

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin



Aplikace vícekritériálních lineárních modelů v lesnické genetice

Disertační práce

Autor: Ing. Jakub Hejtmánek

Školitel: Ing. Jan Stejskal, Ph.D.

2024

Prohlášení

"Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma Aplikace vícekritériálních lineárních modelů v lesnické genetice vypracoval samostatně s použitím uvedené literatury a na základě konzultací a doporučení školitele. Souhlasím se zveřejněním disertační práce dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby."

V Praze, dne 04.01.2024

Ing. Jakub Hejtmánek

Poděkování:

V prvé řadě bych chtěl poděkovat svému školiteli Ing. Janu Stejskalovi, Ph.D. za odborné vedení disertační práce a jeho cenné rady a připomínky v rámci celého studia. Velké poděkování pak dále patří všem spoluautorům článků, kteří jsou součástí této závěrečné práce, zejména pak RNDr. Jaroslavu Čeplovi, Ph.D. za jeho odbornou pomoc se zpracováním dat. V neposlední řadě patří můj dík mojí celé rodině za jejich podporu během celého studia.

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DISERTAČNÍ PRÁCE

Ing. Jakub Hejtmánek

Lesní inženýrství
Biologie lesa

Název práce

Aplikace vícekritériálních lineárních modelů v lesnické genetice

Název anglicky

Application of multicriterial linear models in forest genetics

Cíle práce

Téma disertační práce bylo zvoleno též s ohledem na předchozí zapojení dizertanta do výzkumných aktivit pracoviště. Jedná se o rozvoj výzkumu na pomezí lesnické genetiky a fyziologie s použitím mnoha sledovaných znaků a komplexních modelů pro vyhodnocení dat. Záměrem disertační práce je také propojit problematiku genetiky a fyziologie lesních dřevin v návaznosti na šlechtění. Populace lesních dřevin budou analyzovány po fyziologické a morfologické stránce a tyto informace budou následně použity jako podklad pro statistickou analýzu. Cílem bude snaha propojit sledované růstové a spektrální vlastnosti dřevin a zjistit míru korelace mezi těmito znaky (také odhad heritability, genetických korelací a šlechtitelských hodnot jedinců na konkrétních plochách).

- Hodnocení zkusných ploch lesních dřevin na základě růstových a spektrálních vlastností
- Studium fenotypových a genotypových korelací růstových a spektrálních vlastností
- Studium interakcí genotypů výše zmíněných znaků s prostředím
- Vícerozměrné modelování daných znaků napříč gradientem prostředí

Metodika

Jako hlavní testovací plochy byly zvoleny lokality v rámci majetků LČR s.p. (LS Svitavy a Telč). Dále bude využita unikátní výzkumná plocha roubovanců smrku ztepilého poblíž Cukráku.

Na lokalitě Cukrák bude optimalizována metodika sběru dat a poté začne sběr z dalších ploch se speciálním důrazem na termín sběru u spektrálních dat. Monitorované parametry budou metrické (výčetní tloušťka, výška, výška koruny) a spektrální (reflektance), případně obsah fotosyntetických pigmentů.

Tato data budou následně analyzována smíšenými lineárními modely včetně vyhodnocení vztahů (korelací) mezi sledovanými znaky. Prezentované výsledky budou založeny na modelu, který nejlépe vystihuje genetickou variabilitu analyzovaných dat.

Doporučený rozsah práce

100 stran

Klíčová slova

Lineární smíšené modely, reflektance, genetická variabilita, genetické korelace

Doporučené zdroje informací

FALCONER, D. S.; MACKAY, Trudy F. C. *Introduction to quantitative genetics*. Harlow: Pearson Prentice Hall, 1996. ISBN 978-0-582-24302-6.

LYNCH, Michael; WALSH, Bruce. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sunderland: Sinauer, 1998. ISBN 0-87893-481-2.

WHITE, Timothy L.; NEALE, David B.; ADAMS, W. T.; CSIRO (AUSTRALIA). *Forest genetics*. Wallingford, Oxfordshire, UK: CABI, 2007. ISBN 1845932854.

Předběžný termín

2023/24 ZS – FLD – SDZ

Vedoucí práce

Ing. Jan Stejskal, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin

Konzultant

Ing. Jan Stejskal, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 13. 12. 2023

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

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 13. 12. 2023

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

Předseda oborové rady

Elektronicky schváleno dne 21. 12. 2023

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 02. 01. 2024

Anotace

Je známým faktem, že již několik let dochází v celé Evropě k rozsáhlým změnám klimatu, jejichž negativní dopady se projevují i na lesních ekosystémech. Významné změny mikroklimatu a také změny vodního režimu mají na stabilitu a zdraví lesních porostů zásadní vliv. Během posledních 5ti let se lesnictví v Evropě potýká s dalším velkým problémem, a to je kůrovcová kalamita, která zasáhla téměř všechny smrkové porosty na našem území. Toto vše nevyhnutelně povede (a už se tomu tak děje) k problémům se zalesňováním rozlehlých holin a s tím bude bez pochyb souviset problém s udržení těchto mladých kultur. Předpokladem pro úspěšné řešení tohoto problému je především kvalitní a lokálně adaptovaný reprodukční materiál.

Hlavním cílem této disertační práce bylo pokusit se propojit růstové, spektrální a fyziologické vlastnosti studovaných dřevin (borovice lesní a smrk ztepilý) v rámci testovacích ploch a zjistit do jaké míry spolu korelují. Tyto poznatky mohou mít užitek i ve šlechtění, zejména pro tzv. nepřímou selekci. Tento fenomén nabývá na významu, když je jeden z korelovaných znaků snadněji (a tedy levněji) měřitelný. Silná negativní korelace se může stát překážkou, pokud je preferován společný selekční index. Dále byla u obou populací sledovaných dřevin odhadnuta heritabilita, interakce genotypů s prostředím ($G \times E$), genetické korelace, fenotypové korelace a v neposlední řadě ekotypová variabilita.

Analýza všech sledovaných znaků probíhala za pomoci smíšených lineárních modelů. Zejména vícekritériální modelování se ukázalo jako velice přínosné právě pro odhad sledovaných genetických parametrů. I při relativně nevyváženém souboru dat (jako v případě testovacích ploch Svitavy a Telč) se podařilo za použití vícekritériálních modelů vygenerovat detailní korelační strukturu mezi lokalitami, a to včetně zahrnutí prostorové autokorelace na jednotlivých plochách. Statisticky významné rozdíly mezi růstem ekotypů a genetické korelace jsme získaly též s využitím této metodiky. Pochopení, do jaké míry je ekotypová variabilita těchto dvou dominantních dřevin významná pro růstové a fyziologické projevy může být zásadní právě pro výběr vhodných dřevin (a ekotypů) při zalesňování rozlehlých kůrovcových holin, což je dnes v lesním hospodářství velmi aktuální úkol.

Klíčová slova: ekotypová variabilita, růstové znaky, fyziologické znaky, heritabilita, genetické korelace, smrk ztepilý, borovice lesní,

Anotation

It is well-known that extensive climate changes have occurred across Europe for several years, affecting forest ecosystems. Subsequently, significant changes in microclimate and water regimes have a crucial influence on the stability and health of forest stands. Over the past decade, European forestry has faced a major problem of the bark beetle calamity, severely damaging almost all spruce stands in our territory. All of these disturbances inevitably lead to issues with the reforestation of extensive clear-cuts, and undoubtedly, this will be associated with the challenge of maintaining these young plantations. The prerequisite for resolving this problem is a steady supply of locally adapted reproductive material.

The main objective of this dissertation was to attempt to link the growth, spectral, and physiological traits of the studied tree species (Scots pine, Norway spruce) within the test areas and determine the extent to which they correlate. These findings may be useful in breeding, especially for so-called indirect selection. This phenomenon gains significance when one of the highly correlated traits is easier (hence cheaper) to measure. A strong negative correlation may become an obstacle if a joint selection index is preferred. Furthermore, heritability, genotype-environment interactions ($G \times E$), phenotypic correlations, and ecotypic variability were estimated for both populations of the observed tree species.

The analysis of all observed traits was conducted using mixed linear models. Multivariate modeling proved to be very beneficial for estimating the observed genetic parameters. Even with a relatively unbalanced data set (as in the case of the Svitavy and Telč test sites), multicriteria models generated a site-by-site additive genetic correlation, including the spatial autocorrelation of residuals within individual plots. Statistically significant differences between the mean height of ecotypes and age-to-age genetic correlations were also obtained using this methodology. Understanding the extent to which ecotypic variability of these two dominant tree species is significant for growth and physiological traits can be crucial for selecting suitable ecotypes and individual trees for reforesting extensive bark beetle clear-cuts, a highly relevant task in forestry management.

Key words: ecotypic variation, growth traits, physiological traits, heritability, genetic correlations, Norway spruce, Scots pine

Résumé

Il est notoire que d'importants changements climatiques se produisent depuis plusieurs années en Europe, dont les effets négatifs affect également les écosystèmes forestiers. Les variations microclimatiques et des régimes hydriques ont une influence cruciale sur la stabilité et la santé des peuplements forestiers. Au cours de la dernière décennie, le secteur forestier européen a également été confrontée à un autre problème majeur : les ravages due au scolyte du pin, qui ont touché presque tous les peuplements d'épicéas du territoire. Cela a inévitablement entrainer des problèmes de reboisement des coupes à blanc extensives, et cela sera sans aucun doute associé au défi de maintenir ces jeunes plantations. La résolution réussite de ce problème nécessite un apport constant de matériel de reproduction adapté aux conditions locale.

L'objectif principal de cette thèse a été de relier les traits de croissance, spectrales et physiologiques des arbres étudiés (l'épicéa commun et le pin sylvestre) au sein des zones tests et de déterminer dans quelle mesure elles sont corrélées. Ces résultats peuvent être utiles pour la sélection des arbres, notamment pour la sélection dite indirecte. Ce type de sélection prend de l'importance quand l'un des traits est plus facilement (donc moins cher) mesurable. Une forte corrélation négative cependant, peut devenir un obstacle quand un indice de sélection conjoint est préférable. De plus, les héritabilités, les interactions génotype-environnement ($G \times E$), les corrélations phénotypiques et les variabilité écotypiques ont été estimées, pour les deux espèces, pour chaque population.

L'analyse des traits observés a été réalisée à l'aide de modèles mixtes linéaires. La modélisation multivariée s'est avérée avantageuse pour estimer les paramètres génétiques. Même avec un ensemble de données relativement déséquilibré (comme dans le cas des sites de Svitavy et de Telč), les modèles multicritères ont généré une corrélation génétique additive site-par-site, y compris l'autocorrélation spatiale des résidus au sein des parcelles individuelles. Des différences significatives entre la hauteur moyenne des écotypes et les corrélations génétiques d'âge-à-âge ont également été obtenues à l'aide de cette méthodologie. Comprendre dans quelle mesure la variabilité écotypique de ces deux espèces d'arbres majeures est importante pour la croissance et les caractéristiques physiologiques peut être crucial pour sélectionner des écotypes et des arbres appropriés pour le

reboisement après de vaste coupes à blanc dues aux scolytes, une tâche qui est très pertinente en gestion forestière.

Mots clés: variation écotypique, traits de croissance, traits physiologiques, héritabilité, corrélations génétiques, épicéa commun, pin sylvestre.

Obsah

Seznam zkratk a symbolů.....	13
Seznam tabulek	15
Seznam obrázků.....	15
Seznam grafů.....	15
1. Úvod	17
2. Cíle práce	18
3. Rozbor problematiky (literární rešerše).....	19
3.1. Historie, produktivita a význam smrku ztepilého a borovice lesní v lesním hospodářství	19
3.2. Proměnlivost borovice lesní	23
3.2.1. Rozšíření a ekologické limity borovice lesní.....	24
3.2.2. Ekotypová variabilita borovice lesní	25
3.3. Proměnlivost smrku ztepilého	27
3.3.1. Aktuální využití smrku ztepilého.....	27
3.3.2. Ekotypová variabilita smrku ztepilého	28
3.4. Šlechtění lesních dřevin – historie a aktuální perspektiva pro smrk a borovici	30
3.4.1. Historie lesnické genetiky a šlechtění.....	32
3.4.2. Šlechtitelské programy	33
3.4.3. Aktuální a budoucí perspektiva ve šlechtění	38
3.4.4. Zásady pro šlechtění u borovice lesní v ČR	38
3.4.5. Zásady pro šlechtění smrku ztepilého v ČR	39
3.4.6. Umělý výběr	40
3.4.7. Šlechtitelské výsadby lesních dřevin – jejich význam a využití.....	41
3.4.7.1. Semenné sady	41
3.4.7.1.1. Genetická kvalita, genetický zisk a genetická diversita	45
3.4.7.2. Testy potomstev	47
3.4.7.2.1. Časné testy	48
3.5. Hodnocení fenotypů lesních dřevin	48
3.5.1. Produkční a růstové znaky lesních dřevin	49
3.5.2. Fyziologické znaky dřevin.....	50
3.5.2.1. Obsah fotosyntetických pigmentů	51
3.5.2.2. Fluorescence chlorofylu.....	53
3.5.2.3 Reflektance	55
3.5.3. Fyziologické reakce dřevin na stres.....	58
3.6. Genetická evaluace - odhad populačně genetických parametrů a šlechtitelských hodnot.....	60

3.6.1. Lineární modely v lesnické genetice a jejich využití.....	60
3.6.2. Lineární smíšený model.....	61
3.6.3. Smíšený model pro hodnocení polo-sesterských potomstev	61
3.6.4. Výpočet heritability	62
3.6.5. Šlechtitelské hodnoty (BLUP)	63
3.6.6. Genetická korelace typu A.....	64
3.6.7. Genetická korelace typu B	65
3.6.8. Vícekriteriální lineární modely	65
4. Metodika práce	69
4.1. Popis ploch a postup sběru dat	70
4.1.1. Výzkumná plocha Cukrák	70
4.1.1.1. Odběr vzorků a měření reflektance.....	70
4.1.2. Výzkumná plocha Telč a Svitavy	71
4.1.2.1. Měření růstových znaků.....	73
4.2. Metodika statistické analýzy a zpracování dat	73
4.2.1. Analýza plochy Cukrák	73
4.2.1.1. Reflektance	73
4.2.1.2. Heritabilita	74
4.2.1.3. Korelace	74
4.2.1.4. Fotosyntetické pigmenty – extrakce a hodnocení vzorků.....	74
4.2.2. Analýza plochy Svitavy a Telč	75
4.2.2.1. Vyhodnocení výšky stromů	75
4.2.2.2. Ekotypové průměry.....	76
4.2.2.3 Heritabilita	76
5. Výsledky.....	78
5.1. Variabilita smrku ztepilého na ploše klonového archivu Cukrák	78
5.1.1. Sezónní variabilita	78
5.1.2. Ekotypová variabilita.....	78
5.1.3. Fenotypové korelace	83
5.1.4. Genetické korelace.....	86
5.1.5. Heritabilita, indexy odrazivosti a korelace s nimi	89
5.2. Variabilita naměřených výšek borovice lesní v testech potomstvech Svitavy a Telč	90
5.2.1. Růstová diferenciacce mezi lokalitami.....	90
5.2.2. Ekotypová variabilita.....	91
5.2.3. Heritabilita v užším smyslu	91
5.2.4. Prostorové auto-korelace v rámci testovacích ploch	92
5.2.5. Šlechtitelské hodnoty rodičů.....	94
6. Diskuze	96
6.1. Diskuze k hodnocení plochy klonového archivu Cukrák.....	96

6.1.1. Sezónní variabilita v odrazivosti.....	96
6.1.2. Ekotypová variabilita.....	97
6.1.3. Fenotypové korelace.....	99
6.1.4. Genetické korelace.....	100
6.1.5. Heritabilita v širším smyslu, indexy odrazivosti (vegetační indexy) a korelace s nimi.....	102
6.2. Diskuze výsledků hodnocení testovacích ploch Svitavy a Telč.....	103
6.2.1. Růstová diferenciacce mezi lokalitami.....	104
6.2.2. Ekotypová variabilita.....	104
6.2.3. Heritabilita v užším smyslu.....	105
6.2.4. Prostorové auto-korelace v rámci jednotlivých stanovišť.....	106
6.2.5. Šlechtitelské hodnoty a jejich vliv na časnou selekci.....	107
6.2.6. Interakce genotypu s prostředím (G x E).....	108
7. Závěr.....	110
8. Seznam citované literatury.....	111

Seznam zkratk a symbolů

AIC - Akaikeho informační kritérium

ANOVA – analýza rozptylu

ATP – chemická energie vazeb

BLUP – nejlepší nezkreslená lineární předpověď

CAR - karotenoidy

CORGH – korelace s heterogenní strukturou

CP - kontaktní sonda

DBH – výčetní tloušťka

FAR - vzdálené infračervené spektrum

G x E – interakce mezi genotypem a prostředím

GMO – geneticky modifikované organizmy

H - výška

HC – výška nasazení koruny

CHKO – chráněná krajinná oblast

CHL - chlorofyl

LC – délka koruny

LHC - light harvesting komplex

LSD – rozdíl nejmenších čtverců

MANOVA – vícerozměrná analýza rozptylu

MET Model – vícekritériální lineární model

NIR – spektrum v blízkosti infračervené oblasti

OC - optický kabel

PAM - pulsní amplitudové modulace

PLO – přírodní lesní oblast

PSI – fotosystém I

PSII – fotosystém II

QTL – lokus kvantitativních znaků

RC - reakční centrum

RE – červený okraj

REML – reziduální maximální pravděpodobnost

SE – chyba odhadu

SNPs – jedno-nukleotidový polymorfismus

SWIR – krátkovlnné infračervené spektrum

VI – vegetační index

VIS – viditelná část spektra

Seznam tabulek

Tabulka č. 1 Statisticky významné rozdíly mezi ekotypy v rámci růstových znaků a obsahu fotosyntetických pigmentů (* - stupeň významnosti p hodnoty)	83
Tabulka č. 2 Rozdíly mezi ekotypy v morfologii a růstu	83
Tabulka č. 3 Genetické korelace napříč všemi sledovanými rozměry a fotosyntetickými pigmenty	86
Tabulka č. 4 Odhadovaná heritabilita v širším smyslu (H^2) pro reflektanční indexy, obsah fotosyntetických pigmentů a růstové parametry	89
Tabulka č. 5 Průměrný růst a přírůstek v roce 2021 a 2022 (Svitavy a Telč)	90
Tabulka č. 6 Rozdíly mezi ekotypy v naměřených výškách (Svitavy a Telč)	91
Tabulka č. 7 Odhad heritability v užším smyslu (h^2) pro obě plochy zvlášť – model A	92
Tabulka č. 8 Odhad heritability v užším smyslu (h^2) pro obě plochy zároveň – model B	92
Tabulka č. 9 Zobrazení prostorových auto-korelací napříč oběma lokalitami	93

Seznam obrázků

Obrázek č. 1 Šlechtitelský cyklus (White, 1987).	37
Obrázek č. 2 Přehledová mapa ČR se zákresem umístění výzkumných ploch (Google Mapy).....	69
Obrázek č. 3 Design výzkumné plochy Cukrák (Hejtmánek et al., 2022)	70
Obrázek č. 4 Design výzkumné plochy Telč	72
Obrázek č. 5 Design výzkumné plochy Svitavy	73

Seznam grafů

Graf č. 1 Rozdíly ve spektrální odrazivosti v rámci dvou měsíců	78
Graf č. 2 Párové rozdíly v reflektanci mezi ekotypy v květnu	79
Graf č. 3 Párové rozdíly v reflektanci mezi ekotypy v srpnu	80
Graf č. 4 Porovnání průměrné odrazivosti všech tří ekotypů mezi dvěma měsíci.....	82
Graf č. 5 Fenotypové korelace – reflektance vs h (výška stromu) a h_c (výška nasazení koruny).....	84
Graf č. 6 Fenotypové korelace – reflektance vs chlorofyl a , b a karotenoidy	85
Graf č. 7 Genetické korelace fotosyntetických pigmentů (Chl- a , Chl- b a Car) s reflektancí.....	87

Graf č. 8 Genetické korelace – reflektance vs l_c (délka koruny) a h_c (výška nasazení koruny).....	88
Graf č. 9 Změny pořadí šlechtitelských hodnot mezi roky 2021 a 2022 vyhodnocené modelem A	94
Graf č. 10 Změny pořadí šlechtitelských hodnot rodičů mezi lokalitami vyhodnocené modelem B	95

1. Úvod

Aplikace vícekritériálních lineárních modelů v lesnické genetice je relativně moderním fenoménem. Rozvoj těchto metod významně koreluje především s technologickým pokrokem, neboť matematický základ těchto metod je znám již několik desetiletí. V kontextu lesnické genetiky a šlechtění jsou tyto modely využívány v rámci genetické evaluace, a to velmi často ke zpřesnění odhadů šlechtitelských hodnot. Jako vedlejší produkt vícekritériálních modelů můžeme získat například informace o genetických korelacích mezi sledovanými znaky. Právě tyto korelace jsou stěžejní informací z pohledu využití např. reflektance, či jiných fyziologických znaků jako markerů stres tolerance a adaptability lesních dřevin. Takový marker potom obvykle nazýváme markerem stresovým.

Jako sledované stresové markery dřevin budou v disertační práci použity například reflektanční indexy. Vlastnosti jehlic odvozené z reflektančních spekter mohou sloužit k odhadu fyziologického stavu (včetně obsahu vody) jednotlivých stromů, případně celých populací (Campbell et al., 2004). Další metodou pro nepřímé určování různého stresu (zejména vodního) u lesních dřevin je analýza fluorescence chlorofylu. Tato metoda odhaluje projevy stresu na fotosyntetických pochodech, které jsou obecně vůči stresu velmi citlivé. Díky jednoduchému a neinvazivnímu zjišťování fluorescenčních parametrů je tato metoda snadno realizovatelná na velkém počtu jedinců (Čepl et al., 2016). Jako další markery budou využity pigmenty obsažené v jehlicích. V současnosti existují poměrně omezené znalosti o heritabilitě obsahu fotosyntetických pigmentů. Součástí této práce bude také snaha zjistit, do jaké míry bude obsah fotosyntetických pigmentů korelovat s ostatními zjišťovanými znaky. Tyto informace o obsahu pigmentu mohou být použity jako podklad při vytváření nových selekčních indexů. Hernández-Clemente et al. (2012) udávají, že vztahy mezi fotosyntetickými pigmenty a fyziologickými vlastnostmi mohou být modelovány u jehličnanů kvantitativními spektroskopickými metodami.

Téma disertační práce bylo zvoleno též s ohledem na předchozí zapojení dizertanta do výzkumných aktivit pracoviště. Jedná se o rozšíření této problematiky na pomezí lesnické genetiky a fyziologie s použitím více sledovaných znaků a sofistikovaných modelů pro vyhodnocení dat. Záměrem disertační práce je také propojit problematiku genetiky a fyziologie lesních dřevin s návazností na šlechtění. Populace

budou analyzovány po fyziologické a morfologické stránce a tyto informace budou následně použity jako podklad pro detailní statistickou analýzu. Cílem bude snaha propojit sledované růstové a spektrální vlastnosti dřevin a zjistit míru korelace mezi těmito znaky (také odhad heritability a šlechtitelských hodnot jedinců na konkrétních plochách).

2. Cíle práce

- Hodnocení zkusných ploch lesních dřevin na základě růstových a spektrálních vlastností
- Studium fenotypových a genotypových korelací růstových a spektrálních vlastností
- Studium interakcí genotypů výše zmíněných znaků s prostředím
- Vícerozměrné modelování daných znaků napříč gradientem prostředí

3. Rozbor problematiky (literární řešerše)

Smrk ztepilý (*Picea abies* L. Karst) a borovice lesní (*Pinus sylvestris* L. Karst) patří mezi do skupiny dřevin, které se dominantně vyskytují v evropských lesních ekosystémech. V posledních letech došlo k rychlým změnám klimatu, které ovlivnily mikroklima v lesích a vodní režim obecně. Průměrná roční teplota se rovněž mírně zvýšila, což přispělo k rozsáhlým změnám v rámci celé Evropy (Karlsson et al., 1997; Wallin et al., 2002). Některé klimatické faktory (jako jsou zvýšená teplota a přetrvávající nedostatek vody) vyústily v globální problém s lýkožroutem smrkovým v lesích. Lýkožrout je považován za nejničivějšího biotického činitele v mnoha lesních ekosystémech v celé Evropě (Anderegg et al., 2015). Vyšší četnost suchých let a vyšších teplot je důležitým predispozičním faktorem vyvolávajícím ohniska výskytu brouků a ovlivňujícím populační dynamiku (Jactel et al., 2012; Weed et al., 2013; Hart et al., 2014). Ve střední Evropě, zejména ve státech jako je Česká republika, Slovensko a Polsko, kde byla většina smrkových lesů zdevastována napadením kůrovcem, je borovice lesní považována za potenciální náhradu smrku ztepilého jakožto hlavní dřeviny v dřevozpracujícím průmyslu a to zejména v oblastech s rozsáhlými mytními těžbami. Tento druh, označovaný jako "pionýrský", má klíčové vlastnosti, jako je extrémní tolerance vůči slunečnímu záření a vodnímu deficitu, relativně rychlý růst a vysoká produkční hodnota pro dřevozpracující průmysl (Pickett a White, 1985; Mátyás et al., 2004).

3.1. Historie, produktivita a význam smrku ztepilého a borovice lesní v lesním hospodářství

Z historického hlediska měly lesy mnohem širší využití, než je tomu nyní. Lesy se vytěžovaly nejen pro produkci dřevní hmoty, ale i pro hrabání steliva, pastvu, těžbu pryskyřice, řez proutí atd. To vše mělo dlouhodobý vliv na stav lesní půdy, protože docházelo k rozsáhlým ztrátám živin v lesích. Podle Kreutzera (1979) by mohly být ztráty živin způsobené zejména využíváním celých stromů (např. větvě využívané jako stelivo) a toto může dále negativně ovlivnit produkční podmínky zejména na chudších stanovištích.

Postupy hospodaření v lesích, jako jsou metody obnovy, péče, prořezávky a těžební režim, mají evidentně vliv na produktivitu lokalit. Růst mladých lesních porostů a kultur může být silně ovlivněn přípravou půdy, výběrem druhů dřevin, kvalitou sadebního materiálu nebo regulací zabuřnění. Intenzivnější prořezávky mohou mít určitý

vliv na produktivitu stanoviště tím, že mění koloběh živin a zmírňují konkurenci o světlo, živiny a vodu. Druhá skladba ovlivňuje kořenové systémy, kvalitu opadu a lokální ukládání živin. V některých částech evropských lesů se již po mnoho desetiletí používají hnojiva s cílem zvýšení produktivity stanoviště a překonání některých účinků degradace stanovišť způsobených historickým využíváním půdy. Důležitou roli v lesnictví severní Evropy, kde často dominují rašelinná společenstva, hraje také odvodňování ploch (Klimo et al., 2000).

Již v první polovině 20. století byla položena zásadní otázka, zda bude produktivita stanoviště ovlivněna pěstováním smrku ztepilého v následujících po sobě jdoucích generacích. Podle dřívějšího výzkumu v severovýchodním Německu se růst smrku ztepilého ve druhé generaci postupně zpomaluje, přičemž smrkové porosty studované Wiedemannem se nacházely zejména na suchých stanovištích mimo svůj přirozený areál. Předpokládalo se, že smrk ztepilý rostoucí v po sobě jdoucích generacích také ochuzuje produktivitu půdy (Wiedemann, 1925).

Nicméně v pozdějších studiích Moosmayer (1957) tento pokles produktivity v podstatě vyvrátil. Při porovnání dvou po sobě jdoucích generací se na několika málo lokalitách produktivita skutečně snížila, avšak na dalších mnoha lokalitách se produktivita v druhé generaci dokonce mírně zvýšila. Genssler (1959) zkoumal vliv několika po sobě jdoucích generací smrku ztepilého z pohledu pedologie. Půdní parametry a přízemní vegetace v lesních porostech byly hodnoceny jako příznivé pro další generace. Genssler (1959) dále porovnával přirozené smrkové porosty s uměle vysazovanými. Porovnání smrkových porostů s listnatými porosty ukázalo, že biologické půdní podmínky byly skutečně ovlivněny pěstováním smrku ztepilého. Jednalo se zejména o akumulaci surového humusu, což bylo viditelným projevem toho, že pěstování smrkových porostů skutečně může vést k ochuzení půdy. Kromě toho byl smrkový humus kyselější a obsahoval méně živin než humus listnatých dřevin.

Na různých stanovištích je tedy zcela evidentní, že z ekologického i ekonomického hlediska je vhodné přejít ze smrkových monokultur na smíšené porosty. Vzhledem k tomu, že v Evropě existuje tendence ke zvyšování průměrného objemu porostů a průměrného věku stromů, je velmi zajímavé znát vliv hustoty a věku na růst, diverzitu a mortalitu. Aby se snížila rizika spojená se smrkem v evropském měřítku je

velmi důležité definovat, na kterých lokalitách jsou tyto porosty nejvíce náchylné ke klimatickým výkyvům a dalším stresorům.

Ve dvacátém století došlo v Evropě k výraznému rozšíření plochy borových porostů, tudíž tento typ lesa nyní tvoří více než 20% produkční plochy lesů v rámci celé Evropy. Ačkoli hlavním cílem tohoto rozšíření bylo zvýšení produkce dříví, v posledních desetiletích se zvýšil význam širšího spektra cílů hospodaření. Tyto změny mohou ovlivnit budoucí stav a vývoj borových porostů. Výsledky studií prokázaly, že aktuální postavení borovice lesní v různých zemích Evropy se pohybuje od pionýrské dřeviny na degradované zemědělské půdě až po dominantní složku původního a nových lesních ekosystémů. Obecně platí, že postupně probíhá odklon od jednoduchých systémů hospodaření směrem ke komplexnějšímu lesnímu hospodářství založenému na větším využívání přirozené obnovy a s větší rozmanitostí druhů a věkové struktury. Tento krok bude pravděpodobně výraznější ve střední a západní Evropě, kde je ekonomická návratnost současného typu hospodaření nižší. Tyto změny budou mít přínos pro biologickou rozmanitost, a to zejména tam, kde budou doprovázeny zvýšeným podílem mrtvého dřeva v lesních porostech (Mason a Alía, 2000).

Borovice lesní je relativně hodně odolná dřevina vůči mnoha faktorům prostředí. Jedná se o rychle rostoucí euroasijskou borovici, která patří mezi hospodářsky nejvýznamnější jehličnaté dřeviny v České republice, ale i v Evropě. Na vhodných stanovištích má vysoký produkční potenciál a dokáže poskytovat kvalitní, snadno zpracovatelné dříví pro různé druhy staveb, popřípadě stavební účely a nábytkářský průmysl. Tato dřevina má značný význam z hlediska sekvence uhlíku a dále z hlediska přizpůsobivosti ke probíhajícím změnám klimatu. Borovice lesní je díky své průkopnické „pionýrské“ strategii vynikající rekultivační dřevinou. Donedávna byla také považována za druh odolný vůči suchu, ačkoli se nyní ukazuje, že to může být na některých lokalitách i nevýhodou, a to zejména kvůli klesající hladině podzemních vod v několika posledních letech. Přesto se je to stále relativně odolný druh vůči klimatickým extrémům ve srovnání s jinými druhy dřevin (Brichta et al., 2023).

Až donedávna se při studiu genetické variability borovice lesní kladl největší důraz na zlepšování růstových znaků s cílem zvýšit objemovou produkci dříví. V řadě zemí již probíhají úspěšné šlechtitelské programy, ze kterých je již nyní patrný potenciální nárůst objemu o 10-20 %. Nicméně, v současné době se zvyšuje zájem i o

zachování izolovaných populací, které se nacházejí v extrémních podmínkách prostředí a které mají potenciální význam pro zachování genetické diverzity. Řada těchto populací je ohrožených a je třeba podniknout kroky k zajištění jejich budoucnosti. Navzdory těmto faktům zůstane pravděpodobně borovice lesní v Evropě v dohledné budoucnosti nejdůležitějším lesním druhem a i potenciální náhradou smrku ztepilého. Aktuální změny ve způsobech hospodaření jsou v souladu s doporučenými pravidly o trvale udržitelném obhospodařování lesů přijatých na ministerské konferenci o ochraně lesů v Evropě v Lisabonu v roce 1998. Úkolem je vytvořit takové systémy hospodaření v lesích, které budou ekonomicky životaschopné, ale zároveň budou poskytovat i řadu netržních přínosů pro společnost (Mason a Alía, 2000). Pro plné zhodnocení potenciálu borovice lesní v kontextu masivních zalesňovacích snah je však zásadní pochopit vliv genetické variability na její růst a přežívání, protože tento faktor může její potenciál buď zvýšit, nebo naopak omezit.

Změny klimatu v důsledku "skleníkového efektu" jsou obecně považovány za globální hrozbu pro životní prostředí. Využívání lesů a dalších přírodních zdrojů, hromadění antropogenních emisí a zvyšující se množství oxidu uhličitého a dalších skleníkových plynů v atmosféře mohou poškodit funkce ekosystémů a snížit biologickou rozmanitost. Klimatické změny ovlivňují konkurenci jednotlivých druhů dřevin. To může způsobit velké poruchy v přirozených i řízených ekosystémech a ovlivnit také koloběh živin. Trendy v produktivitě a mortalitě lesů jsou obecně spojeny s klimatickými výkyvy, zejména s kolísáním srážek. Vysoká teplota vzduchu a nízké srážky během vegetačních období snižovaly rychlost růstu a zvyšovaly mortalitu stromů i ve vyšších nadmořských výškách ve Schwarzwaldu, kde je průměrný úhrn srážek vysoký a průměrná teplota je relativně nízká (Spiecker, 1995).

Klíčovým bodem a zároveň úkolem současného evropského lesnictví je udržitelnost obhospodařování lesů v měnícím se prostředí. Znalosti o reakcích a trendech růstu lesů jsou zásadní pro trvale udržitelného hospodaření v lesních ekosystémech. Tyto informace jsou také důležité pro lesnický sektor z pohledu příjmů a poskytování obnovitelné suroviny pro dřevozpracující průmysl. Podložených informací o hospodaření v lesích v posledních letech stále přibývá. Stresové faktory a jejich účinky na ekosystémy jsou v dnešní době již celkem známy a systémy hospodaření v lesích se tomu musejí

přizpůsobit. Tyto informace je třeba vhodným způsobem shromažďovat a aplikovat v praxi (Klimo et al., 2000).

3.2. Proměnlivost borovice lesní

Tato široce rozšířená dřevina dorůstá výšky nejčastěji do 30-40 metrů, avšak udává se, že v ideálních podmínkách (velmi vzácně) je borovice lesní schopna dosáhnout až na padesát metrů. V mladém věku roste borovice poměrně rychle a její růst postupně zpomaluje. Kulminace výškového a tloušťkového přírůstu je většinou kolem 20. roku stáří a poté růst postupně zpomaluje a ustává v 95.-100. roku (Musil a Hamerník, 2003). Borovice lesní dosahuje na ideálních stanovištích (zejména jako solitérní stromy) věku až 300 let a v extrémních případech jsou záznamy i o 500letých jedincích. Objem středního kmene ve sto letech může dosahovat až 1,4 m³ a zásoba na hektar 500-600 m³ (Pâques, 2013).

Za předpokladu pěstování porostů s dokonalým zápojem a ideálním sponem se stromy postupně samy čistí od větví, což je pro lesnický management ideální situace. Oproti tomu solitérní jedinci mají přirozenou tendenci svou korunu zvětšovat nejen do výšky, ale zejména do šířky. Ponechat strom při růstu v nedokonalém zápoji sebou nese další negativní aspekt, a to zejména vznik silných větví s nasazením již ve spodní části kmene (Musil a Hamerník, 2003). Kůra borovice lesní je v nejmladším věku žlutá až šedožlutá. Po desátém roce se barva postupně začíná měnit na červenou až červenožlutou. Borka je poměrně lesklá a je tvořena tenkými plátky, které se překrývají a připomínají strukturu šupin. U starších jedinců se vytváří od kořenových náběhů směrem vzhůru ke koruně borka, která má kráterovitý a velmi tloušťkově diferencovaný charakter (Zlatník, 1957). U nejstarších jedinců je kůra poměrně mohutná a při jejím větším poškození začne strom vydávat značné množství pryskyřice, které vytéká přímo z místa poškození a stéká až několik metrů dolů po kmenu. Rozlišujeme více typů borovice lesní. Ty se liší zejména ve tvaru koruny. V severnějších areálech jsou koruny užší a kmeny spíše štíhlejší. Směrem na jih se koruny postupně rozšiřují do stran, až postupně dostávají tvar jakéhosi deštníku. Kmeny v jižních částech areálu rozšíření mají charakter tlustého (někdy i poměrně pokrouceného) válce (Pâques, 2013).

Borovice lesní má velmi dobře vyvinutý kořenový systém. Kořenový systém je známý svým klasickým kulovitým tvarem, ze kterého se do stran rozrůstají menší kořeny.

Tento typ kořenů dodává stromu velmi dobrou stabilitu, a tedy odolnost proti vývrátům (Zlatník, 1957). Kořeny dosahují běžně hloubky 1,5 – 3 metry na průměrně úrodných a živných půdách. Na písčitých neúrodných podložích dosahuje terminální kořen i daleko větších hloubek (zejména kvůli nedostatku vody), a proto se borovice v těchto podmínkách považuje za velmi dobrou zpevňovací dřevinu (Musil a Hamerník, 2003). Kolem 30. – 50. roku začínají porosty plodit. Přesný věk, kdy začne strom plodit, závisí na řadě faktorů. Jedním z nich může být kvalita stanoviště (dostatek vláhy a živin). Dále plodnost může ovlivnit také zápoj, expozice porostu a dlouhodobé klima. Semenné roky se poté opakují cca ve 2 – 4letých periodách. Pokud jsou podmínky naprosto ideální, tak se plodnost dokonce může posunout až pod hranici 50 let a může to ovlivnit i časové rozestupy mezi semennými roky (Kříž et al., 1971). Borovice lesní je sice jednodomá dřevina, avšak velmi často se stává, že na jednom stromu je převaha květenství jednoho pohlaví, což může způsobovat problémy s plodností konkrétních jedinců (Pâques, 2013).

Semena borovice lesní jsou podlouhle protažená do 4 mm dlouhá s lesklým křídlem, které dosahuje délky až 20 mm. Klíčivost se udává až 80 %, ale postupně se stářím osiva mohou procenta klesat. Semena se řadí do skupiny nazývané „ortodoxní typ“, což znamená, že postupně během vývoje se ze semen ztrácí přirozeně vlhkost, a to až na 15 %. Tato vlastnost je vhodná zejména při následném skladování semen po rozluštění. Semena vydrží při vhodném skladování až několik let v prakticky nezměněném stavu (Kupka, 2008).

3.2.1. Rozšíření a ekologické limity borovice lesní

Borovice lesní je výrazně světlomilná dřevina, která prakticky není schopna snášet žádný zástín (maximálně krátkodobě). Ideální podmínky pro zmlazování této dřeviny poskytuje otevřená plocha s maximálním přístupem ke slunci a ideálně také vody (např.: holina s několika ponechanými výstavky). Kvůli své světlomilnosti patří borovice lesní mezi pionýrské dřeviny, které jako první přirozeně nalétají na nově vzniklou volnou plochu (Musil, 2003).

Co se týče nároků na povrchovou vodu, tak tato dřevina se řadí mezi méně náročné. Tento fakt je zřejmý zejména kvůli dobře vyvinutému kořenovému systému (viz předchozí kapitola). Strom je schopný pro vodu dosáhnout i tam, kam ostatní dřeviny nemají šanci, například na písčitých propustných stanovištích (Úradníček, 2003).

Borovice lesní tak snáší i poměrně extrémní podmínky. Areál rozšíření sahá od Sibíře, kde dosahují teploty až -64 stupňů celsia, až po jižní Španělsko, kde naopak nejvyšší teploty sahají až ke +40 stupňům nad nulou (Pâques, 2013).

Původní přirozené zastoupení borovice lesní na území dnešní České republiky bylo mezi 3,5 – 5,5 %, názory se různí dle jednotlivých autorů (Musil a Hamerník, 2007). Současné zastoupení se u nás pohybuje mezi 17,3 a 17,5 %. Cílové zastoupení borovice by mělo ideálně být v porostech o trochu nižší, než je současné, a to kolem 17 % (Poleno a Vacek, 2009). Porovnání procentuálního rozdílu současného a cílového zastoupení borovice lesní se oproti jiným dřevinám v ČR příliš neliší (například ve srovnání se smrkem ztepilým, kde je tento rozdíl velice markantní).

Borovice lesní má rozsáhlý areál rozšíření, který se rozprostírá od východní Asie, přes celou Evropu, až po Atlantický oceán. Tato dřevina patří mezi naše nejméně náročné druhy. Severní hranice rozšíření sahá od západního Norska (cca 70° s.š.) přes celý Skandinávský poloostrov. Areál dále pokračuje směrem na východ přes Ural (65° s.š.) až na Vrchnojanské pohoří. Na jihu se areál rozšíření rozprostírá od východu od Altajského pohoří (52° severní šířky) až po Sierru Nevadu na západě, která leží na 37 rovnoběžce. Celkové rozšíření borovice lesní se rozkládá na poměrně významné části severní polokoule, protíná více než 123 poledníků a 30 rovnoběžek (Svoboda, 1953).

3.2.2. Ekotypová variabilita borovice lesní

Místní populace borovice lesní se obvykle vyznačují adaptacemi na jedinečné klimatické podmínky. Fotoperioda a průměrná roční teplota mohou výrazně ovlivnit ekotypové rozdíly borovice lesní (Ekvall a Greger, 2003). Abiotické faktory, jako je teplota, světlo a půdní typ, mají za důsledek vznik specifických fenotypů místních populací, označovaných jako "geografické rasy" (Pawlaczyk et al., 2010). Provenienční testy s borovicí lesní prokázaly významné rozdíly v růstu mezi populacemi, zejména při přenosu rostlin na velké vzdálenosti do lokalit provenienčních testů. Severní populace jsou citlivější na přenos do jižních oblastí, což vede k evidentnímu snížení růstu a objemu (Giertych, 1979; Oleksyn a Giertych, 1984). To může mít podobný dopad jako přenos náhorního ekotypu do nižších poloh, protože morfologické typy lesních dřevin se utvářely po mnoho let vývoje v místních podmínkách, přičemž mezi ekotypy byly pozorovány výrazné rozdíly v délce jehlic, velikosti šišek a vlastnostech semen (Krzakowa, 1979;

Szweykowski a Urbaniak, 1982; Krzakowa et al., 1994; Białobok et al., 1993; Szweykowski et al., 1994).

Lokální ekotypy mohou navíc vykazovat rozdíly ve tvaru koruny a kmene a dokonce i odlišné fyziologické vlastnosti v reakci na deficit vody (Fulín et al., 2016). Náhorní ekotyp se přirozeně vyskytuje ve vyšších nadmořských výškách (do 800-1100 m n. m.) v celé střední Evropě. Na rozdíl od pahorkatinného ekotypu prosperuje ve směsích se smrkem, jedlím, bukem a dubem. Vykazuje zvýšenou odolnost vůči imisím a přirozeným disturbancím způsobeným větrem (Kaňák, 1999). O rozdílech v růstu juvenilních jedinců těchto ekotypů není dostupná žádná literatura. Tyto informace jsou však zásadní pro výběr vhodného sadebního materiálu ve větším měřítku (Stejskal et al., 2023).

V České republice se borovice lesní vyskytuje ve dvou významných ekotypech: "náhorním" a "pahorkatinném", přičemž každý z nich se v průběhu času utvářel v závislosti na místních klimatických podmínkách. V literatuře lze narazit i na termíny „horský“ a „nížinný“ (Kaňák, 2011), tato terminologie je však zcela zaměnitelná a nepopisuje žádné specifické lokální odlišnosti, a proto v této práci budeme konzistentně využívat označení prve uvedená. Populace jednotlivých ekotypů mají společné dědičné znaky, růstové parametry a ekologické preference (Pospíšil a Kobliha, 1998). Fér a Pokorný (1993) také udávají, že na území ČR se nacházejí dva různé ekotypy a to je ekotyp hercynský a karpatský. Na extrémních skalnatých a kamenitých stanovištích se dříve vyskytoval převážně hercynský ekotyp borovice, a to pouze ostrůvkovitě a roztroušeně. Tento ekotyp borovice se vyznačoval zejména jejím typickým deštníkovitým tvarem koruny a silnějšími větvemi. V současnosti lze tento původní reliktní ekotyp v ČR najít pouze místy, například ve Slavkovském lese, na Třeboňských pánvích, v Polabí a místy i na kamenitých svazích na Šumavě. Karpatský ekotyp borovice se vyskytuje reliktně spíše na území Slovenska.

Nicméně o ekotypové variabilitě borovice lesní a odlišné dynamice růstu pahorkatinného a náhorního ekotypu (zejména v raných fázích vývoje) je dosud známo velmi málo. Stejně tak chybí studie o genetické variabilitě v oblasti vztahů mezi genotypem a prostředím (G x E) týkající se ekotypů.

3.3. Proměnlivost smrku ztepilého

Smrk ztepilý je v současné době považován za nejdůležitější hospodářskou dřevinu střední a severní Evropy. Tato dřevina je pro její rozsáhlé využití ve dřevozpracujícím průmyslu často pěstována i mimo areál svého přirozeného rozšíření.

V mytním věku smrk ztepilý dorůstá výšky 30-40 m (výjimečně až 50-60 m). Koruna smrku je pyramidální, do vyššího věku většinou špičatá, pravidelně přeslenitá. Větvení bývá často velmi variabilní, podle nadmořské výšky dané populace smrku. Kmen stromu bývá štíhlý až válcovitý s relativně hodně vyvinutými kořenovými náběhy. Kůra je zpočátku světle hnědá, tenká, šupinatá a později mění barvu do šeda a odlučuje se v plochých tenkých šupinách. Borka bývá většinou v mytním věku tenká, avšak existují i lokální typy se silnější borkou (Pâques, 2013). Tato dřevina je obecně považován za druh s plochým kořenovým systémem, který se většinou nachází jen několik desítek cm pod povrchem a díky tomu je to dřevina, která velmi snadno podléhá bořivým větrům. Nejlabilnější jsou v tomto ohledu populace, které se vyskytují na podmáčených bahnitých stanovištích. Šišky jsou světle hnědé (až 16 cm dlouhé) nerozpadavé a mají podlouhlý tvar. Smrk ztepilý má šiřticovité květenství. Semena smrku jsou malá 2-5 mm dlouhá, mají hnědo-červenou barvu a lžičkovité křídlo, které je 2-5x delší než samotné semeno. U smrku ztepilého je běžná relativně veliká variabilita tvaru korun, větvení, výšky, hustoty dřeva a mnoho dalších morfologických znaků (Musil a Hamerník, 2007).

3.3.1 Aktuální využití smrku ztepilého

Smrk ztepilý patří mezi dřeviny s širokou ekologickou valencí, díky čemuž je jeho rozšíření bývá daleko za hranicemi jeho přirozeného výskytu. Tato dřevina je schopna relativně dobře snášet nízké teploty v zimním období, avšak může být i značně poškozena ve vegetační době, a to zejména pozdními mrazy. Daleko citlivější je potom k vysokým teplotám, a to zejména pokud je v daném období nedostatečná zásoba vody v půdě (Míchal, 1983). Je známo, že smrk ztepilý je poměrně citlivý na nedostatek živin a obsah vody v půdě. Pozorování za několik posledních let dokazují, že dopady stresu na lesní porosty smrku ztepilého jsou opravdu dramatické (Ditmarová et al., 2010).

Díky povrchovému kořenovému systému je smrk ztepilý schopen snášet dokonce i nadbytečnou vlhkost v podmáčených oblastech, jako jsou například rašeliniště (Úradníček et al., 2009). Nicméně jeho hloubkově omezený kořenový systém ho dokáže také značně limitovat v případě dlouhodobého nedostatku vláhy (Šimek, 1993). K

minerálnímu stavu půdy je smrk celkem lhostejný. Jediné, na čem se tento stav projeví je rychlost přírůstu a hustota dřeva (Musil a Hamerník, 2007). Ohledně nároků na světlo je smrk poněkud diskutabilní dřevinou. Někteří autoři jako např. Musil a Hamerník (2007) definují smrk ztepilý jako „polo-stinnou“ dřevinu, která dokáže i delší dobu snášet relativně velké zastínění, aniž by ztratila růstovou energii do budoucna (kdy ji pak dokáže naplno projevit po uvolnění). Kindlmann et al. (2012) se přiklání k názoru, že je tato dřevina spíše světlomilná, která dokáže zástin spíše delší dobu tolerovat, avšak vůbec v důsledku tohoto jevu neprosperuje.

V porostech většinou smrk ztepilý začíná kvést kolem 60. roku života, avšak na volném prostranství je tomu dříve (30-50 rok). Semenné roky se většinou pravidelně opakují po 3 – 4 letých cyklech. U populací rostoucích ve vyšších polohách se tyto cykly mohou prodloužit až na 5 – 10 let. Smrk je schopen plodit relativně velké množství semen, v nejplodnějším věku dokáže vyprodukovat až 100 kg/ha (Šimek, 1993).

Podle Divíšek et al. (2001) je přirozený areál rozšíření rozdělen na středoevropsko-balkánskou oblast a severoevropskou oblast. Středoevropsko-balkánská oblast se vyznačuje především horským charakterem původního rozšíření. Jedná se o následující podoblasti: hercynsko-karpatská podoblast, alpská podoblast, dinárská podoblast a rodopská podoblast. Severoevropská oblast je v porovnání s první podstatně plošně větší. Zde zasahuje areál smrku ztepilého od skandinávských pohoří až na jižní Ural.

Na našem území je tato dřevina přirozeně zastoupena především ve vyšších polohách, kde se smrk ztepilý většinou přirozeně nachází ve smíšených porostech s jedlí bělokorou a bukem lesním (Divíšek et al., 2010). Dříve bylo jeho přirozené zastoupení okolo 11 % a nyní je to přes 52 %. Cílové zastoupení v ČR by se mělo pohybovat kolem 37 %. Dnešní vyšší zastoupení v našich lesích má za následek i vyšší nestabilitu vůči biotickým a abiotickým škodlivým činitelům (Křístek a Žarník, 2007).

3.3.2. Ekotypová variabilita smrku ztepilého

Klimatické změny způsobily úbytek smrku ztepilého z nížinných oblastí. V nepůvodních oblastech (zejména na stanovištích nižších poloh v ČR) dochází k výraznému odumírání smrku ztepilého (Čermák et al., 2019; Kozak a Parpan, 2019; Vacek et al., 2023). Smrk ztepilý je poměrně citlivý na stres suchem a tento stres souvisí s adaptací na změny klimatu (Van der Maaten-Theunissen et al., 2013). Výsadba

smrku ztepilého na těchto nepůvodních stanovištích oslabuje už i mladší porosty, které se tak stávají náchylnějšími k napadení například václavkou smrkovou (Holuša et al., 2018). Vzhledem k rozdílným klimatickým podmínkám se v ČR vyskytují různé ekotypy smrku s různými ekologickými nároky. Smrku se přirozeně dařilo v různých prostředích, od nižších poloh až po vysokohorské oblasti při horní hranici lesa. Ve střední Evropě se vyskytují tři základní ekotypy smrku ztepilého, z nichž každý má odlišné vlastnosti, a to zejména v souvislosti s vnitro-populační genetickou variabilitou a přizpůsobením specifickým ekologickým podmínkám. Výběr vhodných ekotypů do lesního hospodářství má velký význam z hlediska stability smrkových porostů a jejich adaptaci na globální změny klimatu. To se již se ukázalo během kalamity způsobené znečištěním ovzduší, kdy se původní ekotypy horských smrků lépe odolávaly zatížení SO₂ (Vacek, 1992; Putanová et al., 2019; Vacek et al., 2013). Průběžné změny však v podmínkách prostředí přímo ovlivňují vývoj a modifikaci fyziologických a morfologických vlastností dřevin (Gebauer et al., 2011).

Tyto ekotypy jsou rozděleny do následujících kategorií na základě jejich původního rozšíření: ekotyp nízkých nadmořských výšek (*acuminata*) neboli "nížinný či chlumní" ekotyp, který se vyskytuje v nadmořské výšce do 500 m n. m.; ekotyp „horský“ středních a vyšších poloh (*europaea*), kterému se daří v polohách od 500 m n. m. a vysokohorský ekotyp (*obovata*), vyskytující se ve výšce nad 1000 m n. m. (Šimůnek et al., 2023). Také Morgenstern (1996) popsal tyto tři morfologické formy (ekotypy) smrku ztepilého. Nejvýznamnější rozdíl mezi těmito ekotypy spočívá v morfologii koruny. *Acuminata* má širokou korunu s dlouhými větvemi, zatímco vysokohorský (*obovata*) má úzkou korunu s krátkými větvemi směřujícími dolů. Skutečné genetické rozdíly mezi ekotypy byly také nedávno potvrzeny ve studii Korecký et al. (2021). Aktuálně byla také zjištěna významná variabilita mezi ekotypy smrku ztepilého v expresi dehydrinových genů (Čepl et al., 2020). Nejvýraznější rozdíl mezi ekotypem *acuminata* a *obovata* byl zjištěn v expresi specifického dehydrinu PaCAP₁. Geny pro dehydriny PaDhn_{4,5} a PaDhn₆ pak silně korelují s klimatickou proměnnou, jako je teplota a srážky.

Ekotyp smrku „*acuminata*“ pochází přirozeně z nižších nadmořských výšek a prospívá zejména v chladných údolních nivách s dostatečnou půdní vlhkostí. Vyznačuje se hřebenovitým větvením, delšími, širšími a silnějšími jehlicemi a převážně zelenými šíškami před dozráním (Vacek, 1983). Tento ekotyp vyžaduje delší vegetační období a

vykazuje rychlý růst v mladším věku (Kovářová a Vacek, 1983). Během velké kalamity způsobené především znečištěním ovzduší v 70. až 90. letech 20. století utrpěl tento ekotyp největší škody způsobené emisemi SO₂ v důsledku emisí oxidu uhličitého (Vacek, 1992). V posledních letech je však tento ekotyp smrku postižen zejména suchem a vysokou teplotou. Extrémní teploty jsou faktory, o nichž se předpokládá, že způsobují pokles růstu a odumírání (Šrámek et al., 2018; Putalová et al., 2019). Tento ekotyp je zároveň často poškozován mrazem (Svoboda, 1953; Fanta, 1974).

Ekotyp smrku rostoucí ve středních a vyšších polohách („*europaea*“) je ve srovnání s chlumním ekotypem přizpůsoben kratšímu vegetačnímu období. Obecně roste pomaleji, má převážně deskovité větvení, kuželovitý kmen a relativně štíhlou korunu. Z těchto důvodů je schopen lépe se přizpůsobit a odolávat škodám způsobeným sněhem a mrazem. Na svém přirozeném stanovišti tento ekotyp převážně tvoří zejména smíšené porosty s jedlí bělokorou a bukem lesním (Šrámek et al., 2018; Fulín et al., 2016).

Vysokohorský ekotyp smrku („*obovata*“) má ve srovnání s ostatními ekotypy nejkratší vegetační období – roste pomalu, má většinou ploché, mnohem kratší větve postavené směrem k zemi. Má značně zúžený kmen a štíhlou, často vlajkovitou korunu na extrémních, větrných lokalitách (Vacek, 1983; Fanta, 1974; Poleno et al., 2009).

3.4. Šlechtění lesních dřevin – historie a aktuální perspektiva pro smrk a borovici

Šlechtění lesních dřevin můžeme obecně definovat jako činnost, při které se postupně snažíme vylepšovat vlastnosti dřevin. Týká se to zejména jejich produkce a kvality obecně se zahrnutím odolnosti proti biotickým a abiotickým činitelům (Namkoong, 1988).

Šlechtění se obecně zaměřuje na kombinaci užitečných vlastností z různých rodičů prostřednictvím jejich vzájemného křížení. Poté následuje výběr nejkvalitnějších jedinců v rámci nového potomstva. Nicméně samotná selekce bez přítomnosti křížení lze jen stěží považovat za šlechtění lesních dřevin v pravém slova smyslu. Pro šlechtitele lesních dřevin je poměrně složité rozlišit osivo v rámci populací a proveniencí, pokud bylo sbíráno z přírodních lesních porostů (Eriksson et al., 2006).

Paule (1992) rozděluje cíle šlechtění lesních dřevin do tří základních bodů: zvýšení kvantity produkce dřevní hmoty, zvýšení kvality dřevní hmoty jako takové a zvýšení

odolnosti dřevin (proti abiotickým a biotickým činitelům). Kobliha et al. (2007) definovali šlechtění při zaměření především na zvýšení produkce, ale důležité je zároveň zvýšení kvality a odolnosti proti abiotickým i biotickým škodlivým vlivům. Tohoto cíle je možné dosáhnout pouze použitím geneticky vylepšeného reprodukčního materiálu ze semenných sadů, nebo na bázi konvenčního vegetativního množení a kultur in vitro.

Šlechtění lesních dřevin je celosvětově vnímáno jako nedílná součást nadřazeného oboru lesnické genetiky. Paule (1992) podotýká, že lesnickou genetiku můžeme obecně definovat jako základní vědní disciplínu, která se zabývá zejména dědičností a proměnlivostí lesních dřevin. Tato definice platí pouze za předpokladu, že si pod pojmem lesnická genetika představíme specifickou vědu o proměnlivosti organismů a konkrétních genetických zákonech. Šlechtění je v podstatě praktická aplikace veškerých poznatků z lesnické genetiky lesním hospodářem. Tato činnost je zaměřená především na zlepšení populací lesních dřevin v porostech, kvůli specifickým potřebám dnešní společnosti (Eriksson, 2001).

Šlechtění lesních dřevin můžeme definovat také přes tyto čtyři základní cíle (Andersson, 1999):

- Produkce osiva vhodné fyziologie. El-Kassaby (1995) dodává, že toto osivo musí být zralé s vysokou klíčivostí a energií klíčení.
- Zajištění žádoucí adaptability reprodukčního materiálu. Ve většině šlechtitelských programů se jako klíčový znak kvality bere schopnost přežití v extrémních podmínkách (Fries a Lindgren, 1986).
- Zvýšení genetické hodnoty hospodářsky významných znaků. White et al. (2007) upřesňuje, že pokrok ve šlechtění je přímo závislý na míře znalosti daného materiálu a na efektivitě využívání těchto poznatků v praxi.
- Zachování genetické diverzity v lesích. White et al. (2007) tvrdí, že ztráta genetické diverzity nikdy nesmí být tak značná, aby se omezila adaptace budoucího vyšlechtěného materiálu.

Lesnická genetika jako věda je velmi úzce spojená s dalšími vědními obory lesnictví jako botanika a dendrologie, ze které je třeba ovládat zejména anatomii, fyziologii, reprodukční biologii a ekologii konkrétních dřevin. Genetika je ovšem tak komplikovaná věda, že k úspěšné aplikaci jsou třeba i další disciplíny jako například

nauka o dřevě a produkci, nebo obsáhlý obor pěstování lesa (Paule, 1992). Kobliha a Lstibůrek (2006) udávají, že v dnešní době se šlechtění lesních dřevin profiluje zejména těmito směry: Rozvoj semenných sadů společně s testy potomstev, studium a záchrana zdrojových populací dřevin, vegetativní množení dřevin řízkováním a kulturami in vitro s následnými klonovými testy, hybridizace, genové markery, aplikace moderního genového inženýrství (geneticky modifikované organismy = GMO).

3.4.1. Historie lesnické genetiky a šlechtění

První organizovaný program zaměřený na šlechtění lesních dřevin byl založen v roce 1936 ve Švédsku a byl udržován až do poloviny čtyřicátých let 20. století. V těchto letech se ve velkém měřítku začala provádět selekce tzv. „výběrových“ stromů (v zahraniční literatuře je obvykle používán termín plus tree). Začaly se také sbírat rouby z porostů a následně probíhaly první pokusy s roubováním. Roubovanci byly později vysazeny v prvních semenných sadech za účelem komerční produkce osiva. Pro následné zlepšení produkčních vlastností bylo prováděno křížení mezi roubovanci výběrových stromů v semenných sadech. Tato nová generace byla vysazována na výzkumných plochách za účelem testů potomstev. Tyto průkopnické pokusy obvykle zahrnovaly několik potomstev najednou. Tato potomstva jsou často označována jako rodiny „full-sib“ nebo „half-sib“ v závislosti na typu křížení, které bylo použito pro vznik potomstva. Jeden z hlavních cílů těchto testů je odhadnout genetickou hodnotu potomstva a zároveň rodičovských stromů. Genetickou hodnotu rodičovských stromů v dobře navržených pokusech může reflektovat potomstvo. Následně byly vybírány rodičovské stromy do nových semenných sadů na základě výsledků těchto testů potomstev. Takový výběr nelze provést více než jednou nebo dvakrát, protože brzy dojdeme do bodu, kdy už není mezi rodičovskými stromy dostatečná variabilita a počet stromů by v nové populaci nedosáhl uspokojivého počtu. Postupně se ukázalo, že je třeba vybírat nejlepší stromy v nejlepších rodinách. Z těchto stromů se pak odebírají rouby pro založení semenných sadů druhé generace (Eriksson et al., 2006).

V 50. letech 20. století byly zahájeny rozsáhlé programy na zlepšení stavu stromů. Zobel a Talbert (1984) uvádějí, že existuje 23 prací z celkem 14 zemí publikovaných v 50. letech 20. století, které obhajují nebo popisují programy vedoucí ke zlepšování stavu populací lesních dřevin. Dnes jsou tyto aktivity ve světě tak rozšířené, že by výčet programů zabral mnoho stran a zahrnoval by všechny země s významnými programy

výsadby a všechny druhy stromů, které jsou vysazovány v jakémkoli množství. Mnoho zemí v Africe, Asii, Australasii, Evropě, Severní a Jižní Americe má několik různých programů na nejdůležitější druhy dřevin. Proto je zřejmé, že šlechtitelské programy jsou již běžnou součástí strategie většiny lesnicky vyspělých zemí. Kromě toho existuje značný zájem o vývoj speciálně vyšlechtěných odrůd pro agrolesnické systémy, veřejně sponzorované programy výsadby a další mimoprodukční výsadby dřevin (Burley, 1980; Kanowski, 1996; Simmons, 1996).

3.4.2. Šlechtitelské programy

Šlechtitelské programy mají propojit uplatňování genetických zásad spolu s následnými úpravami pěstování lesa za účelem vytvoření objemově výnosných, zdravých a udržitelných lesních porostů. Tyto programy mají obecně v celosvětovém měřítku zvýšit výnos a hodnotu lesů a plantáží, aby se uspokojila rostoucí poptávka po lesních produktech a zároveň se snížila potřeba zasahovat do porostů, které nejsou pěstovány pro hospodářské účely. Každý šlechtitelský program má za cíl vyvinout geneticky vylepšené jedince ekonomicky efektivním způsobem, s důrazem na maximalizaci genetického zisku za co nejkratší jednotku času a při co nejnižších nákladech (White et al., 2007). Zlepšování lesních dřevin obecně je kombinací šlechtitelských a pěstebních činností, které se běžně a opakovaně uplatňují za účelem využití existující přirozené genetické variability populací lesních dřevin ke zvýšení ekonomické hodnoty uměle obnovovaných lesů a jejich produktů (Zobel a Talbert, 1984).

Ve většině programů na šlechtění stromů se selekční, šlechtitelské a testovací činnosti provádějí za přítomnosti odborných pracovníků, kteří jsou součástí programů pro šlechtění dřevin nebo lesnické genetiky. Jakmile jsou vybrané genotypy připravené k výsadbě do lesních porostů, pak za ně převezme zodpovědnost lesní správce, který musí zajistit, aby byly výsadby řádně založeny a aby se o ně v budoucnu pečovalo dle stanovených pravidel. Je velmi důležité, aby tyto dva subjekty dobře spolupracovali, aby se šlechtitelské aktivity mohly úspěšně realizovat. Špatná výsadba, péče o kultury a zanedbání genetické výchovy může zastřít zisky ze šlechtění lesních dřevin a snížit hodnotu z hospodaření v lesích (White et al., 2007).

Úspěšný program vedoucí ke zlepšování stavu populací lesních dřevin může provádět i velká soukromá společnost, vládní agentura nebo kooperativní organizace

složená z několika subjektů, soukromých společností, nebo veřejných agentur. Kooperativní (či družstevní) struktura si zaslouží zvláštní zmínku kvůli své jedinečnosti. Programy jsou relativně nákladné a pro menší organizace finančně nedosažitelné. Přesto díky sdružování zdrojů, se i menší organizace zapojují do družstev, která existují v USA, Austrálii, Novém Zélandu, Chile, Argentině a dalších zemích. Nicméně tato družstva se skládají z členských společností, které jsou konkurenty v každém jiném segmentu jejich podnikání. Průkopníci, jako byl Dr. Bruce Zobel, si v padesátých letech 20. století uvědomili, že za předpokladu vhodné správy a vedení je družstvo účinným způsobem, jak zvýšit kvalitu stromů (tedy i zisků), snížit náklady na člena a sdílet přístup k poznatkům odborníků financovaných všemi členy kooperativy (Zobel a Talbert, 1984).

Na rozdíl od šlechtění a domestikace zemědělských plodin a zvířat (přinejmenším v jejich neorganizovaných formách), které na Zemi probíhají již několik tisíciletí, moderní záměrné a organizované zlepšování stavu dřevin, jak ho známe dnes, začalo až v 50. letech 20. století (Buijtenen, 1983). Toto výrazné zpoždění mělo dva hlavní důsledky: zaprvé ponechalo většinu populací lesních dřevin z velké části nedotčenou genetickou manipulací a zadruhé umožnilo šlechtitelům dřevin využít bohaté znalosti a zkušenosti nashromážděné po staletí v jiných oborech (Namkoong et al., 1988). V době svého vzniku byly aktivity v oblasti šlechtění dřevin většinou zahájeny s cílem okamžitě uspokojit poptávku po vysoce kvalitních dřevěných produktech, aniž by se plánovalo s ohledem na budoucí generace. Dosáhnout přiměřených zisků rychle a efektivně bylo možné při použití velmi intenzivní selekce (tj. výběru pouze malého zlomku nejlepších jedinců); od tohoto krátkodobého uvažování se však nakonec upustilo, protože by zanechalo příliš mělkou genetickou základnu pro budoucí zlepšování, zejména když krátkodobé programy byly přeměněny na dlouhodobé šlechtitelské aktivity (Burdon a Shelbourne, 1971).

Většinu dlouhodobých šlechtitelských programů lze popsat pomocí rámce opakovaného selekčního šlechtitelského cyklu (White, 1987), který zahrnuje dvě nezávislé, ale vzájemně se nevylučující fáze šlechtění a produkce (Zobel a Talbert, 1984). Tyto fáze jsou úzce propojeny a jejich hlavním cílem je získat a udržet širokou genetickou základnu a zároveň zkombinovat požadované vlastnosti do vhodných kvalitních a dobře přizpůsobených stromů, které by byly cenné pro budoucí generace (Zobel a Talbert, 1984). První fáze se skládá z: a) výběru nejžádanějších jedinců buď v přirozených lesních porostech, umělých výsadbách, nebo pokročilých generacích šlechtění podle

specifických kritérií, která by zajistila splnění stanovených šlechtitelských cílů; b) šlechtění, které zahrnuje produkci řízených křížení mezi těmito vybranými jedinci, aby bylo možné získat genetické parametry potřebné k provedení druhého kola šlechtění; c) testování, jehož cílem je vyhodnotit genetickou kvalitu vybraných stromů prostřednictvím testování jejich potomků nebo potomků samotných. V poslední fázi se šlechtitelské úsilí „zkompletuje“ do semenných porostů za účelem vytvoření nových, geneticky vylepšených lesních porostů nebo výsadeb. Programy zlepšování dřevin jsou extrémně náročné na zdroje a dlouhodobé úsilí, a proto je nezbytné prozkoumat méně náročné alternativní přístupy, které jsou schopny přinést přijatelné a uspokojivé výsledky (El-Kassaby a Lstibůrek, 2009).

Šlechtitelské programy obsahují různé konkrétní populace. Podle koncepčního rámce Whitea (1987) a pozdějších modifikací Ruosalainen (2002) jsou tyto populace definovány spíše svou funkcí než fyzickým vzhledem, genetickou výbavou nebo umístěním (ve skutečnosti se některé funkčně odlišné populace mohou fyzicky překrývat (Ruosalainen, 2002). Jedním z nejvýraznějších rysů této koncepce je, že populace používané ve šlechtitelském cyklu jsou odděleny od populací používaných k produkci geneticky vylepšeného materiálu pro provozní účely (Buijtenen, 1984).

Populace, ze které jsou vybíráni jedinci pro vstup do šlechtitelského programu, se nazývá základní „base“ (Zobel a Talbert, 1984) nebo synonymně zdrojová (Kang a Neinstaedt, 1987) či zakladatelská populace. Vzhledem k tomu, že oba tyto termíny byly používány zaměnitelně (první z nich byl například používán pro jakýkoli výchozí materiál šlechtitelského programu bez ohledu na jeho genetický původ), navrhl Ruosalainen (2002) rozlišovat různé generace šlechtění pomocí termínů „zakladatelská“ a „náborová“ populace. Zakladatelskou populaci tvoří jedinci vybraní v lesních porostů bez předchozí šlechtitelské historie, obvykle metodami individuálního výběru stromů (Gullberg a Kang, 1985), zatímco náborová populace je funkčně identická, ale pochází z generací vzniklých šlechtěním. Na zakladatelské populace lze proto pohlížet jako na speciální první generaci populace obsahující jedince, u nichž se předpokládá, že jsou nepříbuzní. Podobně je tomu u genových zdrojů. Populace zde pochází buď z přirozených lesních porostů nebo klonových archivů, ale jejím hlavním účelem je zachování stávajícího genotypu, tj. zachování genů (Eriksson et al., 2006).

V každé generaci je vytvořena „kandidátská“ nebo „selektovaná“ populace (White, 1987) z vybrané podmnožiny fenotypově lepších jedinců, kteří jsou vybráni ze základní nebo náborové populace. Tato populace má obvykle o několik řádů nižší počet jedinců než základní populace, ale očekává se, že její genetické složení bude mít dostatečný potenciál k tomu, aby v příští generaci generovala zisky pro žádoucí znaky. Skutečná genetická nadřazenost těchto selektovaných stromů se hodnotí na základě výkonnosti jejich potomků v testech potomstev, které představují nezbytnou součást všech programů a slouží mimo jiné k vyloučení rodičů s nízkou kvalitou ze šlechtitelských i produkčních populací (Allard, 1960).

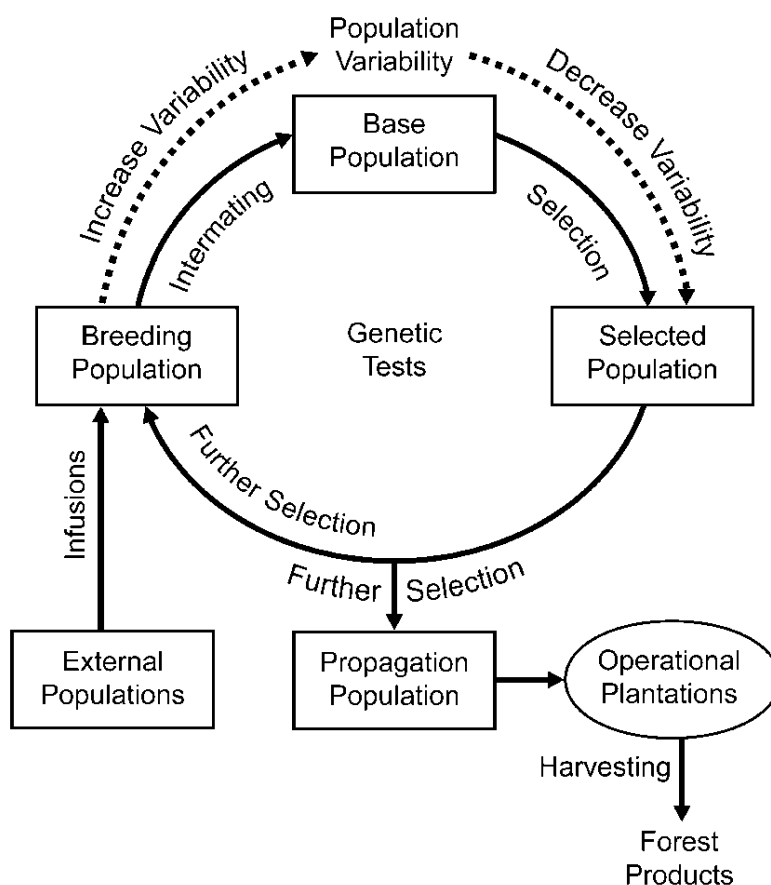
Šlechtitelská populace je tedy podskupina vybraných jedinců, kteří prokázali své žádoucí genetické vlastnosti prostřednictvím testování potomstev a bude sloužit jako rodičovský zdroj pro další generace. Při zakládání této populace se dosahuje kompromisu mezi dosažením vysokých přírůstků prostřednictvím vysokého selekčního diferenciálu, tj. rozdílu mezi průměrem základní populace a šlechtitelské populace, a udržením dostatečné úrovně genetické variability ponecháním dostatečného počtu jedinců ve šlechtitelské populaci, aby byl zajištěn potenciál pro budoucí pokrok (Zobel a Talbert, 1984). V kterékoli fázi jakékoliv šlechtitelské generace může být šlechtitelská populace doplněna materiálem z vnějších zdrojů, jako je populace genových zdrojů nebo jiný probíhající šlechtitelský program. Doplnkový materiál se nazývá infuzní populace a tomuto kroku obvykle předchází selekce, aby materiál dobře odpovídal cílům daného zlepšovacího programu (White, 1987).

Nezávisle na všech zmíněných typech populací leží produkční populace. Jedná se o vysoce selektovanou podskupinu šlechtitelské populace bez ohledu na stupeň její pokročilosti (tj. počáteční nebo pokročilý šlechtitelský cyklus), která obvykle zahrnuje jen několik desítek nejlepších jedinců a je určena výhradně k produkci geneticky vylepšeného osiva nebo vegetativních výpěstků (matečnice) pro provozní programy obnovy lesa (El-Kassaby, 1992).

Ačkoli je založení produkčních populací někdy považováno za poslední krok v každém cyklu zlepšování dřevin před založením provozních výsadeb, El-Kassaby (1992) zdůrazňuje, že je důležité brát v úvahu i další faktory, jako je produkce semen, manipulace s nimi, způsoby skladování, odchylky v klíčivosti semen a vyřazování v lesních školkách.

Tyto faktory prokazatelně významně ovlivňují jak genetický zisk, tak diverzitu semenného materiálu.

Výše zmíněné shrnuje ve své knize i White et al. (2007), kteří tvrdí že selekce, křížení a další činnosti, které jsou nejdůležitější součástí většiny programů genetického zlepšování lze shrnout pomocí koncepčního modelu, který se nazývá tzv. „šlechtitelský cyklus“. Jeho popis zde zdůrazňuje potenciální soubor činností a typů populací, které se mohou vyskytnout během daného cyklu. Programy se mohou značně lišit ve způsobu provádění těchto činností, ve velikosti různých typů populací a v intenzitě samotného programu. Nicméně odůvodnění každé činnosti je v zásadě stejné a lze snadno pochopit ze šlechtitelského hlediska.



Obrázek č. 1 Šlechtitelský cyklus (White, 1987).

Šlechtitelský cyklus vede ke zlepšování stavu lesních dřevin. Každý ze základních typů populací zobrazených ve vnitřním kruhu (základní, selektované a šlechtitelské populace) se vytváří jednou za cyklus v uvedeném pořadí, zatímco ostatní typy populací se mohou, ale nemusí vytvářet (White, 1987).

Dlouhodobé šlechtění lesních dřevin lze chápat jako cyklický průběh událostí, v němž probíhá křížení, založení, vyhodnocení potomstva výběr stromů pro příští generace šlechtitelské populace. Pro každý dokončený cyklus se materiál pro pěstování lesa považuje za „vylepšený“. Teoreticky máme potom tři možnosti pro následné využití ve praxi: můžeme založit semenné sady pro produkci kvalitního osiva; dále lze založit klonové archivy pro produkci řízků; nebo produkovat rostliny pomocí tkáňových kultur (Eriksson et al., 2006).

3.4.3. Aktuální a budoucí perspektiva ve šlechtění

Veliký problém spjatý se šlechtěním lesních dřevin je zejména neznalost, co bude budoucí společnost od lesních porostů požadovat. Je tedy možné, že se v budoucích 50 až 100 letech prostředí a nároky společnosti dramaticky změní a lesní porosty potom budou masově mýceny, ještě před jejich zralostí, a to povede k další změně pěstebních a zalesňovacích metod. Dalším faktorem, který nelze často ovlivnit je okolní prostředí, ve kterém také může dojít k podstatným změnám. Toto vše může způsobit neočekávané proměny ve šlechtění lesních dřevin. Na rozdíl od zemědělských plodin, u kterých je možné měnit postupy a způsoby pěstování poměrně často, je šlechtění a pěstování lesů dlouhodobá záležitost. Toto vše by se tedy mělo brát v potaz při tvorbě co nejefektivnějšího programu pro šlechtění i do budoucna (Eriksson, 2001).

Dalším rozsáhlým problémem je klimatická změna, která je velice aktuální. Efektivní šlechtitelské programy by tedy měly být plánovány také s ohledem na přizpůsobivost ke klimatickým změnám. Bohužel je však nejisté, jak moc se tyto změny budou v následujících letech vyvíjet, proto by ve šlechtění lesních dřevin měla být snaha predikovat tuto relativně velikou změnu klimatu a zahrnout ji do programů (Eriksson et al., 2006).

3.4.4. Zásady pro šlechtění u borovice lesní v ČR

Borovice lesní je specifický druh dřeviny, který vyžaduje osobitý přístup ke šlechtění. U tohoto druhu se klade při šlechtitelských programech především důraz na (Paule, 1992):

- Produkci biomasy, dřeva a lepší tvárnost celého kmene
- Urychlený růst v mladém věku

- Odolnost proti sypance *Lophodermium pinastri* a červené hnilobě *Heterobasidium annosus*
- Zvýšení tolerance proti imisím
- Lepší tolerance na suchých, vysychavých, písčitých a chudších stanovištích.

Je nutné poznamenat, že tyto základní zásady, které udává Paule (1992) vycházejí z určité historické etapy, ve které byly v rámci celé republiky rozsáhlé problémy zejména s imisemi a několika dalšími biotickými škůdci. Tyto zásady se tedy během posledních dekád pozměnily.

V minulosti se šlechtění lesních dřevin zaměřovalo zejména na zlepšování rychlosti růstu a tvárnosti kmene, odolnosti vůči chorobám a kvalitu větvení (White et al., 1993; Li et al., 1999). Postupně se tyto šlechtitelsko-výzkumné záměry s borovicí lesní zaměřily více na zvyšování produkce (jakožto hlavním šlechtitelským cílem) a za tímto účelem byl výzkum realizován především formou provenienčních pokusů. Cílem těchto pokusů bylo zejména zjistit jaké provenience mají největší produkční schopnosti a vykazují nejlepší kvalitu v porostech (Kaňák, 2011).

Výsledky výzkumu borovice na Sofronce ukazují, že pokud se sazenice vybírají za účelem šlechtění lesních dřevin pouze podle jejich aktuální velikosti (tedy podle rychlosti růstu v mladém věku), pak nás tato volba může stát ztrátu na produkci biomasy v budoucnu. Zkoumání rytmu růstu v mladém věku tedy ve vztahu ke šlechtění dřevin dokazuje, že upřednostnění rychle rostoucích jedinců i při časných výchovných zásazích v porostech mohou mít za důsledek snižování objemové produkce v budoucnu (Kaňák, 2011).

3.5.5. Zásady pro šlechtění smrku ztepilého v ČR

U smrku ztepilého se při šlechtění akcentuje především účel zvyšování produkčních schopností a kvality (hustoty) dřeva – tedy i budoucího řeziva. Další neméně důležitý cíl je dlouhodobé udržení populací (i nepůvodních) v oblastech, kde dochází k vyšší imisní zátěži (Hynek, 2004).

V 70. letech minulého století bylo založeno několik šlechtitelských programů, které byly vyvinuty právě na odolnost vůči imisím, které byly v té době obrovským problémem. V oblastech s nižší imisní zátěží byly programy namířeny směrem vyšší objemové produkce a v oblastech s vysokou zátěží spíše na odolnost a přežití dřevin. Vyšlechtěný rostlinný materiál se používal při obnově a rekultivaci porostů v postižených

oblastech. Šlechtitelské programy měly vždy specifické cíle dle dané oblasti (Hynek, 1992).

3.4.6. Umělý výběr

Nejzákladnějším nástrojem šlechtění lesních dřevin je selekce. Výběr dále dělíme na přirozený a umělý. Co se týče šlechtění lesních dřevin, tak je pro nás důležitý zejména výběr umělý, tedy ovlivňovaný člověkem. Přirozený výběr působí na naší planetě již velmi dlouho. Populace dřevin, které nyní rostou kolem nás, jsou vlastně výsledkem přirozeného výběru, který tu ovlivňoval vývoj dřevin a bude působit na přirozené změny i do budoucna. Přirozený výběr je stále možné pozorovat v lesích kolem nás, a to bez rozdílu, zdali byl porost založen uměle, či přirozeně (Kantor a Pospíšil, 1983). Paule (1992) udává, že umělý výběr je zcela v režii člověka. Výsledný cíl šlechtění má nespočet aspektů (hlavních, či vedlejších). Mezi nejdůležitější cíle patří produkce dřeva a s tím úzce spojená odolnost dřevin proti abiotickým a biotickým faktorům.

Výběr stromů pro obnovu lesa na úrovni populace závisí na existující genetické variabilitě, která je hlavním předpokladem budoucích genetických zisků. Podle Janssona (2007) by výběr založený na výšce v mladém věku švédské borovice lesní mohl indikovat budoucí objemovou produkci. Tato studie zkoumala korelace mezi výškou v mladém věku a objemovou produkcí ve vyšším věku. Genetická korelace mezi výškou v devíti letech a objemovou produkcí ve 30 letech byla v této studii 0,8 (Jansson, 2007). Kromě významu této věkové korelace pro šlechtění a rané testování jsou pro pochopení adaptace klíčové interakce mezi různými znaky a jejich další interakce s prostředím. Ve Švédsku byl nedávno zkoumán dynamický vztah mezi vitalitou a výškou stromu (*Pinus sylvestris*) (Calleja-Rodriguez et al., 2019). Autoři hodnotili interakce mezi genotypem a prostředím ($G \times E$) a zjistili pozitivní korelace mezi vitalitou a výškou. Tato zjištění odrážejí skutečnost, že malá výška stromů v drsnějším prostředí koreluje s nízkou schopností přežít. Tento jev dále potvrdili Olsson a Ericsson (2002) ve studii zaměřené na korelace mezi přežitím a výškou stromu. Zaznamenané genetické korelace mezi výškou a přežitím stromů byly pozitivní a pohybovaly se mezi 0,03 a 0,65.

V dnešní době probíhá obrovský rozvoj oboru šlechtění a znalost unikátní genetické informace (genotypu) se stává nezbytnou součástí řady šlechtitelských programů. Každý řetězec deoxyribonukleové kyseliny má zcela jedinečné pořadí nukleotidů. Oproti fenotypu není genotyp ovlivněn prostředím, nedochází tedy k různým

změnám v průběhu času, což vede k zachování identické genetické informace jedince až do jeho smrti. V poslední době v tomto odvětví byl zaznamenán obrovský posun dopředu, avšak stále není možné číst v DNA dřevin jako v „otevřené knize“ a pochopit tak všechny souvislosti této problematiky (Klápště et al., 2012).

3.4.7. Šlechtitelské výsadby lesních dřevin – jejich význam a využití

3.4.7.1. Semenné sady

Semenný sad je možné definovat jako produkční plochu, která slouží k účelům produkce osiva s co nejlepšími možnými vlastnostmi, jak nejrychleji a nejefektivněji to jde. Je to v podstatě kultivovaná výsadba roubovanců lesních dřevin za účelem produkce semen (současně s usnadněním sběru osiva). Tato výsadba klonů nebo potomstev je odříznuta od okolních vlivů, aby bylo zabráněno kontaminaci nežádoucím pylem z okolních porostů. Tato izolace od okolního prostředí je důležitá zejména pro čistotu a diverzitu sklízeného semenného materiálu (Zobel et al., 1958). Podle Kaňáka et al. (2008) jsou semenné sady účelové výsadby klonů sloužící k cílovému sběru reprodukčního materiálu. Semenné sady je možné rozlišit na sady vegetativního původu (roubování, nebo řízkování) a semenného (generativního) původu. Další vedlejší význam semenných sadů spočívá v zachování a záchraně genofondu. Tento často sekundární cíl začíná nabývat na významu a to zejména v posledních letech v souvislosti s globální změnou klimatu. Chung (1981) tvrdí, že rozsah genového toku v rámci jednoho semenného sadu je určen zejména intenzitou produkce pylu. Podle El-Kassaby et al. (1989) je genový tok dále ovlivňován stupněm asynchronie plození mezi rodiči v rámci jednoho sadu, stejně jako vnějšími zdroji opylení, které zde mohou hrát také důležitou (převážně negativní) roli.

Semenné sady jsou nejčastěji používanou lesní produkční populací na světě. Skládají se ze selektovaných, geneticky superiorních rodičů nebo jejich potomstev, jejichž hlavním cílem je produkovat stálé, bohaté a snadno sklíditelné osivo s pokud možno co nejvyššími genetickými výnosy (Zobel et al., 1958). Osivo ze semenných sadů představuje spojovací článek mezi šlechtěním dřevin a následnou lesnickou praxí (El-Kassaby, 1992), protože šlechtitelské úsilí ze semenných porostů je tímto přeneseno do provozního lesnictví v podobě geneticky vylepšených sazenic. Podle Schreiner (1961) byly první semenné sady založeny již v roce 1880 holandskými kolonisty na Jávě za účelem rozmnožení původní rostliny *Cinchona ledgeriana*, nicméně využití tohoto

konceptu se rozšířilo až zhruba o sedm desetiletí později, kdy se objevily první důkazy o zlepšení pomocí selekce a šlechtění lesních dřevin v praxi (El-Kassaby, 1992). Kromě genetického zlepšování jako takového se semenné sady využívají také k produkci osiva, které je dobře přizpůsobeno specifickému prostředí (Nanson, 1972).

Hlavní úkol semenného sadu je produkovat co nejkvalitnější osivo z pohledu genetiky. Toto osivo je používáno dále zejména pro obnovu lesních porostů (Moriguchi et al., 2008). Aby mohl sad dále fungovat podle platné legislativy, je nutné ho na počátku jeho plodnosti uznat jako zdroj kvalifikovaného reprodukčního materiálu (jinak by semenný materiál nemohl být použit při zalesňování). Z toho vyplývá, že již při zakládání semenného sadu je nutné dodržovat určitá pravidla a řídit se platnými zákony České republiky týkajícími se dané problematiky. Povinnosti týkající se semenných sadů jsou v legislativě ukotveny v zákoně č. 149/2003 sb. Uvádění reprodukčního materiálu do oběhu pak konkretizuje vyhláška č. 29/2004 Sb., kterou provádí tzv. lesní zákon 289/1995 sb. (Kotrla a Pařízek, 2009). Při zakládání semenného sadu je třeba si uvědomit, že celý proces založení a péče o něj je z časového pohledu velice náročná záležitost. Toto dlouhé období, než se dá sad plně využívat (od založení sadu, přes postupnou výchovu a pečování o kultury, až po finální využívání semenného sadu jako zdroj osiva), může dosahovat desítek let (10-20 let). Až s nástupem plodnosti a možností sbírat osivo je semenný sad možné prohlásit za zdroj reprodukčního materiálu. Kvůli výše zmíněné skutečnosti je tedy podle legislativy vlastník povinen vést náležitou dokumentaci k semennému sadu po celou tuto dobu. To musí provádět zákonem pověřená a schválená osoba (Kotrla a Pařízek, 2009).

Semenné sady lze obecně dělit podle generace, nebo typu použitého rostlinného materiálu – jádrové sady založené generativně nebo klonové sady založené s využitím roubování (Eriksson et al., 2006). Sady první generace jsou vysazovány za použití rodičovských stromů, které byly vybrány na základě jejich fenotypů v lesních porostech nebo neošetřovaných výsadbách (tj. zakladatelské populace z anglického termínu founders) a jejich genetická hodnota je do značné míry neznámá. Tyto sady mohou být vylepšovány genetickou probírkou horších jedinců (v dříve publikované literatuře nazývané také sady 1.5. generace), a to na základě výsledků získaných z testování potomstev (tj. zpětné selekce podle anglického označení backward selection). Jak šlechtitelské programy postupují, zakládají se sady pokročilých generací s využitím

potomků kontrolovaných křížení mezi elitními genotypy, nebo z jejich volně sprášených potomků s následnou rekonstrukcí rodokmene s cílem získat zvýšený genetický zisk (tj. selekce „dopředu“ opět z anglického termínu forward selection) (El-Kassaby a Lstibůrek, 2009; El-Kassaby et al., 2001).

Co se týče použitého materiálu, jádrové semenné sady se zakládají jako potomstva rodičovských stromů (buď polo-sesterských z volného sprášení, nebo plnohodnotných sourozenců z řízeného křížení), zatímco klonové semenné sady využívají vegetativní množení, jako jsou rouby, řízky nebo tkáňové kultury odebrané nebo vypěstované z rodičovských stromů (Zobel a Talbert, 1984). Podobné dělení sadů popisuje i Kaňák et al. (2008), který udává, že existují dva způsoby založení semenného sadu (klonové a jádrové). V České republice je většina sadů založena klonovým způsobem – tedy vegetativně. Tyto sady jsou založeny z roubovanců původních vybraných rodičů rodiny (aktuální legislativně platný termín). Dále je možné použít v rámci vegetativního způsobu řízkovance, a to zejména pro vrby a topoly. Jádrové sady jsou vypěstovány z generativně vypěstovaných sazenic zejména z pionýrských dřevin, které jsou rychle rostoucí a mají poměrně rychlý nástup plodnosti.

Semenné sady založené ze sazenic obvykle zahrnují širší genetickou základnu, protože se do páření zapojuje větší počet jedinců (samčí složka potomstva z volného sprášení je často neznámá); na druhou stranu se u nich očekává nižší genetický zisk, protože jejich rodokmeny nejsou plně známy (Toda, 1964). Použití jádrových semenných sadů je omezeno na časně kvetoucí druhy, jako jsou eukalypty, smrk černý, některé borovice a listnaté dřeviny (Kang, 2001), nebo na druhy, které trpí tzv. pozdní inkompatibilitou mezi roubem a podnoží, jako je například douglaska tisolistá (Copes, 1974).

Semenné sady se dále rozlišují podle šlechtitelského záměru, tedy cíle založení. Nejběžnější cíl založení je produkční (zejména pro hospodářsky významné druhy dřevin, např.: smrk ztepilý, borovice lesní a modřín opadavý). Dalším cílem může být záměr udržet určitou kladnou vlastnost, či vlohu konkrétní dřeviny, například rezistence ke škodlivým vlivům (Kaňák et al., 2008). Další dělení semenných sadů je podle počtu generací. Sady první generace jsou sady tzv. netestované a dalších generací jsou testované. U nás máme zatím převážně pouze sady prvních generací (Kaňák et al., 2008). Výjimkou jsou dvě populace borovice lesní (Plzeňsko a Třeboňsko), kde byly nedávno

založeny semenné sady druhé generace- Jak již bylo výše zmíněno, dále existují zvláštní semenné sady, do kterých jsou vybírány pouze klony pocházející z potomstev sadů prvních generací. Semenné sady vzniklé touto cestou jsou sady 1,5. generace.

Zásady při výběru klonů pro založení semenného sadu podle Kaňáka et al. (2008):

- Všechny klony používané při založení sadu musí být z téže přírodní lesní oblasti (u vzácnějších dřevin je povoleno použít roubovance i z více PLO).
- Přenosy reprodukčního materiálu v rámci lesního vegetačního stupně jsou vždy pevně definovány vyhláškou č. 139/2004 Sb. a tato vyhláška je pro všechny závazná.
- Při zakládání sadů je třeba také brát v potaz, že většina dřevin má tzv. klimatické ekotypy a každý má odlišné ekologické nároky.

Podle Kaňáka et al. (2008) musí být minimální počet klonů (ortelů) 50. Toto je nejnižší hranice, aby bylo zabráněno nežádoucímu snižování variability budoucích potomstev z vypěstovaného reprodukčního materiálu. Tomuto tvrzení oponuje Kyu-Suk Kang et al. (2001). Po rozsáhlém celosvětovém šetření ve více různých zemích z celkového počtu 255 semenných sadů bylo zjištěno, že průměrný počet klonů v semenném sadu byl 66 jedinců (čísla se pohybovala od 10 až do 421). Funda a El-Kassaby (2012) udávají podobné čísla jako Kaňák et al. (2008) a to, že semenné sady jsou většinou klonální a v průměru se skládají z 30-50 různých rodičů, z nichž každý je zastoupen jednou nebo více vegetativně množenými jednotkami/kopii, tzv. rametami.

Roubování v oblasti okrasných a ovocných dřevin je známo a využíváno již velmi dlouho. První zmínky o roubování ovocných dřevin pocházejí již z období před naším letopočtem. V lesnictví se toto odvětví začalo rozvíjet až s aktivitami dánského lesníka Syracha Larsena. Tento průkopník zahájil jeho pokusy s roubováním ve třicátých letech 20. století. Rouby pro výsadbu se z vybraných jedinců sbírají zejména v období vegetačního klidu (ideálně prosinec až březen, podle druhu dřeviny). Před sběrem je v ČR nutné zajistit si uznání (od orgánu veřejné správy) o kvalifikaci zdroje reprodukčního materiálu (Kaňák et al., 2008).

Kaňák et al. (2008) dále popisují, že rouby se odebírají pomocí stromolezeckých technik v horní třetině stromů a je nutné je ihned po sběru vhodně skladovat před dalším použitím. Následné roubování by měla provádět odborná zahradnická firma, která má

s problematikou zkušenosti. Roubovanci se vysazují ze skleníků ven koncem května v podmínkách pro konkrétní druhy dřevin. Při roubování je klíčová evidence u každého roubovance. Neoznačený, či poškozený roubovanec musí být vždy vyřazen. Roubovance je možné vysadit do semenných sadů až po uplynutí dvou až tří let od sběru roubů.

Na konci roku 2001 bylo v systému registrováno celkem 130 semenných sadů pro 24 různých druhů dřevin. Celková výměra těchto sadů v ČR zaujímá 357,2 ha. Sadů s jehličnatými dřevinami je zakládáno více a to konkrétně 93 (celkem 9 druhů dřevin), a s listnatými dřevinami je 37, ze kterých je zastoupeno 15 druhů (Rambousek, 2003). Musil a Hamerník (2007) později aktualizují tuto informaci o počtu semenných sadů. Od roku 2001 do 2007 vzrostl počet sadů na 146. Jako dominující dřevina zůstává stále borovice lesní, následuje modřín opadavý a smrk ztepilý. Nejčastější dřevinou pěstovanou v semenných sadech je borovice lesní, následuje modřín opadavý a smrk ztepilý. V menších procentech jsou dále evidovány sady s douglaskou tisolistou, jedlí bělokorou, jedlí obrovskou, borovicí vejmutovkou, limbou a blatkou. U listnatých dřevin dominují sady s bukem lesním. Dále jsou často pěstované dřeviny jako jilm horský, třešň ptačí, javor klen, lípa malolistá, jasan ztepilý, olše lepkavá atd. V minulosti byl založen jeden sad pro dub letní, avšak byl záhy v roce 2002 zrušen kvůli nepříznivým okolnostem, které zde byly již od jeho vzniku (Rambousek, 2003). První semenný sad v ČR byl založen v roce 1956 na tehdejší lesní závodě Vizovice (nyní lesní správa Luhačovice). Jednalo se o malou plochu 0,86 ha, kde byly vysazeni roubovanci modřínu opadavého (Musil, 2007).

3.4.7.1.1. Genetická kvalita, genetický zisk a genetická diversita

Genetická kvalita je poměrně obecný výraz s nejednoznačným použitím, na který lze nahlížet z různých úhlů pohledu, tak aby sloužil danému účelu. Například Hunt et al. (2004) došli k závěru, že jedinou smysluplnou definicí genetické kvality je šlechtitelská hodnota jedince pro celkovou fitness. V tomto případě je celková fitness počet potomků vyprodukovaných jedincem vzhledem k průměrnému počtu potomků vyprodukovaných ostatními jedinci v populaci (Dawkins, 1982). Hunt et al. (2004) také upozornili, že v řadě populačně genetických studií se jako ukazatel genetické kvality používá pouze jedna nebo několik složek fitness, protože se předpokládá, že pozitivně korelují s celkovou fitness. Ačkoli genetická kvalita jedince většinou souvisí s mírou přežití jeho potomstva (jinými slovy, jedinec je geneticky kvalitnější, pokud má genotyp, který zvyšuje jeho fitness ve

srovnání s jedincem s jiným genotypem (Neff a Pitcher, 2005), v případě šlechtění lesních dřevin by tento koncept nebyl dostačující, protože představuje pouze jeden z mnoha aspektů, které je třeba vzít v úvahu. Výnos semen v produkčních populacích, klíčivost semen v lesních školkách a přežívání sazenic v provozních výsadbách jsou důležité, ale genetická kvalita v programech zlepšování lesních dřevin a ve šlechtění obecně je chápána spíše jako odraz hodnot z pohledu šlechtitelů, které lze snadno kvantifikovat a porovnat s hodnotami na přirozených, zakladatelských populacích. V tomto kontextu pojem kvalita ve skutečnosti zahrnuje dvě složky – genetický zisk a genetickou diverzitu, které působí opačným směrem, což znamená, že jednu lze zvýšit pouze na úkor druhé (Funda et al., 2009).

Většina fenotypových znaků, kterými se zabývají šlechtitelé dřevin, má polygenní povahu, kdy může být významným faktorem také prostředí. Tyto znaky se označují jako kvantitativní nebo spojitě znaky, protože jsou řízeny mnoha geny s menším účinkem, a protože spolu s interakcemi genů s prostředím vytvářejí spojitou fenotypovou variabilitu (Falconer a Mackay, 1996). Podstata genetického zisku u kvantitativních znaků spočívá v odezvě na selekci (R podle angl. response), což je posun mezi průměrným fenotypem u potomků selektovaných rodičů a rodičovské generace v důsledku selekce. Lze jej vyjádřit jako $R = bop \cdot S$, kde bop je regrese potomstva na rodiče a S je selekční diferenciál, tj. průměrná nadřazenost selektovaných rodičů. Za předpokladu, že neexistuje žádná negenetická příčina podobnosti mezi rodiči a potomky a žádný přirozený výběr, lze regresi nahradit dědivostí (heritabilitou) v úzkém smyslu (h^2), což je poměr aditivní genetické variance k celkové fenotypové variance, a předchozí rovnice dostane známější podobu $R = S \cdot h^2$ (Funda a El-Kassaby, 2012).

Genetická diverzita je jedním z nejdůležitějších parametrů, které je třeba zohlednit ve šlechtitelských programech. Je definována jako celkové množství genetické variability, kterou nesou jedinci v rámci genetických jednotek nebo mezi nimi jako důsledek jejich evoluce a tvoří základ jejich reakce na biotické a abiotické vlivy; genetická diverzita je tedy považována za předpoklad adaptability a další evoluce (Avisé a Hamrick, 1996; Reed a Frankham, 2003; Hedrick, 2001). Podle Fisherova základního teorému o přírodním výběru (Fisher, 1999) je míra nárůstu průměrné fitness jakékoli populace v libovolném čase přímo závislá na její genetické variabilitě ve fitness v daném čase (Wallace, 1981). Genetickou diverzitu lze definovat několika různými způsoby.

Běžně se vyjadřuje jako „heterozygotnost“, průměrný počet alel na lokus nebo průměrný podíl polymorfních lokusů (Hedrick, 2005) a lze ji odhadnout z několika různých typů genetických markerů (Vignal et al., 2002).

3.4.7.2. Testy potomstev

Testování potomstev je nedílnou součástí šlechtitelského cyklu a hraje zde významnou roli. Pomocí těchto testů se dají zpětně vybrat a identifikovat rodiče s vhodnou obecnou kombinační schopností. Tato zpětná volba rodičů na základě testů potomstev se označuje jako zpětná selekce. Testy potomstev jsou většinou přímý podklad pro výběr stromů pro novou generaci. Vybírány jsou většinou nejlepší jedinci z nejlepších rodin (Eriksson, 2001). Plochy testů potomstev se většinou zakládají na lesních pozemcích, v bývalých lesních školkách, nebo na zemědělských pozemcích. Od počátku 50. let 20. století se většinou používají poměrně jednoduchá unifikovaná schémata výsadby (Kobliha et al., 2012). Eriksson (2001) formuloval základní požadavky pro zakládání testů potomstev. Plochy by měly být, pokud možno, co nejvíce homogenní (homogenita půdní plochy lze dosáhnout použitím stejných umělých nebo rašelinných substrátů pro celou plochu). Šindelář (2004) dodává, že i použití těchto substrátů nemusí být vždy zcela ideální, jelikož je nutné počítat s nestejným rozptýlením hnojiv v substrátech, což má stejně za následek nežádoucí nehomogenitu. Proměnlivost půdních podmínek lze posoudit chemickým rozbořem reprezentativního vzorku půdy a zároveň okulární metodou vztahující se na nejbližší porosty v okolí (zkoumá se zejména výška a výčetní tloušťka stromů). V případě testování semenných sadů jsou testovány generativní potomstva vypěstovaná z osiva reprezentující konkrétní semenné sady. Zároveň jsou ověřována i potomstva jednotlivých klonů rostoucích v semenném sadu. Kaňák et al. (2008) podotýká, že toto testování je důležité pro uznání semenného sadu jako zdroje reprodukčního materiálu, který může být použit různými způsoby - například pro založení semenného sadu následné vyšší generace.

Plochy, které se využívají pro testování potomstev, by měly být dlouhodobějšího charakteru. Při zakládání plochy by se měl brát ohled na specifiku daného stanoviště a také na konkrétní metodické principy, které budou po celou dobu testování používány (Eriksson, 2001). Vhodný čas pro založení testovací plochy je zejména semenný rok, kdy je dostatek osiva a máme ho k dispozici ve větším množství pro všechny zastoupené klony. Klony se dají testovat buď směsným vzorkem, nebo pro každou rametu zvlášť.

Testování jednotlivě pro každou rametu je sice náročnější, ale v budoucím výběru a vyhodnocení je to vhodnější a může se touto složitější metodou eliminovat spousta případných omylů a chyb vzniklých při evidenci v minulosti. Problémy většinou nastávají při velkém množství testovaného materiálu, a tedy při velké testovací ploše. Kobliha et al. (2012) ve své práci popisuje, že v ČR jsou používána převážně standardní testovací schémata znáhodnění, ale i speciální schémata na bázi latinských čtverců. Poměrnou výhodu mají také schémata s prostou výsadbou z volného sprášení se souřadnicovou evidencí sazenic. Kompetiční vztahy je zde však třeba eliminovat vhodným sponem ve výsadbě. Po vyhodnocení této výsadby je poměrně snadno možný převod na klasický hospodářský les.

3.4.7.2.1. Časné testy

Další důležitou metodou testování jsou tzv. časné testy. Oproti konvenčním testům jsou tyto testy prováděny v časném věku. Testují se buď mladé sazenice, nebo dokonce již přímo osivo (Eriksson et al., 2006). Další použití těchto testů může být například kontrola původu osiva (kontrola o pravosti udávané provenience). V případě, že se testy dělají již na semenech, tak se zjišťuje například podíl hluchých semen, klíčivost, energie klíčení apod. Při zkoumání o pravosti provenience se sleduje zejména proměnlivost fotoperiody a termoperiody. U testování semen je třeba brát v potaz riziko, že uměle vytvořené laboratorní podmínky nakonec nebudou stejné jako podmínky v přírodě a vypěstovaná semena nakonec mohou uhynout, i když postup prací byl naprosto v pořádku (Šindelář, 2004). Eriksson et al. (2006) definovali největší výhody a nevýhody časných testů. Za výhody se dají považovat: možnost dosáhnout výsledků testování v podstatně kratší době, než je tomu u konvenčních testů. Jejich hlavní nevýhoda spočívá ve skutečnosti, že některé vybrané znaky u mladých sazenic nekorelují (až na několik výjimek) se projevy identických znaků u stejných jedinců v dospělém věku.

3.5. Hodnocení fenotypů lesních dřevin

Abychom mohli odvodit souvislost mezi sledovanými znaky a kvantitativními rozdíly vykazovanými v metrickém znaku v populaci, musíme zavést nový pojem fenotypová hodnota. Hodnota zjištěná při měření znaku u konkrétního jedince se pak nazývá fenotypová hodnota tohoto jedince (stromu). Všechna pozorování, ať už jde o

průměry, rozptyly nebo kovariance, musí být jednoznačně založena na měření fenotypů. Abychom mohli analyzovat genetické vlastnosti populací, musíme rozptyl fenotypů rozdělit na dílčí části, které lze připsat různým příčinám (Falconer a Mackay, 2009).

Základní dělení fenotypového rozptylu je na dvě složky, které lze připsat vlivu genotypu a prostředí. Genotyp je konkrétní soubor genů, které jedinec má, a prostředí jsou všechny negenetické okolnosti, které fenotyp ovlivňují. Zahrnutí všech negenetických okolností pod pojem "prostředí" znamená, že genotyp a prostředí dvěma základními složkami tvořící tzv. fenotyp (genotypová hodnota a odchylka prostředí). Dá se říct, že genotyp propůjčuje jedinci určitou hodnotu a interakce s prostředím způsobuje odchylku od této hodnoty v jednom nebo druhém směru (Falconer a Mackay, 2009).

3.5.1. Produkční a růstové znaky lesních dřevin

Metrických znaků, které lze studovat u jakéhokoli vyššího organismu, je téměř nekonečně mnoho. Jakýkoli znak, který se průběžně mění a který lze měřit, lze v zásadě studovat jako metrický znak – anatomické rozměry a proporce, fyziologické funkce všeho druhu a duševní nebo psychické vlastnosti. Základní podmínkou je, aby byly měřitelné. Technika měření však stanoví praktické omezení toho, co lze studovat. Obvykle je třeba změřit velký počet jedinců a tím pádem se studium jakéhokoli znaku, jehož měření vyžaduje složitou techniku, stává nepraktickým. Znaky, které nejčastěji sledujeme v kvantitativní genetice, jsou proto převážně anatomické rozměry nebo fyziologické funkce měřené z hlediska konečného produktu, jako je laktace, plodnost nebo rychlost růstu (Falconer a Mackay, 2009). Metrické znaky jsou preferovány, chceme-li odhalit diferenciaci v důsledku adaptace na různé podmínky prostředí. To platí zejména v případě, že přirozený výběr významně ovlivnil aktuální strukturu populace. Možnosti odhalení variability v populaci jsou relativně omezené, pokud je k dispozici málo měření, ale zvyšují se s vyšším počtem vzorků. (Eriksson, 2006).

Existují dva základní genetické jevy týkající se metrických znaků a oba tvoří základ šlechtitelských metod. Prvním je podobnost mezi příbuznými. Je obecně známo, že příbuzní mají tendenci se navzájem podobat a čím bližší je příbuzenský vztah, tím větší je jejich podobnost. Stupně podobnosti se liší podle charakteru, některé se ve fenotypu odrážejí více, jiné méně. Podobnost mezi potomky a rodiči je základem pro selektivní šlechtění. Použití žádanějších jedinců (z hlediska fenotypu) jako rodičů vede ke zlepšení

průměrné úrovni příští generace. Dalším faktem je, že stejně jako některé znaky vykazují větší podobnost než jiné, tak některé reagují na selekci lépe než jiné. Stupeň podobnosti mezi příbuznými je jednou z vlastností populace, kterou lze relativně snadno pozorovat. Jedním z cílů kvantitativní genetiky je ukázat, jak lze stupeň podobnosti mezi různými druhy příbuzných použít k předpovědi výsledku selektivního šlechtění a rozhodnout se jakou metodu použít při provádění selekce. Druhým základním genetickým jevem je inbrední deprese. Tento jev je laikům méně známý než jev první, ale je velice důležitý v kontextu šlechtění zvířat a rostlin. Příbuzenské křížení má tendenci snižovat průměrnou úroveň všech znaků úzce souvisejících s fitness u zvířat a u přirozeně se křížících rostlin a v důsledku toho vede ke ztrátě celkové vitality a plodnosti (Falconer a Mackay, 2009).

Dalším důležitým faktem je, že mnoho kvantitativních znaků je v korelaci s ostatními. Například u myši spolu korelují velikost těla a velikost vrhu – větší myši mají tendenci mít větší vrhy. Takové korelace jsou částečně způsobeny pleiotropií (tzn. některé geny, které ovlivňují jeden znak, ovlivňují i druhý). Korelovaný znak tedy může být pomůckou pro selekci zaměřenou na změnu znaku, s nímž je korelován (Falconer a Mackay, 2009).

3.5.2. Fyziologické znaky dřevin

Informace o fyziologickém stavu lesních porostů, které získáme pomocí makroskopických indikátorů fyziologického stavu rostliny mohou být viditelné pouhým okem (či za použití dalekohledu). Nás především informují o současném stavu dřeviny, který však může být odrazem mnoha let vývoje. Na makroskopické úrovni můžeme u jehličnanů hodnotit poškození koruny, sledujeme např. tvar horní části koruny nebo typ přeměny koruny, dále způsob defoliace (procentuální odlistění) koruny, počet ročníků jehlic, nebo tvorbu nových výhonů. Sledováním těchto parametrů lze určit současnou vitalitu stromu, ale zároveň lze do určité míry i předvídat schopnost regenerace konkrétního jedince (Albrechtová et al., 2017; Cudlín et al., 1999).

Aktuální fyziologický stav lesních dřevin je možné sledovat například na úrovni listů a jehlic jednotlivých rostlin pomocí laboratorních biochemických analýz, které jsou zpravidla doplněny o další indikátory, jako je např. obsah vody nebo obsah jednotlivých minerálních živin v listoví. Biochemickými indikátory fyziologického stavu rostlin jsou látky, které mají konkrétní funkce v rámci fyziologických procesů rostliny a obsah či

aktivita těchto látek se v rostlinách může měnit v závislosti na aktuálních podmínkách prostředí, ve kterém rostlina roste. Pokud se rostlina nachází pod vlivem stresových faktorů, dochází k biochemickým změnám, které je možné nazvat jako tzv. „indikátory stresu“ a jsou pro nás v rámci biochemické analýzy měřitelné. Pokud daný indikátor stresu reaguje na soubor různých, většinou nepříznivých faktorů prostředí a není možné jednoznačně určit konkrétní příčinu změny fyziologického stavu rostliny, používáme pojem nespecifický indikátor stresu. Tyto nespecifické indikátory stresu mohou sloužit nejen k aktuálnímu zhodnocení stavu sledovaného jedince, ale dají se využít v lesním hospodářství pro výběr vhodných a odolných druhů rostlin, které by se mohly dlouhodobě přizpůsobit a čelit různým extrémním podmínkám na stanovišti (Albrechtová et al., 2017; Lorenz, 1995).

Obecně se dá říct, že jedním ze zásadních zdrojů stresu s komplexními účinky na rostliny je nedostatek vody. Tento stres má za následek mnoho fyziologických a biochemických reakcí, které vedou k inhibici růstu nebo dokonce k úhynu (Farooq et al., 2009; Harb et al., 2010). Pokusy se sazenicemi smrku ztepilého ukázaly výrazný pokles celkové koncentrace chlorofylu v pokročilých fázích dehydratace (Ditmarová et al., 2010). Tyto výsledky ukazují, že reakce smrku na sucho způsobuje řadu biochemických změn a posun v obsahu vybraných látek lze využít jako indikátor vodního stresu (Ditmarová et al., 2010). Degradace a snížení obsahu chlorofylů a hladina prolinu by mohly být využity jako biomarkery pro včasné hodnocení vodního stresu u smrku ztepilého. Některé specifické populace jsou citlivější na vodní stres, což naznačuje určitá toleranci k osmotickému stresu během klíčení semen (Schiop et al., 2017). Všechny fotosyntetické pigmenty (především karotenoidy) hrají určitou roli v toleranci vůči suchu (včetně oxidačního poškození způsobeného deficitem vody). Zvýšený obsah karotenoidů je tedy důležitým ukazatelem tolerance k vodnímu stresu (Jaleel et al., 2009).

3.5.2.1. Obsah fotosyntetických pigmentů

Fotosyntetický pigment je barvivo, které je uloženo ve fotosystémech thylakoidů. Jejich význam spočívá v tom, že pohlcují určitou část viditelného záření, a energii tohoto záření předávají dalším molekulám. K fotosyntetickým pigmentům patří chlorofyly a karotenoidy (Procházka et al., 1998; Tomášková a Kubásek, 2016). Pokud jde o množství a funkční význam, chlorofyly jsou nejdůležitějšími pigmenty nacházející se v chloroplastech. Dvě formy chlorofylu, chlorofyl *a* a *b*, jsou přítomny u vyšších rostlin

společně s několika dalšími pigmenty. Ty zahrnují karotenoidy, jako jsou β -karoteny a xantofyly, jejichž funkcí je přenos energie do chlorofylu a mají též ochranný a regulační význam (Kozłowski a Pallardy, 1997).

Obsah fotosyntetických pigmentů v listech (zejména chlorofylů a karotenoidů) snadno reaguje na životní prostředí a z toho důvodu se pigmenty často používají jako přímé stresové indikátory (markery). Tyto pigmenty zároveň určují optické vlastnosti listů a jehlic (zejména odrazivost, propustnost a absorpční) ve viditelné oblasti spektra. Obsah pigmentů lze z listů a jehlic získávat buď tzv. spektrometrem nebo laboratorní analýzou (Croft et al., 2014). V několika současných studiích (např: Cavender-Bares et al., 2016 nebo Flod et al., 2016) je popsáno, že by místo fotosyntetických pigmentů mohly být použity indexy odrazivosti jako objektivní náhrada, což by mohlo značně ulehčit laboratorní analýzu. Tyto indexy by mohly být zpracovávány zejména pomocí hyperspektrálních dat získávaných dronem, což by mohlo být výhodou zejména u rozsáhlých lesních porostů.

Základem struktury chlorofylu jsou porfyriny, což jsou tetrapyroly vzájemně spojené metylovými můstky a s komplexně vázaným Mg^{2+} . Hydrofilní charakter porfyrinu je do značné míry překryt lipofilním charakterem fytolu, jímž je esterifikován zbytek kyseliny propionové. Rozdíl mezi chlorofylem *a* a *b* je tvořen pouze rozdílnými skupinami na 3. atomu uhlíku. Celkově převládá lipofilní charakter chlorofylů, které jsou rozpustné v nepolárních organických rozpouštědlech (Procházka et al., 1998). Absorpční spektra chlorofylu indikují dva vrcholy v absorpci viditelného spektra, jeden v modrých a druhý v červených vlnových délkách. Absence v oblasti zeleného spektra jasně ukazuje důvod, proč tyto pigmenty dávají rostlinám zelenou barvu. Listy několika stromů, jako je buk červený a japonské javory, mají červenou či nafialovělou barvu, která je způsobena přítomností pigmentu antokyanu, který se vyskytuje v buňkách vakuol, nikoliv v chloroplastech jako je tomu u chlorofylů (Kozłowski a Pallardy, 1997).

Jakmile jsou proplasty vystaveny světlu, začnou velmi rychle akumulovat proteiny. Během 4 dnů se zvedne množství proteinů v thylakoidu přibližně o 400 % a podobou rychlosti se zvýší i syntéza stomatálních proteinů spojených s fixací uhlíku a metabolismu. Některé syntézy proteinů se odehrávají v chloroplastech a cytoplasmě, kde jsou proteiny chloroplastu následně transportovány před membrány. Až polovina proteinů

obsahuje enzym RuBisCo, který je nejdůležitější protein v listech rostlin (Kozłowski a Pallardy, 1997).

Proces fotosyntézy začíná velmi krátkým (10-15 s) střetnutím fotonu s molekulou pigmentu, během kterého se obsažený elektron v pigmentu excituje (Kozłowski a Pallardy, 1997). Tato excitační energie pak téměř bezztrátově migruje mezi molekulami příslušné antény, dokud se elektron některé molekuly nevrátí do svého základního stavu vydáním příslušného přebytku energie vyzářením tzv. fluorescence (jak bude vysvětleno v následující kapitole) nebo přeměnou v teplo (disipací, tj. vnitřní přeměnou na kinetickou energii pohybu molekul) či separací elektrického náboje po předání energie molekul v reakčním centru (RC) (Procházka et al., 1998). Tento pigment může být karotenoid, ale často je to chlorofyl spojený s molekulou proteinu a uspořádaný do světlo-sběrného komplexu (LHC z anglického „light – harvesting complex“). LHC jednoho fotosystému (PSII) se skládá ze tří skupin molekuly chlorofylu a několika molekul karotenoidu v membráně thylakoidu s úzce spojenou polypeptidickou vazbou. Pigmenty karotenoidu mohou přesunout energii do molekul chlorofylu v LHC. Chlorofyly mohou nedokončit mnoho převodů excitace z jedné molekuly pigmentu do druhé, dokud molekula chlorofylu v konkrétní konfiguraci s určitým proteinem obdrží energii a spustí fotochemickou reakci. Pigmento-proteinový komplex zúčastněný fotochemické reakce se označuje jako centrum reakce. Dvě reakční centra zelených rostlin (P700 a P680) se vzhledem přidruženým LHC označují za fotosystém I a II (PSI a PSII) (Kozłowski a Pallardy, 1997).

3.5.2.2. Fluorescence chlorofylu

Na předchozí kapitolu popisující roli fotosyntetických pigmentů navazuje další fyziologicky významný jev. Při absorbování energie světelného záření se excitovaná energie přenáší prostřednictvím excitonů do reakčních center PSII a PSI (Roháček a Barták, 1999). Aby nedošlo k poškození fotosystému, je nutné, aby se veškerá absorbovaná energie buď vyzářila nebo spotřebovala. Tento proces se nazývá energetické zhášení (Gary a Ritchie, 2006). Rozeznáváme dále tři typy, jak se dá zhasit excitační energie. První typ se nazývá fotochemické zhášení (qP), při němž se energie fotonů přeměňuje na chemickou energii vazeb ATP, která je později využita v průběhu sekundární fáze fotosyntézy. Jelikož potřeba světla, která je nutná pro účely fotosyntézy, bývá často relativně zanedbatelná (v porovnání s celkovým absorbovaným světlem), je

nutné, aby se větší část této energie přeměnila na teplo, což zabrání poškození fotosyntetického aparátu. Tento proces se nazývá nefotochemické zhášení (qN). Posledním typem je fluorescenční zhášení (qF), kdy je energie fotonů vyzářena ven do okolního prostředí v podobě červeného záření o vlnové délce nad 650 nm (Crofts et al., 1971; Gary a Ritchie, 2006; Trissl et al., 1993).

Fluorescence chlorofylu je určitý druh záření, které pochází téměř výhradně z Chl-*a*, jelikož energie z excitovaného stavu Chl-*b* se s vysokou účinností (téměř stoprocentně) přenáší na molekuly Chl-*a*, a proto se fluorescence chlorofylu často uvádí pouze jako fluorescence Chl. K fluorescenci dochází po absorpci energie dopadajícího světelného záření v modré a červené oblasti spektra molekulami chlorofylu *a*, kdy je energie následně vyzářena zpět do okolního prostředí. Fluorescence chlorofylu vykazuje maxima v oblasti krátkovlnného červeného záření (670–690 nm) a v oblasti dlouhovlnného záření, též nazývané far-red (730–740 nm) (Lang et al., 1991).

Mezi prvotní důsledky při dlouhodobém působení stresových faktorů patří poškození PSII, jehož stav odráží fluorescence Chl-*a*. Z předchozí věty je patrné, proč je měření fluorescence velmi využívanou technikou pro detekci stresu u rostlin. Fluorescence chlorofylu funguje nejčastěji na principu zatemnění vzorku a následného ozáření krátkým a intenzivním pulzem, který vyvolá u Chl-*a* emisi světla v podobě fluorescence, jejíž intenzita se v průběhu času mění. Přejít z adaptovaného stavu ve tmě do stavu ve světle a zpět lze velmi detailně zkoumat pomocí přístroje zvaném fluorimetr, který pracuje na principu pulsní amplitudové modulace (PAM) (Roháček a Barták, 1999). Při použití tohoto přístroje po počátečním světelném pulzu následuje série rychlých pulzů velmi intenzivního sytého světla (až 6000 $\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, které zahlučuje akceptorové pooly a tím znemožňuje fotochemické zhášení (qP). Rozdíl fluorescenční emise mezi těmito maximy a následným kolabováním křivky fluorescence je tedy nefotochemické zhášení (qN). Tato metoda je často nazývána metodou zhášení, protože nám poskytuje informace o třech procesech najednou. Zároveň se dá říct, že je tento typ analýzy relativně vhodným nástrojem pro hodnocení stresu u rostlin včetně dřevin. Za příznivých podmínek je qP převažující formou zhášení, a naopak qN lze považovat za “záložní” formu. Během působení stresových podmínek má qP tendenci zůstat relativně konstantní, zatímco qN má tendenci se zvyšovat (Gary a Ritchie, 2006).

Důsledky a dopady stresu na fotosyntézu v dnešní době velmi dobře prozkoumané. Např. Michelozzi et al. (2011) sledovali fotosyntetickou reakci na suchu u půl ročních semenáčků borovice halepské (*Pinus halepensis*). Relativní fotochemická účinnost PSII u semenáčků klesla po 4 týdnech pod vlivem sucha na minimální hodnoty. Na základě těchto výsledků se potvrdilo, že fotochemické reakce mohou omezovat fotosyntézu v podmínkách silného sucha. Po obnovení zálivky dosáhly po dvou týdnech obě provenience podobné úrovně účinnosti fotosyntézy jako kontrolní skupina sazenic. Tímto jevem se dále zabýval například Pearson et al. (2013). Jeho experiment sledoval dvouleté sazenice borovice lesní vystavené vlivu stresu cca od června do září. Z jeho výsledků maximální fotochemické účinnosti je patrné, že nepříznivé podmínky obsahu vody v půdě opět způsobily veliký pokles účinnosti PSII. U sazenic, které měly určitý přísun vody bylo snižování hodnot plynulejší. Tento pokles se u vystresovaných sazenic projevil sice později, ale o to víc významněji.

3.5.2.3 Reflektance

Současné znalosti o genetické variabilitě obsahu fotosyntetických pigmentů a spektrální odrazivosti u lesních dřevin jsou stále poměrně omezené. Vztahy mezi obsahem pigmentů a spektrálními vlastnostmi s ohledem k vodnímu režimu rostliny se dají do určité míry modelovat spektroskopickými metodami (Lhotáková et al., 2013).

Znaky odvozené z reflektančních spekter mohou sloužit k odhadu fyziologického stavu jednotlivých stromů, nebo i na úrovni celých populací (Campbell et al., 2004). Hyperspektrální odrazivost listů nebo koruny odhaluje informace související s biochemickým složením, obsahem vody a strukturou, a tedy se zdravotním stavem rostlin (Campbell a kol., 2004; Kokaly a kol., 2009; Ustin a kol., 2009). Odrazové vlastnosti ve viditelné (VIS) části spektra jsou určeny především obsahem fotosyntetických pigmentů (Gates et al., 1965). Spektrální oblast (VIS) se nejčastěji používá k hodnocení fenologie listů a korun (Junker a Ensminger, 2016; Yang et al., 2016) a fyziologického stavu (Carter, 1993; Mišurec et al., 2012; Einzmann et al., 2021).

Výše zmíněné informace, které je možné z reflektančních spekter odvodit, potvrzuje řada dalších autorů: Údaje o odrazivosti vegetace ve vlnových délkách 350-2500 nm obsahují mnoho informací o chemickém složení listů, jako jsou fotosyntetické pigmenty (Sims et al., 2004; Maire et al., 2004; Gitelson et al., 2018), dále informace o obsahu vody

(Granlund et al. 2018; Li et al. 2021) a strukturní sloučeniny (Martin et al., 1997; Buschmann et al., 2012; Neuwirthová et al., 2017; Neuwirthová et al., 2021), které odpovídají fyziologickému stavu rostlin (Campbell et al., 2004; Campbell et al., 2007; Pérez et al., 2017) a růstovým parametrům (Tao et al., 2020) měnícím se s fenologií listů během vegetačního období (Campbell et al., 2019; Neuwirthová et al., 2021).

Výsledky ze spektrálních analýz listů mohou také poskytnout nástroj pro odlišení jednotlivých fenotypových rozdílů mezi populacemi. Jak ukazuje Cavender-Bares et al. (2016), spektrální odraz listů poskytl přesnější informace pro rozlišení jednotlivých druhů dubů v rodu, ale i v celé populaci. Rozdíly mezi populacemi, které se odrážejí ve spektrech vyzařovaných listů, lze napojit i na změny způsobené vnějšími vlivy. Madritch et al. (2014) ve své studii popsali genotypovou rozdílnost v rámci jednoho druhu osiky (*Populus tremuloides* Mitchx) pouze za použití spektroskopie a dospěli k závěru, že tyto spektrální informace popisují genetickou variabilitu mezi genotypy dokonce lépe než listové znaky. Tato informace naznačuje, že spektrální data jsou poměrně relevantní a rozhodně velice perspektivní pro další použití v lesnické genetice a šlechtění lesních dřevin. Cavender-Bares et al. (2016) prezentovali, že vícerozměrné spektrální informace by mohly přesněji rozlišit populace stejného druhu než jednotlivé funkční znaky listů.

Prudký nárůst odrazivosti kolem 700 nm způsobený silným absorpčním pásem chlorofylu (s centrem kolem 680 nm) je známý jako "červený okraj" (red edge) (Curran et al., 1990; Gitelson et al., 1996). Tato oblast červeného okraje se často v praxi používá pro detekci stresu vegetace. Inflexní bod křivky odrazivosti uvnitř červeného okraje se může posunout k nižším vlnovým délkám jako důsledek poklesu obsahu chlorofylu v listech nebo jehličích (Rock et al., 1988; Curran et al., 1990). Červený okraj se obecně považuje za citlivou oblast pro stav rostliny, poměrně snadno se posouvá na jiné vlnové délky, když je rostlina v určitém stresu (například pokles chlorofylu či obsahu dusíku). Pozice tohoto bodu může ovlivňovat například i znečištění ovzduší nebo obsah dalších živin (Mutanga a Skidmore, 2007). Stresové faktory prostředí způsobující tento posun inflexního bodu mohou být různé: zhoršení fyziologického stavu stromu v důsledku znečištění ovzduší (Campbell et al., 2004), snížení vitality stromu po umělém kroužkování (opaskování) a napadení kůrovcem (Einzmann et al., 2021) a mnoho dalších jako virová infekce nebo akumulace těžkých kovů (Rathod et al., 2018; Golhani et al., 2019).

Jedna z hlavních otázek je, zda odrazivost v této biologicky významné spektrální oblasti vykazuje podobný posun napříč studovanými ekotypy a zda lze tento posun pozorovat i napříč vegetačním obdobím. Poloha inflexního bodu červeného okraje je citlivá na faktory prostředí, ale může být také geneticky podmíněná. Heritabilitu červeného okraje popsali v rámci populace borovice lesní Čepel et al. (2018). Odrazivost v blízké infračervené spektrální oblasti poskytuje také informace o struktuře listů na úrovni listů (Gates et al., 1965; Slaton et al., 2001) a o obsahu vody na úrovni listů a koruny (Kokaly et al., 2009). Již v minulosti bylo stanoveno velké množství vegetačních indexů (VI) pro úroveň odrazivosti listů a korun. Tyto indexy, které jsou vypočítány na základě vlnových délek reflektance, mohou být použity pro získání různých sledovaných znaků: obsah chlorofylu, antokyanů, dusíku, ligninu a obsahu vody (Croft et al., 2014; Gitelson et al., 2009; Berger et al., 2020; Serrano et al., 2002; Hunt a Rock, 1989; Peñuelas a kol., 1993).

Jedním z dalších oborů, kde by mohly být spektrální analýzy použity v praxi, je lesní školkařství. Funkční znaky listů, které jsou odvozené z hyperspektrální odrazivosti semenáčků mohou být potenciálně dobrým nástrojem pro hodnocení vitality, či dokonce původu semenáčků v lesních školkách. Lze předpokládat, že některé funkční znaky listů, které ovlivňující odrazivost, jsou specifické pro určitou provenienci. Pokud je tedy konkrétní provenience sazenic dohledatelná prostřednictvím údajů o odrazivosti, může hyperspektrální fenotypizace sloužit k vymezení přizpůsobivosti zdrojů semen v porostech. I v certifikovaných porostech, kde je sbírán reprodukční materiál, přetrvávají nejistoty ohledně skutečného původu a skutečných ekotypových vlastností v důsledku mnoha desetiletí umělé obnovy (Korecký et al., 2021; Jansen et al., 2017). Dalším přínosem funkčních znaků listů, které budou získávány za pomoci hyperspektrální odrazivosti by mohla být předpověď, jak se budou chovat semenáčky při zvýšeném stresu, což by mohlo pomoci identifikovat konkrétní jedince, které nejsou vhodné k výsadbě. Pomocí optických dat z listů by bylo možné monitorovat infekční choroby sazenic přímo v lesních školkách (Haagsma et al., 2020).

Hyperspektrální snímání je založeno na kombinaci zobrazování a spektroskopie v jednom schématu. Hyperspektrální senzory jsou přístroje, které pořizují snímky objektu ve velmi mnoha a velmi úzkých (na úrovni nanometrů) sousedících spektrálních pásmech. V závislosti na konstrukci mohou snímat elektromagnetické vlny v ultrafialovém,

viditelném, blízkém infračerveném, středním infračerveném, a dokonce i tepelném rozsahu elektromagnetického spektra. Tyto přístroje mohou shromažďovat stovky až více než tisíc pásem dat pro každý pixel obrazu. Hyperspektrální snímání má potenciál pro přesnou identifikaci, diskriminaci a klasifikaci různých objektů a jejich vlastností. Například objekt na hyperspektrálním snímku lze klasifikovat podle jeho fyziologických, chemických a jiných typů fyzikálních charakteristik. Hyperspektrální dálkový průzkum zahrnuje stovky vlnových pásem a velmi úzké spektrální intervaly, což obvykle vede k velkým objemům dat (Thenkabail et al., 2004). Ačkoli hyperspektrální kamery s prostorovým rozlišením lze použít v laboratorních podmínkách, spektrometry bez prostorového rozlišení jsou stále jedna z variant při zjišťování fyziologických vlastností listů bez pracné segmentace obrazu (Einzmann et al., 2021). Tyto spektrometry lze použít v terénních nebo laboratorních podmínkách, s využitím kontaktního nebo bezkontaktního přístupu. Běžně používané terénní spektrometry jsou vybaveny optickým kabelem (OC) s volitelným připojitelným zařízením, jako je kontaktní sonda (CP) s vnitřním zdrojem světla (Cavender-Bares et al., 2016, Neuwirthová et al., 2017). Každý přístup k měření má jiný zdroj světla a jinou geometrii senzoru, což poskytuje specifické výhody, pokud jde o rychlost, pracnost a operativnost v terénu. Údaje o odrazivosti získané těmito měřicími postupy nejsou plně kompatibilní, a proto se často vzájemně porovnávají: například optický kabel vs. kontaktní sonda (Eitel et al., 2006; Einzmann et al., 2014; Martinez et al., 2015).

3.5.3. Fyziologické reakce dřevin na stres

Fyziologické reakce borovice lesní na stres vyvolaný podmínkami prostředí byly v historii široce studovány, avšak existuje poměrně málo informací o genetické variabilitě v toleranci vůči stresu (Cregg a Zhang, 2001). Oleksyn (1991) zjistil, že populace borovice lesní se relativně významně liší v toleranci k letnímu suchu. Pomaleji rostoucí provenience byly tolerantnější k suchu než rychleji rostoucí populace. Obecně se tedy zdá, že zdroje semen ze sušší, centrální části areálu druhu jsou lépe přizpůsobeny suchu než populace pocházející západně od Uralu. Cregg a Zhang (2001) dále poukázali na to, že borovice lesní díky její plasticitě a přizpůsobivosti může být vhodným modelovým druhem pro studium hranic fyziologické plasticity a schopnosti přežití při stresu suchem.

Stres suchem nastává vždy, když voda v půdě klesne pod určitou mez, což vede k omezení růstu a transpirace. Vysoké nároky na výpar a nízký obsah vody v půdě vedou u

většiny druhů dřevin k uzavření průduchů, což omezuje transpiraci v důsledku snížené asimilace CO₂ (Bréda et al., 2006). Reakce stromů na stres suchem může vést k řadě fyziologických a morfologických změn: může snížit roční přírůst, ovlivnit architekturu xylémových elementů, způsobit změny hydraulických vlastností nebo změnit chemické složení dřeva (Moran et al., 2017). Několik druhů a fenotypů dřevin je však k poklesu růstu způsobenému suchem náchylnějších (Peña-Gallardo et al., 2018), neboť rozdíly v náchylnosti k suchu mají jak genetickou, tak environmentální složku (Moran et al., 2017).

Protože sucho je projevem řady proměnných v rámci prostředí, které interagují s velkým počtem fyziologických proměnných, je obtížné určit jedinou „hlavní“ fyziologickou proměnnou jako indikátor stresu ze sucha u lesních dřevin. Při porovnávání reakcí mnoha fyziologických procesů na sucho na základě syntézy dostupných informací navrhl Hsiao (1973) zobecněný žebříček citlivosti reakcí na vodní stres indexovaný prostřednictvím snížení vodního potenciálu tkání oproti potenciálu dobře zavlažovaných rostlin při mírné evaporační potřebě. Při sestavování žebříčku citlivosti Hsiao upozornil, že z důvodů nedostatku údajů o některých procesech a technických obtížích při měření jiných je žebříček citlivosti založen pouze na odhadu. Přesto jsou některé jevy poměrně dobře podloženy. Například vliv vodního stresu na růst buněk a syntézu stěn (Hsiao et al., 1976; Nonami, 1998) skutečně předchází vlivu na výměnu plynů. Sucho může dále ovlivňovat růst rostlin přímo inhibicí růstu buněk nebo častěji snížením stomatální vodivosti a metabolické aktivity, což omezuje fotosyntézu a dostupnost sacharidů (Escós et al., 2000). Udržování vodního potenciálu listů nad kritickými hodnotami je považováno za důležitý znak adaptace na sucho a odolnosti vůči němu (Lüttge a Scarano, 2004), ale taková reakce je vždy za cenu snížení úrovně fotosyntézy.

Lloret et al. (2011), kteří se zabývali obecněji tolerancí stromů k disturbancím, představili rámec pro hodnocení tolerance pomocí ukazatelů růstu stromů: rezistence (výkonnost během disturbance), zotavení („recovery“ - schopnost zotavení vztažená k poškození během disturbance), samotná odolnost („resilience“ - schopnost dosáhnout úrovně výkonnosti před disturbancí) a relativní odolnost (váha odolnosti vzhledem k poškození, ke kterému došlo během disturbance). Tyto číselné indexy lze použít k popisu různých aspektů tolerance stromů k obdobím nízkého růstu způsobeného suchem.

3.6. Genetická evaluace - odhad populačně genetických parametrů a šlechtitelských hodnot

3.6.1. Lineární modely v lesnické genetice a jejich využití

Lineární modely, a především lineární modely smíšené nacházejí v lesnické genetice a šlechtění významné uplatnění již řadu let. Použití smíšených modelů umožňuje v rámci jedné analýzy odhadovat fixní efekty napříč gradientem prostředí a zároveň získat šlechtitelské hodnoty pro celou zájmovou populaci. Z hlediska populační genetiky je pak hlavním benefitem přesný odhad heritability pro zájmovou populaci a znak.

V lesnictví často narážíme na problém vysoké mortality, která významně narušuje prvotní experimentální design. Dochází jak k nárůstu nevyváženosti jednotlivých datových souborů (v případě genetiky především soubory rodin či proveniencí), tak k narušení homogenity rozptylu. Tyto limitace v podstatě neumožňují daný experiment přesně hodnotit klasickými parametrickými metodami (ANOVA, MANOVA, T-test). V minulých desetiletích byl proto tento problém řešen nejen v rámci šlechtění lesních dřevin, ale též globálně v rámci šlechtitelských programů těch nejvýznamnějších polních plodin.

Celosvětově nejvyužívanějším programem pro statistickou analýzu šlechtitelských experimentů je ASREML (Gilmour et al., 2022), který pracuje na principu „REML“ („Residual Maximum Likelihood“, neboli metoda maximální věrohodnosti). Program pracuje se smíšenými lineárními modely a s jejich pomocí odhaduje v prvním kroku komponenty rozptylu sledovaných znaků. Je to silný nástroj pro různé analýzy a velikou výhodou při testování v praxi je, že umožňuje určit též podrobnou prostorovou variabilitu v rámci testované plochy. Díky těmto vlastnostem je program velmi všestranný a je možné ho použít při práci s daty u mnoha typů experimentů. Díky možnostem smíšených lineárních modelů lze analyzovat strukturu rozptylu a dále software umožňuje pracovat s fixními i náhodnými faktory, což zpřesňuje odhady výsledných parametrů (například šlechtitelské hodnoty). Program pracuje s maticemi s téměř neomezenou velikostí a má k dispozici rozsáhlou knihovnu modelů, která je neustále aktualizována (Burgueño et al., 2000).

Matematická metoda zásadní pro vznik programu byla prezentovaná již v roce 1937 a na ni navazovali v roce 1983 s dalšími vylepšeními Wilkinson. První komerčně

dostupná verze programu byla vytvořena a testována v roce 1991. Následné upravené a modernější verze jsou stále upravovány a testovány v praxi až do dnešní doby. Program byl do výsledné podoby vyvinut společností Arthur Gilmour v devadesátých letech dvacátého století (Burgueño et al., 2000).

3.6.2. Lineární smíšený model

Základní rovnice pro lineární smíšené modely (linear mixed model) lze zjednodušeně popsat v kontextu genetické evaluace jako: Fenotypové pozorování = vlivy prostředí + genetické vlivy + zbytkové vlivy a její rovnice je následující (Mrode, 2005):

$$Y = X\tau + Zu + e$$

(Y –vektor naměřených fenotypů, X – přiřazovací matice pro fixní efekty, τ – vektor pro odhadované fixní efekty, Z – přiřazovací matice pro náhodné efekty, u – vektor pro odhadované náhodné efekty, e - vektor reziduí)

Aditivní genetická hodnota představuje průměrný aditivní účinek genů, které jedinec obdržel od obou rodičů, a označuje se jako šlechtitelská hodnota. Každý rodič přispívá do svého potomstva polovinou svých genů. Průměrný účinek výběrové poloviny genů, které rodič předává svému potomstvu, se označuje jako obecná kombinační schopnost rodiče a odpovídá polovině jeho aditivní genetické hodnoty. Tato „šlechtitelská hodnota“ potomka je tedy součtem obecných kombinačních schopností obou rodičů. Aditivní genetická hodnota je funkcí genů přenášených z rodičů na potomstvo a je jedinou složkou, kterou lze selektovat.

3.6.3. Smíšený model pro hodnocení polo-sesterských potomstev

Při rozsáhlejší analýze je možné dále použít specifický genetický polo-sesterský „half-sib model“ patřící do skupiny tzv. rodičovských (family) modelů. Tento model je často využíván pro vyhodnocení dat, jelikož (na rozdíl od ostatních běžně využívaných modelů) umožňuje pracovat s informací dostupnou pouze pro jediný rodičovský strom. V tomto modelu je znám vždy pouze jeden z rodičů (matka, otec, odrůda). Dále se předpokládá, že druhý rodič se kříží v populaci zcela náhodně. Tento model může být využit například při tzv. zpětné selekci s tím, že do modelu zároveň může (a ideálně by měl) být začleněn rodokmen známého rodiče. Tento model má dvě hlavní nevýhody:

první z nich je určitá nejistota ohledně náhodného křížení v populaci a druhá je, že selekce zde nemůže postihnout neaditivní genetickou variabilitu (Gezan a Muños, 2014).

Rovnice pro tento model pak lze popsat takto (Gezan a Muños, 2014):

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}_1\mathbf{b} + \mathbf{Z}_2\mathbf{s} + \mathbf{e}$$

($\mathbf{y}$ – výsledný vektor fenotypových měření, $\boldsymbol{\beta}$ – vektor pro fixní efekty, $\mathbf{b}$ – vektor pro náhodné prostorové efekty, $\mathbf{s}$ – vektor pro náhodné efekty křížení, $\mathbf{e}$ – vektor pro náhodné reziduální efekty, $\mathbf{X}$ a $\mathbf{Z}$ – přiřazovací matice pro výpočty)

3.6.4. Výpočet heritability

Dědivost metrického znaku je jednou z jeho nejdůležitějších vlastností z pohledu šlechtění i populační genetiky. Vyjadřuje podíl celkové variability, který lze připsat rozdílům mezi šlechtitelskými hodnotami, což je určující také pro míru podobnosti mezi příbuznými. Nejdůležitější funkcí dědivosti při genetickém studiu znaků je však její prediktivní role, která spočívá ve vyjádření spolehlivosti fenotypu jako „vodítka“ pro selekci. Přímou lze sice měřit pouze fenotyp jedince, ale právě šlechtitelská hodnota určuje jeho vliv na další generaci. Pokud tedy šlechtitel vybírá jedince podle jejich fenotypů, lze jeho úspěšnost při změně vlastností populace předvídat pouze na základě znalosti míry shody mezi fenotypem a genotypem. Tento stupeň shody se dá vyjádřit právě pomocí heritability (Falconer a Mackay, 2009).

Dědivost v užším smyslu je definována jako poměr aditivní genetické variance a fenotypové variance:

$$h^2 = \frac{V_g}{V_p}$$

Tento vzorec se využívá pro výpočet heritability v užším smyslu, tedy v čitateli nalezneme pouze aditivní genetický rozptyl, který je následně podělený celkovým fenotypovým rozptylem znaku v dané populaci.

Dále je důležité si uvědomit, že heritabilita je vlastností nejen konkrétního znaku, ale také populace a souvisejících podmínek prostředí, kterým jsou jedinci populace vystaveni, a v neposlední řadě i způsobu hodnocení fenotypu. Protože hodnota dědivosti závisí na velikosti všech složek rozptylu, ovlivní ji změna kteréhokoli z nich. Všechny

genetické složky jsou ovlivněny alelovými frekvencemi, a proto se mohou v jednotlivých populacích lišit v závislosti na jejich historii. Zejména u malých populací udržovaných dostatečně dlouho na to, aby došlo ke znatelné fixaci, se očekává, že budou vykazovat nižší dědivost než velké populace. Variabilita prostředí závisí také na hospodaření v lese: variabilnější podmínky dědivost snižují, uniformnější podmínky ji zvyšují. Nicméně, je-li fenotyp průměrem dvou nebo více měření, bude se heritabilita lišit podle počtu měření. Kdykoli je tedy uvedena hodnota dědivosti daného znaku, je třeba ji chápat ve vztahu ke konkrétní populaci za konkrétních podmínek. Hodnoty zjištěné v jiných populacích za jiných podmínek budou více či méně stejné podle toho, zda se struktura a podmínky prostředí více méně shodují (Falconer a Mackay, 2009).

3.6.5. Šlechtitelské hodnoty (BLUP)

Nejlepší lineární nezkreslená předpověď (Best Linear Unbiased Prediction – „BLUP“) představuje nejrozšířenější uznávanou metodu pro genetickou evaluaci hospodářských zvířat a rostlin v zemědělství a lesnictví. Od doby, kdy byla tato metoda poprvé publikována Hendersonem (1949), se dále vyvíjela z hlediska jejího použití v modelech pro genetickou evaluaci. Z jednoduchých modelů opřených i informace dle otců a matek poté následovaly jednorozměrné a vícerozměrné „animal“ modely a v poslední době i náhodné regresní modely pro analýzu rozsáhlých dat. Pokroky ve výpočetních metodách a výpočetním výkonu v posledních letech tento vývoj dále urychlily. V současné době je většina národních systémů genetické evaluace postavena na animal modelech nebo náhodných regresních modelech využívajících BLUP (Mrode, 2005). Tento model dále v lesnictví využívá nesčetná řada dalších autorů, jako například Gezan a Muñoz (2014), kteří definovali BLUP jako odhady náhodných efektů v lineárních smíšených modelech, které ústí v odhad tzv. šlechtitelské hodnoty jedince.

Robinson (1991) dále upřesňuje postup BLUP tak, že k pro tuto predikci je třeba odhadnout tzv. mezní hodnotu náhodných efektů v modelech. Abychom získali mezní predikci BLUP, je třeba: zprůměrovat úroveň fixních efektů v modelu, zprůměrovat interakce mezi úrovní náhodného efektu, který nás zajímá, a všemi úrovněmi ostatních fixních efektů, ignorovat ostatní náhodné efekty a zahrnout predikci efektu pro danou úroveň náhodného faktoru. Šlechtitelé zvířat často používají pro předpověď účinků náhodných genotypů přímo BLUP pro provádění výběrů a porovnávání, zatímco šlechtitelé plodin a rostlin často používají právě předpovědi mezních účinků.

Ve šlechtění lesních dřevin je někdy užitečnější tzv. "podmíněný" BLUP, který má menší chybu odhadu než „mezní“ BLUP, protože je předpovídán pro určitou skupinu náhodných efektů. Specifickou skupinu lze zvolit jako průměr náhodných efektů, v takovém případě se podmíněný a mezní BLUP obvykle rovnají, ale variabilita ostatních náhodných vlivů nepřispívá ke standardní chybě podmíněného BLUP. To je výhodné v situacích, jako jsou pokusy s odrůdami plodin (rostlinami) ve více prostředích, protože se to týká přesnosti porovnání šlechtitelských hodnot v rámci souboru testovaných prostředí a standardní chyba podmíněných předpovědí se přímo vztahuje k typickému pojetí dědičnosti ve více prostředích (Isik et al., 2017).

Předpověď šlechtitelských hodnot je nedílnou součástí většiny šlechtitelských programů. Pro přesnou předpověď šlechtitelské hodnoty je zásadní dostupnost a optimalizace dat. V populaci jsou v počátečních fázích obvykle k dispozici údaje o jednotlivých jedincích, kteří mohou, ale nemusí být příbuzní, a později o potomcích a dalších příbuzných. Zpočátku tedy může být předpověď šlechtitelských hodnot založena pouze na záznamech jedinců a několika málo příbuzných (Mrode, 2005).

Maticová forma rovnice BLUP pro fixní i náhodné efekty (Henderson, 1975):

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{X}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} \\ \mathbf{Z}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{Z}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} + \mathbf{G}^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{b} \\ \mathbf{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

($\mathbf{y}$ – vektor měřených dat, $\mathbf{b}$ – vektor fixního efektu, $\mathbf{u}$ – vektor náhodného efektu, $\mathbf{R}$ – variační - kovarianční matice reziduí)

Rovnice pro výpočet šlechtitelských hodnot:

$$\hat{\mathbf{g}} = \hat{\mathbf{G}}\mathbf{Z}'\hat{\mathbf{V}}^{-1}$$

($\hat{\mathbf{g}}$ – vektor pro předpovědi náhodných efektů, $\hat{\mathbf{G}}\mathbf{Z}$ - kovarianční matice mezi pozorovanými a náhodnými efekty, $\hat{\mathbf{V}}$ – rozptylová/kovarianční matice pro pozorování) – oprava individuálního pozorování za pomoci fixních efektů)

3.6.6. Genetická korelace typu A

Genetické korelace typu A jsou definovány jako korelace mezi konkrétními sledovanými znaky. Tyto korelace se dají dále definovat několika zásadními body (Gezan a Muñoz, 2014):

- Vlastnosti genotypu ovlivňují více než jeden fenotypový znak
- Korelace může být negativní i pozitivní a nabývá vždy pouze hodnot od -1 do 1
- Informuje do určité míry o biologických vztazích mezi sledovanými znaky
- Tato metoda sleduje vždy dva znaky zároveň

$$rg_{B(p)}^2 = \frac{Cov(p_1, p_2)}{\sqrt{Var(p_1) \times Var(p_2)}}$$

(p_1 - první znak, p_2 - druhý znak)

3.6.7. Genetická korelace typu B

Genetické korelace typu B jsou definovány jako korelace znaků mezi dvěma nebo více stanovišti. Gezan a Muñoz (2014) je definují takto:

- Jsou relativním vyjádřením interakcí genotypu a prostředí (G x E)
- Mohou nabývat hodnot od 0 do 1
- Hodnota blíží se k nule znamená, že znak je v jednom prostředí velmi odlišný od stejného znaku v prostředí druhém
- Naopak hodnota blíží se k 1 napovídá, že sledované znaky jsou si na různých stanovištích velice podobné a např. potomstva budou na dvou lokalitách dosahovat srovnatelných genetických hodnot.

Následující rovnice představují průměrnou korelaci mezi lokalitami, za předpokladu, že jsou analyzovány více než dvě stanoviště (a = první stanoviště, b = druhé stanoviště)

$$rg_{B(a)}^2 = \frac{V_a}{V_a + V_{axs}} \quad rg_{B(b)}^2 = \frac{V_b}{V_b + V_{bxs}}$$

(a - první stanoviště, b - druhé stanoviště, $V_{axs} + V_{bxs}$ - odhad rozptylu lokality interakcí genotypu)

3.6.8. Vícekriteriální lineární modely

Pro aplikaci ve šlechtění lesních dřevin nabízejí vícerozměrné modely oproti svým protějškům s jedním znakem několik výhod. Například šlechtitelské hodnoty odhadnuté na základě vícerozměrných modelů pro znaky s nízkou dědivostí (jako je fitness a

plodnost) získávají vyšší přesnost díky využití jejich kovariance se znaky s vyšší dědivostí (jako jsou některé růstové a morfologické charakteristiky). I u vysoce dědivých znaků mohou být vícerozměrné analýzy přínosem, i když jejich výhoda zde není taková jako v předchozím případě. Genetické korelace lze také využít k předpovědi účinnosti nepřímé selekce na jeden znak s primárním cílem zlepšit jiný znak. Například pokud je výška snadno pozorovatelným znakem, který je vysoce korelovaný s objemovou produkcí, pak může být možné provést selekci na základě výšky, aby se v populaci efektivněji dosáhlo pozitivních změn v produkci (Isik et al., 2017). Jarvis et al. (1995) dodává, že v mnoha případech je vhodnější pro analýzu dat použít vícekritériální lineární model, a to zejména v případech, kdy je sledováno více znaků zároveň (např. objem, tloušťka, výška, tvárnost). Další využití tohoto modelu je v případech, kdy je sledován stejný znak, ale na více stanovištích zároveň (což bude řešeno i v této práci). V případě více stanovišť je se shodnými znaky v modelu nakládáno jako s různými proměnnými (Jarvis et al., 1995). White et al. (2007) toto dále poukazují na to, že hlavní doménou aplikace vícekritériálních smíšených lineárních modelů jsou případy, kdy jsou data z více stanovišť zvažována jako zcela odlišné proměnné (i v případě stejného znaku). Toto zvyšuje přesnost následného odhadu šlechtitelských hodnot pro každé stanoviště (zejména díky zohlednění více stanovišť zároveň). Další výhodou je predikce informace o znaku, který měřen nebyl (tzn., že měřený znak může zmenšit chybu odhadu šlechtitelské hodnoty znaku jiného).

Aplikace vícekritériálních lineárních modelů je v lesnické genetice nejvhodnější, pokud existují náznaky, že prostředí výrazně interaguje s genotypy daného znaku. Těchto případů existuje v praxi několik (White et al., 2007):

- Heritabilita sledovaného znaku se na různých stanovištích výrazně liší;
- Stanoviště jsou měřena ve více věkových kategoriích;
- Interakce genotypu a fenotypu probíhá na více různých úrovních nebo mezi různými páry stanovišť

Přínosů vícekritériálních modelů v lesnické genetice je dle Gezan a Muñoz (2014) celá řada:

- Zpřesňují odhad šlechtitelských hodnot
- Umožňují odhad korelace mezi sledovanými znaky

- Pomáhají odhadnout šlechtitelské hodnoty pro vlastnosti, které nebyly měřeny (ale je nutné je korelovat)
- Mohou být použity pro kombinaci různých zdrojů dat
- Jsou schopny generovat více různých druhů matic
- Vhodnost použití v případech, kdy již proběhla selekce založená na konkrétním znaku

Kromě toho jsou vícerozměrné modely schopny zohlednit implicitní strukturu selekčního procesu, podle níž mohou být jedinci vyřazováni postupně na základě řady znaků v průběhu jejich života, takže údaje nechybí náhodně, ale chybí častěji u později zaznamenaných znaků. V tomto a dalších případech, kdy mohou jedincům chybět údaje pro různé znaky, je vícerozměrná analýza schopna lépe zohlednit chybějící údaje (což se velmi často právě v lesnictví uplatňuje). Specifickým typem vícerozměrné analýzy je také analýza opakovaných měření jednoho znaku ve více časových bodech (Isik et al., 2017).

Vícerozměrné analýzy sice evidentně nabízejí řadu výhod, ale za cenu zvýšené výpočetní náročnosti. Paměťové nároky na REML analýzu vícerozměrných modelů se poměrně rychle zvyšují, zejména pokud je v modelu zahrnuto několik náhodných efektů a zvyšuje se počet odhadovaných parametrů. Také konvergence ke globálně optimálním hodnotám parametrů je u MET modelů obtížnější a algoritmus může konvergovat k lokálnímu optimálnímu řešení, které není nejlepší. Proto se volba počátečních hodnot rozptylů a kovariancí ve vícerozměrných modelech stává důležitější. Jako pravidlo se doporučuje nejprve provést počáteční modely analýzy jednoho znaku a poté použít odhady komponent rozptylu z jednorozměrných modelů jako výchozí hodnoty pro následné vícerozměrné modely. Jednorozměrné odhady komponent rozptylu slouží také jako užitečná kontrola toho, zda vícerozměrný model poskytuje rozumné odhady parametrů. U některých složitých modelů může pomoci provést analýzy s různými výchozími hodnotami a vyhodnotit shodu různých průběhů (Isik et al., 2017).

Základní rovnice pro vícekritériální lineární modely je podobná jako u základního lineárního modelu (Isik et al., 2017):

$$\mathbf{Y}_{ij} = \mathbf{X}_{ij} + \mathbf{Z}_u + \mathbf{e}_v$$

($\mathbf{Y}_{ij}$ –vektor naměřených fenotypů pro dvě stanoviště, $\mathbf{X}$ – přiřazovací matice pro fixní efekty, $\mathbf{X}_{ij}$ – vektor pro odhadované fixní efekty obou stanovišť, $\mathbf{Z}$ – přiřazovací matice pro náhodné efekty, $\mathbf{u}$ – vektor pro odhadované náhodné efekty, $\mathbf{v}$ - vektor reziduí)

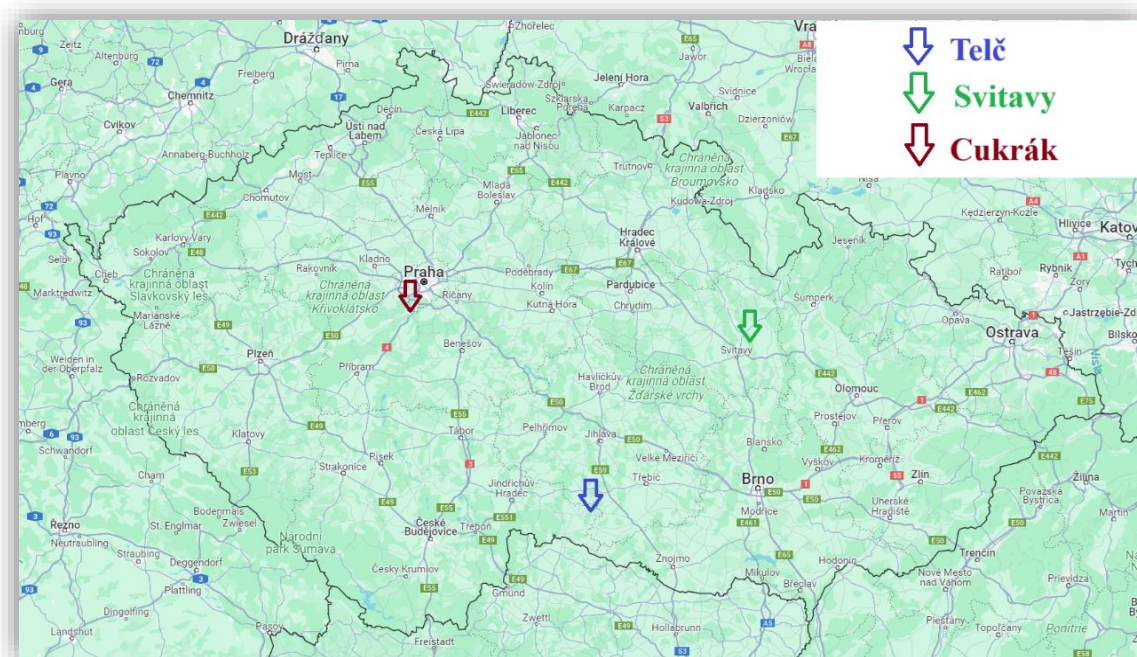
Někdy mohou edafo-klimatické údaje v kombinaci s výsledky analýz dat naznačit logické seskupení do podskupin testovacích lokalit. V tomto případě lze údaje pro jakýkoli znak v rámci skupiny testovacích lokalit považovat za jedinou proměnnou, zatímco údaje z lokalit ze skupiny testovacích lokalit se v analýze považují za různé proměnné. Tento přístup je vhodný v případě, že existuje vysoká interakce genotyp x prostředí (G x E) mezi testovacími lokalitami. Vícerozměrné smíšené lineární modely jsou nejflexibilnější a nejvýkonnější pro genetické výpočty, nicméně jsou také nejobtížnější na specifikaci, výpočet jako takový a interpretaci (Boldman et al., 1993; Mrode, 1996).

V budoucnu by se tyto modely mohly uplatnit zejména pro následující případy: analýzy kvantitativních genetických dat z terénních experimentů; analýzu genetických markerů; analýzu genetických markerů a dat z terénních QTL; kombinaci dat z kvantitativních znaků s daty QTL a markerů (Hofer a Kennedy, 1993).

4. Metodika práce

K získání podkladů pro tuto disertační práci bylo využito několik výzkumných ploch v rámci ČR (viz. Obrázek č. 2.). Metodika práce byla poměrně komplexní, protože hlavním cílem celého výzkumu bylo propojit spektrální znaky se znaky růstovými se zahrnutím jejich interakce s prostředím. Dalším cílem bylo posoudit posun heritability růstových a spektrálních znaků v rámci let a zhodnotit podrobně prostorovou variabilitu testovaných ploch. V neposlední řadě byly posuzovány i genetické korelace napříč plochami a znaky.

Za účelem zpřesnění metod statistických analýz a optimalizace výběru lineárních smíšených modelů bylo použito několik zkusných ploch se dvěma druhy našich hospodářsky nejvýznamnějších dřevin (smrk ztepilý a borovice lesní). Tyto plochy byly vybírány s důrazem na jejich experimentální design a lokalizaci v rámci republiky.

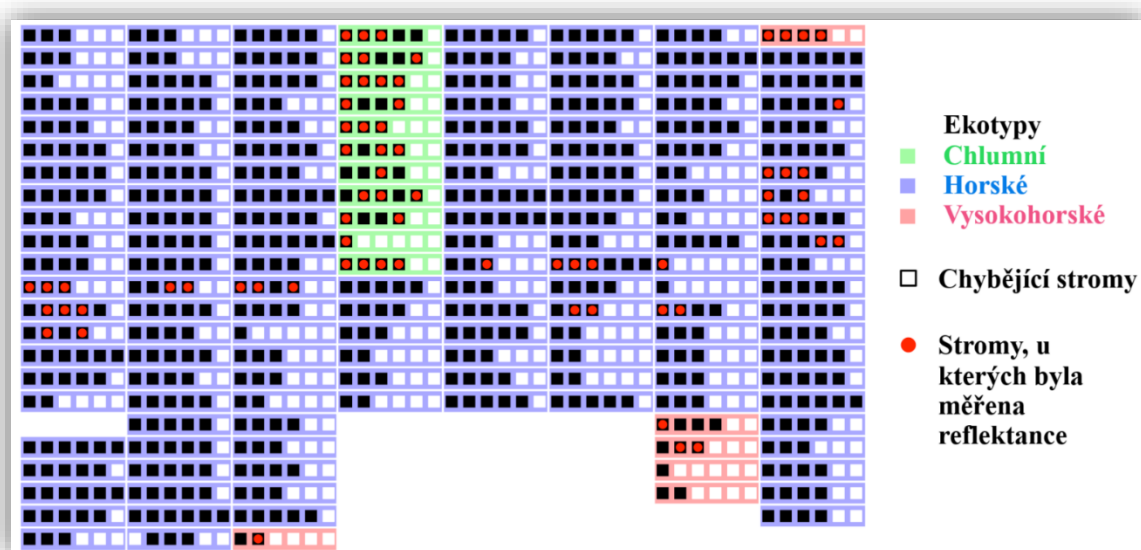


Obrázek č. 2 Přehledová mapa ČR se zákresem umístění výzkumných ploch (Google Mapy).

4.1. Popis ploch a postup sběru dat

4.1.1. Výzkumná plocha Cukrák

Pro první experiment byla použita unikátní výzkumná plocha, která byla založena v ČR (WGS84 N49°56.37', E 14°20.96') v roce 1970 (Šindelář, 1975). Vegetativně namnožený materiál, který byl použit pro založení této plochy, pochází z několika různých porostů smrku ztepilého z celé republiky. Roubovanci byly vysázeny jako klonové řady. Tato plocha je jedinečná v tom, že reprezentuje všechny morfotypy (ekotypy) smrku ztepilého (viz. Obrázek č. 3), které se u nás vyskytují. Tyto morfologické formy si zachovávají některé charakteristické znaky, které odpovídají jejich původu. Genotypy ekotypu *acuminata* pocházejí z nadmořské výšky 360 m.n.m., *europaea* z nadmořské výšky 770–775 m.n.m. a *obovata* z nadmořské výšky 1145–1175 m.n.m. Výzkumná plocha se nachází v nadmořské výšce cca 330 m.n.m., skalní podloží tvoří hlinité fylitové břidlice s částečným zastoupením sprašů a slínovců, půda je charakterizována jako středně hluboká kambizem na silně skeletovitých bázích. Průměrná výška stromů na ploše (2020) je 20,6 m a průměrná výčetní tloušťka je 33,1 cm.



Obrázek č. 3 Design výzkumné plochy Cukrák (Hejtmánek et al., 2022)

4.1.1.1. Odběr vzorků a měření reflektance

Z každého stromu byl odebrán jeden vzorek (větev dlouhá cca 30 cm) za pomoci teleskopických nůžek. Větve byly odebírány z jižní části korun ve výšce 5-8 m, což odpovídá zastíněné části koruny. Vzorky byly odebírány z 86 stromů ve dvou obdobích.

První sběr dat proběhl 25. května 2020 a druhá etapa 18. srpna 2020. V květnovém období nebylo nové jehličí ještě zcela dovyvinuto, proto do analýzy vstupovalo vždy jehličí loňské. Stromy byly vybírány náhodně, aby v objemu dat byly pravidelně zastoupeny všechny ekotypy napříč celou výzkumnou plochou. Všechny odebrané vzorky si zachovaly své specifické morfologické charakteristiky. Termíny sběru byly stanoveny na základě aktuálních klimatických podmínkách s důrazem zejména na aktuální míru vodního stresu. Klimatická data vstupující do tohoto experimentu pochází z meteorologické stanice Praha Libuš (cca 10 km od zkusné plochy). Před prvním odběrem dat byla průměrná teplota vzduchu 12,4 °C a před druhou fází 22,6 °C. Průměrný úhrn srážek cca týden před sběrem dat byl v obou obdobích téměř stejný, nicméně nutno dodat, že v srpnu při sběru vzorků a den před ním pršelo téměř celý den.

Informace o spektrální odrazivosti byly získány z jehlic jako obousměrného činitele odrazu. Odrazivost byla měřena mezi 350 a 2500 nm pomocí spektrometru ASD FieldSpec 4, který byl připojen ke kontaktní sondě (ASD Plant Probe) s kruhovým zorným polem 133 m² při $d = 11$ mm (Schaeppman-Strub et al., 2006; Čepel et al., 2018). Spektrální odrazivost byla normalizována vůči 99 % bílému referenčnímu panelu Spectralon. FieldSpec byl nastaven na hodnotu 15, aby nedocházelo k přehřívání listů a doba integrace byla nastavena na 136 ms (Eitel et al., 2006). U každého stromu byla vybrána větev, která byla určena pro sběr dat a následně bylo vybráno několik (8-12) výhonů s jehlicemi a ty byly umístěny do Petriho misky. Následně byl materiál pětikrát naskenován. Černý povrch na dně Petriho misky byl nastaven tak, aby se eliminoval spektrální šum z okolního prostředí. Na základě těchto pěti měření byl pro každý z nich stanoven medián vlnové délky. Následně byly vypočteny indexy odrazivosti pomocí balíčku `hsdar` v R (Lehnert et al., 2019). Kalkulované indexy byly předem vybrány na základě jejich informační hodnoty a předpokládané heritability.

4.1.2. Výzkumná plocha Telč a Svitavy

Pro druhou část výzkumu byly použity shromážděná data ze dvou dalších testovacích ploch. První výzkumná plocha se nachází poblíž města Svitavy (WGS84 N 49°49.216'; E 16°33.007') s nadmořskou výškou 502 m n. m. a druhá výzkumná plocha se nachází poblíž města Telč (WGS84 N 49°04.549'; E 15°30.778'), které leží přibližně v 571 m n. m. Místa jsou od sebe vzdálena přibližně 200 km. Obě plochy byly založeny na podzim roku 2018. Experiment byl sestaven v designu randomizovaného neúplného

bloku se čtyřmi opakováními, přičemž v každém opakování bylo devět bloků (do každého bloku bylo náhodně přiřazeno šest rodin). V každém opakování je 54 parcel, z nichž každá má rozměry 4x6 m. Každá parcela obsahovala 16 sazenic konkrétního polo-sesterského potomstva. Na lokalitě Telč bylo z prostorových důvodů nutné experimentální plochu založit v obdélníkovém tvaru, nicméně design je stejný jako na lokalitě Svitavy. Za účelem porovnávání v rámci experimentu obsahoval každý blok jednu parcelu se sazenicemi nížinného ekotypu, která neměla žádné informace o rodokmenu. Celkem na obou lokalitách bylo vysázeno 3456 sazenic. Jako sadební materiál byly použity sazenice borovice lesní, které vznikly volným sprášením z celkem 53 mateřských stromů pocházejících ze semenného sadu první generace (design viz. Obrázek č. 4 a 5). Semenný sad má pracovní jméno "Nad Damníkovem" (WGS84 N 49°51'46.8"; E 16°32'53.6"). Tento semenný sad slouží zdroj a ochrana genofundu borovice lesní ex-situ z původního zastoupení borovice lesní z CHKO Žďárské vrchy v centru Českomoravské vrchoviny. Dále byly použity sazenice místního původu, pro reprezentaci nížinného ekotypu ve studii.

3	17	53	39	29	15	14	21	1	33	35	42	22	14	9	54	36	20	17	33	26	4	46	9
48	30	33	23	35	6	24	45	29	28	51	17	47	27	11	52	16	40	18	40	7	50	29	38
38	54	20	4	2	27	4	38	43	12	44	41	8	7	49	43	41	13	19	47	11	35	32	13
51	24	21	31	36	42	26	31	52	32	19	25	45	28	48	34	21	29	14	52	31	48	23	12
8	25	40	52	7	10	8	13	6	39	36	30	5	17	6	12	44	23	20	44	43	36	41	10
9	18	1	50	46	28	3	53	10	47	2	11	15	53	51	4	37	30	25	15	27	45	8	54
19	13	44	43	11	45	16	9	34	22	20	49	32	50	46	39	18	38	42	2	37	6	30	5
5	49	47	26	37	22	5	23	15	46	18	48	42	3	19	35	2	26	21	49	16	28	39	1
12	14	16	34	32	41	50	27	40	54	37	7	33	25	31	24	1	10	34	53	24	3	51	22

Obrázek č. 4 Design výzkumné plochy Telč

3	17	53	39	29	15	14	21	1	33	35	42
48	30	33	23	35	6	24	45	29	28	51	17
38	54	20	4	2	27	4	38	43	12	44	41
51	24	21	31	36	42	26	31	52	32	19	25
8	25	40	52	7	10	8	13	6	39	36	30
9	18	1	50	46	28	3	53	10	47	2	11
19	13	44	43	11	45	16	9	34	22	20	49
5	49	47	26	37	22	5	23	15	46	18	48
12	14	16	34	32	41	50	27	40	54	37	7
22	14	9	54	36	20	17	33	26	4	46	9
47	27	11	52	16	40	18	40	7	50	29	38
8	7	49	43	41	13	19	47	11	35	32	13
45	28	48	34	21	29	14	52	31	48	23	12
5	17	6	12	44	23	20	44	43	36	41	10
15	53	51	4	37	30	25	15	27	45	8	54
32	50	46	39	18	38	42	2	37	6	30	5
42	3	19	35	2	26	21	49	16	28	39	1
33	25	31	24	1	10	34	53	24	3	51	22

Obrázek č. 5 Design výzkumné plochy Svitavy

4.1.2.1. Měření růstových znaků

Na obou lokalitách byly měřeny výšky stromů v letech 2021 (věk 5 let) a 2022 (věk 6 let), čímž byly zároveň získány přírůsty mezi těmito roky. Výška stromů byla měřena v cm za pomoci stavitelné výškové tyče. Zároveň byla určována aktuální mortalita na dané ploše.

4.2. Metodika statistické analýzy a zpracování dat

Pro veškeré statistické analýzy a vizualizace výsledků této disertační práce byl použit software R verze 3.5.0 (R Core Team, 2022) a knihovna ASReml pro R verze 4 (Butler et al., 2017). Pro předchozí úpravy a třídění dat byl také použit program Microsoft Excel (Microsoft Corporation, 2018).

4.2.1. Analýza plochy Cukrák

4.2.1.1. Reflektance

Pro vyhodnocení sledovaných znaků byl použit lineární smíšený model v následujícím tvaru. Bylo uvažováno několik modelů, přičemž jsme porovnávali nezávislé či autoregresní modely se zahrnutím polynomů druhého řádu nebo bez nich.

Nejlepší model byl vybrán na základě testů poměru věrohodnosti (LRT) a aproximovaných F-testů (Isik et al., 2017).

$$y = 1\mu + X_1\beta_x + X_1\beta_y + Z_c + e$$

(y – vektor fenotypových měření, μ – celkový průměr, β_x a β_y – fixní efekty spojené s ortogonálními efekty, c – náhodný klonální efekt, e – náhodný vektor chyb, X a Z – vektor tzv. jedniček a přiřazovací matice pro související fixní i náhodné efekty)

4.2.1.2. Heritabilita

Dále byla odhadována heritabilita v širším smyslu (H^2) za použití následujícího vzorce.

$$H^2 = \frac{\sigma_c^2}{(\sigma_c^2 + \sigma^2)}$$

(σ_c – genetická variabilita mezi klony, aproximované střední chyby byly získány Delta metodou)

4.2.1.3. Korelace

Pro odhad aditivní korelace mezi jednotlivými zkusnými plochami byl použit rozšířený dvou-faktorový (bivariační) model. Rovnice použitého modelu byla v následujícím tvaru:

$$y = X_{1t} + X_{1t}\beta_x + X_{2t}\beta_y + Z_{1tc} + Z_{2u} + e$$

(y – vektor fenotypových měření, t – fixní efekt znaku, β_x a β_y jsou fixní efekty znaku polynomů druhého řádu vnořených v rámci znaků, c – klonální efekt, u – efekt polynomů vnořených do znaku, tento znak umožňuje specifikovat korelaci mezi pozorováními, G_c – varianční-kovarianční matice 2x2 s klonálními rozdíly a genetickou kovariancí mezi jednotlivými znaky)

4.2.1.4. Fotosyntetické pigmenty – extrakce a hodnocení vzorků

Jehlice z odebraných vzorků byly nastříhány nůžkami na menší kusy (pro snazší extrakci pigmentů) a spolu s mlecími kuličkami vloženy do 2 ml zkumavek. Vzorky byly vysušeny mrazem za pomoci kapalného dusíku a následně rozemlety na prášek (cca 5

minut při 30 Hz v mixážním mlýně MM400 - Retsch technology, Haan, Německo). Tento proces proběhl v případě nutnosti několikrát, dokud nebyl výsledný materiál zcela práškovitý.

Následně bylo naváženo 25 mg prášku do 2 ml mikro-centrifugační zkumavky (Eppendorf, Hamburg, Německo) za přimíchání 1 ml 80% (v/v) acetonu a 1 mg MgCO_3 . Vzorky byly vířivě promíchány po dobu 30–60 s a poté odstředěny (Eppendorf 5424R, Hamburg, Německo) při 13500 rpm po dobu 10 min. Poté byl přidán aceton do 10 ml do supernatantu. Absorbance byla měřena při 646, 663, a 470 nm pomocí spektrofotometru (Hach Lange DR6000, UV-VIS, Düsseldorf, Německo). Koncentrace pigmentu v extraktu byla vypočtena podle rovnic Lichtenthalera (1987) a vztažena k hmotnosti jehlic. Obsah pigmentů byl zjišťován pouze ze srpnového sběru vzorků z důvodu časové náročnosti extrakce.

4.2.2. Analýza plochy Svitavy a Telč

4.2.2.1. Vyhodnocení výšky stromů

Pro hodnocení výšek stromů byl použit lineární smíšený model (později označovaný jako model A) s následující rovnicí:

$$\mathbf{y} = \mathbf{1}\mu + \mathbf{X}_1\beta_x + \mathbf{X}_1\beta_y + \mathbf{Z}\mathbf{m} + \mathbf{e}$$

($\mathbf{y}$ – vektor dat, μ – celkový průměrný efekt, β_x a β_y – fixní efekty spojené s ekotypy a čtyřmi replikacemi v rámci obou studijních lokalit, $\mathbf{m}$ - mateřský obecný efekt kombinující schopnost, přičemž $\mathbf{m} \sim N(0, \sigma^2 \mathbf{I}_m)$, $\mathbf{e}$ - náhodný vektor chyb, přičemž $\mathbf{e} \sim N(0, \mathbf{R})$, $\mathbf{1}$ - symbol pro vektor jedniček, $\mathbf{X}$ a $\mathbf{Z}$ - designové matice spojené s fixními efekty, resp. náhodnými efekty, $\mathbf{I}_m$ - poskytuje identitní matici řádu m)

V rámci náhodného vektoru chyb je $\mathbf{R}$ matice rozptyl-kovariance reziduí vztahující se k jednotlivým polohám pole. Byly vyhodnoceny dvě formy matice $\mathbf{R}$, jedna předpokládá nezávislé chyby, tj. matice $\mathbf{R} = \sigma^2 \mathbf{I}_n$, a druhá zahrnuje oddělitelný autoregresní proces prvního řádu (AR1) spojený s řádky a sloupci experimentu.

Prostorové úpravy (auto-korelace) v rámci lokalit jsou definovány následující rovnicí:

$$\mathbf{R} = \sigma^2[\mathbf{AR1}(\mathbf{p}_{col}) \otimes \mathbf{AR1}(\mathbf{p}_{row})]$$

(σ^2 - reziduální rozptyl, $\mathbf{AR1}(\mathbf{p}_{col})$ a $\mathbf{AR1}(\mathbf{p}_{row})$ - představují autoregresní korelaci prvního řádu matice)

Bylo testováno několik různých modelů, které uvažovaly nezávislé nebo autoregresní chyby s polynomiálními funkcemi nebo bez nich. Nejlepší model byl vybrán na základě testů poměru věrohodnosti (LRT), Akaikeho informačního kritéria (AIC) a přibližných F-testů (Isik et al., 2017)).

Výše popsaný model jsme použili také při analýze za pomoci vícekritériálního modelu (MET) k odhadu aditivní genetické korelace mezi oběma studovanými lokalitami (později nazvaný model B). V tomto modelu byl vliv stanoviště přidán k fixním efektům. Kovariance mezi oběma lokalitami byla modelována pomocí korelační matice s heterogenní strukturou (CORGH). Jedná se rovněž o plně heterogenní genetickou korelaci parametrizovanou v termínech korelací namísto kovariance mezi prostředími (Isik et al., 2017).

4.2.2.2. Ekotypové průměry

Předpokládané střední hodnoty ekotypů a lokalit byly vypočteny pomocí funkce „predictPlus“ v softwaru R (balíček „asremlPlus“). Tato funkce odhadu hodnot také poskytuje informaci o nejmenším významném rozdílu (LSD), který byl použit k ověření rozdílů mezi ekotypy a lokalitami.

4.2.2.3 Heritabilita

Heritabilita v užším smyslu (h^2) byla odhadnuta pro každou proměnnou podle vzorce (aproximované střední chyby byly získány delta metodou):

$$h^2 = \frac{4\sigma^2 m}{(\sigma^2 m + \sigma^2 rep: block + \sigma^2 R)}$$

Dále byla heritabilita v užším smyslu (h^2) odhadnuta na základě rozšířeného MET modelu dle následujícího vzorce:

$$h^2 = \frac{4(\sigma_{mT}^2 + \sigma_{mS}^2)}{(\sigma_{mT}^2 + \sigma_{mS}^2 + \sigma_{rep:block(T)}^2 + \sigma_{rep:block(S)}^2 + \sigma_{R(T)}^2 + \sigma_{R(S)}^2)}$$

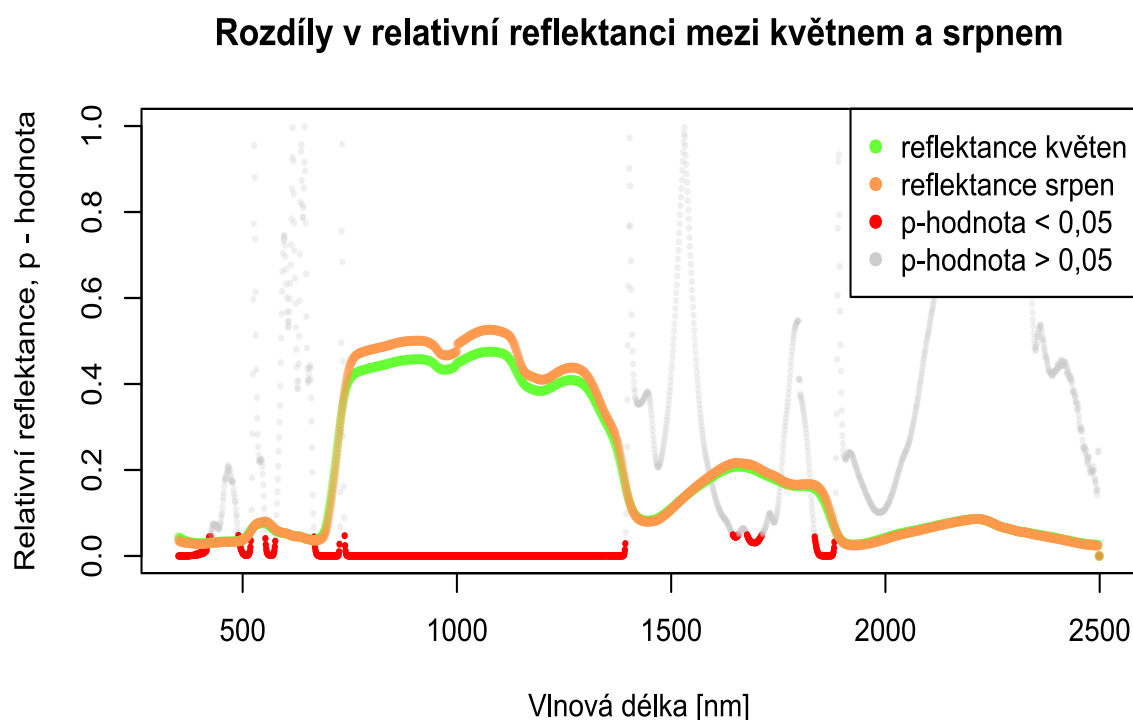
(σ_m^2 a σ_m^2 – značí náhodnou rodinnou variabilitu, **S** a **T** – zkratky pro lokality (S = Svitavy, T = Telč), $\sigma_{rep:block}^2$ – náhodná variabilita neúplných bloků vnořených do stanovišť, σ_R^2 – reziduální variabilita modelovaná pro obě lokality nezávisle na sobě (reziduální matice jsou modelovány jako přímý součet), $\mathbf{G}_{corr}$ – genetická korelace typu B)

5. Výsledky

5.1. Variabilita smrku ztepilého na ploše klonového archivu Cukrák

5.1.1. Sezónní variabilita

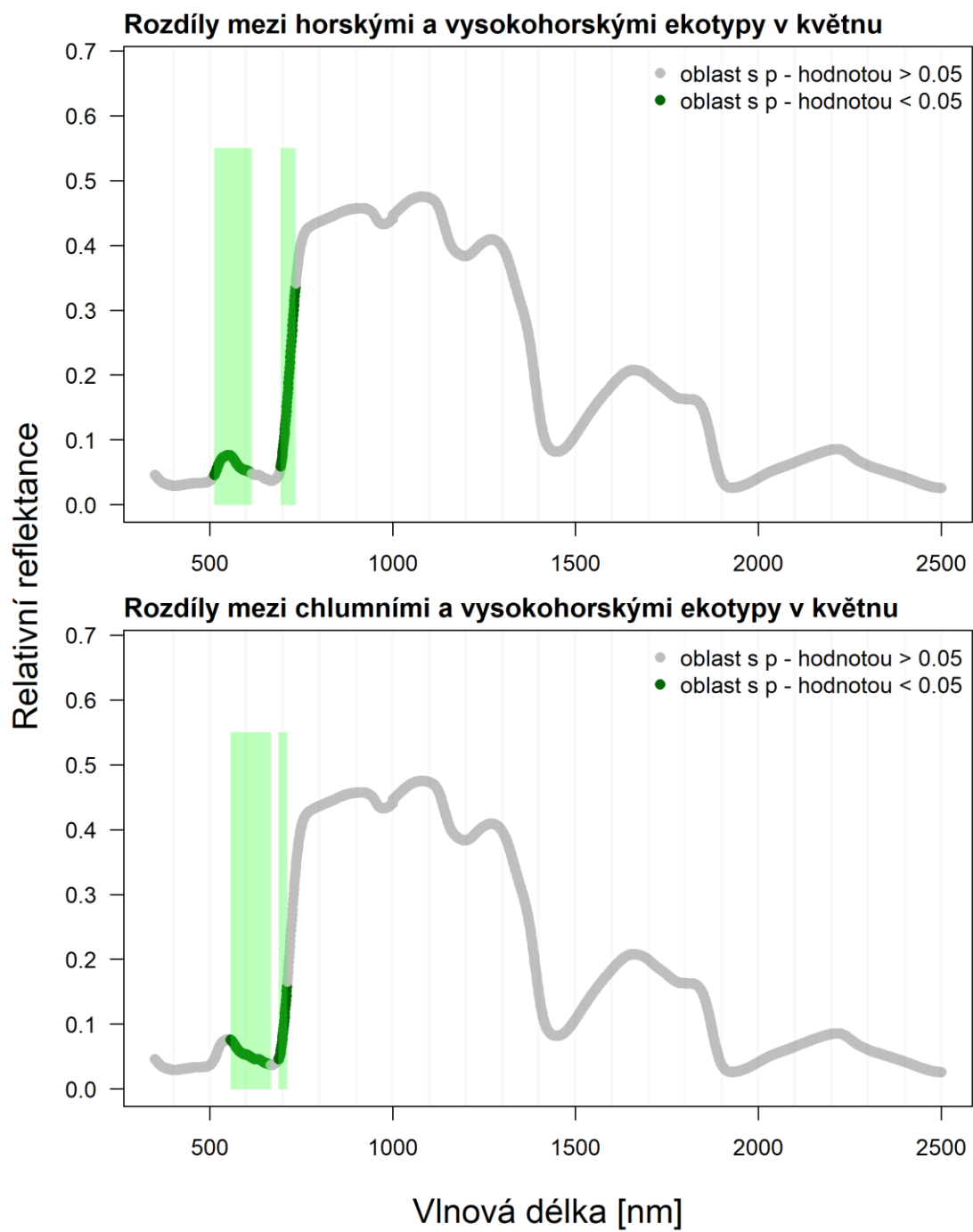
Byl zjištěn statisticky významný rozdíl mezi reflektancí jehlic v květnu a srpnu ve spektrálním rozsahu 700 až 1300 nm. Průměrná křivka odrazivosti v obou obdobích má téměř shodný tvar s výjimkou oblasti mezi 700 a 1300 nm. Dále bylo zjištěno několik širších oblastí vlnových délek, ve kterých se odrazivost v obou příslušných měsících na základě párového t-testu významně lišila (tyto oblasti s hodnotou $p < 0,05$ jsou: 350-415, 667-668, 720-1421, 1604-1657, 1844-1867 a 1888-1909 nm).



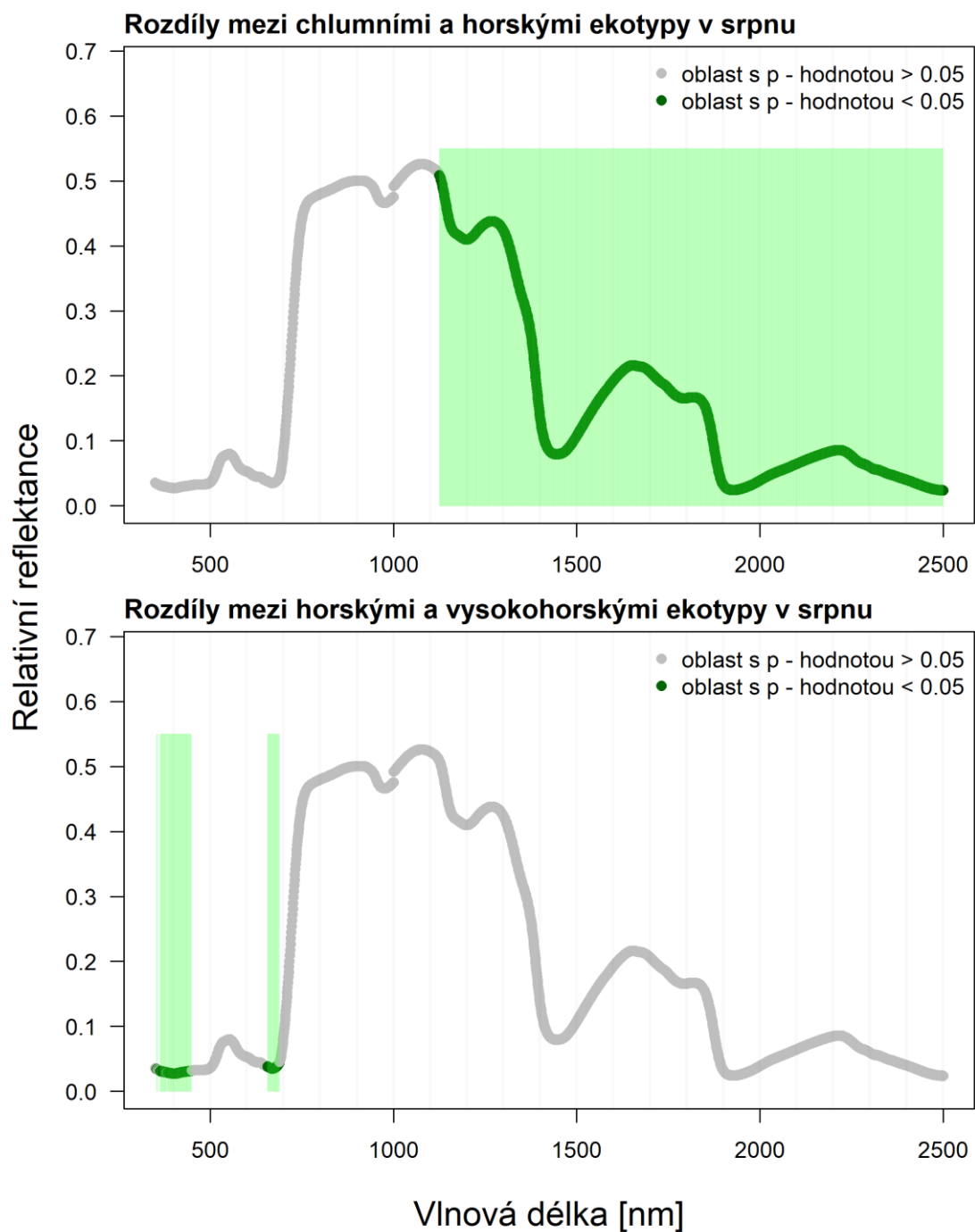
Graf č. 1 Rozdíly ve spektrální odrazivosti v rámci dvou měsíců

5.1.2. Ekotypová variabilita

V rámci experimentu byly zjištěny významné rozdíly mezi ekotypy ve spektrální odrazivosti (i když se většinou omezovaly na konkrétní části spektra), tyto výsledky byly ověřeny vícenásobným srovnáním LSD (tzv. rozdíly nejmenších čtverců). Tyto rozdíly byly obecně výraznější v druhém období sběru vzorků v srpnu. Párové rozdíly mezi ekotypy jsou však relativně specifické pro jednotlivé měsíce (Graf č. 2. a 3.).



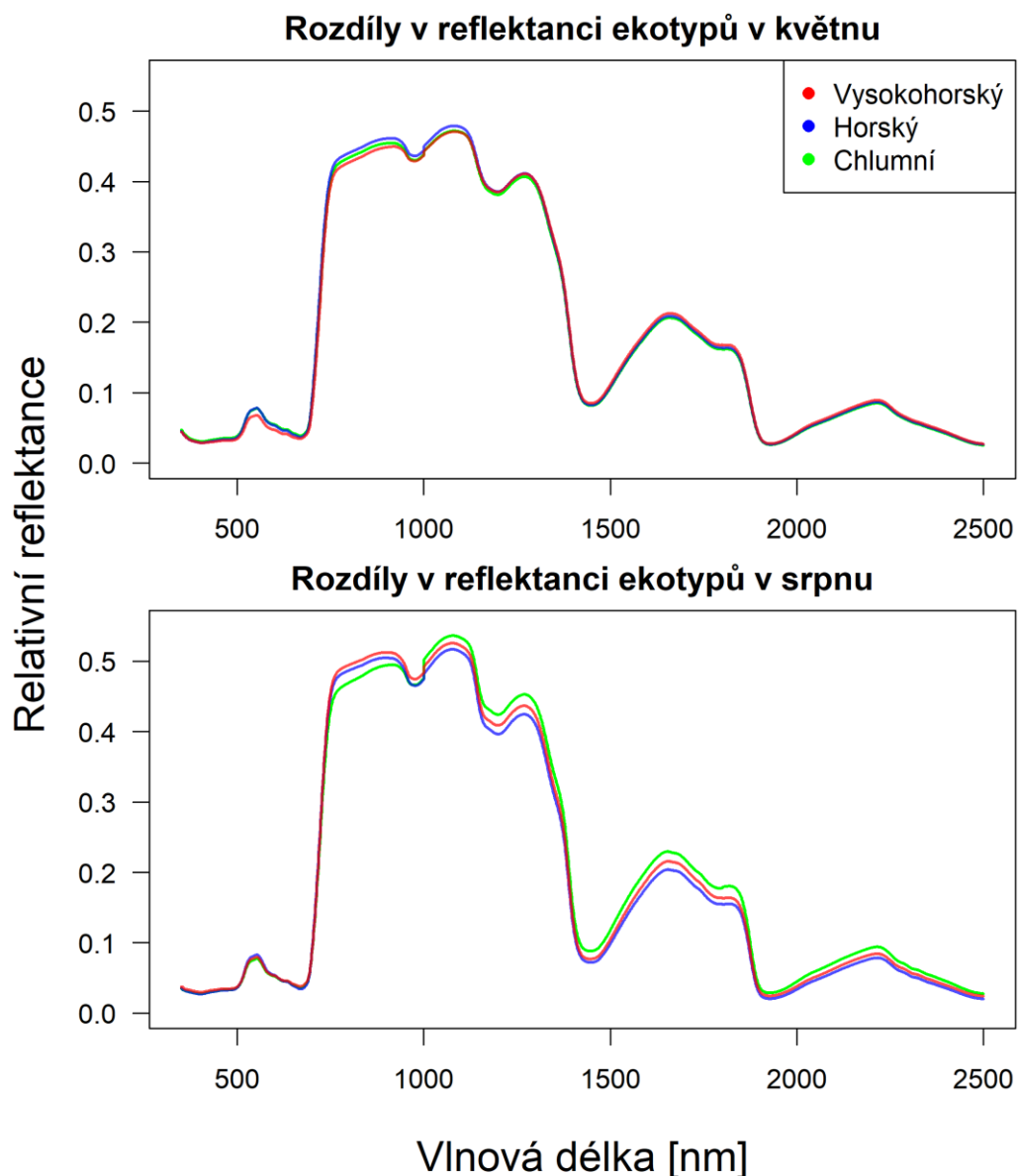
Graf č. 2 Párové rozdíly v reflektanci mezi ekotypy v květnu



Graf č. 3 Párové rozdíly v reflektanci mezi ekotypy v srpnu

Mezi horskými a vysokohorskými ekotypy jsou zjevné rozdíly v naměřené odrazivosti a vyskytovaly se v obou měsících. Tyto párové rozdíly se nacházely především ve spektrálních oblastech VIS (tzv. zelený vrchol) a RE (tzv. red edge) v květnu (Graf č. 2); a modré a červené oblasti v srpnu (Graf č. 3). Srovnáním spektrálních oblastí rozlišujících horské a vysokohorské ekotypy v srpnu byl zjištěn posun rozdílů

mezi nimi směrem k nižším vlnovým délkám. V květnu byl dále zjištěn významný rozdíl v odrazivosti mezi chlumními a vysokohorskými ekotypy, a to zejména v oblasti s vlnovými délkami 600-700, včetně RE (Graf č. 2). V srpnu byly rozdíly mezi horskými a vysokohorskými ekotypy stále přítomny, avšak v kratších intervalech vlnových délkách než v květnu (Graf č. 3). Chlumní vs vysokohorské ekotypy naopak nevykazovaly téměř žádné rozdíly v odrazivosti. Během srpnového odběru vzorků byl zaznamenán silný signifikantní rozdíl mezi ekotypy horskými a vysokohorskými a dále pak byla zjištěna poměrně rozsáhlá oblast signifikantního rozdílu mezi chlumními a horskými ekotypy v infračerveném spektru (1150-2500 nm). Pro další zobrazení celkových rozdílů mezi ekotypy v rámci měsíců byla stanovena průměrná reflektance pro každý z nich v květnu a srpnu (Graf č. 4). Z grafu níže je patrné, že rozdíly mezi ekotypy jsou více znatelné v srpnu.



Graf č. 4 Porovnání průměrné odrazivosti všech tří ekotypů mezi dvěma měsíci

Párové rozdíly mezi ekotypy týkající se všech studovaných parametrů jsou shrnuty v Tabulce č. 1. Byl zjištěn statisticky významný rozdíl v ekotypech (horský vs chlumní) v rámci všech třech pigmentů. Je třeba zdůraznit, že fotosyntetické pigmenty byly extrahovány pouze ze srpnových odběru vzorků. Proto se informace ohledně párových rozdílů v obsahu pigmentů týkají pouze srpnových dat. Ekotypy se dále významně lišily v celkové výšce (H) a výčetní tloušťce (DBH). Dalším významným rozdílem v párových kombinacích byla délka celková délka koruny stromu (LC). V případě výšky nasazení koruny (HC) byly párové hodnoty horských a vysokohorských

ekotypů přesně na hranici významného rozdílu (hodnota $p = 0,055$). Tabulka č. 2. zobrazuje rozdíly mezi ekotypy mezi všemi sledovanými růstovými znaky.

Tabulka č. 1 Statisticky významné rozdíly mezi ekotypy v rámci růstových znaků a obsahu fotosyntetických pigmentů (* - stupeň významnosti p hodnoty)

Ekotypové rozdíly ve sledovaných znacích

		horské vs chlumní	horské vs vysoko- horské	vysokohorské vs chlumní
Car		0,028 *	0,155	0,337
Chl-<i>a</i>		0,027 *	0,159	0,328
Chl-<i>b</i>		0,048 *	0,138	0,435
H	p - hodnoty	0,384	0,000 ***	0,001 **
DBH		0,228	0,003 **	0,033 *
HC		0,312	0,055	0,138
LC		0,467	0,000 ***	0,000 ***

Tabulka č. 2 Rozdíly mezi ekotypy v morfologii a růstu

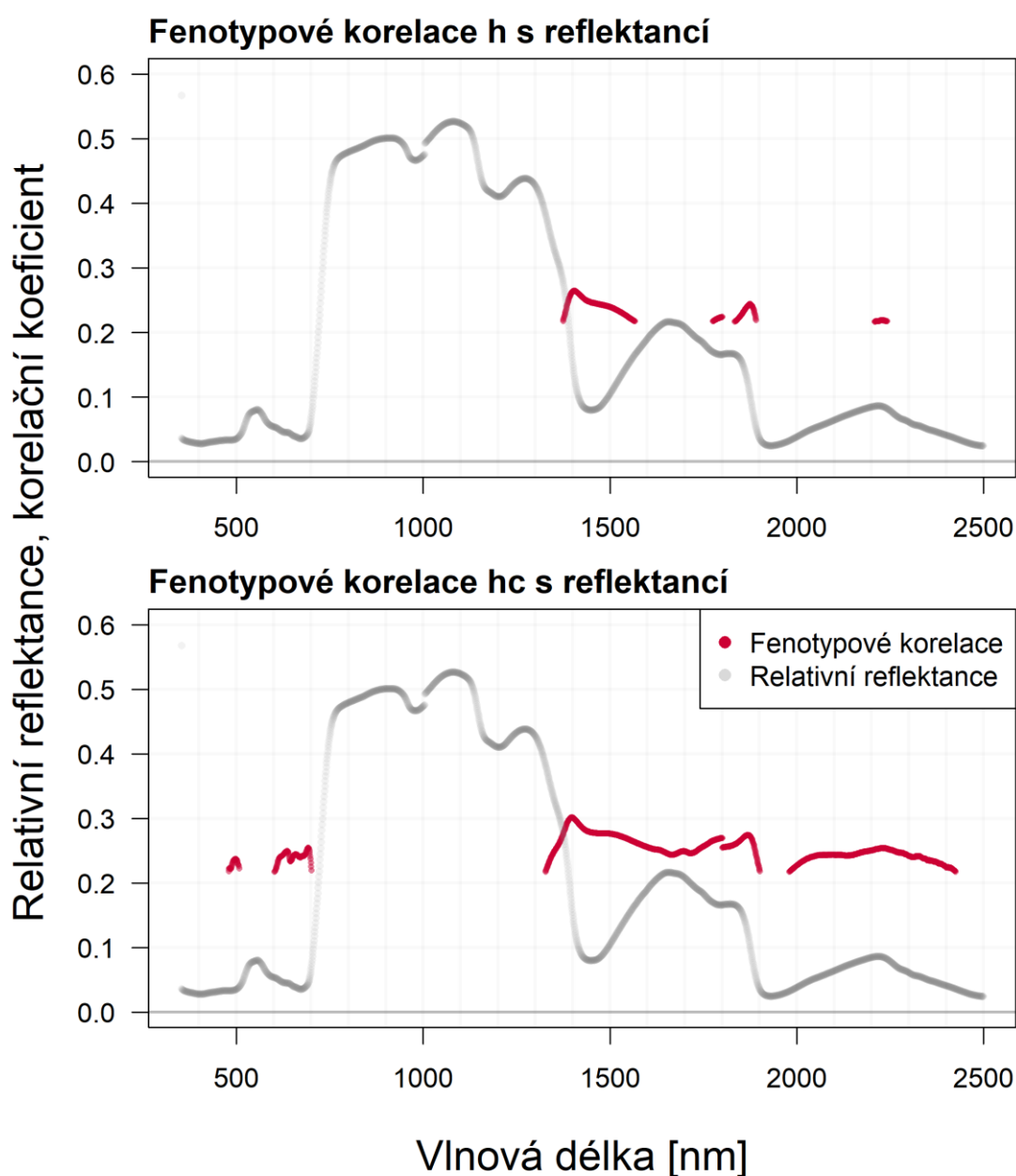
Popisná statistika růstových znaků ekotypů

Ekotypy	výčetní tloušťka (DBH)		celková výška (H)		výška nasazení koruny (HC)		délka koruny (LC)	
	průměr	SD	průměr	SD	průměr	SD	průměr	SD
chlumní	32,23	8,09	20,06	3,65	8,68	1,37	12,19	1,75
horské	33,58	7,27	20,66	2,86	8,52	1,59	12,28	2,44
vysokohorské	26,51	9,52	16,76	5,11	8,48	3,92	6,59	2,97

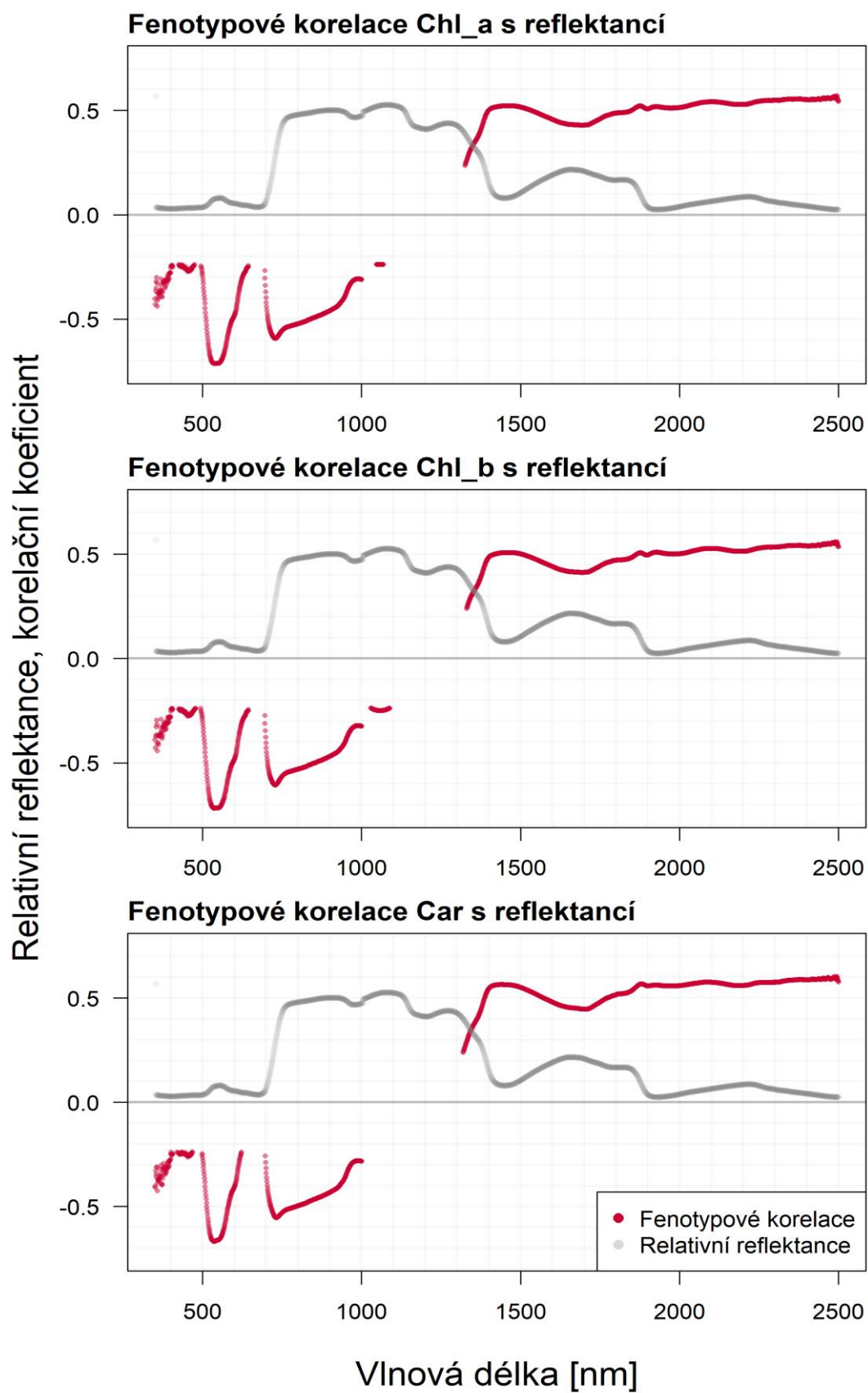
5.1.3. Fenotypové korelace

V rámci analýzy fenotypových korelací byly použity běžně používané vegetační indexy s jiným cílem než obvykle. Naším záměrem nebylo použít vegetační indexy (VI) jako prediktory biofyzikálních znaků jehličí, ale pouze jako dědičné znaky odvozené z hyperspektrální odrazivosti. Proto byly vybrány zejména indexy vykazující nejvyšší

odhadovanou heritabilitu (testovanou pomocí LRT). Dále byly studovány fenotypové korelace mezi těmito indexy, růstovými parametry a fotosyntetickými pigmenty. Všechny indexy odrazivosti (kromě TCARI2 vůči obsahu karotenoidů) vykazovaly významné (pozitivní nebo negativní) fenotypové korelace se obsahy pigmentů. Nicméně korelace pro lineární vztahy mezi dědičnými indexy a fotosyntetickými pigmenty jsou poměrně nízké (nejvyšší $R^2 = 0,59$ a $0,511$ byly zjištěny pro chlorofyly a DWSI4 a GI). H, HC a LC vykazovaly buď mnohem nižší, nebo nulové korelace s indexy odrazivosti.



Graf č. 5 Fenotypové korelace – reflektance vs h (výška stromu) a hc (výška nasazení koruny)



Graf č. 6 Fenotypové korelace – reflektance vs chlorofyl *a*, *b* a karotenoidy

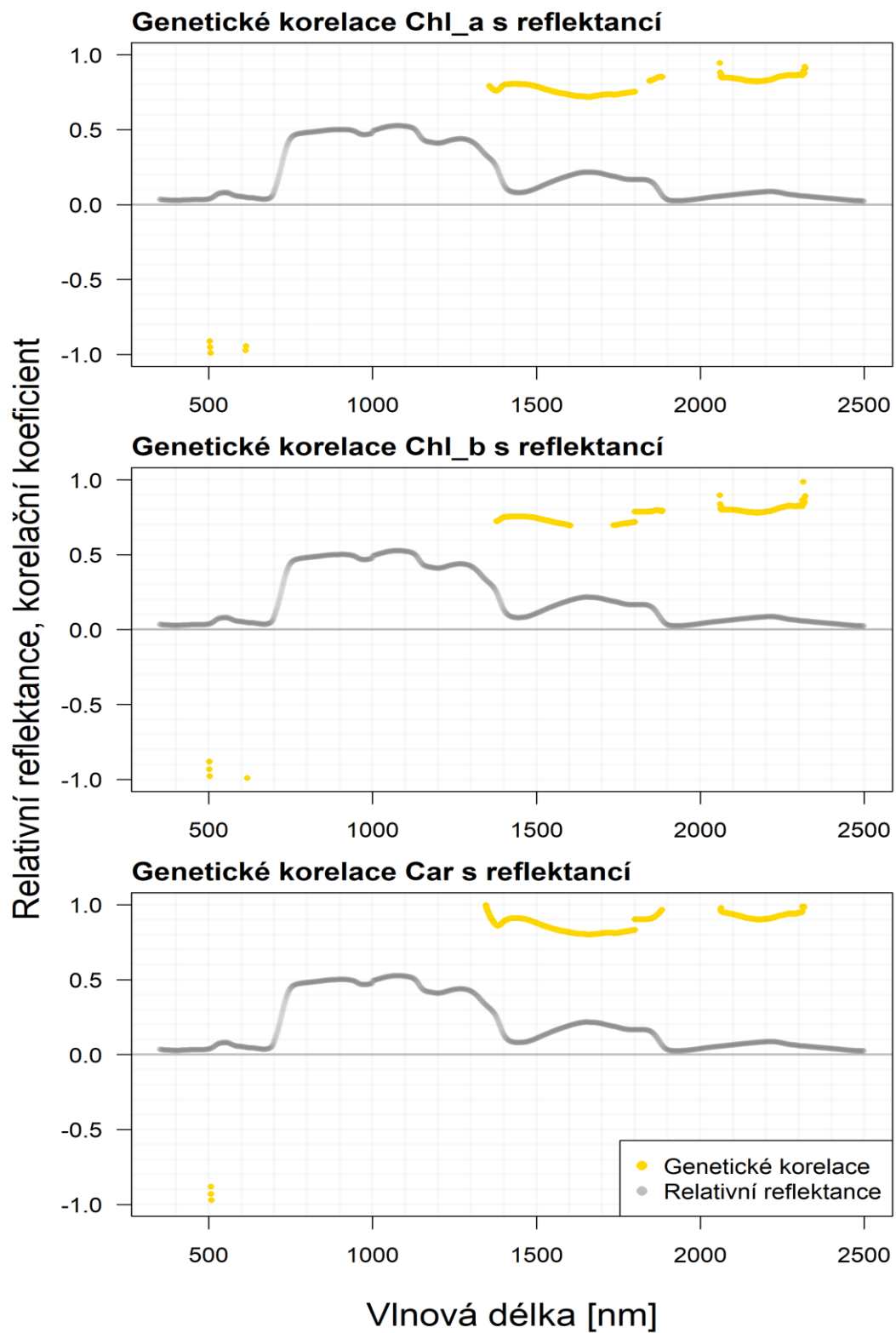
5.1.4. Genetické korelace

Genetické korelace mezi všemi dostupnými měřenými parametry jsou dále zobrazeny v Tabulce č. 3. Nejsilnější pozitivní korelace vykazují fotosyntetické pigmenty napříč jejich párovým srovnáním. Růstové parametry vykazují silné pozitivní korelace zejména mezi DBH, HC a LC. Zajímavé je, že všechny tři pigmenty byly relativně (ale ne významně podle rigorózní LRT) korelovány s délkou koruny (0,58 - 0,78), přičemž nejvyšší hodnota byla mezi Car a LC. Genetické korelace se sledovanými znaky jsou dále vizualizovány v grafech č. 7 a 8. V těchto grafech jsou žlutě zobrazeny oblasti spektra, kde byly korelace nacházely.

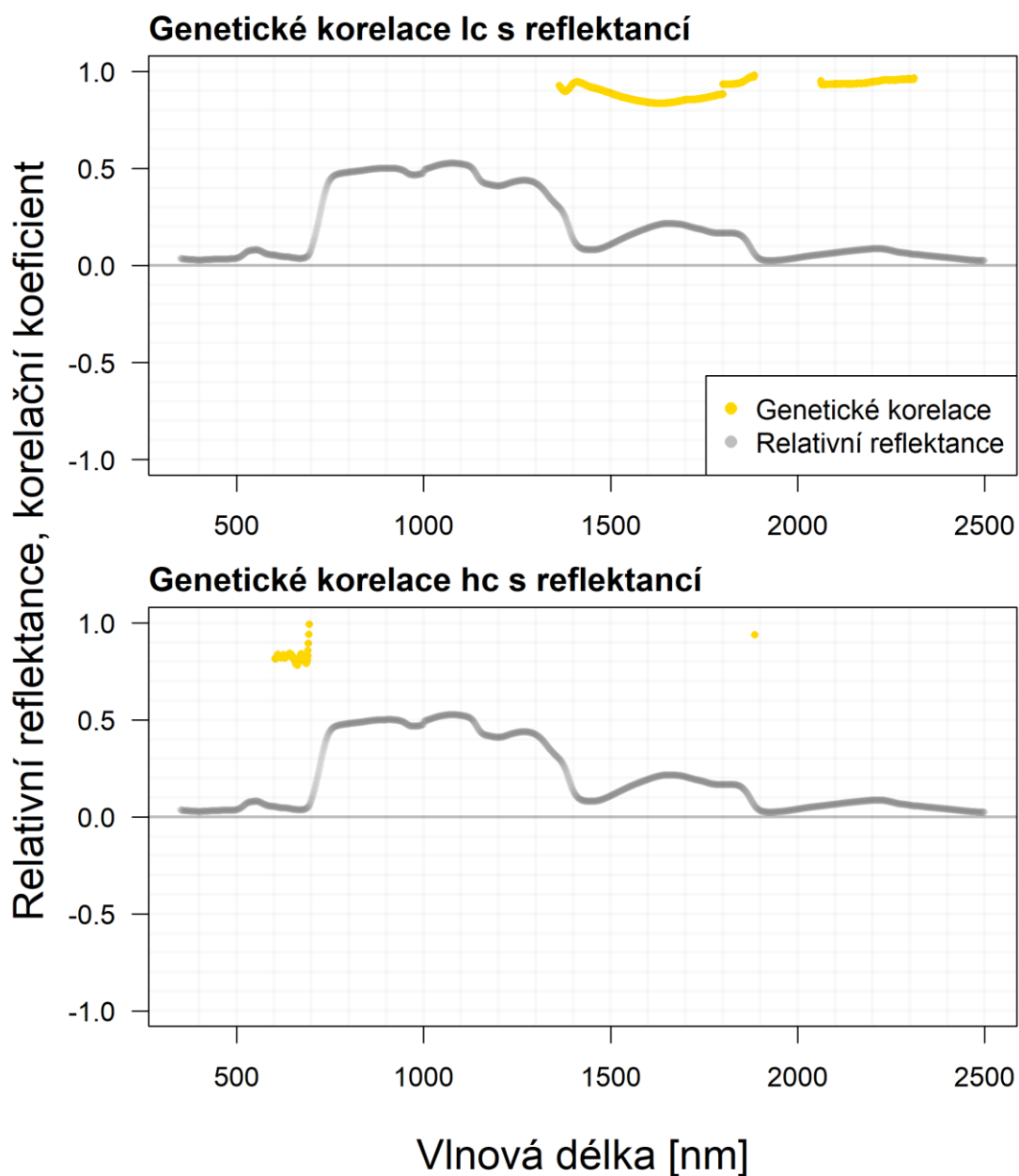
Tabulka č. 3 Genetické korelace napříč všemi sledovanými rozměry a fotosyntetickými pigmenty

Genetické korelace mezi sledovanými znaky

	Genetické korelace	SE
H vs DBH	0,999	B
H vs HC	0,816	0,065
H vs LC	0,998	B
DBH vs HC	0,367	0,114
DBH vs LC	0,998	B
Chl-<i>a</i> vs Car	0,998	B
Chl-<i>a</i> vs Chl-<i>b</i>	0,998	B
Chl-<i>b</i> vs Car	0,999	B
Chl-<i>a</i> vs LC	0,702	0,279
Chl-<i>b</i> vs LC	0,59	0,319
Car v LC	0,787	0,237



Graf č. 7 Genetické korelace fotosyntetických pigmentů (Chl-*a*, Chl-*b* a Car) s reflektancí



Graf č. 8 Genetické korelace – reflektance vs lc (délka koruny) a hc (výška nasazení koruny)

Všechny fotosyntetické pigmenty vykazují značnou pozitivní genetickou korelaci ve spektrální oblasti mezi 1357-1800 a 1845-2240 nm. V oblasti zeleného světla od 504 do 614 nm se dále objevují silné negativní korelace s minimem - 0,91, které sledují podobný vzorec pozorovaný u výše ilustrovaných fenotypových korelací. V oblastech 507-518 nm a 585-605 nm byly zjištěny silné negativní korelace (pod - 0,88). V oblastech 1313-1884 a 2060-2320 nm byly nalezeny vysoké pozitivní genetické korelace.

5.1.5. Heritabilita, indexy odrazivosti a korelace s nimi

Jako poslední krok analýzy byla odhadnuta heritabilita v širším smyslu (H^2) pro všechny sledované znaky a parametry. Některé znaky vykazují relativně vysokou heritabilitu, například reflektanční indexy GMI1 a SR3 dosahují stejného čísla a to 0,46. Nicméně chyba odhadu je zde 0,19, což je relativně vysoké číslo. Obecně se ale dá říci, že všechny odhadnuté heritability dosahují relativně vysokých čísel (Tabulka č. 4)

Tabulka č. 4 Odhadovaná heritabilita v širším smyslu (H^2) pro reflektanční indexy, obsah fotosyntetických pigmentů a růstové parametry

Odhadnutá heritabilita sledovaných znaků

Sledované znaky	Heritabilita	SE
CRI2	0,3	0,22
DWSI4	0,31	0,15
GI	0,32	0,15
GMI1	0,46	0,19
SR3	0,46	0,19
SR4	0,39	0,15
SR5	0,39	0,15
TCARI2	0,39	0,19
Chl-<i>a</i>	0,31	0,14
Chl-<i>b</i>	0,26	0,13
Car	0,29	0,11
LC	0,36	0,12
HC	0,41	0,07
H	0,41	0,14
DBH	0,33	0,06

5.2. Variabilita naměřených výšek borovice lesní v testech potomstvech Svitavy a Telč

5.2.1. Růstová diferenciacce mezi lokalitami

Na obou testovacích plochách byly porovnávány průměrné výšky stromů a jednotlivých ekotypů v rámci těchto lokalit (Tabulka č. 5). V této tabulce jsou uvedeny odhadnuté střední hodnoty pro obě lokality jednotlivě, včetně designových efektů lokalit, náhodných rodinných efektů a autoregresních chyb (předpovězených modelem A pro každou lokalitu zvlášť). I přes výraznou přítomnost plevelů a travin, které utlačují jedince na obou lokalitách, zůstala skutečná mortalita relativně nízká. Na zkusné ploše Svitavy činila mortalita pouze 5 % (mezi lety 2021 a 2022) a na druhé lokalitě Telč byla dokonce ještě nižší - 4 %.

Sofistikovanější model B (MET model) přinesl významný fixní efekt lokality ($p = 0,01$) pro výšku. Nicméně odhadnuté střední hodnoty v přírůstcích jsou od sebe vzdáleny pouze přibližně o jeden centimetr. Velikost účinku je tedy příliš malá na to, aby bylo možné ověřit jakýkoli významný rozdíl (na základě vyšší LSD 4,6). Podobné výsledky lze uvést i o průměrné výšce v roce 2021 (skutečný rozdíl 4 cm oproti LSD 6), resp. 2022.

Tabulka č. 5 Průměrný růst a přírůst v roce 2021 a 2022 (Svitavy a Telč)

Průměrný růst a přírůst v rámci dvou let

Rok	Testovací plocha Svitavy			Testovací plocha Telč		
	celá plocha	pahorkatinný ekotyp	náhorní ekotyp	celá plocha	pahorkatinný ekotyp	náhorní ekotyp
2021	112,1	121,2	102,9	116,1	133,1	99,0
2022	168,4	180,4	156,5	171,8	193,1	150,3
přírůst	57,5	61,5	53,6	56,1	61,1	50,9

5.2.2. Ekotypová variabilita

Ekotypy na obou sledovaných stanovištích (v rámci dvou let) vykazovaly statisticky významné rozdíly v průměrné výšce a přírůstu (viz p - hodnoty v Tabulce č. 6) Tyto ekotypové rozdíly se lišily napříč vzorkovacími sezónami 2021 a 2022. Párové rozdíly mezi ekotypy jsou specifické pro každou lokalitu, ale obecný trend se potvrdil v rámci let a lokalit. Zatímco pahorkatinný ekotyp vykazoval vždy rychlejší růst než náhorní ekotyp, nejvyšší rozdíly mezi ekotypy byly zaznamenány na testovací lokalitě Telč (zejména H22 s rozdílem téměř 50 cm). Rozdíly mezi ekotypy jsou statisticky významné u všech proměnných s výjimkou přírůstu na testovací lokalitě Svitavy. Nejvyšší významnost rozdílů lze pozorovat u výšky v roce 2021 (H21) a 2022 (H22) na testovací lokalitě Telč.

Tabulka č. 6 Rozdíly mezi ekotypy v naměřených výškách (Svitavy a Telč)

Vypočítané rozdíly mezi ekotypy v naměřených výškách

Testovací plocha Svitavy				Testovací plocha Telč		
	rozdíl (cm)	LSD	p-hodnota	rozdíl (cm)	LSD	p-hodnota
H21	18,3	12,5	0,003 **	34,1	9,3	4,11E ⁻¹⁰ ***
H22	23,9	20,8	0,022 *	42,8	14,2	9,96E ⁻¹⁰ ***
přírůst	7,8	9,4	0,107	10,2	6,8	0,002 **

5.2.3. Heritabilita v užším smyslu

Heritabilita v užším smyslu jako předstupeň potenciální odezvy na selekci byla nejprve hodnocena pro obě stanoviště zvlášť se zaměřením na roční variabilitu výšky a také pro porovnání genetické variability přírůstku na obou stanovištích. Tabulka č. 7 ukazuje porovnání heritability testovaných parametrů. Tyto výsledky jsou převzaty z modelu A (dvě lokality hodnocené samostatně, včetně designových efektů a prostorové autokorelace). Z obou lokalit je zřejmé, že heritabilita je vyšší ve druhém roce měření. Při porovnání testovaných ploch z hlediska variability heritability vykazuje plocha Svitavy vyšší čísla obecně než Telč. Odhadovaná heritabilita přírůstu dosahuje rovněž poměrně vysokých hodnot, na obou lokalitách přesáhla hodnotu 0,20. Zdá se tedy, že

přírůst je stabilnějším ukazatelem genetické variability než průměrná výška měřená každoročně na jednotlivých lokalitách. Kromě toho jsou rozdíly mezi lokalitami v heritabilitě přírůstu mnohem menší.

Tabulka č. 7 Odhad heritability v užším smyslu (h^2) pro obě plochy zvlášť – model A

h^2 – model A				
	Testovací plocha Svitavy		Testovací plocha Telč	
	heritabilita	SE	heritabilita	SE
H21	0,27	0,06	0,15	0,05
H22	0,35	0,08	0,19	0,06
přírůst	0,26	0,07	0,22	0,06

Tabulka č. 8 Odhad heritability v užším smyslu (h^2) pro obě plochy zároveň – model B

h^2 - model B		
	heritabilita	SE
H21	0,22	0,04
H22	0,28	0,06
přírůst	0,24	0,05

5.2.4. Prostorové auto-korelace v rámci testovacích ploch

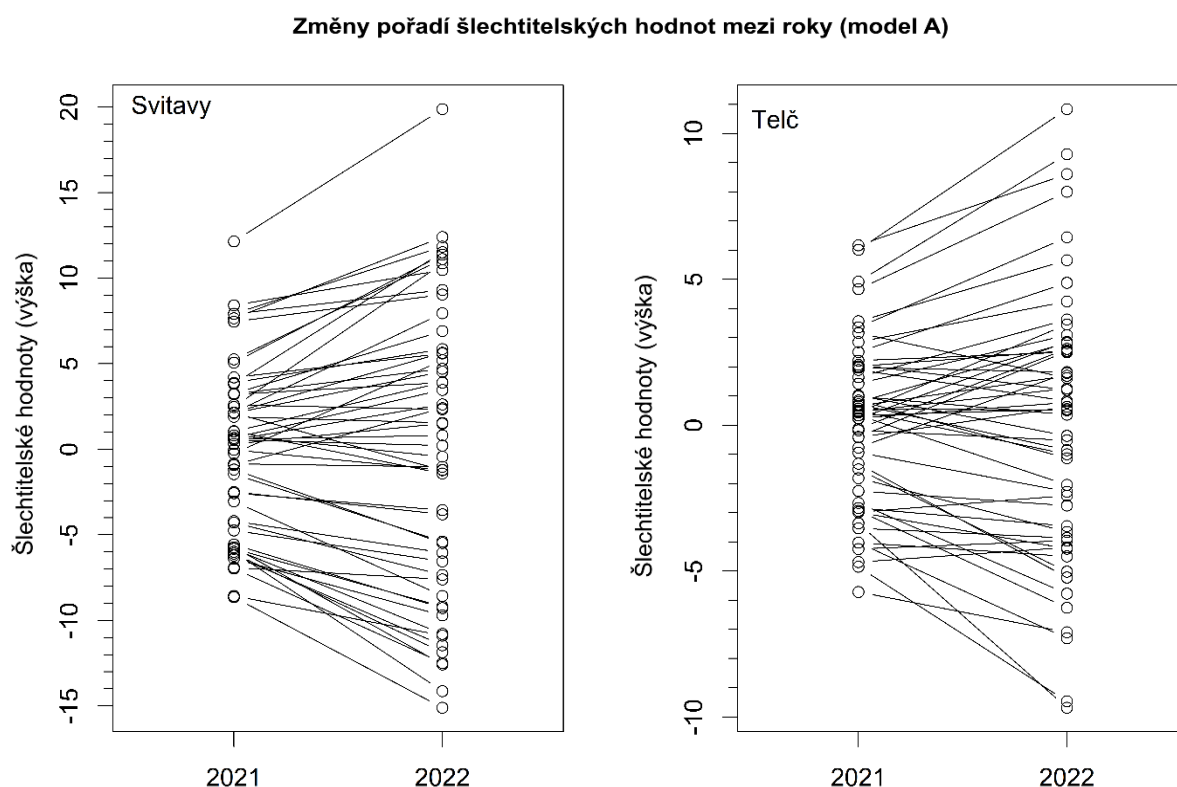
Aby byla zhodnocena případná variabilita prostředí v rámci designu neúplných bloků, byla vymodelována prostorová auto-korelace reziduí na obou lokalitách. Tato metoda se opírá o kompletní síť souřadnic, která byla k dispozici. Větší vliv prostorové heterogenity lokalit je na lokalitě Telč, kde byla zjištěna maximální korelace (0,21; SE 0,02) ve směru řádků u střední výšky 2022, následovaná prostorovou korelací středního ročního přírůstu (0,19; SE 0,02). Prostorové modely vykazovaly na obou lokalitách výrazně vyšší logaritmickou pravděpodobnost (ověřeno pomocí LRT) a AIC.

Tabulka č. 9 Zobrazení prostorových auto-korelací napříč oběma lokalitami

Prostorové auto-korelace				
Testovací plocha Svitavy				
		korelace	SE	z-ratio
H21	sloupec	0,02	0,02	1,29
	řádek	0,07	0,02	3,82
H22	sloupec	0,04	0,02	1,86
	řádek	0,12	0,02	6,40
přírůst	sloupec	0,04	0,02	1,93
	řádek	0,13	0,02	6,52
Testovací plocha Telč				
H21	sloupec	0,11	0,02	5,48
	řádek	0,16	0,02	7,81
H22	sloupec	0,11	0,02	5,18
	řádek	0,21	0,02	10,24
přírůst	sloupec	0,08	0,02	3,80
	řádek	0,19	0,02	8,84

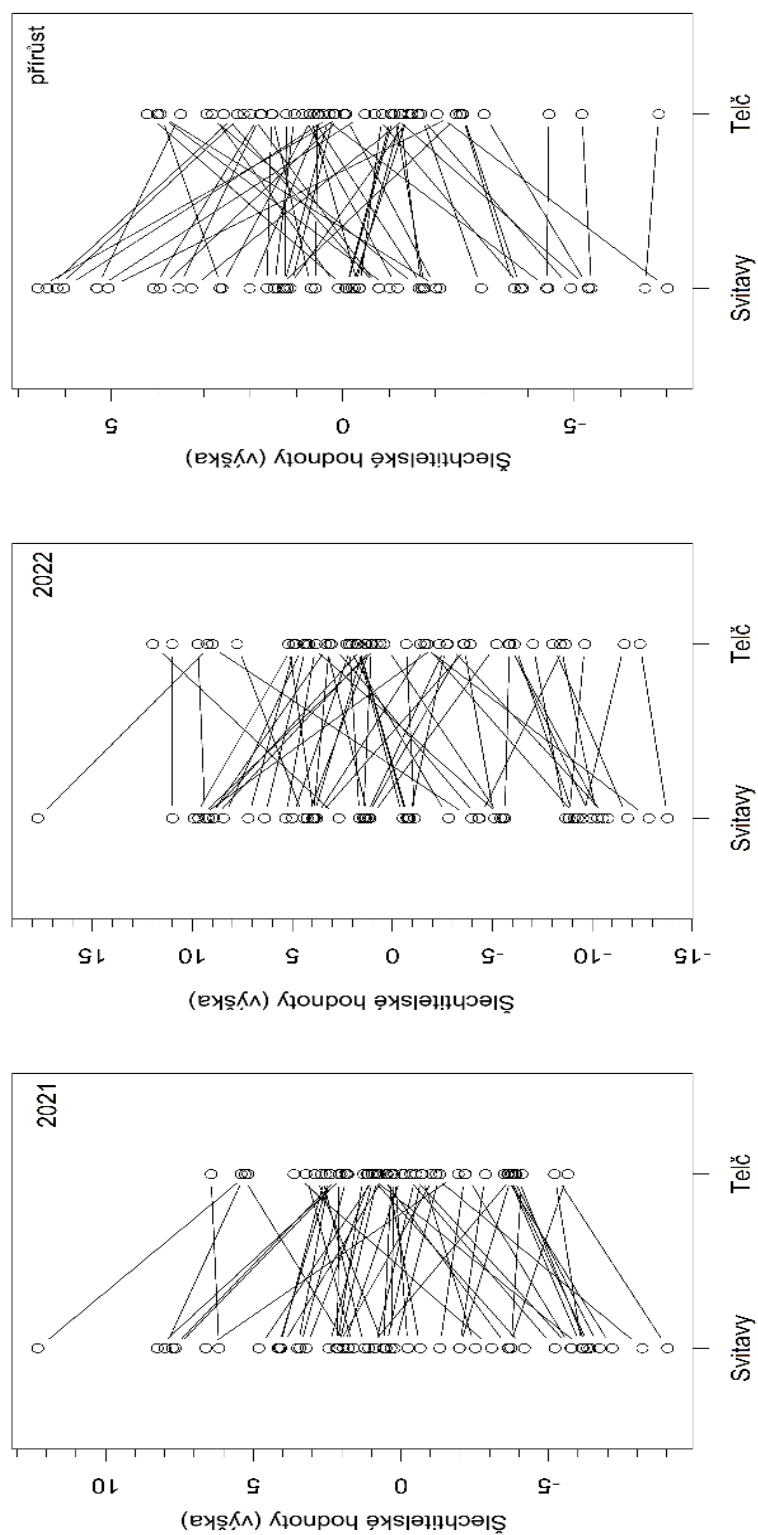
5.2.5. Šlechtitelské hodnoty rodičů

Grafy č. 9 a 10 znázorňují změny v hodnotách predikovaných šlechtitelských hodnot rodin v rámci jednotlivých let a lokalit. Sezónní změny v pořadí rodin byly poměrně výrazné, což lze přičíst relativně mladému věku zkoumaných rostlin. Druhý graf ilustruje, že na lokalitě Telč dochází k dramatictějším posunům mezi dvěma roky, což se projevuje častějším křížením linií. Za povšimnutí také stojí, že na lokalitě Svitavy zůstává na vrcholu žebříčku (beze změny pořadí) jedna rodina a to mateřský klon č. 20948.



Graf č. 9 Změny pořadí šlechtitelských hodnot mezi roky 2021 a 2022 vyhodnocené modelem A

Změny pořadí šlechtitelských hodnot vyhodnocené modelem B



Graf č. 10 Změny pořadí šlechtitelských hodnot rodičů mezi lokalitami vyhodnocené modelem B

6. Diskuze

6.1. Diskuze k hodnocení plochy klonového archivu Cukrák

6.1.1. Sezónní variabilita v odrazivosti

Je obecně známo, že hyperspektrální odrazivost dokáže reflektovat skutečné podmínky vegetace včetně lesních porostů a že tyto specifické rozdíly jsou časové a prostorové. V rámci obou dvou etap sběru dat (květen a srpen) byly zjištěny významné rozdíly (hodnota $p < 0,05$) v průměrné odrazivosti jehlic. Tyto odlišnosti se vyskytují v několika specifických oblastech spektra, s hlavními rozdíly mezi 720 a 1421 nm, což zahrnuje část spektra v blízkosti infračervené oblasti (NIR). Největší rozdíl byl zjištěn v oblasti 1050 nm (Graf č.1). Toto zjištění potvrzuje řada studií, které vysvětlují, že oblast NIR reaguje na mnoho strukturních parametrů rostlinných tkání (např. Rock et al., 1994; Slaton et al., 2001; Sánchez et al., 2012).

K tomuto detekovatelnému rozdílu v NIR částech spektra může docházet proto, že v květnu byly vzorky získány převážně z jehlic předchozího roku, zatímco aktuální „letošní“ jehlice jsme měřili při srpnovém odběru. Jinými slovy, vyšší odrazivost NIR ze srpnových vzorků může odrážet odlišné strukturní parametry jehlic z aktuálního roku oproti jehlicím z předchozí sezóny. Podobný trend poklesu odrazivosti, který je pravděpodobně zapříčiněn stárnutím jehlic byl zaznamenán u smrku ztepilého v několika různých experimentech (Hovi et al., 2017; Lhotáková et al., 2021). Zjevná nekonzistence ve stáří vzorků jehličí byla způsobena tím, že některé stromy v sezóně 2020 v našem dosahu (cca do 8 m nad zemí) nevytvořily nové výhony. Předpokládali jsme však, že nejmladší dostupné jehlice jsou fyziologicky nejaktivnější, jak se uvádí u řady dalších jehličnatých dřevin (Bernier et al., 2001; Jensen et al., 2015), a jsou tedy vhodné pro odhalení rozdílů ve fyziologických pigmentech a optických vlastnostech jehlic mezi studovanými ekotypy.

Další faktor, který má prokazatelný vliv na odrazivost v NIR je obsah vody v jehličí. Tato absorpční maxima vody se nacházejí zejména kolem 970, 1200, 1450 a 1930 nm (tyto spektrální oblasti odpovídají také několika našim intervalům s významnými rozdíly mezi daty odběru), v důsledku snižujícího se turgoru buněk během dehydratace (Peñuelas a Inoue, 1999). Přestože jsme obsah vody v jehlicích nekvantifikovali, dá se předpokládat dle mnoha zdrojů, že je přímo ovlivněn dostupnou

půdní vlhkostí. Navzdory vyššímu průměrnému úhrnu srážek zaznamenanému v srpnu (srpen - 4,3 mm, květen - 2,6 mm) byla dostupná vlhkost na konci léta pravděpodobně mnohem nižší, protože několik dní před srpnovým odběrem nebyly na dané lokalitě žádné vydatné srážky. Nicméně průměrná teplota byla v srpnu znatelně vyšší (20,9 °C) než v květnu (12,5 °C). Vyšší teploty tedy vedly ke zvýšené evapotranspiraci, avšak nutno podotknout, že průměrné hodnoty mohly být zkresleny bouřkou, která předcházela srpnovému odběru vzorků. Tyto specifické okolnosti tedy mohly nepřímo ovlivnit spektrální vlastnosti jehlic a přispět k rozdílu v NIR odrazivosti mezi květnem a srpnem.

6.1.2. Ekotypová variabilita

V tomto experimentu byly pozorovány typické morfologické znaky příslušných ekotypů (Tabulka č. 2). Dále byly zjišťovány statisticky významné rozdíly mezi těmito znaky a obsahem fotosyntetických pigmentů (Tabulka č. 1). Předpokládal jsem, že adaptace na původní klimatické podmínky roubovanců sledovaných ekotypů je do určité míry podmíněna geneticky. Tyto předpoklady podpořila i předběžná genomická analýza dat (SNP markery) ze stejné lokality (Čepl et al., 2020). Přestože v souboru odebraných vzorků nebyly k dispozici informace o rozlišení ekotypů smrku ztepilého ze spektrální odrazivosti na úrovni koruny, lze předpokládat, že se tyto adaptace projeví i ve variabilitě odrazivosti mladých jehlic ze spodní části koruny. Hypotéza ohledně ekotypové variability byla založena na základě předchozích zjištění u populací dubu *Quercus*, které byly lépe rozlišitelné pomocí hyperspektrální odrazivosti než pomocí funkčních znaků listů. (Cavender-Bares et al., 2016).

V nedávné době se objevily vícerozměrné statistické přístupy, které pracují s tzv. spojitými spektry. Tyto spektra se často používají v laboratorních podmínkách a obrazové spektroskopii (Deepak et al., 2019; Verrelst et al., 2019; Lhotáková et al., 2021). Vysoká variabilita v odrazivosti a široké spektrální oblasti s vysokou spektrální podobností by mohla při rozlišování ekotypů selhat. Proto jsem pro tuto analýzu využil párové srovnání jednotlivých vlnových délek.

Jednotlivé rozdíly mezi ekotypy smrku ztepilého byly většinou omezeny na specifické a poměrně úzké oblasti spekter, které byly specifické pro jednotlivé měsíce odběru vzorků (viz Grafy č. 2, 3 a 4). Tyto rozdíly v odrazivosti mezi zastoupenými ekotypy byly častější a výraznější ve druhém období odběru vzorků (v srpnu). V květnu se rozdíly mezi dvěma dvojicemi ekotypů (horský a vysokohorský; chlumní a

vysokohorský) soustředily do VIS části spektra (zelená a červená oblast) a částečně do červeného okraje (RE), což lze vysvětlit především akumulací chlorofylu se stárnutím jehličí. Tento proces nemusí být mezi ekotypy synchronizován, přestože rostou ve stejném prostředí. O této příčině lze pouze spekulovat, protože jak již bylo řečeno, odběr jehlic pro biochemickou analýzu proběhl pouze v měsíci srpnu. Při párovém srovnání horských a vysokohorských ekotypů se rozsahy významných rozdílů posouvaly zpět směrem k viditelným částem spektra, což odpovídá udávanému posunu červeného okraje po dlouhodobém stresu suchem (Curran et al., 1990) způsobeném vlnami veder. Toto potvrzuje Vulcu et al. (2008), který tvrdí, že na úrovni stability buněčných membrán byl vysokohorský ekotyp smrku ztepilého z Německa méně termotolerantní než jeho nízkohorský protějšek (vztah termo-tolerance k odrazivosti spektra však nebyl zkoumán). Naopak v srpnu byly zjištěny největší rozdíly mezi chlumními a horskými ekotypy, které pokrývají širokou část NIR a SWIR. Rozdíly v těchto spektrálních oblastech lze přisuzovat spíše nízkému obsahu vody v horském ekotypu (který má nižší odrazivost). Maximum heritability v červeném okraji popsané již Čeplem et al. (2018) je zde dále zdokumentováno v mnohem širším měřítku vnitrodruhové genetické variability.

Analýza dat se dále zabývala potenciálními rozdíly mezi zastoupenými populacemi smrku ztepilého s ohledem na obsah fotosyntetických pigmentů a různé růstové znaky. Všechny fotosyntetické pigmenty se projevovaly v podstatě stejně a vykazovaly významně nižší obsah u horského ekotypu než u chlumního. Později se ekotypové rozdíly v rámci pigmentů objevily pouze při srovnání horských a chlumních ekotypů (v rozporu se spektrálními údaji), což lze přičíst nerovnoměrnému zastoupení ekotypů v odebraných datech. Dalo by se tedy spekulovat, že tento znak je v rámci těchto vícenásobných srovnání citlivější na velikost vzorku.

Ekotypy se také významně lišily v H a DBH. Tyto významné rozdíly byly zjištěny u obou znaků v porovnání s vysokohorským ekotypem. Z morfologického hlediska je vysokohorský ekotyp jedinečný, což se odráží v každém párovém srovnání. Významné rozdíly napříč všemi párovými porovnáními byly zjištěny u parametru LC. Tento zásadní rozdíl lze evidentně přičíst viditelným rozdílům v morfologii korun u příslušných ekotypů. Tyto habituální charakteristiky byly zachovány i v klonovém pokusu a dále přispěly k dalším fyziologickým rozdílům. U HC je porovnání horských a vysokohorských ekotypů přesně na hranici významnosti (hodnota $p = 0,055$). Z tohoto

faktu byl stanoven závěr, že tento růstový znak má menší vypovídací schopnost o recentním přírůstu vč. zdravotního stavu a nepřispívá příliš k pozorování ekotypové variability. Tato studie ukázala několik potenciálně adaptivních znaků, které pomáhají charakterizovat populace smrku ztepilého z chladných horských oblastí. Bylo již dříve zdokumentováno, že populace pocházející z chladnějších vysokohorských poloh se často lišily reakcí na nadmořskou výšku nebo průměrnou roční teplotu více než populace v nízkých nadmořských výškách (Oleksyn et al., 1998).

Tato ekotypová analýza může být pro vědeckou komunitu i lesnický provoz přínosná, jelikož takto postavený experiment se zastoupením všech ekotypů z celé republiky přináší unikátní výsledky. Metodicky podobný výzkum byl doposud realizován převážně v kontrolovaných podmínkách, sklenících nebo růstových komorách (např. Eldhuset et al., 2013; Sena et al., 2018), zatímco studie smrku ztepilého pěstovaného v přírodních podmínkách jsou vzácné (např. Yakovlev et al., 2008). Tomášková et al. (2021) předpokládali, že vysokohorský ekotyp smrku bude ve srovnání se ekotypem chlumním a horským po delší době méně náchylný na suchu. Tento experiment předcházející této studii potvrdil vysoký adaptační potenciál vysokohorského ekotypu smrku vysazeného v nízké nadmořské výšce na základě proměnlivé fluorescence chlorofylu (Tomášková et al., 2021). Výsledky této práce podporují adaptační potenciál vysokohorského ekotypu na úrovni fotosyntetického aparátu, neboť obsahy fotosyntetických pigmentů nebyly významně sníženy ve srovnání s ostatními ekotypy. Stejně tak výsledky spektrálních analýz podporují adaptační potenciál vysokohorského ekotypu, neboť rozdíly ve hyperspektrální odrazivosti byly omezeny na specifické části spektra a vícerozměrné analýzy nedokázaly v rámci ekotypů rozlišit.

6.1.3. Fenotypové korelace

Pro lepší pochopení vztahů mezi sledovanými znaky byly vypočítány také fenotypové korelace mezi fotosyntetickými pigmenty a odrazivostí v jednotlivých vlnových délkách v měřeném spektrálním rozsahu. Není překvapivé, že obsah chlorofylů a karotenoidů koreluje především s vlnovými délkami VIS, což je dáno jejich molekulární strukturou a specifickými absorpčními vlastnostmi (Ustin et al., 2009). Podobně Schlerf et al. (2010) hodnotili informační hodnotu spektrální odrazivosti (laboratorně i letecky získaná data) pro odhad koncentrace chlorofylu v jehličí smrku ztepilého (*Picea abies*). Vlnová pásma potvrzená regresními modely pro odhad chlorofylu se obvykle nacházela

v oblasti červeného okraje (RE) a v blízkosti vrcholu odrazivosti zelené. Přestože pigmenty neabsorbují NIR vlnové délky, není neobvyklé, že právě tyto vlnové délky mohou přispívat ke zpřesnění modelů pro predikci obsahu chlorofylu. (Lhotáková et al., 2021).

Na rozdíl od systematických studií zaměřených na korelaci a modelování obsahu pigmentů z odrazivosti listů chybí studie vztahující se k růstovým vlastnostem lesních dřevin. V experimentech se odrazivost korun běžně používá k odhadu nadzemní biomasy nebo výnosu (Yang a Chen, 2004; Wang et al., 2017). V lesnickém výzkumu se analýza výšky stromů a nadzemní biomasy obvykle modeluje z dat v úrovni koruny (Persson et al., 2002), hyperspektrálních dat (Sankey et al., 2017) nebo obrazových dat z bezpilotních letounů s velmi vysokým prostorovým rozlišením (Tao et al., 2021).

Naproti tomu zde byla testována korelace odrazivosti na úrovni jedné vlnové délky se všemi růstovými znaky, jako jsou DBH, H, HC a LC. Lze předpokládat, že vztahy mezi odrazivostí na úrovni letorostů a růstovými znaky budou nepřímé a budou odrazet několik fyziologických procesů, jako je fotosyntetická kapacita, rozdělování asimilátů do růstu, reprodukce a obrana (Zhang et al., 2015). Z prezentovaných korelací mezi odrazivostí na úrovni letorostů a růstovými znaky se však nepodařilo objasnit mechanismy, které za nimi stojí. U některých vybraných spektrálních atributů byly prokázány významné vztahy s růstovými parametry ve fenotypových korelacích. Fenotypová korelace s HC je více patrná, protože významné oblasti se rozprostíraly v mnohem širším rozsahu spektra, zejména za hranicí 1300 nm. Fenotypová korelace mezi HC a modrou a červenou spektrální oblastí by mohla být důsledkem absorpce chlorofylu v těchto vlnových délkách. Dále je patrné výrazné postavení tzv. zeleného spektra a vzdálené červené oblasti v blízkosti červeného okraje. Naproti tomu H koreluje se spektry pouze v oblasti NIR a SWIR.

6.1.4. Genetické korelace

Dále byly testovány genetické korelace založené na komplexních smíšených lineárních modelech. Tento přístup umožňuje odhalit genetické korelace (založené na klonálních attributech) mezi různými znaky. Na materiálu odebraném v květnu nebyly zjištěny žádné významné korelace mezi spektry a růstem (při květnovém odběru vzorků nebyly extrahovány fotosyntetické pigmenty). Naopak významné genetické korelace byly nalezeny mezi mnoha sledovanými parametry při srpnovém odběru (Tabulka č. 2). Podle

očekávání jsou genetické korelace obecně vysoké, při sledování spoluzávislých růstových znaků. Podobně i fotosyntetické pigmenty vykazují maximální genetické korelace mezi sebou.

Na rozdíl od růstových znaků byly zjištěny významné genetické korelace mezi surovými spektrálními daty a všemi fotosyntetickými pigmenty (Graf č. 7). Stejně jako dříve zobrazené fenotypové vztahy jsou viditelné rozdíly mezi jednotlivými pigmenty spíše okrajové. Korelace chlorofylu *a* s odrazivostí jsou významné především v rámci NIR a SWIR. Významné korelace jsou v oblasti 1360-1800 a 2050-2240 nm. Podél oblasti zeleného světla od 500 do 600 nm se vyskytují kontrastní silné negativní korelace pod -0,90, které sledují podobný vzorec pozorovaný u výše diskutovaných fenotypových korelací. Korelace mezi chlorofylem *b* a odrazivostí jsou opět negativní ve viditelných částech spektra a pozitivní ve vzdálených (krátkovlnných) oblastech. Karotenoidy korelují s odrazivostí téměř stejně jako Chl-*b*. V oblasti 507-518 jsme zjistili silné negativní korelace (pod -0,880). V oblastech 1315-1885 a 2060-2320 nm jsme našli další významné korelace.

Mezi hyperspektrální odrazivostí, výškou stromů a DBH žádné významné genetické korelace nalezeny nebyly. Naopak genetická korelace LC s odrazivostí je významná v poměrně širokém rozsahu spektra, zejména v oblasti 1363–1901 nm (min. 0,89 s SE 0,23) a v oblasti 1989-2438 nm (min. 0,93 s SE 0,23) byla zaznamenána silná pozitivní korelace. Genetická korelace v oblasti výšky koruny (HC) a reflektance je napříč spektry relativně méně četná než LC (Graf č. 8). Významné jsou oblasti 1887-1897, 1995-2057 a 2322-2397 nm. Zajímavější je však viditelné korelační maximum vyskytující se mezi 603 a 704 nm v blízkosti červeného okraje. Můžeme spekulovat, že tyto vztahy by mohly mít podobné pozadí s genetickými korelacemi obsahu pigmentu. Obsah vody (odrážející se v NIR a FAR) bude pravděpodobně pozitivně korelován s celkovou fotosyntetickou kapacitou stromů, která se dále odráží v LC.

Zdá se, že genetické korelace mezi spektrálními indexy a různými růstovými parametry pravděpodobně souvisejícími s pleiotropií odrážejí skutečnou produktivitu a zdravotní stav mnohem přesněji než prosté fenotypové korelace. Je otázkou, zda je to dáno vyšší přesností prostorového modelování, které přesně reflektuje experimentální design a zohledňuje mikroprostředí.

6.1.5. Heritabilita v širším smyslu, indexy odrazivosti (vegetační indexy) a korelace s nimi

Měření spektrální odrazivosti představuje rychlou a nedestruktivní metodu pro odhad pigmentů a dalších vlastností listů nebo korun (Sims a Gamon, 2002; Croft et al., 2014). V rámci mnoha experimentů bylo vyvinuto a ověřeno relativně velké množství spektrálních vegetačních indexů. V této studii vykazují všechny tři fotosyntetické pigmenty významné korelace s vybranými indexy odrazivosti. Záměrně byly vybrány ty zavedené vegetační indexy, u kterých byla zároveň odhadována heritabilita (Tabulka č. 4). Je třeba zdůraznit, že tato heritabilita v širším smyslu byla založena na klonální variabilitě přítomné v naší studii. Zde prezentované hodnoty heritability jsou o něco vyšší než u předchozích pokusů s polo-sesterskými nebo plno-sesterskými potomstvy (Čepl et al., 2016; Čepl et al., 2018), které umožnily odhady heritability v užším smyslu. Hodnoty středních chyb (SE) jsou relativně vysoké, nicméně je třeba říci, že se napříč měřeními znaky značně liší, což je v silné souvislosti s velikostí vzorku. Dá se říci, že růstové znaky mají tendenci mít nižší SE (0,06 - 0,14), protože zahrnují celou testovací plochu.

Dědivé indexy odrazivosti se většinou skládají z jednoduchých poměrů. Pouze dva ze sedmi námi sledovaných indexů jsou složitější (konkrétně CRI2 a TCARI2). Všechny indexy odrazivosti (kromě TCARI2 vs. obsah karotenoidů) vykazují významné pozitivní nebo negativní fenotypové korelace s obsahem všech tří fotosyntetických pigmentů. Významná negativní korelace byla zaznamenána u pigmentů s indexy odrazivosti DWIS4 a GI (- 0,70). Naopak nejvyšší pozitivní korelace byla zjištěna mezi pigmenty a indexem SR5 (0,63). Tyto hodnoty odpovídají korelacím uvedeným několika různých studiích (Datt, 1999; Solovchenko et al., 2010; Hernández-Clemente et al., 2012; Sonobe et al., 2017). Vysoce dědivé znaky mohou být velkým přínosem vícerozměrných analýz, protože genetické korelace může pomoci předpovědět účinnost nepřímé selekce na jeden znak s primárním cílem zlepšit jiný, případně obtížně měřitelný, znak (Isik et al., 2017). Odhady genetických korelací v populační genetice a evoluční biologii jsou užitečné pro pochopení toho, jak jsou různé znaky geneticky příbuzné, a jak přírodní výběr pro vyšší fitness ovlivňuje nebo je omezován jinými znaky (Isik et al., 2017).

Celkově nejvyšší genetická korelace (0,99) byla zjištěna mezi chlorofylem-*a* a indexem CRI2. Index CRI2 je rovněž vysoce korelován s chlorofylem-*b* (0,97). Lze konstatovat, že genetické korelace obecně dosahují relativně vysokých hodnot, ale často

vykazují vyšší SE v důsledku jejich vyšší citlivosti na velikost vzorku, který vstupuje do analýzy. Naopak silné negativní genetické korelace byly zjištěny mezi LC a DWSI4 a GI (- 0,95). Dále CRI2 silně pozitivně koreloval s parametrem LC. A konečně TCARI2 vykazuje silnou pozitivní genetickou korelaci s parametrem HC.

U smrku ztepilého může pozice červeného okraje (reflektovaná nejčastěji právě zmíněnými vegetačními indexy) indikovat fyziologické změny způsobené znečištěním ovzduší (Campbell et al., 2004). Moorthy et al. (2008) zkoumali kvantitativní vazby mezi různými hyperspektrálními měřeními a koncentrací chlorofylu u *Pinus banksiana* v kontextu zdravotního stavu lesa. Došli k závěru, že měření obsahu chlorofylu může sloužit jako užitečný bioindikátor zdravotního stavu porostů.

Inovace této specifické analýzy spočívá v modelování fenotypových a genetických korelacích s různými růstovými parametry. Tento koncept je poslední dobou častěji využíván především v kontextu zemědělského výzkumu, avšak tyto výsledky mohou naznačovat potenciál také pro lesnictví. Je třeba brát v potaz, že především heterogenní podmínky lesních porostů vytvářejí překážku pro další využití těchto metod v lesnictví. Ze silných a významných genetických korelací, které byly odhadnuty díky specifickému designu s využitím klonálních replikací, však vidíme i určitý potenciál pro lesní dřeviny. V rámci této studie výška, výška koruny a LC poměrně slabě korelují s indexy odrazivosti. CRI2 vykazuje nízkou pozitivní korelaci vůči LC; TCARI2 vykazuje mírnou pozitivní fenotypovou korelaci s HC.

6.2. Diskuze výsledků hodnocení testovacích ploch Svitavy a Telč

Druhý diskutovaný experiment v této práci byl založený za použití polo-sesterských potomstev dvou kontrastních ekotypů. U každé provenience byl tedy při fenotypovém výběru příslušných rodičovský stromů hodnocen její relativní ekotyp. Síla testu spočívá v relativně vysokém počtu zachovaných stromů na obou plochách. Testovací design umožňuje také porovnávání ekotypů borovice lesní v rámci dvou lokalit, které jsou od sebe vzdálené cca 200 km, nicméně lokální podmínky nejsou významně kontrastní s ohledem na jejich ekologické a klimatické podmínky.

6.2.1. Růstová diferenciace mezi lokalitami

Na lokalitě Telč dosáhly stromy v obou letech vyšší průměrné výšky (Tabulka č. 5), avšak vyšší průměrný přírůst byl zjištěn na ploše Svitavy, a to jak pro celou plochu, tak i pro jednotlivé ekotypy (rozdíl mezi průměry lokalit byl cca 2 cm). Přesto se tento vliv stanoviště jeví jako poměrně zanedbatelný (kvůli malému rozdílu) a nebyl ani statisticky prokázán. Tento rozdíl by mohl být způsoben vyššími letními teplotami plochy Svitavy, což naznačují výsledky experimentu Misi et al. (2019) na borovici lesní v Polsku a Maďarsku. Průměrná roční teplota na testovací lokalitě Svitavy je 8 °C (ve druhém roce 9,2 °C), což je téměř o 0,5 °C více než na druhé lokalitě. Na obou testovacích plochách byl zaznamenán téměř stejný roční úhrn srážek během druhého roku. Nicméně, během roku 2021 na lokalitě Svitavy byl roční úhrn srážek cca 680 mm, což je o 70 mm více než na lokalitě Telč. Tato skutečnost mohla mít vliv na mírný rozdíl v průměrném ročním přírůstu.

6.2.2. Ekotypová variabilita

Zjištěná variabilita mezi ekotypy byla relativně výrazná (viz Tabulka č. 6). Zejména na lokalitě Telč mají tyto rozdíly statistickou významnost pro oba roky včetně průměrného ročního přírůstu. Tuto růstovou diferenciaci, zejména ve výšce, registrovali i další výzkumníci, včetně Giertycha (1979) a Oleksyna a Giertycha (1984). V provenienčních pokusech s borovici lesní zjistily významné růstové rozdíly, například zjevné snížení růstu a objemové produkce u severních populací (ekotypů). Tento jev potvrdila dále studie Galdina a Khazova (2019) zkoumající provenienční testy *Pinus sylvestris*, kde se zjevně morfologická i anatomická struktura mění s ekotypy.

Z výsledků vyplývá, že pahorkatinný ekotyp na obou lokalitách vykazoval vyšší průměrný přírůst a jeho celková výška dosahovala také větších hodnot. Zejména na lokalitě Telč byl mezi ekotypy téměř 50 cm výškový rozdíl. Tyto podstatné rozdíly v růstu lze přičíst adaptaci lokálních populací, která důsledkem použití náhorního ekotypu borovice lesní. Tento fakt potvrzují studie Alia et al. (2001), kteří zkoumali genetickou variabilitu borovice lesní a dospěli k závěru, že pozorované rozdíly mezi proveniencemi jsou ovlivněny rozdílnými frekvencemi genů a genotypů uvnitř populací a mezi nimi.

Toto zjištění dále podporují Vizcaíno-Palomar et al. (2019), kteří uvedli, že většina populací borovice lesní ve Španělsku prošla lokální adaptací na sucho, což

znamená, že populace se mohou lépe přizpůsobit svým specifickým místním podmínkám prostředí, včetně stresu z nedostatku vláhy. Zjištěné rozdíly mezi proveniencemi podtrhují význam masové i individuální selekce, která přispívá k pozoruhodné adaptabilitě druhu, jak poznamenali Gülcü a Bilir (2017).

Výsledky naznačují, že ekotypové faktory nejsou fixní, ale mění se v čase a prostoru. Pozorované rozdíly mezi pahorkatinným a náhorním ekotypem borovice lesní podtrhují význam zohlednění této variability při časném výběru mezi potomstvy. Vzhledem k těmto výsledkům je patrné, že by ekotypová variabilita měla být zohledněna při zalesňování. Pochopení existujících rozdílů v dynamice růstu mezi ekotypy může zásadně ovlivnit přežívání a úspěšnost stromů i v raných vývojových stádiích. Aplikováním těchto poznatků přímo do praxe mohou odborní lesní hospodáři a další kompetentní osoby činit objektivnější rozhodnutí při zalesňování rozsáhlých holin v rámci celé republiky, což může vést ke zlepšení růstu, objemové produkce a přežívání borovice lesní obecně. Vědomosti ohledně dynamiky ekotypových faktorů a jejich důsledků pro růst dřevin a jejich prosperitu má zásadní význam pro efektivní lesní hospodářství a udržitelné postupy při obnově lesa ve střední Evropě. Další výzkum v této oblasti bude i nadále zpřesňovat naše znalosti a přispívat k zachování a pěstování cenných místních populací dřevin v našem regionu.

6.2.3. Heritabilita v užším smyslu

V rámci experimentu byla odhadnuta heritabilita výšky a přírůstu pro obě sledované lokality mezi dvěma lety. Na testovací lokalitě Svitavy byly hodnoty heritability vyšší, což může souviset s vyšším přírůstem a variabilitou růstu obecně (viz Tabulka č. 7). Heritabilita odhadnuta z vícekritériálního modelu (model B) se během dvou let mírně zvýšila z 0,22 na 0,28 (Tabulka č. 8.). Odhady heritabilit v užším smyslu z modelu A se od druhého modelu částečně lišily (během dvou sezón se pohybovaly v rozmezí od 0,19 do 0,37), nicméně je nutné upozornit na fakt, že v rámci obou modelů se heritabilita mezi roky prokazatelně zvyšovala, což podporuje zjištění Olssona a Erikssona (2002). Jejich studie se rovněž zabývá pokusy v raném věku (6-27 let), přičemž odhadovaná heritabilita se pohybuje v rozmezí 0,06 - 0,13 a také vykazuje postupně rostoucí trend. Významná heritabilita v mladém věku byla popsána také v pokusech s *Pinus brutia*, kde u výšky dosáhla hodnoty 0,20 (Alan a Isik, 2021). Kroon et al. (2011) ve svém klonovém testu ve Švédsku hodnotili semenáčky smrku ztepilého a borovice

lesní ve věku 5 až 20 let a výsledné odhady heritability se pohybovaly v rozmezí 0,23 až 0,29, což jsou rovněž poměrně vysoké odhady na časné testy. Toto srovnání je však pro nás méně relevantní, protože Švédský klonový experiment přinesl odhady heritability v širším smyslu, které obecně dosahují vyšších hodnot.

Závěrem lze říci, že v rámci tohoto experimentu je relativně brzy na to, činit finální závěry o heritabilitě s implikací pro budoucí genetický zisk. Toto tvrzení podporuje Haapanenova (2001) studie o časových trendech. Heritabilita se v těchto časných testech často mění a osciluje, než se ustálí na určité spolehlivé hodnotě. Dieter et al. (1995), kteří zkoumali *Pinus elliotii*, dospěli ke stejnému závěru. Sazenice v jejich studii byly staré 4 až 15 let. Průměrné odhady heritability zde oscilovaly mezi 0,07 a 0,12 (od 5 do 14 let).

6.2.4. Prostorové auto-korelace v rámci jednotlivých stanovišť

Aby byla prozkoumána možnost snížení variability způsobená heterogenitou prostředí, byly odhadnuty také prostorové autokorelace reziduí na obou lokalitách. Prostorové korelace byly odhadnuty pro řady a sloupce sledovaných výsadeb v obou letech a lokalitách. Ve všech případech byly korelace ve směru řad vyšší než ve sloupcích, což lze přičíst podobné orientaci obou testovacích ploch. Na lokalitě Telč byly prostorové autokorelace téměř dvakrát vyšší než na lokalitě Svitavy, což pravděpodobně souvisí s tím, že replikace na lokalitě Telč jsou poskládány za sebou. V důsledku toho byl celkový rozsah podmínek prostředí na lokalitě Telč širší (což se týká i vyšších významných rozdílů mezi takto řazenými replikacemi). Nejvyšší zjištěná prostorová auto-korelace byla 0,21 (SE 0,02) v roce 2022 na lokalitě Telč napříč řadami; přírůst na této lokalitě přinesl prostorovou korelaci 0,19 (SE 0,02) ve směru řad.

Chen et al. (2017) ve svém experimentu rovněž použil neúplný blokový design. Ze této studie vyplývá, že prostorová analýza zlepší přesnost odhadu šlechtitelských hodnot a předpovědi genetického zisku u smrku ztepilého. Jejich hlavní závěr byl, že větší testovací plochy s větší blokovou variabilitou by mohly být lépe vyhodnocovány s použitím prostorových modelů. Saenz Romero (2001) dospěl k závěru, že při selekci založené na prostorově neupravených datech může dojít ke skutečným ztrátám genetického zisku. Toto potvrzuje i Zas (2008), který tvrdí že ztráta genetického zisku při

selekcí z neupravených dat bez prostorové analýzy se obvykle pohybuje mezi 10 a 30 %, což není rozhodně zanedbatelné procento.

Všechny výše zmíněné studie podporují úpravu dat se zahrnutím prostorové auto-korelace, aby se předešlo nesprávným závěrům aplikovaným dále ve šlechtitelských programech. Náš analyzovaný soubor dat však po prozkoumání prostorových korelací spíše vykazuje fakt, že obě lokality jsou relativně homogenní, tudíž prostorové auto-korelace na obou testovacích plochách jsou relativně nízké. Dá se tedy konstatovat, že neúplný blokový design byl pro ošetření reálné heterogenity prostředí v experimentu dostatečný.

6.2.5. Šlechtitelské hodnoty a jejich vliv na časnou selekci

Na základě obou použitých smíšených lineárních modelů byly predikovány šlechtitelské hodnoty (BLUP) rodin pro každou lokalitu a každý rok sledování. Hodnoty BLUP z modelu A mají větší rozptyl na lokalitě Svitavy a hodnoty z modelu B větší rozptyl ve druhém roce měření (2022) mezi lokalitami. Z obou modelů jsou patrné viditelné posuny v pořadí rodin mezi jednotlivými roky. Tyto posuny jsou v souladu s rostoucí fenotypovou a aditivní genetickou variabilitou. Dá se říct, že tento nárůst rozptylu mezi roky (viz. Graf č. 9 a 10) velmi pravděpodobně souvisí i s rostoucí heritabilitou mezi roky.

Časná selekce vztažená k výšce a ročnímu přírůstu u borovice lesní nemůže být tak účinná, aby nahradila dlouhodobé testy v terénu. Přesto by mohla snížit rozsah testování prostřednictvím včasného eliminování neperspektivních rodin nebo screeningu kandidátů v rámci minimálních požadavků na šlechtitelskou hodnotu (Surles et al., 1995). Haapanen (2001) tuto metodiku podpořil ve své studii o rodičovské selekci. Korelované roční odezvy na časnou mateřskou (zpětnou) selekci dosahovaly vrcholu přibližně v 5. až 7. roce a byly vždy vyšší než zisky z přímé selekce na výšku stromu ve 20 letech. Další studie zkoumala časnou selekci ohledně kvality dřeva. Časná selekce se ukázala jako velmi účinná pro měřitelné znaky kvality dřevní hmoty (*Pinus sylvestris*) a optimální věk selekce byl stanoven na 8 let (Hong et al., 2015). Alan et al. (2009) využil podobný experimentální design jako v našem případě, přičemž použil randomizovaný kompletní blokový design se sedmi bloky a čtyřmi parcelami s jednotlivými stromy na každém

stanovišti. Byly potvrzeny silně statisticky významné rozdíly mezi rodinami na obou stanovištích.

Tyto studie ukazují, že masivní posuny v pořadí šlechtitelských hodnot rodin mezi těmito relativně mladými výsadbami (v našem případě to byly změny mezi tříletými a čtyřletými stromy) jsou běžnou záležitostí a v příštích několika letech se stabilizují. Některé studie o věkových korelacích („age – age“), jako například Xiang et al. (2003), však prezentovaly protichůdné výsledky. V jejich výzkumu se věkové korelace výrazně zvýšily v prvních 3 - 4 letech a poté se začaly snižovat. Trendy heritability a věkových korelací dále naznačují, že optimální věk pro selekci na výšku by mohl být již ve 3 letech, což se ve srovnání s dříve publikovanými výsledky zdá být poměrně brzy.

6.2.6. Interakce genotypu s prostředím (G x E)

Za účelem odhadu genetické korelace mezi lokalitami spojené s existencí a rozsahem interakce G x E byla modelována heterogenní korelační struktura mezi lokalitami. V důsledku toho byl aditivní genetický rozptyl modelován odděleně pro obě lokality. Tento přístup rovněž přinesl odhad genetické korelace typu B. Analýza MET nám umožnila prozkoumat prostorové změny pořadí rodin způsobené interakcí G x E.

V roce 2022 dosáhla aditivní genetická korelace hodnoty 0,59 (SE 0,14). Středně vysoká pozitivní hodnota odráží méně výraznou změnu pořadí rodin při porovnání šlechtitelských hodnot mezi lokalitami v rámci dvou let. Tento trend je v souladu s nižší genetickou korelací 0,53 (SE 0,17), nárůst je však velmi mírný. Průměrný roční přírůst vykazuje nejvyšší genetickou korelaci typu B (0,66 s SE 0,14); pořadí šlechtitelských hodnot tak zůstává o něco stabilnější v přírůstu než v absolutní výšce. To naznačuje, že roční přírůst by mohl být méně náchylný ke G x E interakcím.

K hodnocení G x E se používají převážně modely analyzující více lokalit (MET modely). Korelace stejného znaku v různých prostředích mohou ukázat změny mezi genotypy v různých podmínkách prostředí a mohou být také použity k hodnocení stupně G×E interakcí (Baltunis et al., 2010; Li et al., 2017).

Korelace typu B z MET modelu byla odhadnuta na 0,53 v roce 2021 a 0,59 v roce 2022. Jedná se o poměrně vysoké genetické korelace v rámci dvou ploch, nicméně je třeba vzít v úvahu relativně vysoké standardní chyby těchto odhadů (0,17 v roce 2021 a

0,14 v roce 2022). Tento výsledek potvrzuje Dieter et al. (1995) ve své studii, kde porovnávali genetické korelace v 5. a 14. roce věku. Korelace z 5. roku (0,6) se zvýšily na 0,8 (14. rok), takže úroveň interakcí G x E s věkem prokazatelně klesala. Xiang et al. (2003) rovněž studovali vliv a rozsah genetických korelací. V jejich konkrétním případě se genetické korelace typu B pro výšku stromů pohybovaly v rozmezí od 0,65 do 0,93. Další podobná studie se také zabývá interakcemi G x E, konkrétně přímo u borovice lesní. V této studii byly odhadnuty genetické korelace na 0,51 a zároveň šlechtitelské hodnoty (Alan et al., 2009). Genetické korelace mezi vitalitou a výškou v rámci stanovišť jsou obecně pozitivní a jsou dány variabilitou výše stresu v rámci zkoumaných ploch (Calleja-Rodriguez et al., 2019). Tato všechna tvrzení podporují výsledky ohledně stabilní rovnováhy mezi výškou ekotypů na obou zkusných plochách, protože tyto lokální adaptace nejspíše formovaly různé místní klimatické podmínky. Jedna z definicí ekotypu jako takového je založena na rozsahu stability a růstových schopností, které jsou doplněné specifickým genetickým pozadím.

7. Závěr

V rámci této práce byla šance ověřit uplatnitelnost vícekriteriálních modelů na celé škále komplexních problémů. Ukazuje se, že tento přístup je zcela nezbytný pro řešení otázek multidisciplinárního výzkumu. Toto dobře ilustruje experiment na lokalitě Cukrák, kde se podařilo modelovat v rámci vícekriteriálního modelu jak prostorově korelovaná residua, tak i kovarianci různých kvantitativních znaků. Další obtížnou úlohu, kde je využití vícekriteriálního modelu nezastupitelné, představuje modelování genetické korelace (typ B) mezi geneticky příbuzným materiálem na dvou odlišných lokalitách se zahrnutím komplexního znáhodnění. Velikost této korelace je pak obecně přijímaný ukazatel míry interakce genotypů s prostředím. V lesnické praxi právě tento faktor může rozhodnout při nastavení tzv. rajonizace – tedy vymezení pravidel o přenosu a využití reprodukčního materiálu lesních dřevin. Při poměrně velkorysém náhodném vzorku populací náhorní a pahorkatinné borovice se dále podařilo modelovat detailní korelační strukturu mezi lokalitami i sledovanými roky, a to opět i se zahrnutím prostorové autokorelace.

Do budoucna je zcela nepochybně nutné výsledky práce validovat na více lokalitách a dále sledovat variabilitu přes více let, což je klíčové pro ověření stability genetických korelací mezi růstovými a fyziologickými znaky, jelikož jsme stále poměrně daleko od skutečného operativního využití spektrálních dat pro predikci přírůstu lesních porostů. Nicméně výsledky této práce slouží jako „proof of concept“ pro tuto perspektivní oblast.

Dalším přínosem této disertační práce může být nový pohled na ekotypovou variabilitu našich významných dřevin, který může posloužit pro nastavení funkčních pravidel pro přenos a využití lokálně adaptovaného reprodukčního materiálu. Během posledních dekád se lesnictví v Evropě potýká s obrovským problémem (kůrovcovou kalamitou) která zasáhla téměř všechny smrkové porosty na našem území. Toto vše nevyhnutelně vede k problémům se zalesňováním rozlehlých kůrovcových holin a s tím bude bez pochyb souviset problém s udržení budoucích mladých kultur. Předpokladem pro úspěšné řešení tohoto problému je především kvalitní a lokálně adaptovaný reprodukční materiál. Pochopení, do jaké míry je ekotypová variabilita těchto dvou dominantních dřevin významná pro růstové a fyziologické projevy může být zásadní právě pro výběr vhodných dřevin (ekotypů) při zalesňování.

8. Seznam citované literatury

Adams, W. T., & Burczyk, J. (2000). Magnitude and implications of gene flow in gene conservation reserves. *Forest conservation genetics: principles and practice*, 215-244.

Alan, M., & Isik, F. (2021). Genetic relationships between terminal shoot length, number of flushes and height in a 4-year-old progeny test of *Pinus brutia* Ten. *Annals of Forest Science*, 78(2), 1-10.

Alan, M., Öztürk, H., Şıklar, S., Ezen, T., Korkmaz, B., Çalışkan, B., ... & Derilgen, S. I. (2009). Genetic parameters in Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) progeny tests in Turkey. *Lucrările sesiunii științifice bienale cu participare internațională Pădurea și Dezvoltarea Durabilă Brașov, 17-18 octombrie 2008*, 25-32.

Albrechtová, J., Kupková, L., & Campbell, P. K. (2017). Metody hodnocení fyziologického stavu smrkových porostů: případové studie sledování vývoje stavu smrkových porostů v Krušných horách v letech 1998-2013. Česká geografická společnost.

Alía, R., Moro-Serrano, J., & Notivol, E. (2001). Genetic variability of Scots pine (*Pinus sylvestris*) provenances in Spain: growth traits and survival. *Silva Fennica*, 35(1), 27-38.

Allard, R. W. (1999). Principles of plant breeding. John Wiley & Sons.

Anderegg, W. R., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., ... & Zeppel, M. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3), 674-683.

Andersson, E. W., & Sueciae, A. U. A. (1999). Gain and diversity in multi-generation breeding programs. *Silvae Genetica*, 47(2-3), 96-101.

Avise, J. C., & Hamrick, J. L. (1996). Conservation genetics: case histories from nature. (*No Title*).

Baltunis, B. S., Gapare, W. J., & Wu, H. X. (2010). Genetic parameters and genotype by environment interaction in radiata pine for growth and wood quality traits in Australia. *Silvae Genetica*, 59(1-6), 113-124.

Benda, V.; Babůrek, I.; Kotrba P. (2006). *Základy biologie 1. Vyd. Vysoká škola chemicko-technologická v Praze, Praha. ISBN 80-7080-587-0*

Berger, K., Verrelst, J., Féret, J. B., Wang, Z., Woche, M., Strathmann, M., ... & Hank, T. (2020). Crop nitrogen monitoring: Recent progress and principal developments in the context of imaging spectroscopy missions. *Remote Sensing of Environment*, 242, 111758.

Bernier, P. Y., Raulier, F., Stenberg, P., & Ung, C. H. (2001). Importance of needle age and shoot structure on canopy net photosynthesis of balsam fir (*Abies balsamea*): a spatially inexplicit modeling analysis. *Tree Physiology*, 21(12-13), 815-830.

Białobok, S., Boratyński, A., & Bugała, W. (Eds.). (1993). *Biologia sosny zwyczajnej*. Sorus.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of forest science*, 63(6), 625-644.

Brichta, J., Vacek, S., Vacek, Z., Cukor, J., Mikeska, M., Bílek, L., ... & Štefančík (2023). Importance and potential of Scots pine (L.) in 21 century. *Central European Forestry Journal*, 69(1), 3-20.

Burgueño, J., Cadena, A., Crossa, J., Banziger, M., Gilmour, A. R., & Cullis, B. (2000). User's guide for spatial analysis of field variety trials using ASREML. Cimmyt.

Burley, J. (1980). Choice of tree species and possibility of genetic improvement for smallholder and community forests. *The Commonwealth Forestry Review*, 311-326.

Buschmann, C., Lenk, S., & Lichtenthaler, H. K. (2012). Reflectance spectra and images of green leaves with different tissue structure and chlorophyll content. *Israel Journal of Plant Sciences*, 60(1-2), 49-64.

Butler, D. G., Cullis, B. R., Gilmour, A. R., Gogel, B. J., & Thompson, R. (2017). ASReml-R reference manual version 4. *VSN International Ltd, Hemel Hempstead, HP1 1ES, UK*.

- Calleja-Rodriguez, A., Andersson Gull, B., Wu, H. X., Mullin, T. J., & Persson, T. (2019). Genotype-by-environment interactions and the dynamic relationship between tree vitality and height in northern *Pinus sylvestris*. *Tree Genetics & Genomes*, 15, 1-15.
- Campbell, P. E., Rock, B. N., Martin, M. E., Neefus, C. D., Irons, J. R., Middleton, E. M., & Albrechtova, J. (2004). Detection of initial damage in Norway spruce canopies using hyperspectral airborne data. *International Journal of Remote Sensing*, 25(24), 5557-5584.
- Campbell, P. K. E., Middleton, E. M., McMurtrey, J. E., Corp, L. A., & Chappelle, E. W. (2007). Assessment of vegetation stress using reflectance or fluorescence measurements. *Journal of environmental quality*, 36(3), 832-845.
- Campbell, P. K., Huemmrich, K. F., Middleton, E. M., Ward, L. A., Julitta, T., Daughtry, C. S., ... & Kustas, W. P. (2019). Diurnal and seasonal variations in chlorophyll fluorescence associated with photosynthesis at leaf and canopy scales. *Remote Sensing*, 11(5), 488.
- Carter, G. A. (1993). Responses of leaf spectral reflectance to plant stress. *American journal of botany*, 80(3), 239-243.
- Cavender-Bares, J., Meireles, J. E., Couture, J. J., Kaproth, M. A., Kingdon, C. C., Singh, A., ... & Townsend, P. A. (2016). Associations of leaf spectra with genetic and phylogenetic variation in oaks: prospects for remote detection of biodiversity. *Remote Sensing*, 8(3), 221.
- Copes, D. L. (1974). Genetics of graft rejection in Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 4(2), 186-192.
- Cregg, B. M., & Zhang, J. W. (2001). Physiology and morphology of *Pinus sylvestris* seedlings from diverse sources under cyclic drought stress. *Forest Ecology and Management*, 154(1-2), 131-139.
- Croft, H., Chen, J. M., & Zhang, Y. (2014). The applicability of empirical vegetation indices for determining leaf chlorophyll content over different leaf and canopy structures. *Ecological Complexity*, 17, 119-130.

- Crofts, A. R., Wraight, C. A., & Fleischmann, D. E. (1971). Energy conservation in the photochemical reactions of photosynthesis and its relation to delayed fluorescence. *FEBS letters*, 15(2), 89-100.
- Cudlin, P., Novotny, R., & Chmelíková, E. (1999). Recognition of stages of montane Norway spruce response to multiple stress impact using crown and branch structure transformation analysis. *PHYTON-HORN-*, 39(3), 149-154.
- Curran, P. J., Dungan, J. L., & Gholz, H. L. (1990). Exploring the relationship between reflectance red edge and chlorophyll content in slash pine. *Tree physiology*, 7(1-2-3-4), 33-48.
- Čepl, J., Holá, D., Stejskal, J., Korecký, J., Kočová, M., Lhotáková, Z., ... & Lstibůrek, M. (2016). Genetic variability and heritability of chlorophyll a fluorescence parameters in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Tree physiology*, 36(7), 883-895.
- Čepl, J., Stejskal, J., Korecký, J., Hejtmánek, J., Faltinová, Z., Lstibůrek, M., & Gezan, S. (2020). The dehydrins gene expression differs across ecotypes in Norway spruce and relates to weather fluctuations. *Scientific reports*, 10(1), 20789.
- Čepl, J., Stejskal, J., Lhotáková, Z., Holá, D., Korecký, J., Lstibůrek, M., ... & Albrechtová, J. (2018). Heritable variation in needle spectral reflectance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) peaks in red edge. *Remote Sensing of Environment*, 219, 89-98.
- Čermák, P., Kolář, T., Žid, T., Trnka, M., & Rybniček, M. (2019). Norway spruce responses to drought forcing in areas affected by forest decline. *Forest systems*, 28(3), e016-e016.
- Datt, B. (1999). A new reflectance index for remote sensing of chlorophyll content in higher plants: tests using Eucalyptus leaves. *Journal of plant physiology*, 154(1), 30-36.
- Dawkins R. (1982). *The Extended Phenotype*. Oxford University Press, Oxford.
- Deepak, M., Keski-Saari, S., Fauch, L., Granlund, L., Oksanen, E., & Keinänen, M. (2019). Leaf canopy layers affect spectral reflectance in silver birch. *Remote Sensing*, 11(24), 2884.

Dieters, M. J., White, T. L., & Hodge, G. R. (1995). Genetic parameter estimates for volume from full-sib tests of slash pine (*Pinus elliottii*). *Canadian journal of forest research*, 25(8), 1397-1408.

Ditmarová, L., Kurjak, D., Palmroth, S., Kmet', J., & Střelcová, K. (2010). Physiological responses of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings to drought stress. *Tree physiology*, 30(2), 205-213.

Divíšek J., Culek M., Jiroušek M. (2010). Smrk ztepilý (*Picea abies* L. Karst). Dostupné z is.muni.cz

Einzmann K., Atzberger C., Pinnel N., Glas C., Böck S., Seitz R., Immitzer M. (2021). Early detection of spruce vitality loss with hyperspectral data: Results of an experimental study in Bavaria, Germany, *Remote Sensing of Environment*. 266, 112676..

Einzmann, K., Atzberger, C., Pinnel, N., Glas, C., Böck, S., Seitz, R., & Immitzer, M. (2021). Early detection of spruce vitality loss with hyperspectral data: Results of an experimental study in Bavaria, Germany. *Remote Sensing of Environment*, 266, 112676.

Einzmann, K., Ng, W. T., Immitzer, M., Pinnel, N., & Atzberger, C. (2014). Method analysis for collecting and processing in-situ hyperspectral needle reflectance data for monitoring Norway Spruce. *Photogramm. Fernerkund. Geoinform*, 5, 423-434.

Eitel, J. U., Gessler, P. E., Smith, A. M., & Robberecht, R. (2006). Suitability of existing and novel spectral indices to remotely detect water stress in *Populus* spp. *Forest Ecology and Management*, 229(1-3), 170-182.

Ekvall, L., & Greger, M. (2003). Effects of environmental biomass-producing factors on Cd uptake in two Swedish ecotypes of *Pinus sylvestris*. *Environmental Pollution*, 121(3), 401-411.

Eldhuset, T. D., Nagy, N. E., Volařík, D., Børja, I., Gebauer, R., Yakovlev, I. A., & Krokene, P. (2013). Drought affects tracheid structure, dehydrin expression, and above- and belowground growth in 5-year-old Norway spruce. *Plant and soil*, 366, 305-320.

El-Kassaby, Y. A. (1992). Domestication and genetic diversity—should we be concerned?. *The Forestry Chronicle*, 68(6), 687-700.

- El-Kassaby, Y. A. (1995). Evaluation of the tree-improvement delivery system: factors affecting genetic potential. *Tree Physiology*, 15(7-8), 545-550.
- El-Kassaby, Y. A., & Lstibůrek, M. (2009). Breeding without breeding. *Genetics research*, 91(2), 111-120.
- EL-Kassaby, Y. A., Rudin, D., & Yazdani, R. (1989). Levels of outcrossing and contamination in two *Pinus sylvestris* L. seed orchards in northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 4(1-4), 41-49.
- Eriksson, G., Ekberg, I., & Clapham, D. (2006). An introduction to Forest Genetics. Genetic Center. Department of Plant Biology and Forest Genetics, SLU. Uppsala. 188 p. *Ferreira, M. y Eriksson G*, 59-73.
- Escos, J., Alados, C. L., Pugnaire, F. I., Puigdefábregas, J., & Emlen, J. (2000). Stress resistance strategy in an arid land shrub: interactions between developmental instability and fractal dimension. *Journal of Arid Environments*, 45(4), 325-336.
- Falconer, D. S., Mackay T. F. C. (2009). Introduction to quantitative genetics. Pearson, Prentice Hall
- Fanta, J. (1974). Morphologische variabilität der fichte und grundzüge der genetischen rekonstruktion der gebirgsfichtenwalder im krkonose nationalpark (cssr).
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N. S. M. A., Fujita, D. B. S. M. A., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Sustainable agriculture*, 153-188.
- Fisher, R. A. (1999). *The genetical theory of natural selection: a complete variorum edition*. Oxford University Press.
- Flood, P. J., Kruijer, W., Schnabel, S. K., van der Schoor, R., Jalink, H., Snel, J. F., ... & Aarts, M. G. (2016). Phenomics for photosynthesis, growth and reflectance in *Arabidopsis thaliana* reveals circadian and long-term fluctuations in heritability. *Plant methods*, 12(1), 1-14.

- Fries, A., & Lindgren, D. (1986). Performance of plus tree progenies of *Pinus contorta* originating north of latitude 55 N in a Swedish trial at 64 N. *Canadian Journal of Forest Research*, 16(3), 427-437.
- Frýdl, J., Novotný, P., Čáp, J., & Buriánek, V. (2009). Metodické postupy ověřování zdrojů reprodukčního materiálu lesních dřevin v České republice. *Recenzovaná metodika. Lesnický průvodce*, 12, 2009.
- Fulín, M., Čáp, J., Cvrčková, H., Novotný, P., Máchová, P., Dostál, J., ... & Beran, F. (2016). Genetická charakterizace významných regionálních populací jedle bělokoré v České republice. *Specializovaná mapa s odborným obsahem. Jíloviště-Strnady, VÚLHM*, 42.
- Funda, T., Lstibůrek, M., Lachout, P., Klápště, J., & El-Kassaby, Y. A. (2009). Optimization of combined genetic gain and diversity for collection and deployment of seed orchard crops. *Tree Genetics & Genomes*, 5, 583-593.
- Galdina, T., & Khazova, E. (2019). Adaptability of *Pinus sylvestris* L. to various environmental conditions. In *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* (Vol. 316, No. 1, p. 012002). IOP Publishing.
- Gary A. Ritchie. (2006). Proceedings RMRS. *Forest Service Proceedings* (43):34–42.
- Gates, D. M., Keegan, H. J., Schleter, J. C., & Weidner, V. R. (1965). Spectral properties of plants. *Applied optics*, 4(1), 11-20.
- Gebauer, R., Volařík, D., Urban, J., Børja, I., Nagy, N. E., Eldhuset, T. D., & Krokene, P. (2011). Effect of thinning on anatomical adaptations of Norway spruce needles. *Tree Physiology*, 31(10), 1103-1113.
- Genssler, H. (1959). Veränderungen von Boden und Vegetation nach generationsweisem Fichtenanbau.
- Gezan, S. A., Muñoz, P. R., & CARVALHO, M. D. (2014). Analysis of experiments using ASReml with emphasis on breeding trials. Viçosa:[sn].
- Giertych, M. (1979). Summary of results on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) height growth in IUFRO provenance experiments.

Gilmour, A. R., Gogel, B. J., Cullis, B. R., Welham, S. J., & Thompson, R. (2002). ASReml user guide release 1.0.

Gitelson, A. A., Chivkunova, O. B., & Merzlyak, M. N. (2009). Nondestructive estimation of anthocyanins and chlorophylls in anthocyanic leaves. *American Journal of Botany*, 96(10), 1861-1868.

Gitelson, A. A., Merzlyak, M. N., & Lichtenthaler, H. K. (1996). Detection of red edge position and chlorophyll content by reflectance measurements near 700 nm. *Journal of plant physiology*, 148(3-4), 501-508.

Gitelson, A., & Solovchenko, A. (2018). Non-invasive quantification of foliar pigments: Possibilities and limitations of reflectance-and absorbance-based approaches. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 178, 537-544.

Golhani, K., Balasundram, S. K., Vadamalai, G., & Pradhan, B. (2019). Selection of a spectral index for detection of orange spotting disease in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) using red edge and neural network techniques. *Journal of the Indian Society of Remote Sensing*, 47, 639-646.

Google Mapy. Online mapy 2024. www.maps.google.com, dostupné z: <https://www.google.com/maps/@49.8189035,16.3842102,7.65z?entry=ttu>

Granlund, L., Keski-Saari, S., Kumpula, T., Oksanen, E., & Keinänen, M. (2018). Imaging lichen water content with visible to mid-wave infrared (400–5500 nm) spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 216, 301-310.

Gülcü, S., & Bilir, N. (2017). Growth and survival variation among scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenances. *International journal of genomics*, 2017.

Gullberg, U., & Kang, H. (1985). A model for tree breeding (No. 169).

Haagsma, M., Page, G. F., Johnson, J. S., Still, C., Waring, K. M., Snieszko, R. A., & Selker, J. S. (2020). Using hyperspectral imagery to detect an invasive fungal pathogen and symptom severity in *Pinus strobus* seedlings of different genotypes. *Remote Sensing*, 12(24), 4041.

- Haapanen, M. (2001). Time trends in genetic parameter estimates and selection efficiency for Scots pine in relation to field testing method. *Forest genetics*, 8(2), 129-144.
- Harb, A., Krishnan, A., Ambavaram, M. M., & Pereira, A. (2010). Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant physiology*, 154(3), 1254-1271.
- Hart, S. J., Veblen, T. T., Eisenhart, K. S., Jarvis, D., & Kulakowski, D. (2014). Drought induces spruce beetle (*Dendroctonus rufipennis*) outbreaks across northwestern Colorado. *Ecology*, 95(4), 930-939.
- Hedrick, P. W. (2001). Conservation genetics: where are we now?. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 629-636.
- Hedrick, P. W. (2009). *Genetics of populations*. Jones & Bartlett Publishers.
- Hejtmánek, J., Stejskal, J., Čepl, J., Lhotáková, Z., Korecký, J., Krejzková, A., ... & Gezan, S. A. (2022). Revealing the complex relationship among hyperspectral reflectance, photosynthetic pigments, and growth in Norway spruce ecotypes. *Frontiers in Plant Science*, 13, 721064.
- Henderson, C. R. (1949). Estimation of changes in herd environment. *J. Dairy Sci*, 32(8), 706-706.
- Henderson, C. R. (1975). Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics*, 423-447.
- Hernández-Clemente, R., Navarro-Cerrillo, R. M., & Zarco-Tejada, P. J. (2012). Carotenoid content estimation in a heterogeneous conifer forest using narrow-band indices and PROSPECT+ DART simulations. *Remote Sensing of Environment*, 127, 298-315.
- Hofer, A., & Kennedy, B. W. (1993). Genetic evaluation for a quantitative trait controlled by polygenes and a major locus with genotypes not or only partly known. *Genetics, Selection, Evolution: GSE*, 25(6), 537.

- Holuša, J., Lubojacký, J., Čurn, V., Tonka, T., Lukášová, K., & Horák, J. (2018). Combined effects of drought stress and *Armillaria* infection on tree mortality in Norway spruce plantations. *Forest Ecology and Management*, 427, 434-445.
- Hong, Z., Fries, A., & Wu, H. X. (2015). Age trend of heritability, genetic correlation, and efficiency of early selection for wood quality traits in Scots pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(7), 817-825.
- Horler, D. N. H., Dockray, M., Barber, J., & Barringer, A. R. (1983). Red edge measurements for remotely sensing plant chlorophyll content. *Advances in Space Research*, 3(2), 273-277.
- Hovi, A., Raitio, P., & Rautiainen, M. (2017). A spectral analysis of 25 boreal tree species. *Silva Fennica*, 51(4), 7753.
- Hsiao, T. C. (1973). Plant responses to water stress. *Annual review of plant physiology*, 24(1), 519-570.
- Hsiao, T. C., Acevedo, E., Fereres, E., & Henderson, D. W. (1976). Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 273(927), 479-500.
- Hunt Jr, E. R., & Rock, B. N. (1989). Detection of changes in leaf water content using near-and middle-infrared reflectances. *Remote sensing of environment*, 30(1), 43-54.
- Hunt, J., Bussiere, L. F., Jennions, M. D., & Brooks, R. (2004). What is genetic quality?. *Trends in ecology & evolution*, 19(6), 329-333.
- Hynek V. (1992). Šlechtění smrku ztepilého z imisně výrazně zatížených oblastí Čech. *Lesnictví* 38: 929-940 s.
- Chen, Z., Helmersson, A., Westin, J., Karlsson, B., & Wu, H. X. (2018). Efficiency of using spatial analysis for Norway spruce progeny tests in Sweden. *Annals of forest science*, 75, 1-13.
- Chung, M. S. (1981). Flowering characteristics of *Pinus sylvestris* L. with special emphasis on the reproductive adaptation to local temperature factor.

Isik, F., Holland, J., & Maltecca, C. (2017). *Genetic data analysis for plant and animal breeding* (Vol. 400). Cham, Switzerland: Springer International Publishing.

Isik, F., Holland, J., & Maltecca, C. (2017). *Genetic data analysis for plant and animal breeding* (Vol. 400). Cham, Switzerland: Springer International Publishing.

Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M. L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., & Koricheva, J. (2012). Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 18(1), 267-276.

Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H. J., Somasundaram, R., & Panneerselvam, R. (2009). Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int. J. Agric. Biol*, 11(1), 100-105.

Jansen, S., Konrad, H., & Geburek, T. (2017). The extent of historic translocation of Norway spruce forest reproductive material in Europe. *Annals of Forest Science*, 74(3), 1-17.

Jansson, G. (2007). Gains from selecting *Pinus sylvestris* in southern Sweden for volume per hectare. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 22(3), 185-192.

Jarvis, S. F., Borralho, N. M. G., & Potts, B. M. (1995). Implementation of a multivariate BLUP model for genetic evaluation of *Eucalyptus globulus* in Australia.

Jensen, A. M., Warren, J. M., Hanson, P. J., Childs, J., & Wullschleger, S. D. (2015). Needle age and season influence photosynthetic temperature response and total annual carbon uptake in mature *Picea mariana* trees. *Annals of Botany*, 116(5), 821-832.

Junker, L. V., & Ensminger, I. (2016). Relationship between leaf optical properties, chlorophyll fluorescence and pigment changes in senescing *Acer saccharum* leaves. *Tree Physiology*, 36(6), 694-711.

Kaňák J., Frýdl J., Novotný P., Čáp J., (2008). Metodika zakládání semenných sadů: recenzovaná metodika. Strnady: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, 20-25 s.

Kaňák, J. (1999). Historie a současnost Arboreta Sofronka. Lesnická práce, číslo 1

- Kaňák, J. (2011). Návrh šlechtitelských postupů pro borovici lesní v západních a jižních Čechách (Doctoral dissertation, Disertační práce. Praha, Česká zemědělská univerzita v Praze: 132 s).
- Kang, H., & Nienstaedt, H. (1987). Managing long-term tree breeding stock. *Silvae genetica*, 36(1), 30-39.
- Kang, K. S. (2001). *Genetic gain and gene diversity of seed orchard crops*. Uppsala, Sweden: Swedish University of Agricultural Sciences.
- Kanowski, P. J. (1996). Sustaining tropical forestry: tree improvement in the biological and social context. In *Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry. Proc. QFRI/IUFRO Conference, Caloundra Qld (Australia)* (Vol. 27, pp. 295-300).
- Kantor, J., & Pospíšil, J. (1958). Šlechtění lesních dřevin.
- Karlsson, P. E., Medin, E. L., Wallin, G., Selldén, G., & Skärby, L. (1997). Effects of ozone and drought stress on the physiology and growth of two clones of Norway spruce (*Picea abies*). *The New Phytologist*, 136(2), 265-275.
- Kindlmann, P., Matějka, K., & Doležal, P. (2012). Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody. Prague, Czech Republic: Karolinum.
- Klimo, E., Hager, H., & Kulhavý, J. (2000). Spruce monocultures in Central Europe: Problems and prospects (Vol. 33). Joensuu, Finland: European Forest Institute.
- Kobliha J., Klápště J., Lstibůrek M., (2007). Význam lesní genetiky a šlechtění ve vztahu ke kvalitě reprodukčního materiálu ve Švédsku a v ČR. Kvalita reprodukčního materiálu lesních dřevin: sborník příspěvků. Strážnice, 16-20 s.
- Kobliha J., Lstibůrek M., (2006). Význam semenných sadů jako produkčních populací lesních dřevin. In, Semenné sady jako zdroj kvalifikovaného reprodukčního materiálu. 20. – 21.6. Bzenec. VÚLHM Jíloviště – Strnady, Uherské Hradiště: 61-69 s.
- Kobliha J., Lstibůrek M., Slávik M., Marušák R., Stejskal J., Klápště J., Hynek V. (2011). Metodika výpočtu ekonomické efektivity semenných sadů, Certifikovaná metodika 107839/2011 – MZE – 16222/M20.

- Kokaly, R. F., Asner, G. P., Ollinger, S. V., Martin, M. E., & Wessman, C. A. (2009). Characterizing canopy biochemistry from imaging spectroscopy and its application to ecosystem studies. *Remote sensing of environment*, 113, S78-S91.
- Korecký, J., Čepl, J., Stejskal, J., Faltinová, Z., Dvořák, J., Lstibůrek, M., & El-Kassaby, Y. A. (2021). Genetic diversity of Norway spruce ecotypes assessed by GBS-derived SNPs. *Scientific reports*, 11(1), 23119.
- Kotrla P., Pařízek M., (2009). Zakládání semenných sadů z pohledu legislativy. *Lesnická práce*, r. 88, č. 8.
- Kovářová, M., & Vacek, S. (2003). Mountain Norway spruce forests: Needle supply and its nutrient content. *Journal of Forest Science*, 49(7), 327-332.
- Kozak, I., & Parpan, T. (2019). Forecasting drying up of spruce forests in Transcarpathia (Ukraine) using the FORKOME model. *Journal of Forest Science*, 65(6), 209-217.
- Kozłowski, T. T., & Pallardy, S. G. (1996). *Physiology of woody plants*. Elsevier.
- Kreutzer, K. (1979). Ökologische Fragen zur Vollbaumernte.
- Kroon, J., Ericsson, T., Jansson, G., & Andersson, B. (2011). Patterns of genetic parameters for height in field genetic tests of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in Sweden. *Tree genetics & genomes*, 7(6), 1099-1111.
- Krzakowa, M. (1979). Enzymatyczna zmienność międzypopulacyjna sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.). Wydawn. Naukowe Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza.
- Krzakowa, M., Urbaniak, L., & Korczyk, A. F. (1994). Chromatographic studies on phenolic compounds in Scots pine [*Pinus sylvestris* L.]. *Bulletin de la Societe des Amis des Sciences et des Lettres de Poznan. Seria D: Science Biologiques*, 30.
- Kříž Z. Et al., (1971). *Lesnická botanika*, Státní zemědělské nakladatelství, Praha: 448-451 s.
- Lang, M., Stober, F., & Lichtenthaler, H. K. (1991). Fluorescence emission spectra of plant leaves and plant constituents. *Radiation and Environmental Biophysics*, 30, 333-347.

Le Maire, G., François, C., & Dufrene, E. (2004). Towards universal broad leaf chlorophyll indices using PROSPECT simulated database and hyperspectral reflectance measurements. *Remote sensing of environment*, 89(1), 1-28.

Lehnert, L. W., Meyer, H., Obermeier, W. A., Silva, B., Regeling, B., & Bendix, J. (2018). Hyperspectral data analysis in R: The hsdar package. *arXiv preprint arXiv:1805.05090*.

Lhotakova, Z., Brodsky, L., Kupkova, L., Kopackova, V., Potuckova, M., Misurec, J., ... & Albrechtova, J. (2013). Detection of multiple stresses in Scots pine growing at post-mining sites using visible to near-infrared spectroscopy (vol 15, pg 2004, 2013). *ENVIRONMENTAL SCIENCE-PROCESSES & IMPACTS*, 15(12), 2356-2356.

Lhotáková, Z., Kopačková-Strnadová, V., Oulehle, F., Homolová, L., Neuwirthová, E., Švik, M., ... & Albrechtová, J. (2021). Foliage biophysical trait prediction from laboratory spectra in Norway spruce is more affected by needle age Than by site soil conditions. *Remote Sensing*, 13(3), 391.

Lhotáková, Z., Kopačková-Strnadová, V., Oulehle, F., Homolová, L., Neuwirthová, E., Švik, M., ... & Albrechtová, J. (2021). Foliage biophysical trait prediction from laboratory spectra in Norway spruce is more affected by needle age Than by site soil conditions. *Remote Sensing*, 13(3), 391.

Li, B., McKeand, S., & Weir, R. (1999). Impact of forest genetics on sustainable forestry—Results from two cycles of loblolly pine breeding in the US. *Journal of sustainable forestry*, 10(1-2), 79-85.

Li, H., Yang, W., Lei, J., She, J., & Zhou, X. (2021). Estimation of leaf water content from hyperspectral data of different plant species by using three new spectral absorption indices. *PLoS One*, 16(3), e0249351.

Li, Y., Suontama, M., Burdon, R. D., & Dungey, H. S. (2017). Genotype by environment interactions in forest tree breeding: review of methodology and perspectives on research and application. *Tree Genetics & Genomes*, 13, 1-18.

Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. In *Methods in enzymology* (Vol. 148, pp. 350-382). Academic Press.

- Lloret, F., Keeling, E. G., & Sala, A. (2011). Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120(12), 1909-1920.
- Lorenz, M. (1995). International co-operative programme on assessment and monitoring of air pollution effects on forests-ICP forests. *Water, Air, and Soil Pollution*, 85, 1221-1226.
- Lüttge, U., & Scarano, F. R. (2004). Ecophysiology. *Brazilian Journal of Botany*, 27, 1-10.
- Madritch, M. D., Kingdon, C. C., Singh, A., Mock, K. E., Lindroth, R. L., & Townsend, P. A. (2014). Imaging spectroscopy links aspen genotype with below-ground processes at landscape scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1643), 20130194.
- Mälikönen, E. (1976). Effect of whole-tree harvesting on soil fertility.
- Martin, M. E., & Aber, J. D. (1997). High spectral resolution remote sensing of forest canopy lignin, nitrogen, and ecosystem processes. *Ecological applications*, 7(2), 431-443.
- Martinez, N. E., Sharp, J. L., Kuhne, W. W., Johnson, T. E., Stafford, C. T., & Duff, M. C. (2015). Assessing the use of reflectance spectroscopy in determining CsCl stress in the model species *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Remote Sensing*, 36(23), 5887-5915.
- Mason, W. L., & Alía, R. (2000). Current and future status of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests in Europe. *Forest Systems*, 9, 317-335.
- Mátyás, C., Ackzell, L., & Samuel, C. J. A. (2004). Euforgen technical guidelines for genetic conservation and use for Scots pine (*Pinus sylvestris*). Bioversity International.
- Mcmurry, J. (2004). Organická chemie, sixth edition. ISBN 978-80-7080-637-1
- Microsoft Corporation ® (2018). Microsoft Excel. Retrieved from <https://office.microsoft.com/excel>

Míchal (1983). Dynamika přirozeného lesa II, živa 2.

Michelozzi, M., Loreto, F., Colom, R., Rossi, F., & Calamassi, R. (2011). Drought responses in Aleppo pine seedlings from two wild provenances with different climatic features. *Photosynthetica*, 49(4), 564-572.

Misi, D., Puchałka, R., Pearson, C., Robertson, I., & Koprowski, M. (2019). Differences in the climate-growth relationship of scots pine: A case study from Poland and Hungary. *Forests*, 10(3), 243.

Mišurec, J., Kopačková, V., Lhotáková, Z., Hanuš, J., Weyermann, J., Entcheva-Campbell, P., & Albrechtová, J. (2012). Utilization of hyperspectral image optical indices to assess the Norway spruce forest health status. *Journal of Applied Remote Sensing*, 6(1), 063545-063545.

Moorthy, I., Miller, J. R., & Noland, T. L. (2008). Estimating chlorophyll concentration in conifer needles with hyperspectral data: An assessment at the needle and canopy level. *Remote Sensing of Environment*, 112(6), 2824-2838.

Moosmayer, H. U. (1957). Zur ertragskundlichen Auswertung der Standortsgliederung im Ostteil der Schwäbischen Alb: *Aus d. Forstl. Versuchsanst. Stuttgart* (Doctoral dissertation, Ulmer).

Moran, E., Lauder, J., Musser, C., Stathos, A., & Shu, M. (2017). The genetics of drought tolerance in conifers. *New Phytologist*, 216(4), 1034-1048.

Morgenstern, M. (2011). Geographic variation in forest trees: genetic basis and application of knowledge in silviculture. UBC press.

Moriguchi, Y., Prescher, F., & Lindgren, D. (2008). Optimum lifetime for Swedish *Picea abies* seed orchards. *New Forests*, 35, 147-157.

Mrode, R. A. (2014). Linear models for the prediction of animal breeding values. Cabi.

Musil I., Hamerník J. (2007). Jehličnaté dřeviny. Lesnická dendrologie 1. Nakladatelství Academia. Praha: 350-360 s.

- Musil I., Hamerník, J. (2003). Lesnická dendrologie 1, jehličnaté dřeviny, přehled nahosemenných (i výtrusných) dřevin, Praha, 40-50 s.
- Mutanga, O., & Skidmore, A. K. (2007). Red edge shift and biochemical content in grass canopies. *ISPRS journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 62(1), 34-42.
- Namkoong, G., & Kang, H. (1990). Quantitative genetics of forest trees. *Plant breeding reviews*, 8, 139-188.
- Nanson, A. (1972). The provenance seedling seed orchard.
- Neff, B. D., & Pitcher, T. E. (2005). Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular ecology*, 14(1), 19-38.
- Neuwirthová, E., Kuusk, A., Lhotáková, Z., Kuusk, J., Albrechtová, J., & Hallik, L. (2021). Leaf age matters in remote sensing: taking ground truth for spectroscopic studies in hemiboreal deciduous trees with continuous leaf formation. *Remote Sensing*, 13(7), 1353.
- 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.
- Neuwirthová, E., Lhotáková, Z., Lukeš, P., & Albrechtová, J. (2021). Leaf Surface Reflectance Does Not Affect Biophysical Traits Modelling from VIS-NIR Spectra in Plants with Sparsely Distributed Trichomes. *Remote Sensing*, 13(20), 4144.
- Nonami, H. (1998). Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials. *Journal of Plant Research*, 111, 373-382.
- Novák P., (2006). Historie a současnost tvarování roubovanců v semenných sadech. Semenné sady jako zdroj kvalifikovaného reprodukčního materiálu – minulost, současnost a budoucnost: sborník příspěvků. Bzenec, 15-17s.
- Oleksyn, J. (1991). Inheritance of resistance to abiotic factors. In *Developments in Plant Genetics and Breeding* (Vol. 3, pp. 219-229). Elsevier.

- Oleksyn, J., & Giertych, M. (1984). Results of a 70 years old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenance experiment in Pulawy, Poland. *Silvae genetica*, 33(1), 22-27.
- Oleksyn, J., Modrzyński, J., Tjoelker, M. G., Złotkowiak, R., Reich, P. B., & Karolewski, P. (1998). 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.
- Olsson, T., & Ericsson, T. (2002). Genetic parameter estimates of growth and survival of *Pinus sylvestris* with mixed model multiple-trait restricted maximum likelihood analysis. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 17(2), 103-110.
- Pâques, L. E. (2013). Forest tree breeding in Europe (Vol. 25). Dordrecht: Springer.
- Paule, L. (1992). Genetika a šľachtenie lesných drevín. *Príroda*.
- Pawlaczyk, E. M., Bobowicz, M. A., & Korczyk, A. F. (2010). Zmienność trzech naturalnych populacji *Pinus sylvestris* L. z różnych siedlisk Puszczy Białowieskiej oszacowana cechami igieł. *Leśne Prace Badawcze*, 71(1), 83-92.
- Pearson, M., Saarinen, M., Nummelin, L., Heiskanen, J., Roitto, M., Sarjala, T., & Laine, J. (2013). Tolerance of peat-grown Scots pine seedlings to waterlogging and drought: Morphological, physiological, and metabolic responses to stress. *Forest Ecology and Management*, 307, 43-53.
- Peña-Gallardo, M., Vicente-Serrano, S. M., Camarero, J. J., Gazol, A., Sánchez-Salguero, R., Domínguez-Castro, F., ... & Galván, J. D. (2018). Drought sensitiveness on forest growth in peninsular Spain and the Balearic Islands. *Forests*, 9(9), 524.
- Peñuelas, J., & Filella, I. (1998). Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. *Trends in plant science*, 3(4), 151-156.
- Peñuelas, J., & Inoue, Y. (1999). Reflectance indices indicative of changes in water and pigment contents of peanut and wheat leaves. *Photosynthetica*, 36(3), 355-360.
- Peñuelas, J., Filella, I., Biel, C., Serrano, L., & Save, R. (1993). The reflectance at the 950–970 nm region as an indicator of plant water status. *International journal of remote sensing*, 14(10), 1887-1905.

Persson, A., Holmgren, J., & Soderman, U. (2002). Detecting and measuring individual trees using an airborne laser scanner. *Photogrammetric engineering and remote sensing*, 68(9), 925-932.

Pickett, S. T. A., White, P. S. (1985). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academicpress.

Poleno Z., Vacek S., (2009). Pěstování lesů III., Praktické postupy pěstování lesů, Lesnická práce, s.r.o., Kostelec nad Černými lesy: 946-948 s.

Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Štefančík, I., Mikeska, M., Kobliha, J., Kupka, I., Malík, V., Turčáni M. (2009). Pěstování lesů III. Praktické Postupy pěstování Lesů. (Silviculture III. Practical Methods in Silviculture); Lesnická Práce, s.r.o.: Kostelec nad Černými Lesy, Czech Republic, 2009.

Pospíšil, J., Kobliha, J. (1988). Šlechtění lesních dřevin. Brno. Vysoká škola zemědělská v Brně.

Procházka, S., Macháčková, I., Krekule, J., & Šebánek, J. (1998). Fyziologie rostlin. Academia Praha, 1. vydání.

Putalová, T., Vacek, Z., Vacek, S., Štefančík, I., Bulušek, D., & Král, J. (2019). Tree-ring widths as an indicator of air pollution stress and climate conditions in different Norway spruce forest stands in the Krkonoše Mts. *Central European Forestry Journal*, 65(1), 21-33.

R Core Team (2022). A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: [https:// www.R-project.org/](https://www.R-project.org/)

Rambousek J. (2003). Semenné sady lesních dřevin v České Republice. Lesnická práce č. 01/03. Ročník 82. Výzkumný ústav lesního hospodaření a myslivosti.

Rathod, P. H., Brackhage, C., Müller, I., Van der Meer, F. D., & Noomen, M. F. (2018). Assessing metal-induced changes in the visible and near-infrared spectral reflectance of leaves: a pot study with sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of the Indian Society of Remote Sensing*, 46, 1925-1937.

- Reed, D. H., & Frankham, R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation biology*, 17(1), 230-237.
- Robinson, G. K. (1991). That BLUP is a good thing: the estimation of random effects. *Statistical science*, 15-32.
- Rock, B. N., Hoshizaki, T., & Miller, J. R. (1988). Comparison of in situ and airborne spectral measurements of the blue shift associated with forest decline. *Remote Sensing of Environment*, 24(1), 109-127.
- Rock, B. N., Williams, D. L., Moss, D. M., Lauten, G. N., & Kim, M. (1994). High-spectral resolution field and laboratory optical reflectance measurements of red spruce and eastern hemlock needles and branches. *Remote Sensing of Environment*, 47(2), 176-189.
- Roháček, K., & Barták, M. (1999). Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some applications. *Photosynthetica*, 37, 339-363.
- Ruotsalainen, S. (2002). Managing breeding stock in the initiation of a long-term tree breeding program (p. 95). Finnish Forest Research Institute, Punkaharju Research Station.
- Saenz-Romero, C., Nordheim, E. V., Guries, R. P., & Crump, P. M. (2001). A case study of a provenance/progeny test using trend analysis with correlated errors and SAS PROC MIXED. *Silvae Genetica*, 50(3-4), 127-134.
- Sánchez, M. T., De la Haba, M. J., Benítez-López, M., Fernández-Novales, J., Garrido-Varo, A., & Pérez-Marín, D. (2012). Non-destructive characterization and quality control of intact strawberries based on NIR spectral data. *Journal of Food engineering*, 110(1), 102-108.
- Sankey, T., Donager, J., McVay, J., & Sankey, J. B. (2017). UAV lidar and hyperspectral fusion for forest monitoring in the southwestern USA. *Remote Sensing of Environment*, 195, 30-43.
- Sena, C. M., Leandro, A., Azul, L., Seica, R., & Perry, G. (2018). Vascular oxidative stress: impact and therapeutic approaches. *Frontiers in physiology*, 9, 1668.

- Serrano, L., Penuelas, J., & Ustin, S. L. (2002). Remote sensing of nitrogen and lignin in Mediterranean vegetation from AVIRIS data: Decomposing biochemical from structural signals. *Remote sensing of Environment*, 81(2-3), 355-364.
- Schaepman-Strub, G., Schaepman, M. E., Painter, T. H., Dangel, S., & Martonchik, J. V. (2006). Reflectance quantities in optical remote sensing—Definitions and case studies. *Remote sensing of environment*, 103(1), 27-42.
- Schiop, S. T., Al Hassan, M., Sestras, A. F., Boscaiu, M., Sestras, R. E., & Vicente, O. (2017). Biochemical responses to drought, at the seedling stage, of several Romanian Carpathian populations of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst). *Trees*, 31, 1479-1490.
- Schlerf, M., Atzberger, C., Hill, J., Buddenbaum, H., Werner, W., & Schüller, G. (2010). Retrieval of chlorophyll and nitrogen in Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) using imaging spectroscopy. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 12(1), 17-26.
- Schreiner, E. J. (1961). Clonal or seedling seed orchards. In *Ninth Northeastern Forest Tree Improvement Conference; Syracuse, New York, USA* (pp. 53-7).
- Silva-Perez, V., Molero, G., Serbin, S. P., Condon, A. G., Reynolds, M. P., Furbank, R. T., & Evans, J. R. (2018). Hyperspectral reflectance as a tool to measure biochemical and physiological traits in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 69(3), 483-496.
- Simons, A. J. (1996). Delivery of improvement for agroforestry trees. In *Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry. Proc. QFRI-IUFRO Conf., Caloundra, Australia* (Vol. 27).
- Sims, D. A., & Gamon, J. A. (2002). Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote sensing of environment*, 81(2-3), 337-354.
- Slaton, M. R., Raymond Hunt Jr, E., & Smith, W. K. (2001). Estimating near-infrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *American journal of botany*, 88(2), 278-284.

Solovchenko, A. E., Chivkunova, O. B., Gitelson, A. A., & Merzlyak, M. N. (2010). Non-destructive estimation pigment content ripening quality and damage in apple fruit with spectral reflectance in the visible range.

Sonobe, R., & Wang, Q. (2017). Hyperspectral indices for quantifying leaf chlorophyll concentrations performed differently with different leaf types in deciduous forests. *Ecological Informatics*, 37, 1-9.

Spiecker, H. (1995). Growth dynamics in a changing environment—long-term observations. *Plant and Soil*, 168, 555-561.

Stejskal, J., Čepl, J., Neuwirthová, E., Akinyemi, O. O., Chuchlík, J., Provazník, D., ... & Lhotáková, Z. (2023). Making the Genotypic Variation Visible: Hyperspectral Phenotyping in Scots Pine Seedlings. *Plant Phenomics*, 5, 0111.

Surles, S. E., White, T. L., & Hodge, G. R. (1995). Genetic parameter estimates for seedling dry weight traits and their relationship with parental breeding values in slash pine. *Forest science*, 41(3), 546-563.

Svoboda, P. (1953). Lesní dřeviny a jejich porosty: *Část I*. SZN.

Szweykowski, J., & Urbaniak, L. (1982). An interesting chemical polymorphism in *Pinus sylvestris* L. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 51(3-4), 441-452.

Šimek (1993). Přírozená obnova smrku. Ministerstvo zemědělství. Tábor, 55s.

Šimůnek, V., Stejskal, J., Čepl, J., Korecký, J., Vacek, Z., Vacek, S., ... & Švanda, M. (2023). Different Adaptive Potential of Norway Spruce Ecotypes in Response to Climate Change in Czech Long-Term Lowland Experiment. *Forests*, 14(9), 1922.

Šindelář, J. (1975). Klonové archivy smrku ztepilého *Picea abies* L. Karst. Na PLO Zbraslav-Strnady – polesí Jíloviště. Jíloviště-Strnady. VÚLHM.

Šindelář, J. (2004). Výzkumné provenienční a jiné šlechtitelské plochy v lesním hospodářství České republiky. *Lesnický průvodce*, č. 2, 80.

Šrámek, V., Buriánek, V., Čihák, T., Dušek, D., Frýdl, J., Kacálek, D., Knížek, M., Kotrla, P., Lubojacký, J., Hellebrandová Neudertová, K. (2018). Ekologické Limity a

Produkční efekty pěstování Smrku Ztepilého v Nižších Polohách—Analýza Rizik a Produkčních Možností Populací Chlumního Smrku; Lesy České republiky, s. P: Hradec Králové, Czech Republic, 2018.

Taiz L., Zeigler, E., Møller, I. M., Murphy A. (2015). *Plant Physiology and Development*, sixth edition. Sinauer Associates, Inc. ISBN 972-1-60535-255-8

Tao, H., Feng, H., Xu, L., Miao, M., Long, H., Yue, J., ... & Fan, L. (2020). Estimation of crop growth parameters using UAV-based hyperspectral remote sensing data. *Sensors*, 20(5), 1296.

Tao, X., Li, Y., Yan, W., Wang, M., Tan, Z., Jiang, J., & Luan, Q. (2021). Heritable variation in tree growth and needle vegetation indices of slash pine (*Pinus elliottii*) using unmanned aerial vehicles (UAVs). *Industrial Crops and Products*, 173, 114073.

Thenkabail, P. S., Enclona, E. A., Ashton, M. S., & Van Der Meer, B. (2004). Accuracy assessments of hyperspectral waveband performance for vegetation analysis applications. *Remote sensing of environment*, 91(3-4), 354-376.

Toda, R. (1964). A brief review and conclusions of the discussion on seed orchards. *Silvae Genet*, 13(1-2), 1-4.

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.

Tomášková, I., Pastierovič, F., Krejzková, A., Čepl, J., & Hradecký, J. (2021). Norway spruce ecotypes distinguished by chlorophyll a fluorescence kinetics. *Acta Physiologiae Plantarum*, 43, 1-6.

Trissl, H. W., Gao, Y., & Wulf, K. (1993). Theoretical fluorescence induction curves derived from coupled differential equations describing the primary photochemistry of photosystem II by an exciton-radical pair equilibrium. *Biophysical journal*, 64(4), 974-988.

Úradníček L. (2003). *Lesnická dendrologie I. (Gymnospermae)*, Mendlova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, Brno: 100-105 s.

Úradníček, L., Maděra, P., Tichá, S., & Koblížek, J. (2009). Dřeviny České republiky. Kostelec nad Černými lesy. *Lesnická práce*, 367.

Ustin, S. L., Gitelson, A. A., Jacquemoud, S., Schaepman, M., Asner, G. P., Gamon, J. A., & Zarco-Tejada, P. (2009). Retrieval of foliar information about plant pigment systems from high resolution spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 113, S67-S77.

Vacek, S. (1983). Morfologická proměnlivost autochtonních smrkových populací v Krkonoších.

Vacek, S. (1992). Symptomy poškození smrku obecného (*Picea abies*).

Vacek, S., Bílek, L., Schwarz, O., Hejčmanová, P., & Mikeska, M. (2013). Effect of air pollution on the health status of spruce stands. *Mountain Research and Development*, 33(1), 40-50.

Vacek, Z., Vacek, S., & Cukor, J. (2023). European forests under global climate change: Review of tree growth processes, crises and management strategies. *Journal of Environmental Management*, 332, 117353.

Valcu, C. M., Lalanne, C., Plomion, C., & Schlink, K. (2008). Heat induced changes in protein expression profiles of Norway spruce (*Picea abies*) ecotypes from different elevations. *Proteomics*, 8(20), 4287-4302.

Van Buijtenen, J. P. (1984). Strategies for maintaining the genetic base. How will advanced generation tests differ from first.

Van der Maaten-Theunissen, M., Kahle, H. P., & van der Maaten, E. (2013). Drought sensitivity of Norway spruce is higher than that of silver fir along an altitudinal gradient in southwestern Germany. *Annals of Forest Science*, 70, 185-193.

Van Vleck, L. D., Boldman, K. G., Kriese, L. A., & Kachman, S. D. (1993). A manual for use of MTDFREML. *USDA. ARS*.

Verrelst, J., Malenovský, Z., Van der Tol, C., Camps-Valls, G., Gastellu-Etchegorry, J. P., Lewis, P., ... & Moreno, J. (2019). Quantifying vegetation biophysical variables from

imaging spectroscopy data: a review on retrieval methods. *Surveys in Geophysics*, 40, 589-629.

Vignal, A., Milan, D., SanCristobal, M., & Eggen, A. (2002). A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. *Genetics selection evolution*, 34, 1-31.

Vizcaíno-Palomar, N., González-Muñoz, N., González-Martínez, S. C., Alía, R., & Benito Garzon, M. (2019). Most southern scots pine populations are locally adapted to drought for tree height growth. *Forests*, 10(7), 555.

Wallace, B. (1981). Basic population genetics. (*No Title*).

Wallin, G., Karlsson, P. E., Selldén, G., Ottosson, S., Medin, E. L., Pleijel, H., & Skärby, L. (2002). Impact of four years exposure to different levels of ozone, phosphorus and drought on chlorophyll, mineral nutrients, and stem volume of Norway spruce, *Picea abies*. *Physiologia Plantarum*, 114(2), 192-206.

Wang, C., Feng, M., Yang, W., Ding, G., Xiao, L., Li, G., & Liu, T. (2017). Extraction of sensitive bands for monitoring the winter wheat (*Triticum aestivum*) growth status and yields based on the spectral reflectance. *PLoS One*, 12(1), e0167679.

Weed, A. S., Ayres, M. P., & Hicke, J. A. (2013). Consequences of climate change for biotic disturbances in North American forests. *Ecological Monographs*, 83(4), 441-470.

White, T. L. (1987). A conceptual framework for tree improvement programs. *New Forests*, 1, 325-342.

White, T. L., Adams, W. T., & Neale, D. B. (Eds.). (2007). Forest genetics. Cabi.

White, T. L., Hodge, G. R., & Powell, G. L. (1993). An advanced-generation tree improvement plan for slash pine in the southeastern United States. *Silvae Genetica*, 42(6), 359-371.

Wiedemann, E. (1925). Zuwachsrückgang und Wuchsstockungen der Fichte in den mittleren und unteren Höhenlagen der sächsischen Staatsforsten. W. Laux.

- Xiang, B., Li, B., & Isik, F. (2003). Time trend of genetic parameters in growth traits of *Pinus taeda* L. *Silvae genetika*, 52(3-4), 114-120.
- Yakovlev, I. A., Asante, D. K., Fossdal, C. G., Partanen, J., Junttila, O., & Johnsen, Ø. (2008). Dehydrins expression related to timing of bud burst in Norway spruce. *Planta*, 228, 459-472.
- Yang, X., Tang, J., Mustard, J. F., Wu, J., Zhao, K., Serbin, S., & Lee, J. E. (2016). Seasonal variability of multiple leaf traits captured by leaf spectroscopy at two temperate deciduous forests. *Remote Sensing of Environment*, 179, 1-12.
- Zas, R. (2008). The impact of spatial heterogeneity on selection: a case study on *Pinus pinaster* breeding seedling orchards. *Canadian journal of forest research*, 38(1), 114-124.
- Zhang, Y., Zheng, L., Li, M., Deng, X., & Ji, R. (2015). Predicting apple sugar content based on spectral characteristics of apple tree leaf in different phenological phases. *Computers and Electronics in Agriculture*, 112, 20-27.
- Zlatník A., (1957). Dendrologie. Státní pedagogické nakladatelství, n.p. Praha, Praha: 10-20 s.
- Zobel, B. J., Barber, J., Brown, C. L., & Perry, T. O. (1958). Seed orchards—Their concept and management. *Journal of Forestry*, 56(11), 815-825.
- Zobel, B.J. & Talbert, B.J. (1984). Applied Forest Tree Improvement. John Wiley & Sons, New
- Žárník, M., & Křístek, Š. (2007). Aktuální versus přirozené rozšíření smrku ztepilého v České republice.[Current vs. natural distribution of Norway spruce in the Czech Republic]. *Vesmír*, 86, 778-779.