VERSITA

Lesnícky časopis - Forestry Journal
ročník 57, číslo 2, 2011, s. 96–112
Section: Forestry
DOI: 10.2478/v10114-011-0004-0

MODELOVANIE DOPADOV PRIRODZENEJ A UMELEJ OBNOVY NA GENETICKÚ ŠTRUKTÚRU

1. nezmiešaný smrekový porast

Marian Pacalaj[1], Dušan Gömöry[2], Roman Longauer[1]
[1]*Národné lesnícke centrum-Lesnícky výskumný ústav, T. G. Masaryka 22, SK – 960 92 Zvolen*
[2]*Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta, T. G. Masaryka 24, SK – 960 53 Zvolen*

Pacalaj M., Gömöry D., Longauer R., 2011: Modelling the effects of natural and artificial regeneration on genetic structure. 1. Pure spruce stand. Lesn. Čas. – Forestry Journal, **57**(2): 96–112, 13 fig., tab. 5, ref. 28. ISSN 0323 – 1046. Original paper.

The paper focuses on the analysis and assessment of spatial and temporal variation in male and female fertility and their effect on the genetic structure of progeny in a managed stand of a pure Norway spruce. The program package Eco-Gene (Degen & Gregorius & Scholz 1996) was used to model genetic structures and to assess the influence of various regeneration systems based on natural and artificial regeneration on the formation of spatial genetic structure, allelic richness, diversity and genotype structure of progeny, and its differentiation from the maternal stand. The research plot was established in the site Vyšné Hágy with 200 adult trees. For each tree, position in the stand, crown size and its ground projection, and seed fertility were scored in the field. Besides, a multilocus genotype of each tree was determined by isozyme analyses of dormant buds.

Based on the modelling, we compared various silvicultural systems, which should result in a progeny reproducing genetic structures of maternal stands. An important indicator for the evaluation of silvicultural treatments was the formation of spatial genetic structures, as a secondary criterion, we used the differentiation of progeny against mother stand. Finally, we also considered genetic variation of progenies. Considering these criteria, the most appropriate silvicultural treatment in pure spruce stands appears to be the two-phase edge shelterwood cutting. On the other hand, intensive single tree selection is maybe unexpectedly the least appropriate option. The other tested systems – single-phase edge, group, progressive group shelterwood cutting and moderate single tree selection have an equivalent, intermediate position.

Key words: *Norway spruce, genetic variation, spatial genetic structure, fertility variation, natural and artificial regeneration*

Táto práca analyzuje priestorovú a časovú variabilitu v samčej a samičej plodnosti jedincov a ich vplyv na genetickú štruktúru potomstva v obhospodarovanom smrekovom poraste. Pre účely modelovania genetickej štruktúry a na posúdenie dopadu rôznych obnovných rubov založených na prirodzenej a umelej obnove na priestorovú genetickú štruktúru, multiplicitu, diverzitu a genotypovú štruktúru potomstva a jeho diferenciáciu od materského porastu bol použitý programový balík Eco-Gene (Degen & Gregorius & Scholz 1996). V lokalite Vyšné Hágy bola založená výskumná plocha s celkovým počtom 200 dospelých stromov. Na ploche bola zameraná pozícia každého stromu, zistená veľkosť, projekcia koruny a odhadnutá produkcia šišiek. Pomocou izoenzýmových genetických markérov z dormantných púčikov bol zistený aj genotyp každého jedinca.

Modelovaním sme porovnali vhodnosť rôznych obnovných rubov z hľadiska reprodukcie genofondu resp. genetickej štruktúry materských porastov. Základným kritériom hodnotenia bola tvorba priestorovej genetickej štruktúry, sekundárnym miera diferenciácie potomstva od materskému porastu a posledným miera genetickej variability v potomstve. Po zohľadnení týchto kritérií sa v nezmiešanom smrekovom

poraste ukázal ako najvhodnejší dvojfázový okrajový clonný rub a ako najmenej vhodný (možno prekvapivo) silnejší jednotlivo výberný rub. Ostatné testované ruby – maloplošný prostý jednofázový okrajový, skupinový, skupinovitý clonný a slabší jednotlivo výberný rub sa ukázali ako stredne vhodné a mali na genofond potomstva podobný vplyv.

Kľúčové slová: *smrek obyčajný, genetická variabilita, priestorová genetická štruktúra, variabilita plodnosti, prirodzená a umelá obnova lesa*

1. Úvod a problematika

Genofond populácie je komplexný a dynamický systém, ktorého štruktúra je určovaná predovšetkým genetickými procesmi a faktormi, ako je výber podľa životaschopnosti, systém reprodukcie, tok génov, efektívna veľkosť populácií, priestorové a časové rozdelenie fertility, fenológie kvitnutia a pod. Zároveň je úzko prepojený na ekosystémové, demografické a rastové procesy, ako je rast, vnútrodruhová a medzidruhová kompetícia, kolonizácia, a je ovplyvňovaný ľudskými zásahmi, v prípade lesných drevín predovšetkým obhospodarovaním porastov. V princípe každá matematická formulácia ktoréhokoľvek z týchto čiastkových procesov predstavuje matematický model. Za posledné desaťročia došlo v populačnej genetike lesných drevín k značnému pokroku v poznaní a pochopení jednotlivých komponentov genetického systému, predovšetkým vďaka zdokonaleniu metód hodnotenia genetickej premenlivosti na úrovni konkrétneho génu s využitím metód biochemickej a molekulárnej genetiky. Výskum sa týkal predovšetkým špecifických procesov a faktorov, vďaka čomu sme získali pomerne podrobné poznatky o jednotlivých izolovaných aspektoch genetického systému. Z poznania jednotlivých zložiek však ešte nevyplýva poznanie genetického systému populácie ako celku. Účinky jednotlivých mechanizmov a procesov sa môžu navzájom kompenzovať, absencia pozorovateľných zmien genetickej štruktúry nemusí byť dôsledkom absencie vonkajších vplyvov, ale aj vzájomnej rovnováhy (napr. selekcia proti škodlivým alelám, ich systematické vytváranie mutačným procesom, usmernená selekcia, tok génov a pod.). Pre pochopenie komplexu vzájomných interakcií a siete spätných väzieb medzi jednotlivými komponentmi a čiastkovými procesmi a pre predpoveď reakcie genetického systému na vonkajšie vplyvy, napr. efekty antropickej činnosti (imisie, umelá obnova, pestovné zásahy) je nevyhnutný prístup, ktorý nielen mechanicky spája poznatky o jednotlivostiach ale snaží sa ich integrovať do jednoliateho systému.

V genetike lesných drevín sa stromové modely začali vyvíjať v súvislosti s potrebou predpovedať dopady obhospodarovania na genetickú štruktúru porastov. Zásahy človeka do lesného ekosystému, vrátane pestovných zásahov, vyvolávajú celý rad reakcií a postihujú súčasne viaceré zložky genetického systému. Príkladom môžu byť procesy spojené s clonnou obnovou. Prípravný rub spojený s odstránením fenotypovo nevhodných jedincov, predstavuje proces usmerneného výberu, znižovanie hustoty dospelého porastu v priebehu obnovných rubov mení podmienky rozptylu peľu, ako aj prístup svetla a vlhkostné pomery v pôde, čo vyvoláva usmernený výber v následnej generácii. Východiská obnovy sú tvorené súbormi polosesterských (niekedy aj plnosesterských) potomstiev najbližších stromov, čo vedie k vnútropopulačnej diferenciácii a k tvorbe priestorovej genetickej štruktúry. Každý z týchto čiastkových procesov je možné jednotlivo empiricky skúmať. Pre predpoveď výsledných dopadov na genofond je však nutné zohľadniť interakcie medzi jednotlivými čiastkovými procesmi. Empirické riešenie založené na experimente, ktorý by bral do úvahy všetky zohľadnené procesy, sa dá ťažko realizovať. Možné je empiricky hodnotiť východiskový a výsledný stav (v našom prípade genetickú štruktúru dospelého porastu pred započatím obnovy a následnej generácie po jej ukončení), ale touto cestou získame len výsledky týkajúce sa konkrétneho prípadu, pričom len ťažko možno odhadnúť, nakoľko by boli zovšeobecniteľné. Pritom vo východiskovom stave existuje taká variabilita faktorov (drevinové zloženie, veková a priestorová štruktúra atď.), že nie je možné realisticky (s ohľadom na prácnosť a finančnú náročnosť) naplánovať experiment, ktorý by všetky potenciálne východiskové situácie a možné varianty postupov obnovy postihoval. Počítačová simulácia založená na princípoch systémovej analýzy sa tu núka ako najjednoduchšie riešenie. Pri mnohých lesných drevinách je k dispozícii také množstvo informácií o jednotlivých procesoch a faktoroch, aby bolo možné odhadnúť parametre modelu s dostatočnou presnosťou.

Pri modelovaní sa vychádza z dvoch prístupov:

- simulovaná situácia – vychádza sa z populácie, ktorej genetická a priestorová štruktúra je simulovaná na základe požadovaných parametrov. Tento prístup používa napríklad balík SIM (Gömöry 1995).
- reálna situácia – vychádza sa z reálneho modelového objektu, konkrétneho porastu, v ktorom sú jedinci genotypovaní v sade známych lokusov a sú zmerané ich priestorové koordináty, prípadne ďalšie charakteristiky (vek, výška, $d_{1,3}$ a pod.). V súčasnosti je najlepšie prepracovaným modelom tohto typu program Eco-Gene (Degen 1997). Model umožňuje zohľadniť okrem genetickej variability materského porastu aj variabilitu v ďalších faktoroch (periodicita semenných rokov, fenológia kvitnutia, fertilita jednotlivých genotypov atď.). Pokiaľ je cieľom sledovať vývoj genetickej štruktúry až po dospelosť následnej generácie alebo cez niekoľko generácií, je nutné zabudovať do systému aj model rastu a kompetície (Eco-Gene napríklad používa modely nemeckých

rastových tabuliek). Je však potrebné pripomenúť, že selekčná hodnota markérových génov je najčastejšie neznáma, preto pravdepodobnosť prežitia konkrétneho jedinca v kompetícii nie je možné odvodzovať od jeho genotypu. Rovnako je dosť problematické presne kalibrovať kompetičný model (životaschopnosť jedinca v závislosti na kompetičnom indexe), pretože väčšinou chýbajú presné experimentálne podklady. Výsledky získané v tomto štádiu simulácie je potrebné považovať za približné resp. platné len pre selekčne neutrálne gény.

Napriek uvedeným skutočnostiam boli uvedené modely úspešne použité pre hodnotenie dopadov pestovných opatrení. Degen, Gregorius a Scholz (1996) použili model Eco-Gene na simuláciu dopadov imisného stresu. Sebenn *et al.* (2008) modelovali dopad ťažby na genetickú štruktúru tropických drevín.

Kramer (2004) sa v rámci projektu DynaBeech pokúsil o modelovanie vývoja v adaptívnych génoch. Použil reálny jednostromový rastový a kompetičný model doplnený o genetický komponent v tom, že výškový rast považoval za znak kontrolovaný 10 génmi s čisto aditívnym účinkom. Vychádzajúc z tohto predpokladu priradil jedincom genotypy v týchto génoch na základe ich výšky a jej heritability (t. j. zohľadnil aj náhodný komponent modelujúci vplyv prostredia) a sledoval vývoj genetickej štruktúry v závislosti na pestovných zásahoch.

Všetky tieto príklady poukazujú na skutočnosť, že matematické modely sú vhodnou cestou pre posudzovanie vplyvu činnosti človeka na populácie lesných drevín a v konečnom dôsledku aj na lesné ekosystémy.

Cieľom práce bolo posúdiť pomocou modelovania dopad rôznych obnovných postupov založených na prirodzenej a umelej obnove na priestorovú genetickú štruktúru, multiplicitu, diverziu a genotypovú štruktúru potomstva a vybrať najvhodnejšie spôsoby obhospodarovania porastov umožňujúce čo najvernejšiu reprodukciu genetickej štruktúry materského porastu, ktorá je základom zachovania genofondu najmä v génových základniach a v uznaných porastoch.

2. Materiál a metodika

Pre účely simulácie rôznych hospodárskych zásahov bol vybraný dospelý smrekový porast v lokalite Vyšné Hágy. V tomto poraste bola založená pokusná plocha obdĺžnikového tvaru s celkovým počtom 200 stromov a výmerou 0,34 ha. Plocha sa nachádza v nadmorskej výške 1 160 m, v 6. lesnom vegetačnom stupni (lvs), v skupine lesných typov (slt) *Lariceto-Picetum* nižší stupeň, expozícia je juhovýchodná, sklon 15 %, priemerný vek je 80 rokov, zakmenenie nerovnomerné. Jednotlivé stromy na ploche boli očíslované, zamerané teodolitom a následne boli pre každý strom vypočítané súradnice x a y. Na každom strome bola zmeraná jeho hrúbka, výška, nasadenie koruny, korunová projekcia a bola tiež odhadnutá aj plodnosť, reprezentovaná počtom šišiek a počtom samčích strobilov. Pri jedincoch s malou úrodou sa spočítali priamo všetky šišky, pri stromoch s veľkou úrodou boli spočítané len šišky na stredne zarodených vetvách. Tieto počty boli prenásobené celkovým počtom vetiev v jednom praslene a následne prenásobené počtom praslenov, na ktorých bola pozorovaná úroda. Odhad početnosti samčích strobilov bol zisťovaný v čase kvitnutia podobným spôsobom, ako odhad počtu šišiek. Spočítané boli samčie strobily v jednotlivých zhlukoch kvetov na stredne plodiacich vetvách (na konci vetvy aj po jej stranách), tento počet bol prenásobený počtom zhlukov na celej vetve, potom celkovým počtom vetiev v jednom praslene a následne počtom praslenov, na ktorých bolo pozorované kvitnutie. Odhad početnosti šišiek bol na ploche Vyšné Hágy uskutočnený v rokoch 2006 a 2007, odhad počtu samčích strobilov bol vykonaný v roku 2007.

Na ploche boli simulované nasledovné obnovné postupy:

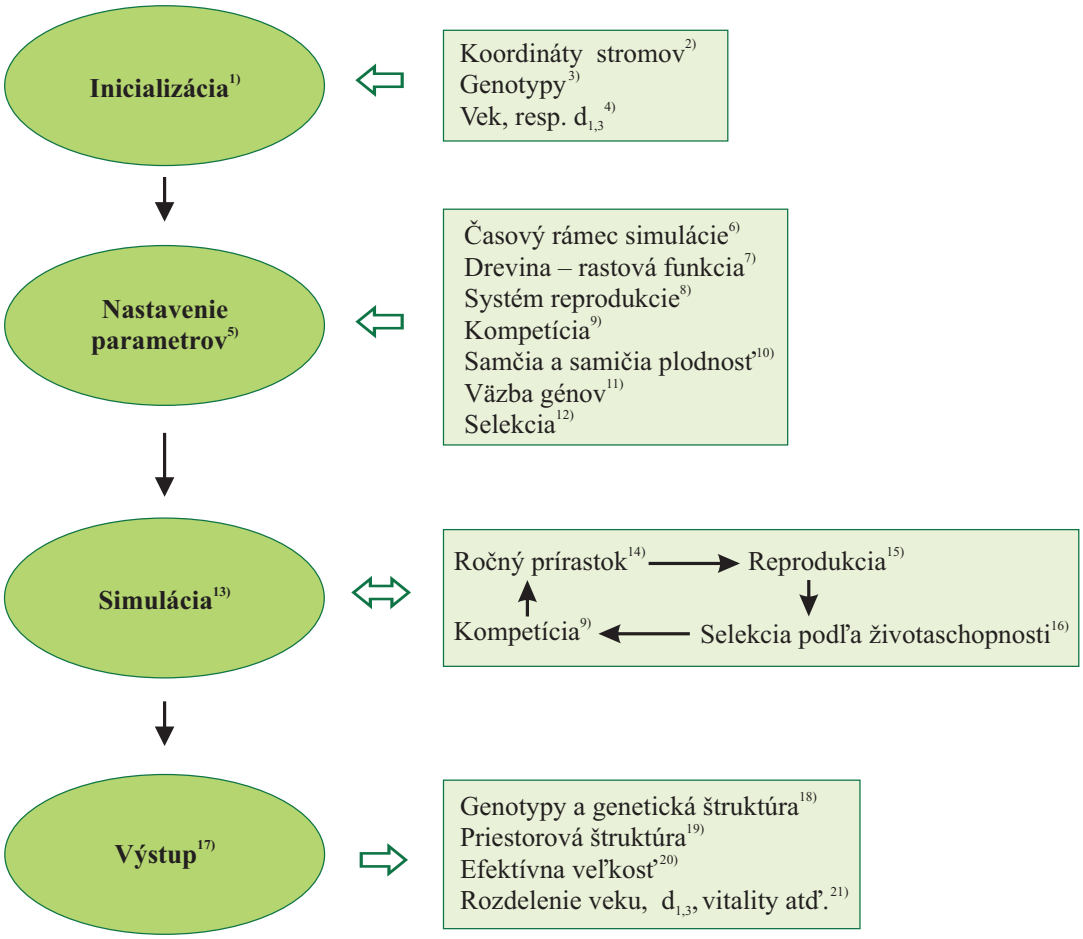
- maloplošný prostý jednofázový okrajový clonný rub v pásoch šírky na jednu výšku porastu,
- maloplošný dvojfázový okrajový clonný rub v pásoch šírky na jednu výšku porastu,
- silnejší jednotlivo výberný rub,
- slabší jednotlivo výberný rub,
- skupinový clonný rub,
- skupinovitý clonný rub.

Šírka obnovných prvkov nebola plánovaná na dve priemerné výšky porastu a neuvažovalo sa ani s dvoma zásahmi v jednom decéniu z dôvodu predĺženia obnovnej doby na maximum, aby sa tak zabezpečilo na obnovovanej ploche čo najviac prirodzeného zmladenia. V priebehu presvetľovania pri okrajových ruboch, pri skupinovom a skupinovitom clonnom rube ako aj v prvej fáze jednotlivého výberu sa pri simuláciách prednostne vyrúbali neplodiace stromy, ktoré by pri ich ponechaní aj tak neprispeli k tvorbe genofondu následného porastu.

V prípade neúspechu prirodzenej obnovy nasleduje obnova umelá a preto sa venovala pozornosť aj genetickej štruktúre potomstva zozbieraného z definovaného počtu jedincov materského porastu. Simulovaná bola tvorba potomstva z 10, 20, 30 a 40 materských stromov, pričom ako zdroj samčích gamét boli všetky jedince porastu úmerné svojej relatívnej fertilite.

Ako zdrojové pletivo na izoenzýmové analýzy sa použili dormantné púčiky, ktoré boli odobraté v období vegetačného kľudu zo všetkých stromov nachádzajúcich sa na pokusnej ploche. Vzorky boli zozbierané pomocou nožníc s výškovým dosahom 12 m alebo zostreľované brokovými nábojmi. Pomocou izoenzýmových analýz sa genotyp každého jedinca smreka určil v 22 lokusoch. Izoenzýmové analýzy sa uskutočnili v biochemickom laboratóriu Katedry fytológie Technickej univerzity vo Zvolene.

Pre modelovanie genetických a demografických procesov pri obnovných ruboch bol využitý programový



Obr. 1. Schéma nadväznosti procesov v rámci programu Eco-Gene (Degen & Gregorius & Scholz 1996, modifikované)

Fig. 1. *Chaining of processes in the Eco-Gene Programe (Degen & Gregorius & Scholz 1996, modified)*

[1)]Initialization, [2)]Spatial position of the trees, [3)]Genotypes, [4)]Age or d.b.h., [5)]Setting parameters, [6)]Time scale, [7)]Tree species – growth function, [8)]Mating system, [9)]Competition, [10)]Male and female fertility, [11)]Linkage of genes, [12)]Selection, [13)]Simulation, [14)]Annual increment, [15)]Mating, [16)]Viability selection, [17)]Output, [18)]Genotype and genetic structure, [19)]Spatial structure, [20)]Effective size, [21)]Distribution of age, d.b.h., vitality

balík Eco-Gene (Degen & Gregorius & Scholz 1996), ktorý pracuje v prostredí Windows. Program Eco-Gene je koncipovaný na prácu s reálnymi populáciami ako východiskovým materiálom pre simuláciu genetických štruktúr, aj keď nevylučuje aj použitie simulovaného vstupného súboru. Kombinuje modelovanie genetických procesov (vývoj alelických a genotypových štruktúr a priestorového rozmiestnenia genotypov v závislosti na fertilite, s možným zohľadnením selekcie a ďalších genetických faktorov) s modelmi demografických procesov a populačnej dynamiky (reprodukčný systém) s jednoduchými rastovými modelmi lesa (rast, vnútrodruhová kompetícia). Obsahuje deterministické aj stochastické prvky. Je stavaný ako modulárny systém, zahŕňa moduly, ktoré reprezentujú čiastkové subsystémy, takže umožňuje nezávislé modelovanie jednotlivých procesov a teda variabilné nastavenie podľa potreby užívateľa. Je dimenzovaný na mimoriadne veľký počet lokusov (výrazne prevyšujúci počet analyzovaných lokusov v našom prípade, to však môže byť užitočné pri AFLP alebo RAPD markéroch). Manuál programu neuvádza obmedzenie počtu jedincov, pravdepodobne pre tento účel používa dynamické dimenzovanie, v každom prípade aj napriek pomerne veľkým nárokom na počítačový čas zvládal spracovanie súborov s rádovo 20 000 jedincami, ktoré boli používané v našom prípade.

Schéma nadväznosti algoritmov v rámci behu programu Eco-Gene je na obrázku 1. Program vyžaduje načítanie vstupných dát a nastavenie parametrov. Následne prebieha vlastná simulácia. Výstupy sú spracované buď v rámci samotného prostredia Eco-Gene, alebo je možné ich exportovať vo formáte iných programov pre genetické analýzy.

Vstupné údaje

Inicializácia programu spočíva v načítaní vstupného súboru. Vstupný súbor obsahuje názov analyzovaných dát, počet jedincov, rozmery plochy, na ktorej sú roz-

miestnené (maximálny rozmer v smere x a v smere y), údaj o tom, ako je určená veľkosť jedincov ($d_{1,3}$ alebo vek), počet lokusov, zoznam lokusov, za ktorým nasledujú údaje o jedincoch: číslo jedinca, jeho súradnice x a y, hrúbka $d_{1,3}$ alebo vek (v našom prípade $d_{1,3}$) a následne genotypy podľa lokusov v tom poradí, ako sú uvedené v zozname lokusov.

Časový rámec

Časový rámec simulácie v prostredí Eco-Gene môže byť zadefinovaný rokmi alebo počtom generácií. V našom prípade sme použili počet rokov. Simulácia bola uskutočňovaná postupne – každý obnovný zásah predstavoval jeden beh simulácie (spravidla 1 decénium), pričom výstup z jednej simulácie bol (po manuálnej redukcii jedincov materského porastu zodpovedajúcej odstráneniu jedincov pri obnovnom zásahu) použitý ako vstup pre následnú simuláciu, až do odstránenia všetkých jedincov materského porastu. Následne bol simulovaný ďalší rast potomstva až dovtedy, kým vnútrodruhová kompetícia neznížila počet zostávajúcich jedincov na približne rovnakú hodnotu, ako bol pôvodný počet jedincov materského porastu.

Rastová krivka dreviny

Eco-Gene umožňuje simulovať rast 5 hlavných hospodársky významných drevín: smreka obyčajného, jedle bielej, borovice lesnej, buka lesného a duba letného resp. zimného, pričom využíva rastové funkcie, ktoré sú základom nemeckých rastových tabuliek. Eco-Gene nie je presným rastovým modelom lesa. Použité rastové krivky nezodpovedajú presne našim pomerom. Vzhľadom na to, že cieľom simulácie nebola presná imitácia rastu porastu ako celku, ale skôr zachovanie vzájomného pomeru v raste jedincov rozdielnej veľkosti a veku, je napodobenie rastu drevín dostatočne realistické. Program na základe rastovej funkcie modeluje každoročne výškový prírastok jedinca v závislosti na jeho veku, ktorý následne modifikuje podľa podmienok kompetície.

Systém reprodukcie

Model Eco-Gene umožňuje podrobné nastavenie rôznych parametrov systému reprodukcie. Prvým je periodicita semenných rokov. Na jej stanovenie sa vychádzalo z informácií Strediska kontroly lesného reprodukčného materiálu v Liptovskom Hrádku, podľa ktorých sa semenné roky smreka vyskytujú raz za 3 roky.

Minimálna výška fruktifikujúcich stromov bola nastavená na 20 m, aby sa na reprodukcii podieľali len stromy materského porastu. Aj pri relatívne vysokej hustote obnovovaného porastu nepredpokladáme, že by dochádzalo k prekrývaniu generácií, t. j. že by mohli aj stromy potomstva fruktifikovať, nastavená bola preto pomerne vysoká prohibitívna hodnota.

Pri nastavení priemerného počtu produkovaných gamét na jednotku povrchu koruny sa ponechali implicitné hodnoty. Vzhľadom na to, že fertilitu jedincov sme zisťovali priamo, tento parameter nebol pri simulácii zohľadňovaný.

Nastavenie parametrov rozptylu peľu a semien vychádzalo z dostupných literárnych zdrojov. Eco-Gene používa pre simuláciu oboch procesov exponenciálnu funkciu: $y = \beta\ e^{-\beta d}$, kde d je rozptylová vzdialenosť, y je relatívna hustota peľu, resp. semien a β je parameter modelu. Pre rozptyl semien sa použili publikované rozptylové krivky, ktoré sa aproximovali exponenciálnou funkciou, pričom parameter β bol odhadnutý na základe maximálneho priblíženia exponenciálneho a lognormálneho modelu (priblíženie bolo posudzované opticky, keďže k dispozícii boli len rozptylové krivky, nie pôvodne merané hodnoty, z ktorých boli odvodené, takže metóda najmenších štvorcov alebo iná objektívna optimalizačná metóda sa nedala použiť). Pri smreku sa vychádzalo z práce Dovčiak *et al.* (2008) pre *Picea abies* zo Slovenska na lokalite Príslopy v CHKO Poľana.

Keďže u ihličnatých drevín bola preukázaná nižšia životaschopnosť potomstiev zo samoopelenia v dôsledku prítomnosti letálnych alel, v programe sme ponechali relatívnu životaschopnosť samoopelených semien na 40 %. Približuje sa hodnote 0,35, ktorú uvádzajú Yazdani a Lindgren (1991) pre borovicu sosnu.

Nastavenie počtu simulovaných jedincov potomstva vychádzalo z plochy a hustoty simulovaného následného porastu. V smrekových porastoch s podobnými podmienkami, aké sú na našej ploche, je v semennom roku bez prípravy pôdy priemerný počet semenáčikov asi 150 ks/m^2 (Jankovič 1996). Tieto počty sme ale nepoužili z dôvodu nemožnosti spracovania tak rozsiahleho súboru dát. Pre program Eco-Gene je odporúčané rozpätie 0 – 2 000 ks na celú plochu. Na našej pokusnej ploche bol preto tento počet pre smrek nastavený na 2 000 ks.

Pre prípad simulácie umelej obnovy program umožňuje zadefinovať súbor materských stromov produkujúcich potomstvo tromi spôsobmi: individuálne nastavenie, náhodný výber stanoveného počtu stromov a náhodný výber stanoveného počtu skupín stromov. V našom prípade sa vybrali skupiny 10, 20, 30 alebo 40 najbohatšie plodiacich jedincov ako materských stromov, z ktorých sa zbiera semeno pre účely umelej obnovy. Celkový počet jedincov potomstva sa nastavil na 1 000. Vzhľadom na to, že neboli uskutočnené fenologické pozorovania, ponechali sa pri nastavení začiatku a trvania receptivity samičích strobilov aj prášenia samčích strobilov implicitné hodnoty.

Fertilita

Selekcia v závislosti na plodnosti sa modeluje nastavením relatívnej samčej alebo samičej fertility konkrétnych genotypov v génoch kontrolujúcich plodnosť. V našom prípade sme pracovali s izoenzýmovými genotypmi, ktoré sa považujú za selekčne neutrálne, nemáme

k dispozícii žiadne publikované údaje o diferenciách v plodnosti jednotlivých izoenzýmových genotypov. Jedince v poraste sa však výrazne odlišovali produkciou samčích aj samičích gamét, ktorá sa odhadovala na základe produkcie šišiek a samčích strobilov. Aby sa mohla zohľadniť rozdielna plodnosť jedincov pri reprodukcii (aj keď nebola známa miera ani spôsob determinácie jej genetickej kontroly) a ich rozdielny príspevok k tvorbe potomstva, boli zavedené dva pseudolokusy označené ako *plf* a *plm*, v ktorých sa jednotlivým jedincom priradili genotypy na základe ich relatívnej samičej, resp. samčej plodnosti. Pri určovaní relatívnej plodnosti sa vychádzalo zo sumárneho počtu vyprodukovaných šišiek a samčích strobilov za obdobie ich pozorovania.

Kompetícia

Kompetičný modul v rámci prostredia Eco-Gene používa pri simulácii (pri použití časového rámca rokov) prístup podľa Monseruda (1975). Pre každého jedinca je vypočítaný kompetičný index *c*, ktorý predstavuje podiel prekrývajúcej sa časti koruny jedinca s korunami susedných jedincov. Pre izolovane rastúce stromy je $c = 0$, pre stromy s prekrývaním korún so susedmi je $c > 0$. Kumulatívnym parametrom určujúcim prežitie jedinca, je index jeho vitality, ktorý je možné nastaviť ako funkciu indexu kompetície. Semenáčiky začínajú s vitalitou rovnou 1, každý rok je vitalita redukovaná v závislosti na veku a kompetícií. Ak jedinec dosiahne vitalitu 0, je z populácie eliminovaný.

Po ukončení simulácie každého obnovného postupu (reprodukcie po redukcii materského porastu) boli pozície a genotypy vyprodukovaného potomstva samostatne uložené do výstupného súboru a až následne bola simulovaná kompetícia. Tento postup umožňuje porovnať genetickú variabilitu a priestorovú genetickú štruktúru potomstva pred jeho redukciou v dôsledku kompetície (t. j. všetkých vyprodukovaných semenáčikov) a po nej (v následnom poraste).

Výstupy

Genetická variabilita

Prostredie programu Eco-Gene síce umožňuje priamo získať základné charakteristiky genetickej variability simulovaného potomstva, ale v našom prípade bolo výhodnejšie vykonať tento typ analýz špecializovanými programami. Ako výstup zo simulácie program poskytuje genotypy jedincov potomstva a ich priestorové koordináty v rovnakom formáte, ako je formát vstupného súboru, a zároveň umožňuje export vo formáte programov Pop-Gene (Yeh *et al.* 1997) a GSED (Gillet 1994). Pre analýzu charakteristík genetickej variability potomstva bol výstup z Eco-Gene použitý ako vstup pre program Pop-Gen v. 1.3.2, ktorý umožňuje analýzu základných charakteristík genetickej premenlivosti. Z charakteristík genetickej multiplicity (alelického bohatstva) populácie bol použitý priemerný počet alel na lokus a podiel polymorfných lokusov (za polymorfný bol považovaný lokus s 2 a viac alelami bez ohľadu na ich frekvencie). Ako základné miery genetickej diverzity boli hodnotené efektívny počet alel a očakávaná heterozygotnosť. Ako základná charakteristika genotypovej štruktúry bola použitá pozorovaná heterozygotnosť, ktorá kvantifikuje skutočný podiel heterozygotných genotypov v populácii. Mieru odchýlky od panmiktickej (Hardy-Weinbergovskej) rovnováhy kvantifikoval index fixácie. Významnosť odchýliek genotypových frekvencií od hodnôt očakávaných v prípade panmiktickej rovnováhy sa testoval pomocou *G*-testu. Testovacia charakteristika má χ^2-rozdelenie, ale test je konzervatívnejší, než klasický χ^2-test (Sokal & Rohlf 1981). Genetická diferenciácia medzi materským porastom a potomstvami po jednotlivých typoch obnovných rubov či umelej obnovy, resp. medzi potomstvom pred uskutočnením simulácie kompetície (t. j. všetkými produkovanými semenáčikmi) a po kompetícii (následným porastom) sa kvantifkovala genetickými vzdialenosťami podľa Neia (nestranný odhad, Nei 1978).

Priestorová genetická štruktúra

Pod priestorovou genetickou štruktúrou sa rozumie zákonitosť rozdelenia genotypov v priestore. Priestorové rozdelenie sa od náhodného môže odlišovať oboma smermi – smerom k zhlukovaniu podobných genotypov, napr. v dôsledku izolácie vzdialenosťou, aj smerom k pravidelnému rozmiestneniu genotypov, napr. v dôsledku selekcie v mozaikovo heterogénnom prostredí (Hardy & Vekemans 1999). Charakter rozdelenia samozrejme závisí od toho, na akej priestorovej mierke pôsobí mechanizmus, ktorý ho spôsobuje. Charakter priestorového rozdelenia bol posudzovaný metódou hodnotenia na základe počtu spoločných alel. Pri tejto metóde sú pre všetky dvojice stromov spočítané ich vzájomné priestorové (euklidovské) vzdialenosti a počet alel, ktoré majú ich genotypy rovnaké. Následne sú páry jedincov roztriedené do definovaných tried vzdialenosti (v našom prípade sa používali 3 m triedy vzdialenosti) a počty rovnakých alel sú spriemerované v rámci tried. Definovanie veľkosti triedy vzdialenosti závisí od veľkosti plochy (najvyššia trieda vzdialenosti by nemala presiahnuť ½ minimálneho rozmeru plochy) a početnosti (minimálne 30 párov) v rámci triedy (Degen & Petit & Kremer 2001). Priemerné počty spoločných alel je možné vyniesť graficky v závislosti na vzdialenosti, takýto graf sa označuje ako distogram. Významnosť hodnôt distogramu (odchýlka pozorovanej hodnoty od hodnoty očakávanej v prípade náhodného rozdelenia, ktorá je rovná priemernému počtu alel vo výberovom súbore) je možné testovať permutačným testom. Genotypy jedincov sú náhodne permutované po priestorových pozíciách (čím sa vytvorí náhodné priestorové rozmiestnenie genotypov) a pre každý výstup z takejto

permutácie sa odvodí distogram. Pri veľkom počte permutácií je potom možné odvodiť interval spoľahlivosti pre očakávanú strednú hodnotu. Pokiaľ sa pozorovaná hodnota nachádza za hranicami konfidenčného intervalu, znamená to, že sa významne odlišuje od hodnoty očakávanej v prípade náhodného priestorového rozdelenia. Ak je pozorovaná hodnota nad hornou hranicou, genotypy v príslušnej triede vzdialenosti zdieľajú viac alel, než by zodpovedalo náhode, spravidla v dôsledku tvorby príbuzenských skupín (Hardy & Vekemans 1999). Ak sa nachádza pod spodnou hranicou, genotypy v príslušnej triede vzdialenosti sú si geneticky menej podobné, než by zodpovedalo náhode.

Hodnotenie priestorovej genetickej štruktúry sa vykonalo pomocou programu SGS (Spatial Genetic Structures; Degen & Petit & Kremer 2001). Interval spoľahlivosti bol vo všetkých prípadoch odvodzovaný z 1 000 náhodných permutácií.

Efektívna veľkosť populácie a variabilita plodnosti

Efektívna veľkosť je spolu s reprodukčným systémom jednou zo základných vlastností populácie, pretože kvantifikuje skutočný počet jedincov, ktorí sa zúčastňujú na reprodukcii a gény, ktoré sú odovzdávané z generácie na generáciu. Koncept efektívnej veľkosti populácie má dve zložky: koncept ideálnej populácie (spravidla ideálne panmiktická populácia) a charakteristickú veličinu, hodnota ktorej sa v reálnej populácii porovnáva s hodnotou očakávanou v ideálnej populácii (Gregorius 1991). Touto charakteristikou môže byť koeficient inbrídingu, variancia alelických frekvencií a pod., podľa toho rozoznávame inbrídingovú efektívnu veľkosť (ktorá sa vzťahuje k miere príbuzenského kríženia v populácii), rozptylovú efektívnu veľkosť (ktorá hodnotí mieru genetického driftu) a ďalšie, menej používané typy.

V rastlinnej populácii môže odchýlka od panmiktického náhodného párovania nastať v dôsledku rozdielov v plodnosti, pohlavnej asymetrii, fenologickej asynchrónnosti, nenáhodného rozmiestnenia genotypov spojeného s izoláciou vzdialenosťou a genetickej inkompatibility. Z týchto faktorov boli v našom prípade k dispozícii len údaje o fertilite jedincov. Pri hodnotení podielu stromov na tvorbe samčích a samičích gamét sme vychádzali z odhadu počtu šišiek a počtu samčích strobilov. Na základe sumárnej produkcie strobilov za všetky roky pozorovania bol vypočítaný percentuálny podiel každého jedinca na vyprodukovaných samičích a samčích gamétach. Variabilita príspevkov jedincov k tvorbe gamét bola hodnotená variačným koeficientom (Lindgren & Gea & Jefferson 1996).

V našom prípade sa použili dva typy efektívnej veľkosti: efektívnu veľkosť s ohľadom na varianciu alelických frekvencií (variance-effective population size), ktorá kvantifikuje mieru genetického driftu, teda náhodnej zmeny alelických frekvencií medzi generáciami, a efektívnu veľkosť s ohľadom na inbriding (inbreeding-effective population size), ktorá hodnotí mieru príbuzenského kríženia v populácii. Vzhľadom na to, že naše súbory predstavujú len fragment celej populácie, bola hodnotená relatívna efektívna veľkosť ako podiel z celkovej veľkosti (cenzu). Celková pohlavná symetria bola hodnotená fenotypovými koreláciami medzi tvorbou samčích a samičích gamét. Stabilita produkcie gamét bola hodnotená fenotypovými koreláciami produkcie samčích, resp. samčích gamét v jednotlivých rokoch sledovania (Pearsonov korelačný koeficient).

Priestorové rozdelenie plodnosti

Odchýlky od náhodného priestorového rozdelenia relatívnej samčej a samičej plodnosti boli testované na základe priestorových autokorelácií. Vzhľadom na skutočnosť, že v takmer všetkých prípadoch boli relatívne fertility výrazne nenormálne rozdelené (silne ľavostranné asymetrické rozdelenie), nepoužil sa pre hodnotenie priestorovej autokorelácie Moranov index (ktorý je aplikáciou Pearsonovho korelačného koeficienta na priestorovú autokoreláciu, a teda predpokladá približne normálne rozdelenie oboch premenných), ale neparametrická metóda založená na výpočte priemernej nepodobnosti (city block metrika) v rámci triedy vzdialenosti s následným testovaním významnosti permutačným testom. Distogram bol vypočítaný samostatne pre samčiu a samičiu plodnosť.

3. Výsledky

3.1. Charakteristiky genetickej premenlivosti – prirodzená obnova

Základné charakteristiky genetickej premenlivosti materského porastu a populácií vzniknutých po aplikácii jednotlivých rubov pre prirodzenú obnovu sú uvedené v tabuľke 1.

Z hľadiska genetickej multiplicity (alelického bohatstva) populácie nedochádza v dôsledku jednotlivých rubov k väčším zmenám. V materskom poraste je priemerný počet alel na lokus 3. Vo všeobecnosti sa v potomstve tento počet zachováva. Jedinou výnimkou je silnejší jednotlivo výberný rub, pri ktorom v dôsledku intenzívnej redukcie materského porastu vypadla z potomstva jedna alela. K výraznejším zmenám dochádza pri redukcii potomstva počas vnútrodruhovej kompetície. Najmenej výrazná je táto redukcia v prípade dvojfázového okrajového clonného rubu a pri skupinovom clonnom rube. Redukcia o 3 alely nastáva po jednofázovom okrajovom clonnom rube a skupinovitom clonnom rube, 4 alely sa strácajú po slabšom jednotlivo výbernom rube a až 9 alel v dôsledku kompetície vypadáva po silnom jednotlivo výbernom rube. Počet polymorfných lokusov je vo väčšine sledovaných prípadoch rovnaký ako v materskom poraste (21), len pri slabšom jednotlivo výbernom rube po kompetícii ich počet klesol na 20 a pri silnejšom jednotlivo výbernom rube po kompetícii na 18. Tieto dva ruby majú aj najväčší úbytok alel.

Tabuľka 1. Charakteristiky genetickej premenlivosti materského porastu smreka obyčajného (1) a jeho následných porastov (2–13) vznikajúcich prirodzenou obnovou po aplikácii rôznych typoch obnovných rubov

Table 1. *Characteristics of genetic variability of the mother stand of Norway spruce (1) and its naturally regenerated progeny stands (2–13) established using various types of regeneration felling*

pop.	n	n_a	S_{na}	PP	n_e	S_{ne}	H_o	S_{ho}	H_e	S_{he}	F_{is}	HW
1	**200**	**3,000**	**1,113**	**21**	**1,291**	**0,339**	**0,169**	**0,166**	**0,183**	**0,175**	**0,056**	**2**
2	18 940	3,000	1,113	21	1,296	0,344	0,180	0,171	0,185	0,175	0,025	17
3	208	2,955	1,133	21	1,295	0,349	0,176	0,169	0,183	0,180	0,005	1
4	12 770	3,000	1,113	21	1,296	0,348	0,180	0,175	0,184	0,178	0,020	11
5	334	2,864	0,990	21	1,288	0,346	0,177	0,173	0,179	0,177	-0,004	2
6	9 220	2,955	1,133	21	1,306	0,369	0,172	0,169	0,185	0,184	0,057	18
7	258	2,545	1,143	18	1,295	0,370	0,172	0,173	0,179	0,183	0,019	4
8	18 539	3,000	1,113	21	1,295	0,343	0,175	0,171	0,183	0,178	0,037	18
9	304	2,864	0,941	21	1,293	0,333	0,170	0,154	0,185	0,173	0,047	4
10	18 059	3,000	1,113	21	1,292	0,340	0,175	0,168	0,182	0,176	0,031	17
11	302	2,955	1,133	21	1,301	0,351	0,184	0,178	0,186	0,181	0,001	0
12	19 960	3,000	1,113	21	1,298	0,350	0,178	0,170	0,185	0,177	0,032	18
13	213	2,818	1,140	20	1,294	0,340	0,178	0,165	0,185	0,174	0,007	0

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* 1 – materský porast – *mother stand;* 2 – dvojfázový okrajový clonný rub pred kompetíciou – *two-phase edge shelterwood cut before competition;* 3 – dvojfázový okrajový clonný rub po kompetícii – *two-phase edge shelterwood cut after competition;* 4 – jednofázový okrajový clonný rub pred kompetíciou – *single-phase edge shelterwood cut before competition;* 5 – jednofázový okrajový clonný rub po kompetícii – *single-phase edge shelterwood cut after competition;* 6 – silnejší jednotlivo výberný rub pred kompetíciou – *intensive single tree selection before competition;* 7 – silnejší jednotlivo výberný rub po kompetícii – *intensive single tree selection after competition;* 8 – skupinovitý clonný rub pred kompetíciou – *progressive group shelterwood cut before competition;* 9 – skupinovitý clonný rub po kompetícii – *progressive group shelterwood cut after competition;* 10 – skupinový clonný rub pred kompetíciou – *group shelterwood cut before competition;* 11 – skupinový clonný rub po kompetícii – *group shelterwood cut after competition;* 12 – slabší jednotlivo výberný rub pred kompetíciou – *moderate single tree selection before competition;* 13 – slabší jednotlivo výberný rub po kompetícii – *moderate single tree selection after competition;* n – rozsah výberu – *sample size;* n_a – priemerný pozorovaný počet alel – *mean observed number of alleles;* S_{na}, S_{ne}, S_{ho}, S_{he} – smerodajná odchýlka – *standard deviation;* PP – počet polymorfných lokusov – *number of polymorphic loci;* n_e – priemerný efektívny počet alel – *mean effective number of alleles;* H_o – priemerná pozorovaná heterozygotnosť – *mean observed heterozygosity;* H_e – priemerná očakávaná heterozygotnosť – *mean expected heterozygosity;* F_{is} – priemerný index fixácie – *mean fixation index;* HW – test odchýlky genotypovej štruktúry od Hardy-Weinbergovskej rovnováhy – *test of deviation of genotype structure from the Hardy-Weinberg equilibrium.*

Z hľadiska genetickej diverzity, hodnotenej efektívnym počtom alel a očakávanou heterozygotnosťou, takisto nedochádza k výraznej zmene, aj keď jej rozdelenie nesleduje presné trendy v počte alel. Potomstvo po jednotlivých typoch rubov nevykazuje jednotný trend oproti materskému porastu. Vo všeobecnosti sú hodnoty efektívneho počtu alel potomstva pred kompetíciou v porovnaní s materským porastom vyššie, najvyššie sú pri silnejšom jednotlivo výbernom rube. Výrazný je aj nárast pri slabšom jednotlivo výbernom rube, ale rozdiely sú spravidla minimálne. V dôsledku kompetície efektívny počet alel mierne klesá, alebo sa takmer nemení. Výnimkou je nárast efektívneho počtu alel pri skupinovom clonnom rube. U očakávanej heterozygotnosti je trend mierne odlišný. Rozdiely oproti materskému porastu aj medzi potomstvom pred a po kompetícii sú minimálne, aj keď tu dochádza všeobecne k miernej redukcii diverzity po kompetícii. Ak teda porovnáme trendy v alelickej bohatosti a génovej diverzite, je zrejmé, že diverzita napriek miernej všeobecnej redukcii počtu alel neklesá, ale dokonca stúpa. Príčinou teda musí byť narastajúca vyrovnanosť alelických frekvencií.

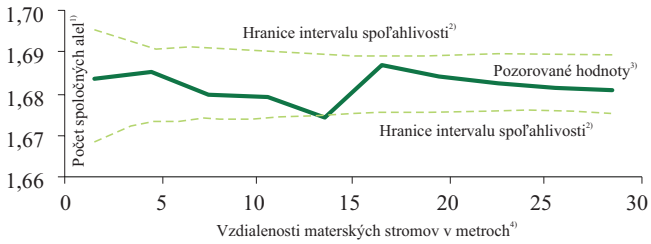
Pozorovaná heterozygotnosť vo všeobecnosti mierne narastá v potomstve pred kompetíciou oproti materskému porastu. V dôsledku kompetície dochádza skôr k poklesu podielu heterozygotov najmä pri okrajových ruboch a skupinovitom clonnom rube. Pri jednotlivo výberných ruboch je podiel heterozygotov stabilizovaný a pri skupinovom clonnom rube dokonca mierne narastá. V tejto variante narastá aj efektívny počet alel. Zvýšená rovnomernosť v zastúpení genotypov teda vytvára potenciál pre vyšší podiel heterozygotných genotypov.

Index fixácie, ktorý možno interpretovať ako mieru inbrídingu, je v materskom poraste kladný, ale nízky. Pri väčšine rubov zostáva tiež veľmi nízky. Kompetícia väčšinou vedie k redukcii ako priemerného indexu fixácie, tak aj počtu lokusov s významnou odchýlkou od panmiktickej rovnováhy.

3.2. Priestorová genetická štruktúra – prirodzená obnova

Priestorová genetická štruktúra následného porastu vzniknutého obnovou materského použitím jednotlivých obnovných postupov je v populácii smreka charakte-

rizovaná vyššou príbuznosťou na krátke vzdialenosti, ktorá postupne klesá s rastúcou vzájomnou vzdialenosťou stromov až sa stáva nevýznamná. Na obrázku 2 je znázornená priestorová genetická štruktúra materského porastu. Pozorované hodnoty majú v malých vzdialenostiach klesajúcu tendenciu, vo vzdialenosti asi 14 metrov sa dotýkajú spodnej hranice intervalu spoľahlivosti, potom stúpajú až po vzdialenosť 16 metrov, od ktorej zase mierne klesajú. Stále sa ale nachádzajú medzi hodnotami intervalu spoľahlivosti, priestorové rozmiestnenie genotypov materského porastu preto pokladáme za náhodné.

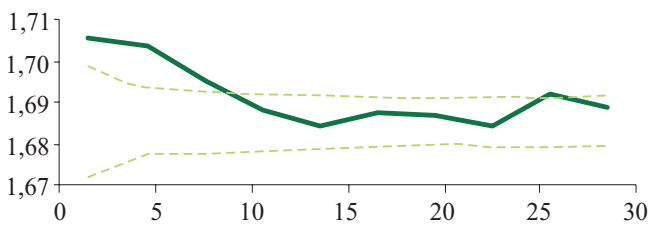


Obr. 2. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v materskom poraste

Fig. 2. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of parent trees*

[1]*Number of shared alleles*, [2]*Limits of the confidence interval*, [3]*Observed values*, [4]*Distance of the parent trees in the meters*

Na obrázku 3 je zobrazená priestorová genetická štruktúra následného porastu vzniknutého obnovou materského porastu maloplošným dvojfázovým okrajovým clonným rubom. Z obrázku vyplýva, že stromy vzdialené od seba menej ako 8 metrov sú príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode, priestorové rozmiestnenie genotypov je nenáhodné. U stromov nachádzajúcich sa vo väčšej vzájomnej vzdialenosti ako 8 metrov sa príbuznosť stáva nevýznamnou, priestorové rozmiestnenie genotypov je náhodné.

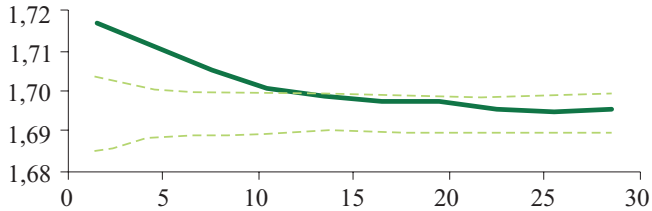


Obr. 3. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v následnom poraste pri použití maloplošného dvojfázového okrajového clonného rubu

Fig. 3. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of trees in a progeny stand after a small scale, two–phase edge shelterwood cut applied*

Vysvetlivky – *Explanatory notes*: ako pri obrázku 2 – *see Figure 2.*

Pri použití maloplošného jednofázového okrajového clonného rubu (obr. 4) sú príbuznejšie ako by zodpovedalo náhode tie stromy následného porastu, ktoré sú od seba vzdialené menej ako 12 metrov, priestorové rozmiestnenie genotypov je u nich nenáhodné. U stromov, ktoré sú vo vzájomnej vzdialenosti väčšej ako 12 metrov, je priestorové rozmiestnenie genotypov náhodné.



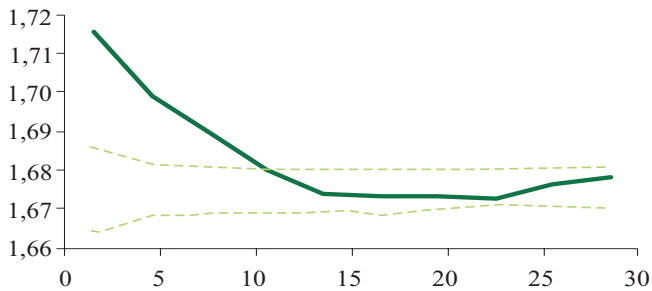
Obr. 4. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v následnom poraste pri použití maloplošného jednofázového okrajového clonného rubu

Fig. 4. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of progeny trees regenerated after a small scale, single–phase edge shelterwood cut applied*

Vysvetlivky – *Explanatory notes*: ako pri obrázku 2 – *see Figure 2.*

Na obrázku 5 je zobrazená priestorová genetická štruktúra následného porastu, ktorý vznikol obnovou materského porastu skupinovým clonným rubom. Pozorované hodnoty dosahujú najprv vyšší podiel rovnakých alel, postupne ale klesajú. Stromy vzdialené od seba menej ako 10 metrov vykazujú vyššiu než náhodnú mieru príbuzenstva, priestorové rozmiestnenie genotypov je nenáhodné. U stromov nachádzajúcich sa vo väčšej vzájomnej vzdialenosti ako 10 metrov sa príbuznosť stáva nevýznamnou, priestorové rozmiestnenie genotypov je náhodné.

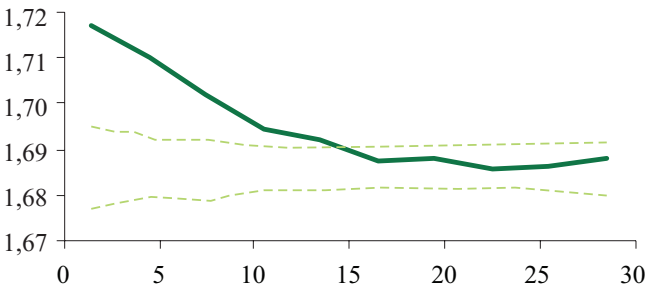
Pri aplikácii skupinovitého clonného rubu (obr. 6) je priebeh krivky pozorovaných hodnôt podobný ako



Obr. 5. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v následnom poraste pri použití skupinového clonného rubu

Fig. 5. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of progeny trees regenerated after a group shelterwood cut applied*

Vysvetlivky – *Explanatory notes*: ako pri obrázku 2 – *see Figure 2.*



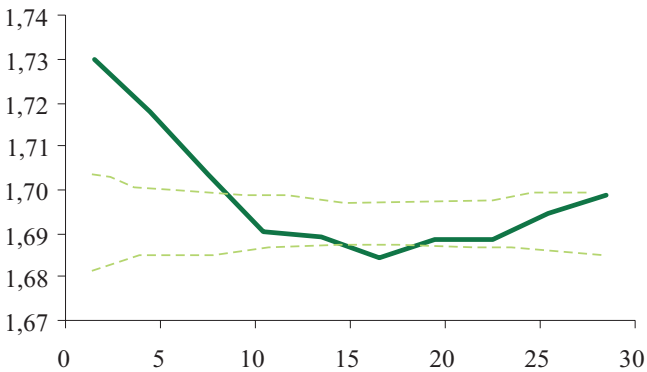
Obr. 6. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v následnom poraste pri použití skupinovitého clonného rubu

Fig. 6. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of progeny trees regenerated after progressive group shelterwood cut applied*

Vysvetlivky – *Explanatory notes*: ako pri obrázku 2 – *see Figure 2.*

u predošlého obnovného postupu. Pozorované hodnoty postupne klesajú, vo vzdialenosti 14 metrov pretínajú hornú hranicu intervalu spoľahlivosti, stromy vzdialené od seba menej ako 14 metrov sú potom príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode a stromy od seba vzdialené viac ako 14 metrov majú priestorové rozmiestnenie genotypov náhodné.

Pri obnove materského porastu intenzívnejším jednotlivým výberným rubom (obr. 7) krivka pozorovaných hodnôt prudko klesá a vo vzdialenosti asi 14 metrov dokonca mierne klesne až pod dolnú hranicu intervalu spoľahlivosti, ktorú ale po miernom stúpaní vo vzdialenosti 19 metrov opäť dosiahne. Potomstvo nachádzajúce sa vo vzdialenosti 14 až 19 metrov je menej príbuzné, ako by zodpovedalo náhode. Priestorové rozmiestnenie genotypov vo vzdialenosti nad 19 metrov je náhodné.

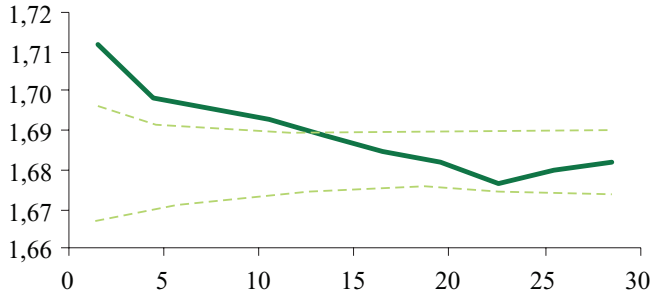


Obr. 7. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v následnom poraste pri použití silnejšieho jednotlivo výberného rubu

Fig. 7. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of progeny trees regenerated after intensive single tree selection applied*

Vysvetlivky – *Explanatory notes*: ako pri obrázku 2 – *see Figure 2.*

Pri aplikácii menej intenzívneho jednotlivého výberného rubu (obr. 8) pozorované hodnoty klesajú miernejšie a vo vzdialenosti 13 metrov sa dostávajú do intervalu spoľahlivosti, ktorý už s pribúdajúcou vzdialenosťou neopúšťajú. Stromy vzdialené od seba menej ako 13 metrov sú teda príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode. Vo vzdialenosti väčšej ako 13 metrov je priestorové rozmiestnenie genotypov náhodné.



Obr. 8. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v následnom poraste pri použití slabšieho jednotlivo výberného rubu

Fig. 8. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of progeny trees regenerated after moderate single tree selection applied*

Vysvetlivky – *Explanatory notes*: ako pri obrázku 2 – *see Figure 2.*

3.3. Genetické vzdialenosti medzi populáciami – prirodzená obnova

Diferenciácia medzi materským porastom a potomstvom je vo všeobecnosti veľmi malá, čo naznačuje, že procesy prirodzenej obnovy umožňujú pomerne presne kopírovať genetickú štruktúru materského porastu (tab. 2). V relatívnom porovnaní najvyššia diferenciácia vystupuje v prípade silného jednotlivo výberného rubu, kde sú genetické vzdialenosti od materského porastu 2 až 4-krát vyššie v porovnaní s ostatnými obnovnými postupmi. Je potrebné pripomenúť, že ide o rub, pri ktorom nastáva najvýraznejšia redukcia počtu ale (tab. 1). Najmenšie genetické vzdialenosti od materského porastu vykazujú dvojfázový okrajový a skupinový clonný rub, pri ktorých dochádza po kompetícii len k nepatrnému úbytku alel (tab. 1). Kompetícia nemení výraznejšie alelickú štruktúru. Genetické vzdialenosti medzi potomstvom pred a po kompetícii sú pri všetkých typoch rubov minimálne (0,0001 – 0,0004). Vo všeobecnosti platí, že genetické vzdialenosti medzi materským porastom a jednotlivými typmi potomstiev sú väčšie, než medzi potomstvami po jednotlivých obnovných postupoch navzájom, aj keď i v tomto trende existujú výnimky. Príčinou je zrejme skutočnosť, že pri simulácii reprodukčného procesu hrala významnú úlohu samčia a samičia plodnosť rodičovských stromov.

Tabuľka 2. Genetické vzdialenosti medzi materským porastom smreka obyčajného (1) a jeho následnými porastami (2–13) vznikajúcimi prirodzenou obnovou po aplikácii rôznych typoch obnovných rubov

Table 2. *Genetic distances between mother stand of Norway spruce (1) and its naturally regenerated progeny stands (2–13) established using various types of regeneration*

pop	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	—												
2	0,0002	—											
3	0,0003	0,0002	—										
4	0,0003	0,0003	0,0002	—									
5	0,0005	0,0006	0,0004	0,0002	—								
6	0,0011	0,0007	0,0007	0,0008	0,0012	—							
7	0,0015	0,0009	0,0011	0,0011	0,0016	0,0002	—						
8	0,0004	0,0002	0,0003	0,0006	0,0010	0,0006	0,0009	—					
9	0,0004	0,0003	0,0004	0,0005	0,0009	0,0009	0,0012	0,0002	—				
10	0,0003	0,0001	0,0003	0,0003	0,0005	0,0008	0,0009	0,0003	0,0003	—			
11	0,0007	0,0002	0,0006	0,0006	0,0010	0,0009	0,0010	0,0005	0,0005	0,0002	—		
12	0,0004	0,0001	0,0003	0,0003	0,0006	0,0003	0,0006	0,0002	0,0003	0,0002	0,0003	—	
13	0,0006	0,0002	0,0005	0,0005	0,0008	0,0004	0,0005	0,0004	0,0005	0,0002	0,0004	0,0001	—

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri tabuľke 1 – *see Table 1.*

Tabuľka 3. Charakteristiky genetickej premenlivosti materského porastu smreka obyčajného (1) a jeho následných porastov (2–5), ktoré by vznikli umelou obnovou zo semena zozbieraného z rôzneho počtu stromov

Table 3. *Characteristics of genetic variability of mother stand of Norway spruce (1) and its artificially regenerated progeny stands (2–5) established using seeds collected from different numbers of seed parents*

pop.	n	n_a	S_{na}	PP	n_e	S_{ne}	H_o	S_{ho}	H_e	S_{he}	F_{is}	HW
1	200	3,000	1,113	21	1,291	0,339	0,169	0,166	0,183	0,175	0,056	2
2	1 000	2,955	1,133	21	1,319	0,400	0,190	0,191	0,189	0,189	-0,009	1
3	1 000	2,955	1,090	21	1,298	0,364	0,182	0,183	0,182	0,184	-0,003	1
4	1 000	3,000	1,113	21	1,303	0,364	0,181	0,182	0,184	0,185	0,014	1
5	1 000	2,909	1,109	21	1,291	0,339	0,183	0,177	0,182	0,177	-0,008	0

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri tabuľke 1 – *see Table 1.*

1 – materský porast – *mother stand,* 2 – zber z 10 najviac plodiacich stromov – *progenies of 10 most fertile trees,* 3 – zber z 20 najviac plodiacich stromov – *progenies of 20 most fertile trees,* 4 – zber z 30 najviac plodiacich stromov – *progenies of 30 most fertile trees,* 5 – zber zo 40 najviac plodiacich stromov – *progenies of 40 most fertile trees.*

3.4. Charakteristiky genetickej premenlivosti – umelá obnova

Základné charakteristiky genetickej premenlivosti v jednotlivých populáciách smreka obyčajného z umelej obnovy sú uvedené v tabuľke 3.

Alelické bohatstvo populácie sa v závislosti od rôzneho počtu stromov, z ktorých sa zbieralo semeno pre umelú obnovu, výrazne nemení. V materskom poraste je priemerný počet alel na lokus 3. Vo všetkých potomstvách dochádza k jeho redukcii. Výnimkou je potomstvo pochádzajúce zo zberu z 30 najviac plodiacich stromov, ktoré si tento počet zachováva. Redukcia o jednu alelu nastáva pri potomstve zo zberu z 10 a 20 najviac plodiacich materských stromov, 3 alely sa strácajú pri potomstve vzniknutom zo zberu zo 40 najviac plodiacich stromov. Počet polymorfných lokusov je vo všetkých sledovaných potomstvách rovnaký ako v materskom poraste (21). Žiadny zo sledovaných lokusov nestráca kompletne polymorfizmus v dôsledku zberu semena z rôzneho počtu stromov.

Genetická diverzita, ktorá je reprezentovaná efektívnym počtom alel a očakávanou heterozygotnosťou, sa tiež výrazne nemení. Všetky hodnoty efektívneho počtu alel potomstva vzniknutého umelou obnovou sú v porovnaní s materským porastom vyššie, okrem potomstva pochádzajúceho zo zberu zo 40 najviac plodiacich stromov, v ktorom je efektívny počet alel rovnaký ako v materskom poraste. Efektívny počet alel je najvyšší v potomstve z 10 najviac plodiacich stromov. Očakávaná heterozygotnosť v potomstvách pochádzajúcich zo zberu z rôzneho počtu materských stromov sa tiež veľmi nemení, jej hodnoty sú vo všetkých prípadoch takmer rovnaké, alebo mierne vyššie ako v materskom poraste (najväčšie sú opäť pri

potomstve zo zberu z 10 najviac plodiacich stromov). Genetická diverzita napriek miernemu poklesu počtu alel neklesá, ale naopak skôr stúpa, čo je zapríčinené narastajúcou vyrovnanosťou alelických frekvencií.

Pozorovaná heterozygotnosť, charakterizujúca genotypovú štruktúru, je vo všetkých potomstvách väčšia ako v materskom poraste. Najväčšie hodnoty dosahuje pri potomstve pochádzajúceho zo zberu z 10 najviac plodiacich stromov, v ktorom je aj najväčší efektívny počet alel. Najmenšie hodnoty má v potomstve zo zberu z 30 najviac plodiacich stromov.

Index fixácie ako miera inbrídingu je v materskom poraste kladný, ale veľmi nízky. Odchýlku v genotypovej štruktúre oproti Hardy-Weinbergovskej rovnováhe sme zistili len v 2 lokusoch. Vo všetkých potomstvách je index menší ako v materskom poraste a je záporný, čo je prejavom nadbytku heterozygotov. Výnimkou je potomstvo zo zberu z 30 najviac plodiacich stromov. Vo všetkých potomstvách sa významná odchýlka od panmiktickej rovnováhy zistila len v jednom lokuse, s výnimkou potomstva zo 40 materských stromov, ktoré nevykazuje žiadnu odchýlku.

3.5. Genetické vzdialenosti medzi populáciami – umelá obnova

Najväčšie rozdiely v genetických vzdialenostiach sú medzi materským porastom a potomstvom vzniknutým zo zberu z 10 najviac plodiacich stromov (tab. 4). Rozdiely sa zmenšujú s rastúcim počtom stromov, z ktorých sa zbieralo semeno. V potomstve pochádzajúcom zo zberu zo 40 stromov sú rozdiely v genetických vzdialenostiach od materského porastu minimálne, čo by naznačovalo, že pre umelú obnovu je tento počet materských stromov dostačujúci. Rozdiely medzi jednotlivými populáciami navzájom tiež klesajú s rastúcim počtom stromov z ktorých sa semeno zbiera pre umelú obnovu.

Tabuľka 4. Genetické vzdialenosti medzi materským porastom smreka obyčajného (1) a jeho následnými porastami (2–5), ktoré by vznikli umelou obnovou zo semena zozbieraného z rôzneho počtu stromov

Table 4. *Genetic distances between mother stand of Norway spruce (1) and its artificially regenerated progeny stands (2–5) established using seeds collected from different numbers of seed parents*

pop.	1	2	3	4	5
1	—				
2	0,0026	—			
3	0,0012	0,0010	—		
4	0,0007	0,0011	0,0003	—	
5	0,0005	0,0021	0,0011	0,0005	—

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri tabuľke 3 – *see Table 3.*

3.6. Variabilita plodnosti a relatívna veľkosť populácie materského porastu

Relatívne efektívne veľkosti materského porastu sú uvedené v tabuľke 5.

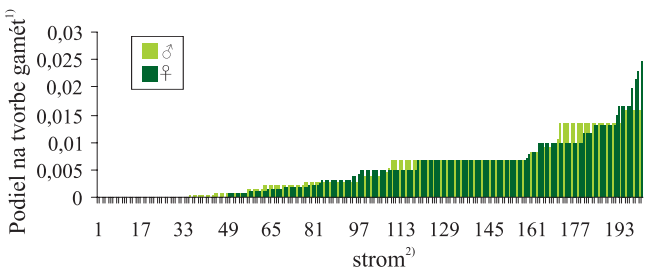
Rozdiel v sumárnej plodnosti materského porastu smreka v r. 2006 a 2007 je zhruba 2,5-násobný, a korelácia v plodnosti jedincov je slabá. Zastúpenie jedincov podieľajúcich sa na tvorbe gamét je rovnomerné, aj keď vystupuje niekoľko mimoriadne plodných jedincov (obr. 9). Miera pohlavnej symetrie je pomerne vysoká, korelačný koeficient medzi samčou a samičou plodnosťou je až 0,621. Je ale potrebné pripomenúť, že sa jedná o fenotypové, nie genetické korelácie, t. j. sú podmienené aj nededičnými faktormi, napr. vekom jedincov, mierou osvetlenia korún a pod. Efektívne veľkosti populácie dosahujú približne polovicu cenzu populácie, teda z hľadiska genetickej štruktúry potomstva sa populácie správajú tak, ako keby boli tvorené polovičným počtom jedincov. Efektívna veľkosť populácie s ohľadom na varianciu génových frekvencií je nižšia ako inbrídingová efektívna veľkosť, posun v zastúpení génov z generácie na generáciu je teda závažnejším javom než príbuzenské kríženie.

Tabuľka 5. Relatívne efektívne veľkosti a plodnosť materského porastu smreka obyčajného na ploche Vyšné Hágy

Table 5. *Relative effective size and fertility of the mother stand of Norway spruce on the plot Vyšné Hágy*

Ne(v) [%]	Ne(i) [%]	$CV_{♂}$ [%]	$CV_{♀}$ [%]	$r_{♂♀}$
57,30	63,69	92,82	99,43	0,621

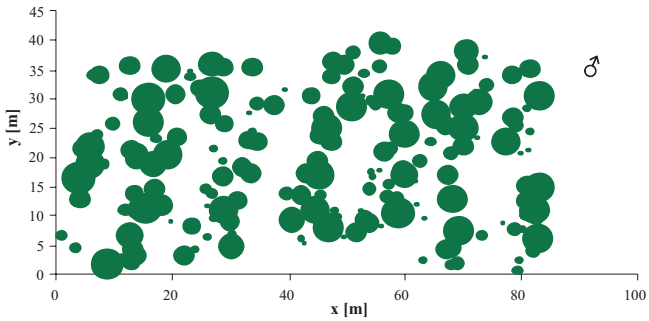
Vysvetlivky – *Explanatory notes:* Ne(v) – efektívna veľkosť populácie s ohľadom na varianciu alelických frekvencií – *effective population size related to the variance of allele frequencies;* Ne(i) – efektívna veľkosť populácie s ohľadom na inbríding – *effective population size related to the inbreeding;* CV – variačný koeficient podielov na tvorbe gamét – *variation coefficient of single tree gamete contributions;* $r_{♂♀}$ – korelačný koeficient medzi tvorbou samčích a samičích gamét – *correlation coefficient between production of male and female gametes.*



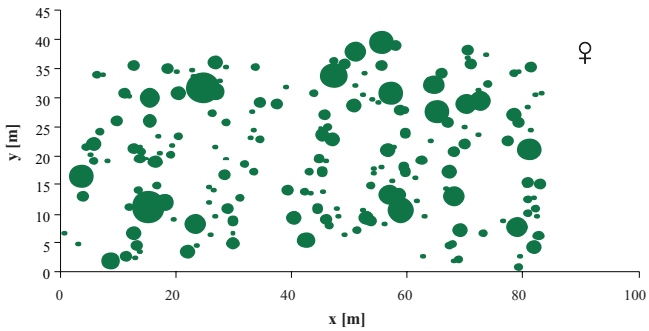
Obr. 9. Rozdelenie podielov jednotlivých stromov na samčej a samičej plodnosti

Fig. 9. *Distribution of the proportions of individual trees on the production of male and female gametes*

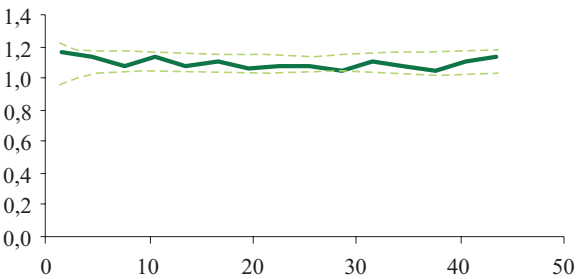
1)*Share in the production of the gametes*, 2)*Tree*



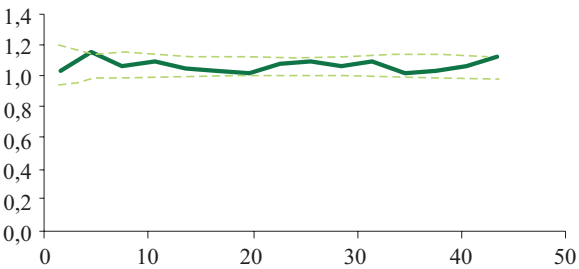
Obr. 10. Rozdelenie relatívnej samčej plodnosti
Fig. 10. *Distribution of relative male fertility*



Obr. 11. Rozdelenie relatívnej samičej plodnosti
Fig. 11. *Distribution of relative female fertility*



Obr. 12. Distogram priestorovej autokorelácie samčej plodnosti
Fig. 12. *Distogram of relative male fertility*
Vysvetlivky – *Explanatory notes*: ako pri obrázku 2 – *see Figure 2.*



Obr. 13. Distogram priestorovej autokorelácie samičej plodnosti
Fig. 13. *Distogram of relative female fertility*
Vysvetlivky – *Explanatory notes*: ako pri obrázku 2 – *see Figure 2.*

3.7. Hodnotenie priestorového rozdelenia plodnosti v materskom poraste

Rozdelenie plodnosti je v materskom poraste v princípe náhodné, nebolo pozorované zhlukovanie bohato kvitnúcich jedincov (obr. 10 až 13).

4. Diskusia

Doteraz najrozsiahlejšiu analýzu genetickej diverzity smreka spracovali Lagercrantz a Ryman (1990). Ako študijný materiál využili provenienčný pokus IUFRO 1964/1968. Ich metodika bola založená na izoenzýmových genetických markéroch. Heterozygotnosť populácií z boreálnej oblasti Ruska a Švédska podľa nich dosahuje takmer dvojnásobné hodnoty (0,109–0,174) oproti provenienciám zo strednej a západnej Európy (0,081–0,109). Nízku genetickú diverzitu stredoeurópskych populácií vysvetľujú ich pôvodom z refúgií tvorených malými ostrovčekovitými populáciami, v ktorých došlo k strate genetickej variability v dôsledku obmedzenej veľkosti populácií.

Ostatné štúdie genetickej diverzity smreka sú regionálneho charakteru. Výskyt alel použiteľných pre odlíšenie proveniencií a čiastočne aj identifikáciu reprodukčného materiálu zistila Konnert (1991). Pri analýze genetickej štruktúry švajčiarskych horských populácií dospeli Müller-Starck a Hussendörfer (1995) k podobným výsledkom, ako sú prezentované v tejto práci najmä vo vzťahu k vyššej priemernej heterozygotnosti populácií smreka z hornej hranice lesa. Je ťažké porovnávať hodnoty genetickej variability z rôznych výskumov, ktoré sa líšia použitými markérovými génmi. Vo všeobecnosti však možno na ich základe povedať, že smrek sa vyznačuje veľkou vnútropopulačnou variabilitou a malou medzipopulačnou diferenciáciou.

Gömöry (1988) potvrdil existenciu genetickej diferenciácie populácií smreka na Slovensku. Zistil vyššiu úroveň genetickej diverzity, k čomu pravdepodobne prispel nižší počet analyzovaných lokusov v porovnaní s predloženou prácou. Podrobnejšie genetickú variabilitu smreka na väčších výberových súboroch a vyššom počte lokusov na Slovensku hodnotili Krajmerová a Longauer (2000). Pre prirodzené porasty smreka v Západných Karpatoch udávajú priemerný počet alel na lokus 1,76–2,30 a pozorovanú heterozygotnosť 0,089–0,102. Porast Vyšné Hágy sa vyznačuje vyššími hodnotami genetickej diverzity. Jeho štruktúra je síce pomerne blízka prirodzenej štruktúre smrečín vo vyšších nadmorských výškach (nerovnomerné vzdialenosti až zhluky jedincov navzájom oddelené medzerami). Vekovo je ale málo diferencovaný a nachádza sa na pomerne prístupnom mieste. Mohol teda byť založený v rámci rozsiahleho zalesňovania a rekonštrukcii lesných porastov vo Vysokých Tatrách po veternej kalamite v r. 1915.

Vplyv človeka na genetickú štruktúru lesných stromových populácií je rozmanitý. Výchovné a obnovné hospodárske zásahy vyvolávajú zmeny životných podmienok, štruktúry lesných porastov a majú silný vplyv

na drift, reprodukčný systém, tok génov a výber podľa životaschopnosti. Selektívne odstraňovanie stromov počas prebierok a rubných ťažieb sú hlavnou príčinou zmeny genetickej štruktúry porastu. Skúmanie dlhodobých účinkov rôznych hospodárskych zásahov na genetickú štruktúru a na adaptívny potenciál je skomplikované mnohoročným rotačným cyklom u väčšiny lesných drevín (FINKELDEY & ZIEHE 2004).

Podľa niektorých autorov odstraňovanie potlačených, odumierajúcich jedincov, ktoré môžu byť nositeľmi zriedkavých alel, vedie k zníženiu genetickej multiplicity (LONGAUER *et al.* 2001). Priemerné a potlačené stromy by preto mali byť začlenené do štruktúry lesných porastov a nemali by byť z nich odstraňované pre ich nižšiu fenotypovú hodnotu. K podobným záverom dospel aj RAJORA (1999), ktorý porovnával v populáciách *Picea glauca* na 4 lokalitách genetickú diverzitu v pôvodných, prirodzených porastoch s porastami obnovenými prirodzene, s umelo obnovenými a s porastami, v ktorých došlo k fenotypovej selekcii. Najväčšiu genetickú diverzitu mali pôvodné, prirodzené porasty, najmenšiu porasty po fenotypovej selekcii. Prirodzene obnovené porasty mali genetickú diverzitu porovnateľnú s pôvodnými, prirodzenými porastami. Porasty vzniknuté umelou obnovou dosahovali úroveň genetickej diverzity ako porasty po fentotypovej selekcii a bola výrazne menšia ako v pôvodných a v prirodzene obnovených porastoch. Efekt prednostného odstránenia chradnúcich a potlačených podúrovňových stromov (ktoré sú súčasne neplodiace alebo slabo plodiace) pri skupinovom clonnom rube ako aj v prvých fázach jednotlivo a skupinovo výberných rubov (20 až 30 % z celkového počtu stromov) spôsobilo stratu len veľmi malého počtu zriedkavých alel a nedošlo k výraznému zníženiu alelickej multiplicity. Ak by sa ale ponechali na ploche a zrúbané by boli susedné, väčšie, dobre plodiace stromy, ich životné podmienky by sa síce zlepšili, je ale málo pravdepodobné, že by v priebehu niekoľkých rokov (zväčša len jedného decénia) začali aj výraznejšie plodiť.

Aj podľa iných autorov výrub fenotypovo nevhodných podúrovňových stromov pri výchovných a obnovných ťažbách zvyčajne nezhoršuje genetickú štruktúru populácie. Strata zriedkavých alel závisí od intenzity zásahu, teda od podielu odstránených stromov na celkovom počte stromov v populácii. Variabilita potomstva tiež závisí od možnosti toku génov zo susedných porastov, ktorý by tak mohol kompenzovať stratu zriedkavých alel spôsobenú selektívnym výberom fenotypovo nevhodných stromov (FINKELDEY & ZIEHE 2004). V lesníckej praxi však dochádza z ekonomických dôvodov k tomu, že počas presvetľovania sú prednostne vyťažené objemovo najväčšie, najkvalitnejšie stromy, ktoré sú aj naviac plodiace a ponechané sú práve menej, alebo vôbec neplodiace stromy. Celkový počet furktifikujúcich stromov v poraste sa tak výrazne zníži a dochádza k zhoršeniu genetickej multiplicity.

Ďalším praktickým problémom je príliš veľká intenzita v prvých fázach clonných a výberných rubov. Pri silnejšom, intenzívnejšom jednotlivo výbernom rube bola celá obnova ukončená v priebehu 3 decénií a v následnom poraste došlo k strate až 9 alel v porovnaní s materským porastom. Pri použití slabšieho jednotlivo výberného rubu s obnovou 5 decénií následný porast stratil len 4 alely. Z pohľadu zachovania alelického bohatstva sú teda jemnejšie zásahy vhodnejšie. K zhoršeniu genetickej variability v následných porastoch došlo najmä pri kratších obnovných dobách. Na zachovanie genetickej štruktúry je potrebné preferovať dlhšie obnovné doby, vyššie rubné doby a tiež malé obnovné prvky. Tieto zásady sme sa snažili dodržať aj my pri našich simuláciách. Šírka východiska pri maloplošných pásových clonných ruboch neprekračovala jednu priemernú stromovú výšku, šírka obnovných prvkov pri skupinových a skupinovitých clonných ruboch tiež nepresiahla jednu výšku a plánovaný bol len jeden zásah v decéniu namiesto obvykle plánovaných dvoch zásahov.

GÖMÖRY (1992) zisťoval rozdiely v genetickej štruktúre v 14 populáciách *Picea abies* na Slovensku. Dospel k záveru, že neboli nájdené žiadne výrazné rozdiely medzi prírodnými lesmi a hospodárskymi lesmi vzniknutými z prirodzenej obnovy, vrátane prirodzenej kolonizácie po holorube alebo po požiari. V porastoch z umelej obnovy v niektorých prípadoch došlo k zhoršeniu genetickej diverzity a v iných neboli pozorované žiadne zmeny. K podobným záverom sme dospeli aj my. Umelá obnova na ploche Vyšné Hágy dosahuje väčšiu genetickú diverzitu, väčšiu pozorovanú heterozygotnosť ako v materskom poraste a dokonca mierne lepšie charakteristiky genetickej premenlivosti ako obnova prirodzená.

Pod priestorovou genetickou štruktúrou sa rozumie nenáhodné rozmiestnenie genotypov v priestore, spravidla sa uvažuje s dvojrozmerným priestorom, teda ide o rozmiestnenie po ploche. Toto môže mať celý rad príčin, najdôležitejšie sú vegetatívne rozmnožovanie, priestorovo obmedzený tok génov a selekcia v heterogénnom prostredí (EPPERSON 1992). Aj keď existuje viacero matematicko-štatistických metód hodnotenia priestorovej štruktúry, ich genetický podklad je rovnaký t. j. poukazujú na to, či v danej triede vzdialenosti sú si jedinci navzájom geneticky podobnejší alebo naopak menej podobní, než by zodpovedalo náhode. Spravidla je genetická podobnosť najmä pri malých mierkach vzdialenosti interpretovaná ako príbuznosť. Ako poukazujú HARDY a VEKEMANS (1999), toto stotožňovanie nie je úplne správne. Aj selekcia v heterogénnom prostredí môže tiež vyvolať vznik mozaikovitej štruktúry skupín geneticky podobných (aj keď nie nutne príbuzných) jedincov. V našom prípade sme všetky priestorové štruktúry interpretovali ako príbuznosť, nakoľko izoenzýmové gény, ktoré sme používali ako genetické markéry, sú všeobecne považované za neutrálne gény. Existujú síce experimentálne dôkazy o neplatnosti tohto všeobecného tvrdenia (KONNERT 1991), ale priestorová heterogenita alelických frekvencií sa tu prejavuje v podstatne väčšej mierke, než je mierka porastu. Nenáhodné priesto-

rové rozdelenie jedincov sa pri simulácii v našom prípade vytvára výlučne ako výsledok reprodukčného procesu. Bežným nástrojom hodnotenia priestorovej štruktúry je Moranov index priestorovej autokorelácie (Sokal & Oden 1981), ktorý je ale konštruovaný pre kvantitatívny znak, meria koreláciu medzi hodnotou znaku v párach jedincov oddelených konkrétnou vzdialenosťou. Teoretické štúdie preukázali, že Moranov index možno priamo interpretovať ako index príbuznosti, ktorý je takisto založený na alelickej korelácii medzi dvomi jedincami. Nevýhodou Moranovho indexu je skutočnosť, že principiálne je konštruovaný pre každú alelu samostatne. Je preto problematické získať jedinú hodnotu reprezentujúcu celú sadu analyzovaných génov. Najjednoduchším riešením je aritmetický priemer cez všetky sledované alely, ale pre takto získanú hodnotu nie je možné určiť interval spoľahlivosti, a pri viac ako dvojalelných lokusoch vzniká aj problém závislosti alelických frekvencií (alelické frekvencie dávajú súčet 1,0, ale pritom pre každú alelu môže byť korelogram iný a neexistuje objektívne kritérium na určenie toho, ktorú alelu pri výpočte priemeru vynechať). Preto sme ako alternatívny postup volili distogram, ktorý kvantifikuje mieru genetickej podobnosti, resp. nepodobnosti medzi dvojicami jedincov separovanými konkrétnou triedou vzdialenosti. Eco-Gene ako dve alternatívy tohoto prístupu ponúka genetickú vzdialenosť a počet spoločných alel. My sme vzhľadom na jednoduchšiu interpretovateľnosť volili druhú možnosť.

Príklady existencie príbuzenskej štruktúry u ihličnatých drevín, vznikajúcej v dôsledku obmedzeného toku génov, uvádza Mitton (1983). U smreka sa síce peľ prenáša na vzdialenosti desiatok kilometrov, ale väčšina krížení sa uskutočňuje medzi susediacimi jedincami. Aj dosah doletu semien je pomerne veľký, ale väčšina z nich padne na zem v bezprostrednej blízkosti materského stromu (Dovčiak *et al*. 2008). Prírodný les smreka by sa teda mal skladať z prekrývajúcich sa polosesterských potomstiev vykazujúcich slabú priestorovú agregáciu (Gömöry a Paule 2004).

Zastúpenie príbuzenských štruktúr v rovnovekom poraste smreka vo Francúzsku skúmali Brunel a Rodolphe (1985). Porast vznikol z prirodzenej obnovy výstavkami, obhospodarovaný bol prírode blízkym spôsobom, bola tu pozorovaná absencia plnosesterných príbuzenských párov a pomerne nízky podiel polosesterských potomstiev. Na rozdiel od nich Gömöry a Paule (2004) našli v smrekovom prírodnom lese podiel plnosesterských potomstiev až 20 % a nižší podiel nepríbuzných jedincov. Pravdepodobnou príčinou je rozdielny vývoj skúmaných porastov. Na jednej strane priestorovo heterogénna obnova v prírodnom lese, na druhej jedinci z prirodzenej obnovy rozmiestnení rovnomerne po celej ploche v čase vzniku porastu a následné udržiavanie pravidelných odstupov medzi jedincami výchovnými zásahmi. Ak aj na začiatku existovala v týchto podmienkach príbuzenská priestorová štruktúra vďaka obmedzenému rozptylu peľu, musel ju postupne zlikvidovať stochastický proces redukcie počtu stromov. Vo všeobecnosti však v porastoch ihličnatých drevín ovplyvnených človekom priestorová genetická štruktúra väčšinou zaniká.

Priestorové rozdelenie genotypov v nami skúmanom materskom poraste je v princípe náhodné. Je to výsledok, ktorý nie je prekvapujúci, pretože ide o obhospodarovaný les. Nie je tu vylúčený pôvod z umelej obnovy či prirodzenej obnovy dopĺňanej obnovou umelou. Umelá obnova logicky vedie k náhodnému rozmiestneniu genotypov, to je aj dôvod, prečo sme pri modelovaní dopadov umelej obnovy na štruktúru potomstva neuvažovali s problematikou priestorových štruktúr. Pri všetkých operáciách spojených s umelou obnovu (zber a lúštenie semien, pestovanie, škôlkovanie sadbového materiálu a výsadba do porastu) dôjde k dokonalému premiešaniu potomstiev jednotlivých materských stromov, preto aj pri ich malom počte je výsledkom náhodné rozdelenie genotypov. K ďalšej redukcii potenciálnej priestorovej štruktúry môže dôjsť počas výchovných zásahov, ktoré sa riadia inými kritériami než prírodný výber.

Naše simulácie genetickej štruktúry potomstiev sú do istej miery v rozpore so závermi o slabej alebo chýbajúcej priestorovej genetickej štruktúre. Takmer pri všetkých obnovných postupoch sme pozorovali vznik priestorovej genetickej štruktúry, ktorú možno interpretovať ako príbuzenskú štruktúru. Je samozrejme otázkou, nakoľko sa výstup simulácie zhoduje s reálnou populáciou. Simulácia v modeli Eco-Gene je založená na mechanickom kompetičnom modeli, ktorý zohľadňuje rast stromov a ich vzájomné priestorové pozície, v reálnom poraste sa redukcia ale riadi kritériami lesného hospodára. Napriek tomu možno predpokladať, že v porastoch s vyššou intenzitou priestorovej štruktúry má tento fenomén šancu udržať sa napriek výchovným zásahom do dospelosti a predstavuje potenciálne riziko inbrídingu v ďalšej generácii lesa.

5. Záver

V hodnotení vhodnosti jednotlivých obnovných rubov pre reprodukciu genofondu je potrebné zohľadniť tri kritériá. Základné je tvorba priestorovej genetickej štruktúry, pretože zhlukovanie podobných genotypov na krátke vzdialenosti je známkou tvorby príbuzenských skupín, čo v následnej generácii zvyšuje riziko príbuzenského kríženia so všetkými jeho negatívnymi následkami. Sekundárnym kritériom je miera diferenciácie potomstva oproti materskému porastu (predovšetkým v súbore jedincov po kompetícii). Obnovné ruby porastov by mali zachovávať alelickú štruktúru a tým adaptívny potenciál dreviny v obnovovanom poraste. Posledným, významovo rovnakým kritériom, je zachovanie genetickej variability, aj keď vypadávajúce alely sa môžu v genofonde dopĺňať tokom génov.

Z hľadiska priestorovej genetickej štruktúry sú rozdiely medzi potomstvami vzniknutými z prirodzenej

obnovy aplikáciou rôznych hospodárskych postupov veľmi malé. Napriek tomu je možné stanoviť relatívne poradie vhodnosti týchto postupov. Na prvom mieste je dvojfázový okrajový clonný rub, lebo vzájomná vzdialenosť, do ktorej stromy vykazujú vyššiu než náhodnú mieru príbuzenstva, je 8 metrov, čo je najmenej zo všetkých uplatnených postupov. Na druhom mieste je silnejší jednotlivo výberný rub, pri ktorom sú síce stromy vzdialené od seba menej ako 8 metrov tiež príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode, počet spoločných alel nad hornou hranicou intervalu spoľahlivosti je ale väčší ako v predošlom prípade. Na treťom mieste v poradí vhodnosti je jednofázový okrajový clonný rub so vzájomnou vzdialenosťou 12 metrov, do tejto vzdialenosti majú stromy vyššiu ako náhodnú mieru príbuzenstva. Skupinový clonný rub má túto vzájomnú vzdialenosť síce len 10 metrov, ale má tiež väčší počet spoločných alel nad hornou hranicou konfidenčného intervalu. Na posledných dvoch miestach sú slabší jednotlivo výberný rub a skupinovitý clonný rub so vzájomnými vzdialenosťami 13 a 14 metrov, stromy s menšími vzdialenosťami vykazujú väčšiu ako náhodnú mieru príbuzenstva.

S ohľadom na genetické vzdialenosti sú rozdiely medzi materským a následným porastom po kompetícii veľmi malé, okrem silnejšieho jednotlivo výberného rubu, pri ktorom sú genetické vzdialenosti potomstva od materského porastu najväčšie. Ukázal sa preto ako najmenej vhodný hospodársky postup. Najvhodnejší je dvojfázový okrajový clonný rub, na druhom mieste je s minimálnym rozdielom skupinovitý clonný rub. Nasledujú jednofázový okrajový clonný, slabší jednotlivo výberný a skupinový clonný rub.

Rozdiely po kompetícii medzi potomstvami pri použití jednotlivých hospodárskych postupov sú v genetickej diverzite a genotypovej štruktúre minimálne. Hlavným kritériom na určenie poradia vhodnosti týchto postupov sa preto stáva redukcia počtu alel v potomstve v porovnaní s alelickou multiplicitou materského porastu. Na prvých dvoch miestach sú skupinový clonný a dvojfázový okrajový clonný rub, pri ktorých došlo k redukcii len o jednu alelu. Na ďalších miestach budú skupinovitý clonný a jednofázový okrajový clonný rub, ktoré stratili 3 alely. Predposledné miesto patrí slabšiemu jednotlivo výbernému rubu so stratou 4 alel a posledné obsadí silnejší jednotlivo výberný rub, pri ktorom dochádza k úbytku až 9 alel oproti materskému porastu a stáva sa preto jednoznačne najmenej vhodným hospodárskym postupom.

Po zohľadnení vyššie uvedených kritérií je možné povedať, že najvhodnejším hospodárskym postupom je na ploche Vyšné Hágy dvojfázový okrajový clonný rub, ktorý sa vždy umiestnil na popredných miestach. Najmenej vhodným je silnejší jednotlivo výberný rub, ktorému väčšinou patrili posledné miesta vo všetkých hodnoteniach. Poradie na ďalších miestach je neisté, lebo rozdiely medzi zvyšnými hospodárskymi postupmi sú malé.

V prípade neúspechu prirodzenej obnovy ju možno nahradiť alebo doplniť aj umelou obnovou použitím semena z materského porastu. Výsledky našich modelových simulácií ukazujú, že čím väčší je počet stromov, z ktorých sa semeno zbiera, tým sú menšie rozdiely medzi genetickými štruktúrami potomstva a materského porastu.

Zovšeobecnenie výsledkov nášho výskumu je možno problematické vzhľadom na to, že analýzy genofondu a simulácie obnovných postupov sa uskutočnili len na jednej ploche v nezmiešanom smrekovom poraste. Naše výsledky ale korešpondujú so závermi ďalších autorov, zaoberajúcich sa podobnou problematikou.

Poďakovanie

Táto práca vznikla pri realizácii projektu ITMS 26220220026 „Demonštračný objekt premeny odumierajúcich smrekových lesov na ekologicky stabilnejšie multifunkčné ekosystémy“(50 %), na základe podpory operačného programu Výskum a vývoj financovaného z Európskeho fondu regionálneho rozvoja ako aj projektu Agentúry na podporu výskumu a vývoja APVV-0441-07 „Analýza adaptácie lesných drevín na zmenu stanovištných podmienok na základe proveniečného výskumu a genetických markérov“ (50 %).

Literatúra

Brunel D., Rodolphe F., 1985: Genetic neighbourhood structure in a population of *Picea abies* L. *Theoretical and Applied Genetics* **71**: 101–110.

Degen B., Gregorius H.R., Scholz F., 1996: ECO-GENE, a model for simulation studies on the spatial and temporal dynamics of genetic structures of tree populations. *Silvae Genetica,* **45**: 323-329.

Degen B., 1997: Manual for Eco-Gene light (Version 1.0). Dostupné na internete: http://kourou.cirad.fr/genetique/

Degen B., Petit R., Kremer A., 2001: SGS-Spatial genetic sortware: A computer program for analysis of spatial genetic and phenotypic structures of individuals and populations. *Journal of Heredity,* **92**: 447-449.

Dovčiak M., Hrivnák R., Ujházy K., Gömöry D., 2008: Seed rain and environmental controls on invasion of *Picea abies* into grassland. *Plant Ecology,* **194**: 135-148.

Epperson BK., 1992: Spatial structure of genetic variation within populations of forest trees. *New Forests,* **6**: 257–278.

Finkeldey R., Ziehe M., 2004: Genetic implications of silvicultural regimes. *Forest Ecology and Management*, **197**: 231-244

Gömöry D., 1992: Effect of stand origin on the genetic diversity of norway spruce (*Picea-abies* Karst.) populations. *Forest ecology and management,* **54**(1-4): 215-223.

Gömöry D., 1995: Simulation of the genetic structure and reproduction in plant populations: short note. *Forest Genetics,* **2**(1): 59-63.

Gömöry D., Paule L., 2004: Management implications of intrapopulation and nterpopulation genetic variation in Norway spruce. In: J. Novotný (*ed.*): *Close to Nature Forestry*. Zvolen : Forestry Research Institute Zvolen, p. 129-137.

Gregorius H.R., 1991: On the concept of effective number. *Theoretical Population Biology,* **40**: 269-283.

Hardy O., Vekemans X., 1999: Isolation by distance in a continuous population, reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models. *Heredity,* **83**:145-154.

Jankovič J., 1996: Možnosti zvýšenia podielu prirodzenej obnovy lesa na príklade LHC Oravská Polhora. Vedecké práce Lesníckeho výskumného ústavu vo Zvolene, Zvolen : LVÚ Zvolen, s. 153-164.

Konnert M., 1991: Die Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) im Schwarzwald: Genetische Variation und Korrelationen. *Fostw. Cbl.*, 110: 84-94.

Krajmerová D., Longauer R., 2000: Genetická diverzita smreka obyčajného (*Picea abies* Karst.) na Slovensku. *Lesn. Čas. – Forestry Journal*, **46**(3): 273-286.

Kramer K., 2004: Effects of silvicultural regimes on dynamics of genetic and ecological diversity of European beech forests. Final Report of 5th framework project DynaBeech, QLK5-CT-1999-1210, 109 s.

Lagercranz U., Ryman N., 1990. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation. *Nature*, **44**(1): 38-53.

Lindgren D., Gea L., D., Jefferson P.,A., 1996: Loss of genetics diversity monitored by status number. *Silvae Genetica,* **45**: 52-59.

Longauer R., Gömöry D., Paule L. *et al.,* 2001: Selection effects of air pollution on gene pools of Norway spruce, European silver fir and European beech. *Environmental Pollution,* **115**: 405-411.

Mitton J.B., 1983: Conifers. In: S.D. Tanksley, T.J. Orton (eds.): *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*. Part B. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, 443-472.

Monserud A., 1975: Trials with program FOREST: Growth and reproduction simulation for mixed species even- or uneven- aged forest stands. In: Fries J. (ed.): *Growth models for tree and stand simulation*. Royal College of Forestry, Research Notes, **30**: 56-73.

Müller-Starck G., Hussendörfer E., 1995: Conservation of genetic resources of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) in Switzerland. *Euforgen,* IPGRI, 41-43.

Nei M., 1978: Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics,* **89**: 583-590.

Rajora O.P., 1999: Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce. *Theor. Appl. Genet.*, **99**: 954-961.

Sebenn A.M., Degen B., Azevedo V.C.R. *et al.,* 2008: Modelling the long-term impacts of selective logging on genetic diversity and demographic structure of four tropical tree species in the Amazon forest. *Forest ecology and management,* **254**(2): 335-349.

Sokal R.R., Oden N.L., 1981: Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. Biological *Journal of the Linnean Society,* **10**: 199-228.

Sokal, R., Rohlf, J.,F., 1981: Biometry. WH Freeman & Co, New York – San Francisco, 859 s.

Yazdani R., Lindgren D., 1991: The impact o f selfpollination on production of sound selfed seeds. *In:* S. Fineschi, M.E. Malvolti, F. Cannata, H.H. Hattemer (eds.): *The Population Genetics of Forest Trees*, SPB Academic Publishing, the Hague, p. 143-147.

Summary

The main objective of the present study was to analyze genetic effects of various natural and artificial regeneration systems in Norway spruce. Spatial genetic structures, multiplicity, diversity, genotypic structures, and differentiation of the progeny stands and their mother stands were evaluated using the Eco-Gene Programme (Degen & Gregorius & Scholz 1996).

The study area in Vyšné Hágy, High Tatra Mts. (altitude 1160 m) was comprised of 200 adult trees. All trees were marked and their exact position in a stand recorded. The height, diameter, length and crown projection of each tree were measured. Production of cones was assessed on each tree in two years and production of male flowers in one year. Multilocus genotypes of individual were determined in 22 isozyme gene loci. Dormant bud tissues were used for isozyme analyses.

Genetic effects of the following regeneration cuts were studied: single-phase edge shelterwood, small-size two-phase edge shelterwood, intensive single tree selection, moderate single tree selection, group shelterwood a progressive group shelterwood cut.

The effects of a regeneration system on the genetic structure of Norway spruce was assessed according to 3 criteria: Spatial structure of a progeny stand was taken as the first one, because clustering of similar genotypes in short distances results in groups of related individuals, increasing the risk of consanguineous mating and all its negative consequences in next generations. Genetic differentiation of a progeny stand from its mother stand (particularly after competition among juvenile trees) was the second criterion. Conservation of genetic variability was the third criterion, because forest regeneration should reproduce allelic structures towards next generations in order to preserve the species´ adaptive potential in a given place. It was given the same weight as second one, although the alleles lost due to the felling can be compensated by a gene flow.

From the point of view of genetic structure, differences among naturally regenerated progenies after various regeneration cuts were rather small. Despite of this fact, it is possible to rank regeneration cuts as follows: Two-phase edge shelterwood cutting appeared to be the best one, thanks to the smallest, just 8-meter distance within which the trees are more related with more similar alleles than at random (Figure 3). Intensive single tree selection was ranked the second, with more related trees than at random within the distance of 8 meters again, but more alleles were outside the confidence interval (Figure 7). Single-phase edge shelterwood cut was ranked the third, with the 12 m reference distance (Figure 4). Group shelterwood cut (Figure 5) had the reference distance of 10 m but more alleles outside the confidence interval. Moderate single tree selection (Figure 8) and progressive group shelterwood cut (Figure 6) with the reference distances 13 and 14 meters, respectively, lagged behind them.

Genetic distances between mother and progeny stands after competition among juvenile trees, were small (Table 2) except for intensive single selection which appeared thus to be the least appropriate regeneration cut. Two-phase edge shelterwood cutting and progressive group shelterwood cutting were the most appropriate, followed by single-phase edge shelterwood cut, moderate single tree selection and group shelterwood cut.

Concerning the genetic diversity and genotypic structure, overall differences among progeny stands due to different regeneration systems were small (Table 1).When the loss of alleles in a progeny stand compared to the mother stand was the key criterion, group shelterwood and two-phase edge shelterwood cuts proved to be the most appropriate regeneration cuts. Only one allele was lost in their case. Progressive group shelterwood and single-phase edge shelterwood cuts, which were the next to them, resulted in the loss of 3 alleles. Moderate single tree selection resulted in the loss of 4 alleles and intensive single tree selection in the loss of as much as 9 alleles.

According to all the criteria selected, the two-phase edge shelterwood cut appeared to be the most appropriate regeneration system in a pure spruce forest like the studied one at Vyšné Hágy. It classified among the best ones in all partial assessments contrary to the intensive single tree selection, which proved to be (surprisingly) the least appropriate from the genetic point of view. Reliable inferences concerning other regeneration cuts are not possible due to small difference in their genetic effects on the progeny stands.

In a case when natural regeneration fails, it is replaced by artificial stand establishment using seeds collected from a discrete number of seed parents. The higher is the number of trees from which seeds come, the smaller is the genetic difference between mother and progeny stands (Table 3, 4). Twenty seed trees were identified as the minimum necessary to reduce this difference.

Our results allow drawing only partial conclusions because simulation of genetic effects of regeneration systems, including the analysis of genetic structures and differentiation of the mother and various progeny stands, refer to one study area in a pure spruce forest stand. The obtained results correspond well with conclusions of other authors dealing with similar topics, however.