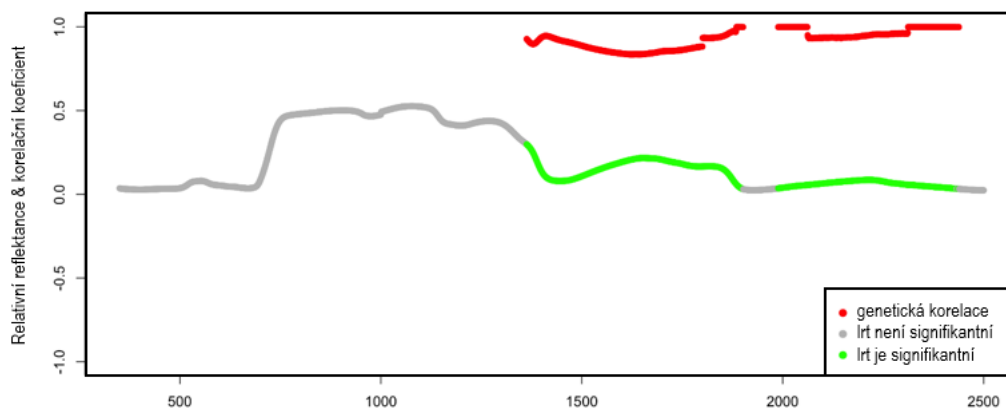
5.3.1 Reflektance s růstovými vlastnostmi a pigmenty

Na vzorcích odebraných v květnu nebyly nalezeny žádné významné genetické korelace mezi spektry a růstovými vlastnostmi (pigmenty v květnu nebyly extrahovány). Naproti tomu u srpnového sběru byly nalezeny významné genetické korelace u většiny sledovaných parametrů. Vysoké genetické korelace se podle očekávání ukázaly mezi růstovými znaky, které spolu souvisí. Maximální genetické korelace lze pozorovat u fotosyntetických pigmentů.

Tabulka 4: Genetické korelace růstových vlastností a fotosyntetických pigmentů

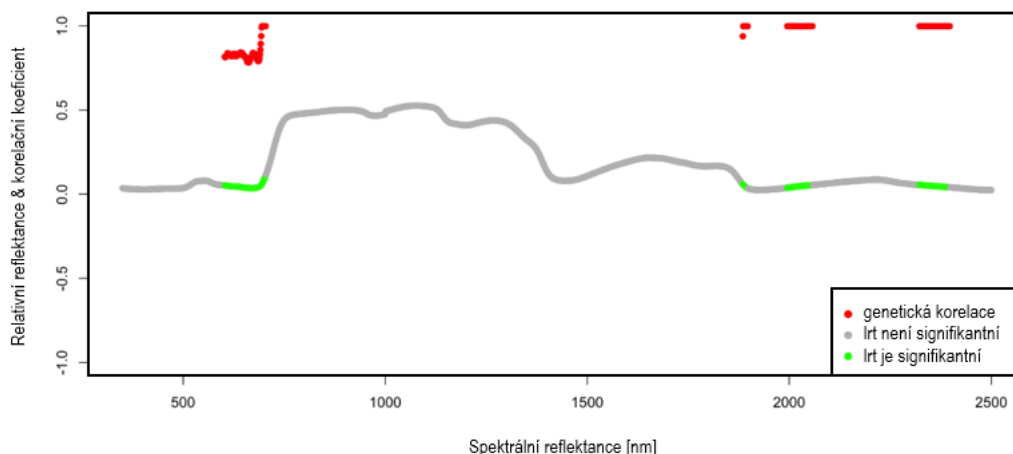
		Růstové vlastnosti				Fotos. pigmenty		
		d _{1,3}	h	hc	lc	Chl a	Chl b	Kar
Růstové vlastnosti	d _{1,3}	NA	0.9989	0.3674	0.9985	-0.2559	-0.3087	-0.1746
	h		NA	0.8164	0.9983	-0.0480	-0.0414	-0.0283
	hc			NA	0.0810	-0.0371	0.0322	-0.0752
	lc				NA	0.7023	0.5895	0.7870
Fotos. pigmenty	Chl a					NA	0.9991	0.9985
	Chl b						NA	0.9980
	Kar							NA

Genetickou korelaci lze pozorovat mezi všemi zájmovými parametry (tab. 4). Nejsilnější pozitivní korelace vykazují fotosyntetické pigmenty navzájem, nejvyšší dosahují chlorofyl a a karotenoidy (0,9985). Silné pozitivní korelace má také výčetní tloušťka s celkovou výškou stromu a délkou koruny. Zajímavé je, že všechny tři pigmenty jsou relativně (ale ne signifikantně) korelované s délkou korunky (0,58 - 0,78). Nejvyšší pozitivní korelaci má délka koruny s karotenoidy.



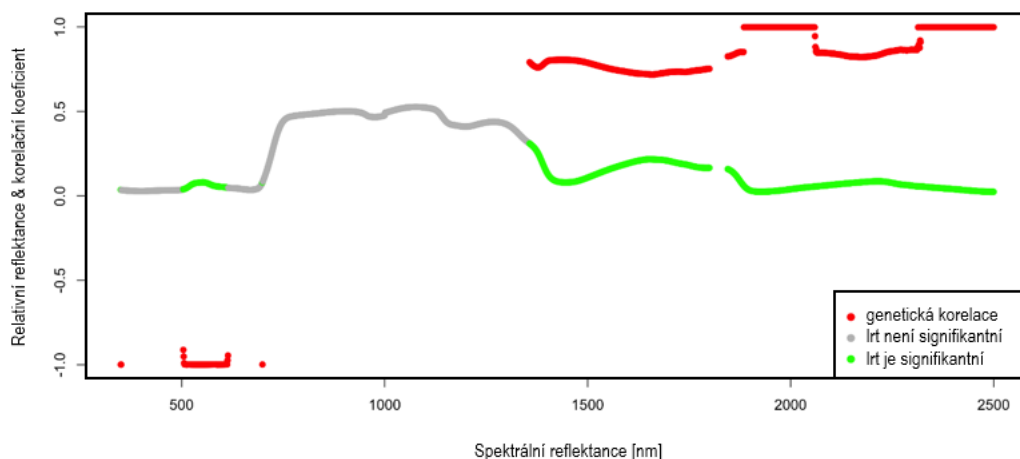
Obrázek 22: Genetická korelace délky koruny s reflektancí

Genetická korelace délky koruny s reflektancí (Obr. 22) je významná v relativně velké části spektra. Silná pozitivní korelace je zejména v oblasti 1363 - 1901 nm (minimálně 0,89 s chybou odhadu 0,23) a v oblasti 1989 - 2438 nm (min 0, 9313 s chybou odhadu 0,2287).



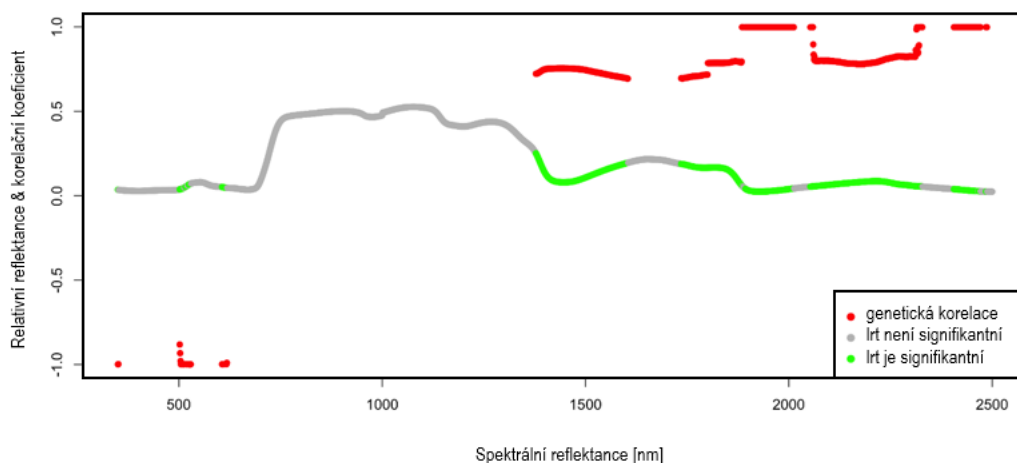
Obrázek 23: Genetická korelace výšky nasazení koruny s reflektancí

Genetická korelace výšky nasazení koruny (obr. 23) s reflektancí není tak dobrá jako u délky koruny. Přesto je zde několik významných částí spektra: 1887 - 1897 nm, 1995 - 2057 nm a 2322 - 2397 nm. Zajímavý je výrazný korelační vrchol mezi 603 a 704 nm. Části korelační křivky, kde je korelace -1 nebo 1, jsou chyby měření.



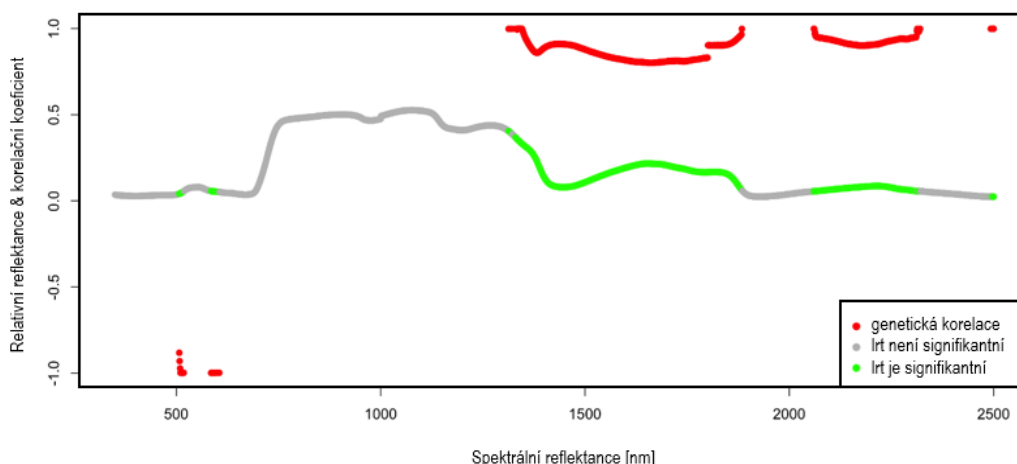
Obrázek 24: Genetická korelace chlorofylu a s reflektancí

Korelace chlorofylu a s odrazivostí (obr. 24) jsou signifikantní ve vyšších vlnových délkách. Významná korelace je v rozmezí vlnových délek 1357 - 1800 nm a 1845 - 2240 nm. V oblasti 504 - 614 nm jsou naopak silné negativní korelace nad a to v hodnotě 0,9122.



Obrázek 25: Genetická korelace chlorofylu b s reflektancí

Korelace mezi chlorofylem b a odrazivostí jsou negativní v nižších částech spektra a pozitivní ve vyšších polohách spektra (obr. 25).



Obrázek 26: Genetická korelace karotenoidů s reflektancí

Karotenoidy korelují s odrazivostí v téměř identicky jako chlorofyl *b*. Zjištěny byly silné negativní korelace (nad -0,8822) v oblastech 507 - 518 nm a 585 - 605 nm. Ve vlnových délkách 1313 - 1884 nm a 2060 - 2320 nm byly také nalezeny signifikantní korelace, ale ne tak silné. V 2493 - 2500 nm je korelace 1 s chybou odhadu 0, což je další příklad chyby měření.

5.3.2 Vegetační indexy s růstovými vlastnostmi a pigmenty

Z výsledků vyplývá, že téměř 50 % rozptylu vegetačních indexů je geneticky podmíněno. Nejvyšší hodnota heritability byla zaznamenána u vegetačního indexu SR3. Relativně vysoké hodnoty chyb odhadu lze připsat malé velikosti vzorku. V tabulce 5 jsou uvedeny odhadovaná heritabilita všech zkoumaných parametrů.

Tabulka 5: Odhadovaná heritabilita vegetačních indexů, růstových vlastností a fotosyntetických pigmentů

		Heritabilita	Chyba odhadu
Vegetační indexy	CRI2	0,30	0,22
	DWSI4	0,31	0,15
	GI	0,32	0,15
	SR3	0,46	0,19
	SR4	0,39	0,15
	SR5	0,39	0,15
	TCARI2	0,39	0,19
Růstové vlastnosti	d _{1,3}	0,33	0,06
	h	0,41	0,14
	hc	0,41	0,07
	lc	0,36	0,12
Fotos. pigmenty	Chl a	0,31	0,14
	Chl b	0,36	0,13
	Kar	0,29	0,11

V tabulce 6 jsou uvedeny genetické korelace mezi indexy odrazivosti a dalšími zaznamenanými parametry odhadovanými ve dvoufaktorových modelech. Je zde několik vysokých hodnot genetických korelací. Silné negativní korelace byly nalezeny mezi délkou koruny a vegetačním indexem DWSI4 a GI (-0,95 s chybou odhadu 0,18). Naopak nejvyšší pozitivní korelace (0,97 s chybou odhadu 0,20) byla nalezena mezi chlorofylem b a indexem CRI2. Korelace karotenoidů vzhledem k diagnostice modelů nepovažujeme za zcela spolehlivé, a proto je potřeba brát poslední řádek tabulky 6 s mírnou rezervou.

Tabulka 6: Genetické korelace mezi dříve publikovanými vegetačními indexy a dalšími parametry

	CRI2	DWSI4	GI	SR3	SR4	SR5	TCARI2
d _{1,3}	0.19 (0.34)	-0.08 (0.34)	-0.08 (0.33)	0.13 (0.32)	0.14 (0.33)	-0.26 (0.33)	0.18 (0.33)
h	0.29 (0.29)	-0.25 (0.28)	-0.25 (0.28)	-0.07 (0.28)	-0.02 (0.29)	-0.02 (0.29)	0.32 (0.27)
hc	-0.08 (0.31)	-0.17 (0.29)	-0.17 (0.29)	-0.47 (0.24)	-0.02 (0.29)	0.04 (0.29)	0.66 (0.22)
lc	0.72 (0.25)	-0.95 (0.18)	-0.95 (0.18)	0.46 (0.30)	-0.72 (0.26)	0.67 (0.28)	-0.15 (0.37)
Chl a	0.92 (0.20)	-1.00 (0.00)	-1.00 (0.00)	0.75 (0.23)	-1.00 (0.00)	1.00 (0.00)	-0.63 (0.28)
Chl b	0.97 (0.20)	-1.00 (0.00)	-1.00 (0.00)	0.84 (0.23)	-1.00 (0.00)	1.00 (0.00)	-0.75 (0.28)
Kar	1.00 (0.00)	-1.00 (0.00)	-1.00 (0.00)	NA	-1.00	1.00	-0.52 (0.28)

6 DISKUZE

Zaznamenané rozdíly v hyperspektrální reflektanci

Porovnání dvou období sběru

Reflektance ukazuje, v jaké kondici je vegetace na určitém místě v určitý čas, reflektanční křivka se tedy mění jak s lokalitou tak s dobou měření. Tomu odpovídají naměřené rozdíly mezi květnovým a srpnovým sběrem vzorků. Statisticky signifikantní rozdíly v reflektanci se ukázaly v oblasti vlnových délek 700-1300 nm, přičemž reflektance v této oblasti byla vyšší v srpnu než v květnu. Graf tedy ukazuje, že střední křivky reflektance pro květen a pro srpen se překrývají, s výjimkou oblasti mezi 700-1300 nm, kde je křivka pro srpen výrazně vyšší než křivka pro květen. Největší rozdíl je kolem vlnové délky 1050 nm kde dosahuje téměř 5 %.

V květnu a v srpnu byly na lokalitě rozdílné klimatické podmínky. Průměrné denní srážky v květnu byly 2,6 mm, zatímco v srpnu 4,3 mm, tedy téměř dvakrát tolik. Nabízí se souvislost mezi vyšší reflektancí a vyššími průměrnými srážkami, protože hydrický stres má negativní dopady na smrkové porosty (Ditmarová a kol. 2010). V srpnu byla také výrazně vyšší průměrná teplota (květen 12,5 °C, srpen 20,9 °C), což mohlo spektrální chování jehlic také ovlivnit.

Dalším faktorem, který s velkou pravděpodobností ovlivnil rozdíly mezi měsíci je měření v rámci odlišných ročníků jehlic. Zatímco v květnu byly k dispozici převážně loňské jehlice a aktuální přírůsty neumožňovaly přesnou analýzu, během srpna jsem naopak pracoval téměř výhradně s letošními letorosty. Je třeba dodat, že u některých vzorků mohlo docházet i k překryvu, který však nenarušil tento převážný trend.

Porovnání ekotypů

Při porovnávání dvojic ekotypů byly prokázány signifikantní rozdíly v reflektanci, které jsou většinou spojeny se specifickými částmi spektra. Vzhledem k největším morfologickým a stanovištním rozdílům mezi ekotypem chlumním a vysokohorským (Morgenstern, 1966) by se mezi nimi daly předpokládat největší rozdíly i v reflektanci. Tento předpoklad se nepotvrdil.

Statisticky signifikantní rozdíl mezi chlumním a vysokohorským ekotypem byl sice zjištěn v květnovém měření, ovšem jen na malém úseku spektra (600-700 nm), na okraji red-edge. Výraznější rozdíly byly zjištěny v srpnovém měření, kde jsou mezi chlumním a horským ekotypem signifikantní rozdíly ve většině vzdálené oblasti spektra (1150-2500 nm). V rozmezí vlnových délek 1450 - 1950 nm odpovídá reflektační křivka obsahu vody. Pokud je obsah vody v rostlině nízký, je reflektační křivka vysoko a naopak (Zygielbaum a kol., 2009). Rozdíl ekotypů v této části spektra tedy ukazuje na rozdílný obsah vody v pletivech. Nízký obsah vody v jehličí přináší další efekty jako nižší obsah pigmentů nebo změny ve struktuře listu (Zygielbaum a kol. 2009).

Zajímavé je výrazně odlišné rozložení těchto rozdílů mezi dvěma páry ekotypů, kdy horský a vysokohorský ekotyp jsou významně odlišné pouze okolo 400 nm a v blízkosti Red-edge. Red-edge je velmi citlivý na fyziologický stav rostlin (Čepl a kol., 2018), z toho lze usuzovat, že zdravotní stav různých ekotypů ve stejný čas a na stejném místě je rozdílný.

Vyšší rozdíly v srpnových porovnáních oproti květnovým by mohly být opět dány rozdílnými klimatickými podmínkami (více srážek, vyšší teploty). A jiným ročníkem jehlic, který byl měřen. Výsledek porovnání ekotypů mohl být také ovlivněn relativně nízkým zastoupením vysokohorského smrku (pouze 7 klonů). Toto je sice spíše tzv. statistický artefakt, ale pro sílu testu v rámci mnohonásobného porovnávání hraje bezesporu roli. Konkrétně dochází k navýšení střední chyby rozdílu mezi méně zastoupenými datovými soubory a v důsledku není rozdíl vyhodnocen jako statisticky významný.

Zajímavé je také porovnání dvojic ekotypů ve všech hodnocených růstových parametrech a fotosyntetickými pigmenty. Horský a chlumní ekotyp vykazují signifikantní rozdíl ve všech třech fotosyntetických pigmentech, naopak nemají žádný signifikantní rozdíl mezi růstovými vlastnostmi. Horský a vysokohorský ekotyp shodně s chlumním a vysokohorským ekotypem vykazují statisticky signifikantní rozdíly ve výčetní tloušťce, celkové výšce a délce koruny. Signifikantní rozdíly ve fotosyntetických barvivech zde však nejsou. Tyto dílčí rozdíly lze jen velmi obtížně interpretovat, a proto je třeba dané parametry podrobit další hlubší analýze.

Fenotypové korelace sledovaných znaků

Reflektance, obsah pigmentů a růstové vlastnosti

Fenotypové korelace komentované v této kapitole vychází čistě z Pearsonova korelačního koeficientu. Statistická významnost je uvedena na základě specifické p -hodnoty této metody. Tato korelační metoda není příliš citlivá na velikost vzorku a design experimentu, což platí především v porovnání s metodikou odhadu genetické korelace. Na druhou stranu toto vede k výsledkům, které nejsou z pohledu genetické evaluace příliš spolehlivé, jelikož nejsme schopni dokonale odseparovat například vliv mikro-stanoviště a korelované parametry. Získané výsledky na této ploše však přináší zajímavý přehled vztahů mezi znaky a slouží nám jako prvotní východisko k jejich interpretaci.

Mezi všemi hodnocenými fotosyntetickými pigmenty (chlorofyl *a*, chlorofyl *b*, karotenoidy) a spektrální odrazivostí byly zjištěny relativně silné fenotypové korelace, nejvyšší u chlorofylu *b* a nejnižší u karotenoidů. Všechny pigmenty však vykazují signifikantní korelace v určitých úsecích spektra: kolem 500 nm (zelená část spektra) a 700 nm (červená část spektra a red-edge) a poté nad 1300 nm.

Korelace s výškou koruny je viditelná v rozsáhlejší oblasti spektra, zejména nad 1300 nm. Lze usuzovat, že tento růstový parametr pravděpodobně vypovídá o faktickém obsahu vody v pletivech, který se pak odráží v těchto vzdálených částech spektra.

Vegetační indexy, růstové vlastnosti a pigmenty

Obsah fotosyntetických pigmentů byl laboratorně stanoven pouze u srpnového sběru. Zjištěno bylo, že všechny tři fotosyntetické pigmenty vykazují s indexy odrazivosti silné korelace, kromě indexu TCARI2. Ten s fotosyntetickými pigmenty také koreluje, ovšem podstatně méně (vykazuje přibližně poloviční hodnoty korelace), než ostatní hodnocené indexy, a to přesto, že Wu a kol. (2007) ho ve své studii uvádí v kontextu odhadu obsahu chlorofylu. Rozdíl bude dán zřejmě tím, že ostatní pigmenty mají obdobný výpočet (jednoduché poměrové indexy), kdežto výpočet TCARI2 se liší.

Vegetační indexy DWSI4 a GI vykazují s fotosyntetickými pigmenty totožné negativní korelace (-0,7 až -0,72). Shodný výsledek není nijak překvapující, protože pro jejich výpočet se používá reflektance téměř shodných vlnových délek. DWSI4 se vypočte jako R_{550}/R_{680} , GI jako R_{554}/R_{677} . DWSI4 (Disease-Water Stress Index 4) byl použit v Austrálii k rozlišování ploch cukrové třtiny napadených oranžovou rzí (*Puccinia kuehni*) od ploch zdravých. Snímkování ovšem probíhalo metodami DPZ (Apan a kol., 2004). Index by mohl mít význam i v pozemní spektroskopii při určování fotosyntetických pigmentů nedestruktivními metodami. Podobná situace se týká i indexu GI, který byl použit pro předpověď výnosu pšenice ve středomořském prostředí na základě dat ze satelitu NOAA (Smith a kol., 1995).

Index SR3 byl použit ve studii zabývající se vzdáleným odhadem chlorofylu a, chlorofylu b i karotenoidů v listech sóji (Gitelson a Merzlyak, 1997). Tato práce potvrzuje silné pozitivní korelace se všemi třemi fotosyntetickými pigmenty (0,40-0,46). Stejně Chappelle a kol. prokázal silný lineární vztah mezi SR5 a koncentrací chlorofylu a na listech sóji. Výzkum byl také zaměřen na stanovení algoritmů pro vzdálený odhad koncentrace fotosyntetických pigmentů pomocí poměrů hodnot spekter odrazivosti.

Genetické korelace sledovaných znaků

Pro lepší interpretaci genetických korelací diskutovaných v této kapitole je důležité se seznámit s termínem pleiotropie. Pleiotropie je jev, kdy jediný gen ovlivňuje mnoho různých biologických systémů, a to jak pozitivně, tak negativně. Dochází k ní proto, že vícečetný fenotypový účinek vzniká z každého exprimovaného genu. Je to situace, kdy jedna genetická proměnná zodpovídá za celou řadu fenotypových účinků, které spolu ani nemusí souviset (Krajíček, 2013).

Reflektance, růstové vlastnosti a pigmenty

Genetické korelace sumarizované v této práci vychází z kovariance znaků, jejichž genetický rozptyl modelujeme párově v rámci komplexních vícerozměrných modelů (tv. Bivariate Mixed Linear Model). Jak je podrobně popsáno v metodice, přidanou hodnotou je i současný odhad prostorových

autokorelací v modelu. Tyto autokorelace do jisté míry suplují chybějící blokové uspořádání experimentu. Je nutno dodat, že plocha byla původně založena se záměrem archivovat cenné genotypy lokálních ekotypů, nikoliv s cílem testovat tyto klony a realizovat multidisciplinární základní výzkum.

Tento výše zmíněný přístup nám, oproti čistým fenotypovým korelacím, umožňuje přesnější dekompozici rozptylu na příčinné složky. V důsledku to umožňuje relativně přesný odhad cenných genetických korelací (s ohledem na relativně nízký počet měřených vzorků). Také heritability představované v této práci těží z metod prostorové autokorelace.

Nejsilnější pozitivní korelace byla zaznamenána mezi fotosyntetickými pigmenty, absolutně nejvyšší z nich mezi chlorofylem *a* a karotenoidy (0,9985). Mezi růstovými parametry pozorujeme také silné pozitivní korelace. Zejména se jedná o vztahy mezi výčetní tloušťkou, celkovou výškou a délkou koruny. Zajímavé je, že všechny tři pigmenty jsou relativně (ale ne signifikantně) korelované s délkou koruny (0,58 - 0,78).

Vegetační indexy s růstovými vlastnostmi a pigmenty

Genetické korelace mezi indexy odrazivosti a ostatními hodnocenými parametry vykazují několik vysokých hodnot. Nejsilnější negativní korelace (-0,95) byly nalezeny mezi délkou koruny a vegetačními indexy DWSI4 a GI. Jak již bylo zmíněno, vlnové délky pro výpočet těchto dvou pigmentů jsou velmi blízké, shodné výsledky lze tedy očekávat. Naopak nejvyšší pozitivní korelace (0,97) vykazuje chlorofyl *b* a index CRI2. Na několika místech vyšla korelace - 1 nebo jedná se o fotosyntetické pigmenty s několika vegetačními indexy. Chyba odhadu u těchto hodnot vychází 0 a můžeme usuzovat, že se jedná o problém statistické analýzy. Korelace karotenoidů nejsou považovány za zcela spolehlivé z důvodu diagnostiky modelu.

Při srovnání fenotypických a genetických korelací vegetačního indexu TCARI2 bylo zjištěno, že v obou případech nemá tak vysoké korelace s fotosyntetickými pigmenty, za to vykazuje pozitivní fenotypovou i genetickou korelaci s růstovým parametrem výška koruny.

Heritabilita sledovaných znaků a indexů

Cornelius (1994) uvádí, že pro většinu komerčně zajímavých znaků se heritabilita pohybuje v rozmezí 0,19 - 0,26. Jedná se ovšem o heritabilitu v užším smyslu v geneticky variabilní populaci. Vzhledem k tomu, že výzkum probíhal na klonech a odhadována byla klonální heritabilita, není překvapující, že hodnoty vychází vyšší. U růstových vlastností se hodnoty pohybují od 0,33 - 0,41, přičemž nejvyšší hodnotu heritability vykazuje výška stromů a výška nasazení koruny. Heritabilita fotosyntetických pigmentů se pohybuje od 0,29 do 0,36. Absolutně nejvyšší heritabilita byla zaznamenána u vegetačního indexu SR3 a to 0,46. Z výsledků vyplývá, že téměř polovina rozptylu vegetačních indexů je podmíněna geneticky. Chyby odhadu mají relativně vysoké hodnoty. To je pravděpodobně způsobeno relativně nižším počtem měření.

Reflektance vegetace, se při hodnocení lesních porostů používá poměrně často, ale zřídka byla zkoumána genetika spektrální odrazivosti a obsahu pigmentu (Čepl a kol., 2018).

7 ZÁVĚR

Tento výzkum byl realizován jako srovnání chlumního, horského a vysokohorského ekotypu smrku ztepilého v rámci klonového archivu. Sběr vzorků probíhal v květnu a v srpnu roku 2020. U všech vzorků byla stanovena hyperspektrální reflektance, u srpnových vzorků byl také spektrofotometricky určen obsah fotosyntetických pigmentů. Tyto údaje byly spolu se základními růstovými veličinami stromů, jako výčetní tloušťka či výška, podrobeny statistické analýze dat a genetické evaluaci. Cílem bylo zhodnotit geneticky podmíněnou variabilitu hyperspektrální reflektance všech tří ekotypů smrku ztepilého a tyto parametry korelovat s obsahem fotosyntetických pigmentů.

Výsledky prokázaly statisticky významné rozdíly při porovnání reflektance mezi květnovými a srpnovými sběry. Horský a vysokohorský ekotyp vykazují signifikantní rozdíly v rámci všech fotosyntetických pigmentů. Nejvyšší zaznamenaný rozdíl v reflektanci byl pozorován v srpnovém měření mezi horským a chlumním ekotypem. Všechny fotosyntetické pigmenty vykazují s reflektancí silnou fenotypovou korelaci a to ve shodných oblastech. Signifikantní fenotypové korelace byly také prokázány mezi fotosyntetickými pigmenty a téměř všemi posuzovanými vegetačními indexy. Genetické korelace s fotosyntetickými pigmenty byly nalezeny především ve vzdálených polohách spektra. Dále z výsledků vyplývá, že hodnocené vegetační indexy vykazují téměř 50% heritabilitu, je řízeno geneticky. Hodnoty heritability pro růstové znaky vycházejí v tomto experimentu vyšší než je běžné. Důvodem je výskyt klonálních replikací na sledované ploše.

Cíle práce byly naplněny v plném rozsahu. Výzkum byl rozšířen o růstové vlastnosti (výčetní tloušťka, výška, výška nasazení koruny a délka koruny) a o výpočty vegetačních indexů, které přinesly mnoho dalších zajímavých informací. Hyperspektrální reflektance je zajímavým tématem, ve kterém je stále co objevovat a výsledky mají praktická uplatnění ve šlechtění lesních dřevin. Objevené dílčí rozdíly mezi ekotypy jsou poměrně složité na interpretaci a toto téma by si jistě zasloužilo další pozornost.

8 SEZNAM LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ

ALBRECHTOVÁ, Jana, Lucie KUPKOVÁ a Petya K. E. CAMPBELL, 2017. *Metody hodnocení fyziologického stavu smrkových porostů: případové studie sledování vývoje stavu smrkových porostů v Krušných horách v letech 1998-2013*. Praha: Česká geografická společnost. Geographica. ISBN 978-80-905642-9-9.

APAN, A., A. HELD, S. PHINN a J. MARKLEY, 2004. Detecting sugarcane 'orange rust' disease using EO-1 Hyperion hyperspectral imagery. *International Journal of Remote Sensing*. Taylor & Francis, **25**(2), 498-498.

BENNETT, G. L., E. J. POLLAK, L. A. KUEHN a W. M. SNELLING, 2014. Breeding: Animals. *Encyklopedia of Agriculture and Food Systems*. Academia Press, 173-186.

BLANKENSHIP, Robert, 2010. Early evolution of photosynthesis. *Plant Physiology*. The American Society of Plant Biologists, **154**(2), 434-438.

BURGUEÑO, J., A. CADENA, J. CROSSA, M. BÄNZIGER, A. R. GILMOUR a B. R. CULLIS, 2000. *User's Guide for Spatial Analysis of Field Variety Trials Using ASREML*. Mexico: CIMMYT. ISBN 970-648-060-9.

CARTER, Gregory A., 1993. Responses of leaf spectral reflectance to plant stress. *American Journal of Botany*. **80**(3), 239-243. ISSN 1537-2197.

CAUDULLO, Giovanni, TINNER, Willy a Daniele de RIGO, 2016. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: SAN-MIGUEL-AYANZ, J., DE RIGO, D., CAUDULLO, G., HOUSTON DURRANT, T. a A. MAURI (Eds.), *European Atlas of Forest Tree Species*. Publ. Off. EU, Luxembourg, e012300+ Dostupné z: https://ies-ows.jrc.ec.europa.eu/efdac/download/Atlas/pdf/Picea_abies.pdf

CORNELIUS, Jonathan, 1994. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*. **24**(2), 372-379.

ČEPL Jaroslav, Jan STEJSKAL, Zuzana LHOTÁKOVÁ, Dana HOLÁ, Jiří KORECKÝ, Milan LSTIBŮREK, Ivana TOMÁŠKOVÁ, Marie KOČOVÁ, Olga ROTHOVÁ, Markéta PALOVSKÁ, Jakub HEJTMÁNEK, Anna KREJZKOVÁ, Salvador GEZAN, Ross WHETTEN a Jana ALBRECHTOVÁ, 2018. Heritable variation in needle spectral reflectance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) peaks in red edge. *Remote Sensing of Environment*. Elsevier, **219**, 89-98.

ČESKO. Vyhláška č. 82/1996 Sb., Ministerstva zemědělství o genetické klasifikaci, obnově lesa, zalesňování a o evidenci při nakládání se semeny a sazenicemi lesních dřevin. In: *Zákony pro lidi.cz* [online]. © AION CS 2010-2021 [cit. 17. 4. 2021]. Dostupné z: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1996-82>

DITMAROVÁ, L., KURJAK, D., PALMROTH, S., KMEŤ, J., and STŘELCOVÁ, K. (2010). Physiological responses of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings to drought stress. *Tree Physiol* 30, 205– 213.

DITMAROVÁ, Ľubica, Daniel KURJAK, Sari PALMROTH, Jaroslav KMEŤ a Katarína STŘELCOVÁ, 2010. Physiological responses of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings to drought stress. *Plant Physiology*. **30**(2), 205-213.

DOBROVSKÝ, Petr, Vladimír HERBER a Alois HYNEK, 2001. Mapování vegetace s využitím družicových snímků. *Výuka krajinné ekologie a DPZ* [online]. Brno: Department of Geography, Masaryk University [cit. 2021-04-16]. Dostupné z: https://www.sci.muni.cz/~dobro/zemsky_povrch_vegetace.html

ERIKSSON, Gösta, Inger EKBERG a David CLAPHAM, 2006. *An introduction to Forest Genetics*. 2nd. ed. Uppsala: Genetic Center, Department of Plant Biology and Forest Genetics, SLU. ISBN 91-576-7190-7.

GILMOUR, A. R., B. J. GOGEL, B. R. CULLIS a R. THOMPSON, 2009. *ASReml User Guide: Release 3.0*. United Kingdom: VSN International.

GITELSON, Anatoly A. a Mark N. MERZLYAK, 1997. Remote estimation of chlorophyll content in higher plant leaves. *Internatiol Journal of Remote Sensing*. Taylor & Francis, **18**(12), 2691-2697.

GITELSON, Anatoly A., Yuri GRITZ a Mark N. MERZLYAK, 2003. Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves. *Journal of Plant Physiology*. Urban & Fischer Verlag, **160**(3), 271-282.

HAKKILA, Pentti, 2004. Developing technology for large-scale production of forest chips: Wood Energy Technology Programme 1999-2003. *Final TEKES programme report*. (6).

HEJNÝ, Slavomil a Bohumil SLAVÍK, ed., 1997. *Květena České republiky 1. 2.* přeprac. vyd. Praha: Academia. ISBN 80-200-0643-5.

HNILIČKOVÁ, Helena, Václav HEJNÁK, František HNILIČKA a Jaroslava MARTINKOVÁ, 2012. *Vybrané experimenty z fyziologie rostlin: (doplněk k Pracovnímu sešitu z fyziologie rostlin)*. FAPPZ ČZU v Praze.

HOLČÍK, Jiří, Martin KOMEDA a kol., 2015. *Matematická biologie: e-learningová učebnice* [online]. Brno: Masarykova univerzita [cit. 2021-04-16]. ISBN 978-80-210-8095-9. Dostupné z: <https://portal.matematickabiologie.cz/>

HOMOLA, Vladimír, 2014. *Úvod do statistiky* [online]. [cit. 2021-04-18]. Dostupné z: <https://homel.vsb.cz/~hom50/SLBSTATS/UST/GS02.HTM>

CHAPPELLE, Emmett W., Moon S. KIM a James E. MCMURTREY, 1992. Ratio analysis of reflectance spectra (rars) - An algorithm for the remote estimation of the concentrations of chlorophyll-a, chlorophyll-b, and carotenoids in soybean leaves. *Remote Sensing of Environment*. **39**(3), 239-247.

ISIK, Fikret, James HOLLAND a Christian MALTECCA, 2017. *Genetic Data Analysis for Plant and Animal Breeding*. Cham: Springer International Publishing. ISBN 978-3-319-55177-7.

JENSEN, John R., 2006. *Remote Sensing of the Environment: An Earth Resource Perspective*. 2nd edition. Pearson. ISBN 978-0-131-88950-7.

JIANG, Jingyj, Alexis COMAR, Philippe BURGER, Pierre BANCAL, Marie WEISS a Baret FREDERIC, 2018. Estimation of leaf traits from reflectance measurements: Comparison between methods based on vegetation indices and several versions of the PROSPECT model. *Plant Methody*. **14**(1).

KARLSSON, Bo a Karl-Anders HÖGBERG, 1997. Genotypic parameters and clone x site interaction in clone tests of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Forest Genetics*. **5**(1), 21-30.

KLADIVO, P., 2013. *Základy statistiky*. 1.vyd. Olomouc: Univerzita, Přírodovědecká fakulta. ISBN 978-80-244-3842-9.

KLÍMA, Jan, 2004. Smrk – dřevina budoucnosti. *Lesnická práce*. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, **83**(6).

KLIMEŠ, Lumír, 2010. *Slovník cizích slov*. 3. Praha: SPN. ISBN 978-80-7235-446-7.

KLOUDA, Pavel, 2003. *Moderní analytické metody*. 2., upr. a dopl. vyd. Ostrava: Pavel Klouda. ISBN 80-863-6907-2.

KONÔPKA, Bohdan a Z. STEINER, 2001. Biomass of Norway Spruce and Silver Fir Rootlets in a Mixed Spruce-Fir Stand. In: *Perspectives of the Ecological Research in Mountain Forest Ecosystems*. Zvolen: Lesnický výzkumný ústav, 90-91.

KOVÁR, Marek, Marian BRESTIC, Oksana SYTAR, Viliam BÁREK, Pavol HAUPTVOGEL a Marek ZIVCAK, 2019. Evaluation of Hyperspectral Reflectance Parameters to Assess the Leaf Water Content in Soybean. *Water*. **11**(3), 443.

KRAJÍČEK, Milan, 2013. Pleiotropie aneb něco za něco. *Svět farmacie* [online]. 17-18 [cit. 2021-04-20]. Dostupné z:

<http://www.k2pharm.cz/images/kestazeni/odb-clanky/SF2-19-pleiotropie-aneb-neco-za-neco.pdf>

KRÁSA, Petr, 2007. PICEA ABIES (L.) H. Karst – smrk ztepilý/smrek obyčejný. BOTANY [online]. BOTANY, 15.7.2007 [cit. 2019-03-14]. Dostupné z: <https://botany.cz/cs/picea-abies/>

KRUTOVSKII, Konstantin a Fritz BERGMANN, 1995. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci. *Heredity*. **74**(5), 464-480.

LAWLOR, David, 1993. *Photosynthesis: molecular, physiological, and environmental processes*. 2nd. ed. Harlow: Longman Scientific & Technical. ISBN 9780582086579.

Mapy.cz [online]. seznam.cz, 25.6.2016 [cit. 2021-04-20]. Dostupné z: <https://mapy.cz/zakladni?x=14.5307000&y=50.6650000&z=11>

MARGULIS, Lynn, 1993. *Symbiosis in cell evolution: Microbial communities in the Archean and Proterozoic eons*. 2d ed. New York: W. H. Freeman. ISBN 978-0-716-77029-9.

MCMURTREY, J.E., E.W. CHAPPELLE, M.S. KIM, J.J. MEISINGER a L.A. CORP, 1994. Distinguishing nitrogen fertilization levels in field corn (*Zea mays* L.) with actively induced fluorescence and passive reflectance measurements. *Remote Sensing of Environment*. Elsevier, **47**(1), 36-44.

MELOUN, Milan a Jiří MILITKÝ, 1994. *Statistické zpracování experimentálních dat: v chemometrii, biometrii, ekonometrii a v dalších oborech přírodních, technických a společenských věd*. Praha: PLUS Praha. ISBN 80-85297-56-6.

MINISTERSTVO ZEMĚDĚLSTVÍ, 2020. *Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2019*. Praha: Ministerstvo zemědělství. ISBN 978-80-7434-571-5.

MORGENSTERN, E. Kristian, 1996. *Geographic Variation in Forest Trees: Genetic Basis and Application of Knowledge in Silviculture*. Vancouver: UBC Press. ISBN 0-7748-0579-X.

MUSIL, Ivan, 2003. *Lesnická dendrologie 1: Jehličnaté dřeviny*. 3. ed. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze. ISBN 80-213-0992-X-2.ed.

NEUWIRTHOVÁ, Eva, Zuzana LHOTÁKOVÁ a Jana ALBRECHTOVÁ, 2017. The Effect of Leaf Stacking on Leaf Reflectance and Vegetation Indices Measured by Contact Probe during the Season. *SENSORS*. **17**(6), 1202.

OLEKSYN, J., J. MODRZYŃSKI, M. G. TJOELKER, R. Z-YTKOWIAK, P. B. REICH a P. KAROLEWSKI, 2002. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology*. **12**(4), 573-590.

PAGAN, Jozef, 1999. *Lesnícka dendrológia*. 2. vyd. Zvolen: Technická univerzita vo Zvolene. ISBN 80-228-0821-0.

PALÁT, Milan a Otto HAUCK, 2002. Typ větvení a přírůst smrku. *Lesnická práce*. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, **81**(9).

PALÁTOVÁ, Eva a Roman LONGAUER, 2017. *Provenienční výzkum lesních dřevin* [online]. Brno [cit. 2021-04-11]. Dostupné z: <https://docplayer.cz/35170288-Proveniencni-vyzkum-lesnich-drevin.html>. Výuková prezentace. LFD MENDELU Brno.

PAULE, L., 1992. *Genetika a šľachtenie lesných drevín*. Bratislava: Príroda. ISBN 80-07-00409-2.

PAVLOVÁ, Libuše, 2006. *Fyziologie rostlin*. Praha: Karolinum. ISBN 80-246-0985-1.

POLENO, Zdeněk, 1994. *Lesnický naučný slovník I*. Praha: Agrospoj.

ROMAN, Anamaria a Tudor-Mihai URSU, 2016. Multispectral satellite imagery and airborne laser scanning techniques for the detection of archaeological vegetation marks. OPREANU, Coriolan Horațiu a Vlad-Andrei LĂZĂRESCU. *Landscape aecheology on the northem frontier of the Roman empire at porolissum: An interdisciplinary research project*. Cluj-Napoca: Mega Publishing House, s. 142-150. ISBN 978-606-543-787-6.

SAMEK, V., 1962. *Typologická klasifikace světlostních stadií (se zvláštním zřetelem k fytocenózám bukového a smrko-bukového stupně)*. Zbraslav-Strnady: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti.

SAMEK, V., 1964. Metodika výzkumu morfologické proměnlivosti smrku z hlediska fytogeografického. *Zprávy lesnického výzkumu, 2-3*. Jíloviště - Strnady: Výzkumný ustav lesního hospodářství a myslivosti, s. 18-25.

SCHMIDT, Peter A., 1991. Beitrag zur Kenntnis der in Deutschland anbaufähigen Fichten (*Picea abies* A. Dietr.). *Mitteilungen der DDG Nr. 80*. Wendisch-Wilmersdorf: Deutsche Dendrologische gesellschaft, s. 7-72. ISBN 3-8001-8313-7.

SLÁVIK, Martin a Václav BAŽANT, 2016. *Dřevařská dendrologie I*. V Praze: Česká zemědělská univerzita. ISBN 978-80-213-2622-4.

SMITH, R.C.G., J. ADAMS, D.J. STEPHENS a P.T. HICK, 1995. Forecasting wheat yield in a Mediterranean-type environment from the NOAA satellite. *Australian Journal of Agricultural Research*. **46**(1), 113-125. ISSN 1836-0947.

Spektrofotometrie. *WikiSkripta* [online]. [cit. 2021-04-11]. Dostupné z: <https://www.wikiskripta.eu/w/Spektrofotometrie>. Projekt 1. lékařské fakulty a univerzity Karlovy, příspěvek UK k výukovým zdrojům sítě lékařských fakult MEFANET.

ŠINDELÁŘ, Jiří, 1975. *Klonové archivy smrku ztepilého Pice abies Karst. na PLO Zbraslav-Strnady – polesí Jíloviště*. Zbraslav nad Vltavou-Strnady: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti.

ŠRÁMEK, Vít a kol., 2018. *Ekologické limity a produkční efekty pěstování smrku ztepilého v nižších polohách – analýza rizik a produkčních možností populací chlumního smrku*. Strnady: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti.

TAIZ, Lincoln a Eduardo ZEIGER, 2002. *Plant Physiology*. 3rd ed. Sinauer Associates. ISBN 0878938230.

TOMÁŠKOVÁ, Ivana a Jiří KUBÁSEK, 2016. *Fyziologie lesních dřevin I.: fyziologie, produkce a stresy rostlin*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin. ISBN 978-80-213-2608-8.

TOMÁŠKOVÁ, Ivana a Jiří KUBÁSEK, 2017. *Fyziologie lesních dřevin II.: růst, vývoj a rozmnožování*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská. ISBN 978-80-213-2800-6.

TUTIN, Thomas Gaskell, Vernon Hilton HEYWOOD, Norman Alan BURGESS a David Henriques VALENTINE, 1964. *Flora Europaea: Plantaginaceae to Compositae (and Rubiaceae)*. (Vol.4). Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-08717-9.

URBAN, Tomáš a Ivana KŘÍŽANOVÁ. *Virtuální svět genetiky 3: Genetika populací a kvantitavních znaků* [online]. Brno: Mendelova univerzita, 8.10.2008 [cit. 2021-04-17]. Dostupné z: <http://user.mendelu.cz/urban/vsg3/onas.html>

WELLBURN, Alan, 1994. The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. *Journal of Plant Physiology*. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, **144**(3), 307-313.

WHITE, Timothy L., W. Thomas ADAMS a David. B. NEALE, 2007. *Forest Genetics*. Wallingford: CABI Publishing. ISBN 978-0-85199-083-5.

WU, Chaoyang, Zheng NIU, Quan TANG a Wenjiang HUANG, 2008. Estimating chlorophyll content from hyperspectral vegetation indices: Modeling and validation. *Agricultural and forest meteorology*. Elsevier, **148**(8-9), 1230-1241.

ZYGIELBAUM, A., GITELSON, A., ARKEBAUER, T., and RUNDQUIST, D. (2009). Non-Destructive Detection of Water Stress and Estimation of Relative Water Content in Maize. *Papers in Natural Resources*.