

JE MODŘÍN OPADAVÝ V NÍZKÉM JESENÍKU OPRAVDU JESENICKÝ? POHLED MOLEKULÁRNÍCH METOD

IS EUROPEAN LARCH IN THE NÍZKÝ JESENÍK MTS. REALLY OF THE JESENÍKY TYPE?
A PERSPECTIVE OF MOLECULAR METHODS

MARTIN PRACH¹⁾ - PAVEL BEDNÁŘ²⁾ ✉ - TOMÁŠ FÉR¹⁾

¹⁾Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra botaniky, Benátská 2, 128 00 Praha 2, Czech Republic

²⁾Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Výzkumná stanice Opočno, Na Olivě 550, 517 73 Opočno, Czech Republic

✉ e-mail: bednar@vulhmop.cz

ORCID: M. Prach: 0009-0008-0958-0984

P. Bednář: 0000-0003-1963-9894

T. Fér: 0000-0002-0126-3684

ABSTRACT

European larch (*Larix decidua* Mill.) is an important tree species commonly used in managed forests of central Europe. However, its genetic structure, post-glacial range dynamics, and consequent nativity status are poorly understood. Here we provide the first study focusing on the genetic structure of *in situ* larch populations in the north-eastern Czech Republic using molecular genetics. Most of the studied area is traditionally considered to be a part of the autochthonous native range of the Jeseníky lineage of larch and some of the included populations are protected as belonging to this type. We confirm a common presence of the Jeseníky type and its close evolutionary relation with larch populations from both the Carpathians and Poland. However, we also found important levels of admixture of genetic material from the Alps in all of the analyzed populations. The highest amount of Alpine admixture was found in the populations of intensively managed forests, the proportion of non-native material in the protected areas was relatively lower but still significant. Our results show the importance of population-genetic research for practical conservation of local populations and lineages even for common species.

For more information see Summary at the end of the article.

Klíčová slova: modřín opadavý; DNA; analýza mikrosatelitů; fylogeografie; Jeseníky; Alpy

Key words: European larch; DNA; microsatellite analysis; phylogeography; Jeseníky Mts.; Alps

ÚVOD

I přesto, že modřín opadavý (*Larix decidua* Mill.) je dřevinou velmi známou, unikátní a významnou jak z pohledu biologického, tak ekonomického, je stále obestřeno mnoha nevyřešenými otázkami. Již jen jeho přirozený výskyt na území České republiky (ČR), který byl dlouho předpokládán v Nízkém Jeseníku a okolí na základě lesnického historického výzkumu (např. SVOBODA 1947; NOŽIČKA 1962; ŠINDELÁŘ 1999), byl definitivně nezávisle potvrzen až relativně nedávno pomocí molekulárně genetických metod (WAGNER et al. 2015b; DOSTÁLEK et al. 2018) a později i paleoekologicky (DUDOVÁ, SZABÓ 2022). Právě paleoekologie pak v poslední době přinesla poznatky o původnosti modřínu i v dalších regionech ČR. Řešení této otázky je jedním z cílů

projektu LARIXUTOR, jehož součástí je tato studie i další článek věnující se modřínu opadavému v tomto čísle ZLV (viz Pokorný et al.).

Specifická vlastností jeseníckého modřínu, někdy označovaného jako modřín sudetský, byla identifikována na základě prvních srovnávacích pokusů s pěstováním modřínů různého původu už na konci 19. století (CIESLAR 1904). Diskuse o taxonomickém dělení velmi variabilního modřínu a o jeho přirozeném rozšíření potom pokračovala ještě dlouhou dobu (např. DOMIN 1930, 1940; KLIKA et al. 1953; SVOBODA 1938, 1947). Později se na základě podrobného historického výzkumu ustálila představa autochtonního výskytu modřínu pouze v Nízkém Jeseníku a okolí a umělého původu všech ostatních populací v rámci Čech, Moravy a Slezska (NOŽIČKA 1962). I na základě tohoto závěru

bylo navrženo používání geograficky přesnějšího označení modřín jesenický, termín sudetský ale už zůstal zavedený zejména v zahraniční literatuře, a setkat se tak dnes můžeme střídavě s oběma. Pro popsání variability modřínu tradičními metodami byl používán jak geografický původ, tak různé morfologické znaky, často týkající se šíšek (DOMIN 1930; SVOBODA 1947; ŠINDELÁŘ 1967).

Metody molekulární genetiky přinesly možnost detailního popsaní příbuznosti zkoumaných jedinců, a tím pádem i jejich zařazení do genetických skupin. Na základě použitých molekulárních znaků (tzv. markerů) může jít o skupiny od úrovně konkrétních populací až po druhy nebo vyšší taxonomické jednotky. V případě modřínu se jako nejvhodnější marker osvědčily vybrané jaderné mikrosatelity, které umožňují odlišení linií specifických pro konkrétní regiony v rámci celého jeho evropského areálu rozšíření (WAGNER et al. 2012). Na nejvyšší úrovni se jasně oddělují dvě hlavní linie – alpská a karpatská (v širokém smyslu slova). Alpská linie se dále rozpadá do čtyř klastrů seřazených na východo-západním gradientu. V rámci Karpat je struktura poněkud méně jasná, ale lze odlišit skupiny jesenickou, skupinu zahrnující horské populace na Slovensku spolu s polskými nížinnými populacemi a skupinu populací z Rumunska. Tyto skupiny odrážejí holocenní vývoj areálu modřínu (WAGNER et al. 2015a) a zároveň rámcově odpovídají staršímu taxonomickému dělení modřínu na základě morfologie a provenience (PÂQUES 2013). Termínem jesenický modřín proto dále v textu referujeme k výše zmíněné jesenické genetické linii (WAGNER et al. 2015b).

Analýza mikrosatelitů byla použita i pro řešení dalších výzkumných otázek týkajících se modřínu – popis translokací genetického materiálu (WAGNER et al. 2015b; KEMPF et al. 2018; RAFFL et al. 2018), ověření původnosti polských nížinných populací (LITKOWIEC et al. 2018), zjištění do budoucna geneticky perspektivních jedinců (LSTIBŮREK et al. 2020) nebo pro odlišení klonů modřínu v semenných sadech (MÁCHOVÁ et al. 2020). Určení původního areálu modřínu i jeho genetických linií je výrazně komplikováno faktem, že modřín byl během posledních nejméně 300 let běžně vysazován prakticky všude a často s použitím reprodukčního materiálu dnes neznámého původu (JANSEN, GEBUREK 2016).

Až doposud všechny studie zabývající se alespoň částečně genetikou jesenického modřínu buď pracovaly s materiálem pocházejícím z provenienčních pokusů, zahrnovaly jen několik málo populací (WAGNER et al. 2012, 2015b), nebo ještě neměly k dispozici kompletní sadu mikrosatelitových markerů (DOSTÁLEK et al. 2018).

Tato práce studuje pomocí analýzy jaderných mikrosatelitů genetickou variabilitu a strukturu vybraného většího počtu populací modřínu opadavého v rámci České republiky, zejména v části jeho původního areálu rozšíření v Nízkém Jeseníku a okolí. Analyzované vzorky byly odebrány z populací přímo v terénu. Hlavním cílem této práce je: 1) popsat genetickou variabilitu jesenických populací modřínu, 2) zařadit je do širšího genetického kontextu v rámci celého evropského areálu rozšíření modřínu a díky tomu 3) ověřit, do jaké míry se v populacích v regionu vyskytuje autochtonní jesenický modřín a do jaké míry jsou ovlivněny introdukci genetického materiálu jiné provenience.

MATERIÁL A METODIKA

Studovaná oblast

Cílem této studie je popsání genetické struktury populací modřínu na moravsko-slezském pomezí, v širším okolí pohoří Nízký Jeseník, který je považován za součást původního areálu modřínu. Oblast je nejvýchodnější součástí sudetských pohoří vzniklých hercynským vrásněním v paleozoiku a horninový podklad zde tvoří převážně karbonské zpevněné sedimenty – droby, jílovité břidlice nebo jílovce s ostrůvky terci-

érních vulkanitů (ČGS 2023). Oproti většině evropského areálu se zde modřín opadavý vyskytuje v nižších nadmořských výškách mezi 300 a 900 m n. m. a nezasahuje do nedaleké alpské zóny Hrubého Jeseníku. Region není ani geologicky ani klimaticky jasně vydělen – jedná se o území přecházející z nížin do hor a z atlantického do kontinentálnějšího klimatu. Současná klimatická data (od roku 1961) ukazují průměrné roční teploty od 6,3 °C (Rýmařov) do 8,4 °C (Krnov) a průměrné roční srážky od 610 do 732 mm (in-pocasi.cz podle dat ČHMÚ 2023).

Přesnější hranice této arely autochtonního výskytu jsou diskutabilní a vzhledem k všudypřítomným výsadbám modřínu i velmi obtížně prokazatelné. Současná představa o rozsahu této části původního areálu modřínu vychází zejména z lesnického historického výzkumu (RUBNER 1943; ŠINDELÁŘ 1999). Jeho regionální vymezení zahrnuje kromě samotného Nízkého Jeseníku i okolní oblasti převážně nižší nadmořské výšky. Na východě arela dosahuje téměř k Opavě a na jihu pokrývá celé území Oderských vrchů s vojenským výcvikovým prostorem Libavá až téměř k Lipníku nad Bečvou. Směrem dále na západ se hranice území stáčí k severu a pokračuje přibližně po linii Moravský Beroun – Rýmařov – Vrbno pod Pradědem a Zlaté Hory. Na severu okraj arely dosahuje k státní hranici s Polskem, překračuje ji do kopců jihovýchodně od Prudniku a stáčí se zpět na jihovýchod směrem na Krnov a Opavu. V oblasti na západ a jihozápad od Rýmařova území vybíhá úzkým výběžkem sledujícím kopce až nad Zábřeh na Moravě. Diskutované jsou také některé oddělené dílčí arely ležící mimo samotný hlavní region – okolí Rudy nad Moravou, masív Maleníku za údolím Bečvy mezi Lipníkem nad Bečvou a Hranicemi nebo Suchý vrch nad Vrbnem pod Pradědem.

Lokalita

Celkem byl zpracován materiál z 26 lokalit jak v České republice (12 lokalit), tak v zahraničí (14 lokalit; obr. 1 a tab. 2). Část analyzovaných populací se nachází v maloplošných zvláště chráněných územích, u kterých je ve vyhlášovacích dokumentacích uveden výskyt jesenického modřínu, u některých i jako hlavní cíl ochrany. Další lokality potom byly vybrány na základě jejich potenciální ekologické vhodnosti pro dlouhodobý výskyt modřínu a údajích o jeho současném výskytu.

Na každé lokalitě byly odebrány vzorky z 10–15 stromů, pokud možno dospělých a nejméně 20 m od sebe kvůli prevenci zaznamenání blízce příbuzných jedinců (klonů či potomků). Odebrána byla drobná větvička s dostatečným množstvím jehlic, v případě nedostupnosti větví byl odebrán vzorek kambia a lýka. Všechny vzorky byly uloženy do silikagelu pro vysušení, označeny unikátním kódem a byla zaznamenána jejich GPS poloha.

Kromě vlastních terénních sběrů nám autoři jedné z předchozích studií (DOSTÁLEK et al. 2018) ochotně poskytli vzorky izolované DNA, z nichž byly zpracovány tři lokality v rámci Jeseníků a také vybrané lokality z Karpat, Polska a Alp. Genetická variabilita výše zmíněných domácích populací modřínu tak byla porovnávána se vzorky z dalších území mimo ČR, jmenovitě z Polska, slovenských Karpat (tyto dvě skupiny označeny společně a dále uváděny jako Karpaty), východních Alp a západních Alp (tab. 1).

Mikrosatelitová analýza

Pět až deset jehlic bylo prudce zmrazeno kapalným dusíkem a homogenizováno pomocí oscilačního mlýnku (Retsch MM400). DNA byla izolována pomocí modifikovaného protokolu metody CTAB s chlo-roformem a sorbitolem (DOYLE, DOYLE 1990). Výsledná koncentrace DNA byla měřena na spektrofotometru (NanoDrop 1000, ThermoFischer). Genotypování u všech analyzovaných jedinců proběhlo pomocí 13 jaderných mikrosatelitových markerů ve dvou multiplexových PCR reakcích (ISODA, WATANABE 2006; WAGNER et al. 2012). Multiplex 1

se skládá ze 7 lokusů (Ld31, bcLK211, Ld30, bcLK228, Ld50, bcLK189 a bcLK253) a multiplex 2 ze 6 lokusů (Ld58, Ld45, Ld42, bcLK263, Ld101 a Ld56). Koncentrace primerů byly po počátečním testování mírně upraveny oproti původnímu protokolu (viz tab. 4). Jako standard pro fragmentační analýzu, která byla provedena v sekvenční laboratoři Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy, jsme použili LIZ500 (Applied Biosystems). Celkově bylo úspěšně zanalyzováno 251 jedinců.

Analýza dat

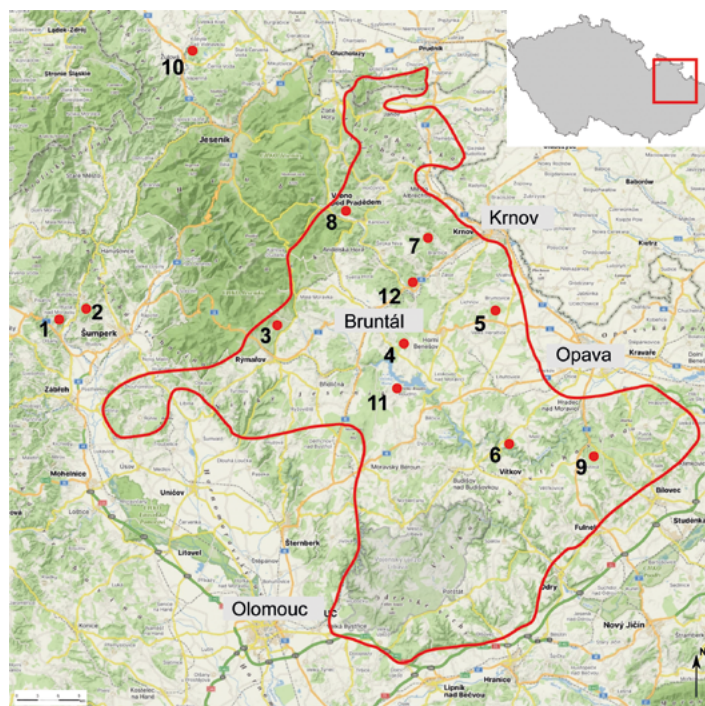
Skórování alel proběhlo manuálně v programu GeneMarker (verze 2.6.3, HULCE et al. 2011) a data byla zpracována pomocí programu MSA (Microsatellite analyser; DIERINGER, SCHLÖTTERER 2003). Všechny následné analýzy byly provedeny v softwaru R (R CORE TEAM 2022) s využitím dále specifikovaných balíčků. Pro popsání genetické diverzity uvnitř populací i mezi nimi jsme spočítali pozorovanou heterozygotitu (H_{obs}), počet alel (A), Shannon-Wienerův index diverzity (H_{Sh}) a F_{st} statistiku (WRIGHT 1951; NEI 1978, 1987) s použitím R balíčků PopGenReports (ADAMACK, GRUBER 2014) a hierfstat (GOUDET 2005). Pro vizualizaci vztahů mezi širšími regionálními skupinami populací jsme použili mnohorozměrnou analýzu hlavních koordinát PCoA. Pro vytvoření vstupní matice byla použita metoda výpočtu genetických distancí mezi jedinci podle BRUNO et al. 2004 (balíček poppr, KAMVAR et al. 2014), která byla vyvinuta specificky pro mikrosatelity, a následná cailliez transformace na Euklidovské distance (balíček ade4; THIOULOUSE et al. 2018). V různých fázích analýz byly kromě ostatních citovaných využity i následující R balíčky: adegenet (JOMBART, AHMED 2011) a adegraphics (SIBERCHICOT et al. 2017).

Jako hlavní způsob vyjádření genetické struktury populací byla použita metoda výpočtu koeficientů příměsi (admixture coefficients) se

stanovením počtu ancestrálních populací sNMF (sparse non-negative matrix factorisation; FRICHOT et al. 2014), obsažená v R balíčku LEA (FRICHOT, FRANÇOIS 2015). Tímto postupem je možné stanovit nejpravděpodobnější počet původních populací a pro každého jedince určit, do jaké míry přísluší do každé z těchto ancestrálních populací. Tato metoda nám umožnila určit míru alpských příměsí v populacích z Jeseníků a Karpat. Byl tak vytvořen upravený menší dataset, kde byli z dat odstraněni jedinci, jejichž koeficient příměsí ukázal alespoň z 50 % na alpský původ. Tato hranice byla položena relativně vysoko vzhledem k nemožnosti odlišení malé míry příměsí cizího původu od společného genetického pozadí všech skupin. Podobný způsob odstranění nepůvodních příměsí byl použit i pro popsání hlavních genetických linií modřínu v rámci celé Evropy (WAGNER et al. 2015b). Na takto "očistěném" souboru byly potom opět spočítány indexy genetické variability (A , H_{obs} , H_{Sh}) a zopakována analýza PCoA. Jejich porovnání s původním datasetem umožňuje rámcové popsání vlivu alpské příměsí na genetickou variabilitu a strukturu populací.

VÝSLEDKY

Náš výzkum potvrdil jesenický modřín jako součást geneticky oddělené linie a jeho hojný výskyt v populacích v Nížkém Jeseníku a okolí. Oproti předchozím studiím (WAGNER et al. 2015b) analýza příměsí sNMF neodlišila jesenickou linii od modřínu karpatského a polského – jako nejpravděpodobnější vyšlo jasně rozdělení do tří ancestrálních populací, které odpovídají geografickému původu analyzovaných jedinců na vyšší úrovni (Jeseníky a Karpaty, Východní Alpy a Západní Alpy; obr. 2). Podobnou situaci ukazuje i PCoA analýza (obr. 3) se zcela se překrývajícími (= neodlišenými) jesenickými a karpatskými



Obr. 1.

Mapa analyzovaných lokalit modřínu opadavého (*Larix decidua*) s vyznačenou současnou představou o rozsahu původního rozšíření modřínu na moravsko-slezském pomezí

Fig. 1.

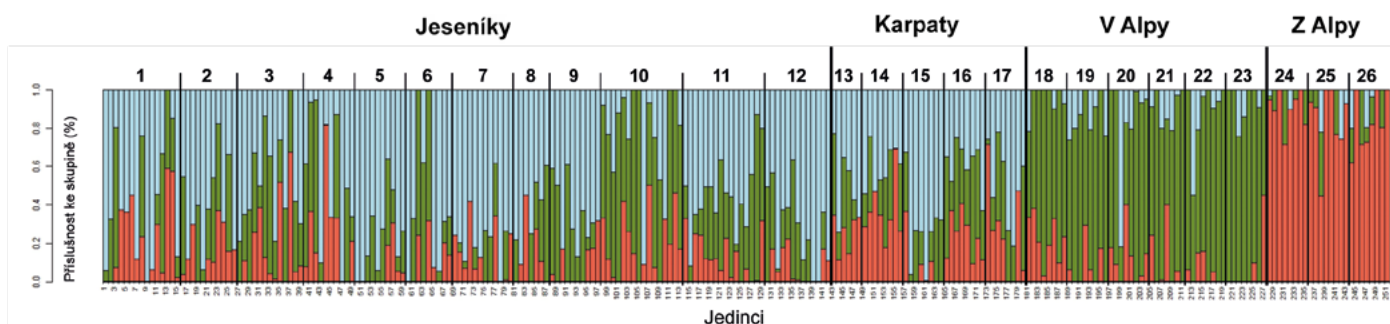
Map of analyzed sites of European larch (*Larix decidua*) with the current assumed native range of larch in the Moravian-Silesian region (Czech Republic)

Tab. 1.

Přehled analyzovaných lokalit modřínu opadavého (*Larix decidua*)Overview of analyzed sites of European larch (*Larix decidua*)

Skupina/ Regional group	ID	Lokalita/Locality	GPS	Nadm. výška/ Altitude [m]	Ochrana/Category of the nature protection
Jeseníky	1	Žďár	49.991 N, 16.866 E	547	PP ¹
	2	Klapuše	49.994 N, 16.906 E	548	hosp. les ²
	3	Franz-Franz	49.977 N, 17.282 E	774	PR ³
	4	Černý les	49.956 N, 17.532 E	701	hosp. les
	5	Hůrky	49.995 N, 17.699 E	435	PP
	6	Nové Těchanovice	49.822 N, 17.728 E	450	PR
	7	Radim	50.091 N, 17.574 E	548	PR
	8	Karlovice - sever	50.123 N, 17.405 E	720	PR
	9	U Leskoveckého chodníka	49.805 N, 17.905 E	480	PR
	10	Borový	50.316 N, 17.113 E	450	NPP ⁴
	11	Velký Roudný	49.891 N, 17.524 E	750	NPP
	12	Ptačí Hora	50.029 N, 17.542 E	500	NPP
Karpaty	13	Brezovička (SVK)	49.116 N, 20.833 E	520	
	14	Štrbské pleso (SVK)	49.116 N, 20.050 E	1350	
	15	Roháče (SVK)	49.149 N, 19.749 E	1600	
	16	Blizin (POL)	51.050 N, 20.750 E	346	
	17	Ciestowice (POL)	51.150 N, 20.683 E	338	
Východní Alpy	18	Hohe Tauern (AT)	46.988 N, 13.170 E	1200	
	19	Hochschwab (AT)	47.583 N, 15.233 E	1700	
	20	Prielschutzhaus (AT)	47.704 N, 14.073 E	1600	
	21	Hinterstoder (AT)	47.697 N, 14.152 E	630	
	22	Rossalm (AT)	47.566 N, 13.583 E	1479	
	23	Tauplitz (AT)	47.600 N, 13.983 E	1623	
Západní Alpy	24	Morinesio (IT)	44.516 N, 7.133 E	1730	
	25	Val d'Arpette (SWI)	46.016 N, 7.116 E	1050	
	26	Bitsch (SWI)	46.383 N, 8.016 E	1800	

Vysvětlivky/Captions: ¹přírodní památka/nature monument; ²hospodářský les/managed forest; ³přírodní rezervace/nature reserve; ⁴národní přírodní památka/national nature monument



Obr. 2.

Výsledný graf sNMF výpočtů koeficientů příměsí pro nejpravděpodobnější počet skupin $K = 3$. Barvy rozlišují tyto genetické clustery v rámci studovaného areálu modřínu opadavého (*Larix decidua*): světle modrá – jesenícko-karpaty, zelená – východoalp a červená – západoalp. Čísla pod grafem identifikují analyzované jedince, čísla nad grafem označují lokality. Popisky nad grafem značí geografický původ (viz tab. 2).

Fig. 2.

Barplot of sNMF admixture coefficients analysis for the most likely $K = 3$. Colors distinguish the genetic clusters within the studied area for European larch (*Larix decidua*): light blue – the Jeseníky and Carpathians, green – eastern Alps, red – western Alps. Numbers below the graph indicate analyzed individuals, numbers over the graph indicate localities. Labels above the graph mark the geographical origin of the samples (see Tab. 2).

populacemi, které se obě částečně překrývají se skupinami alpskými. Právě plocha překryvu ukazuje, že někteří jedinci neodpovídají geneticky svému geografickému původu.

Hlavním zjištěním této studie je relativně vysoká míra přítomnosti genetického materiálu alpského původu v současných jesenických populacích modřínu. Největší míra příměsí je na lokalitách ležících mimo původní areál rozšíření jesenického modřínu a v běžných hospodářských lesích, např. populace na lokalitě Borový (č. 10) je prakticky kompletně alpského původu (88 %), poměrně vysoké hodnoty mají například i lokality Černý Les (č. 4, 50 %) a Klapuše (č. 2, 36 %). V nižší, ale stále poměrně vysoké míře je alpský genetický materiál přítomen i v maloplošných zvláště chráněných územích, ve kterých se nachází populace původního jesenického modřínu, často i přímo jako předmět ochrany. Nejvíce příměsí alpského modřínu bylo nalezeno na lokalitách Franz-Franz (č. 3, 38 %) a Velký Roudný (č. 11, 25 %). V nejznámějších chráněných územích s populacemi jesenické linie modřínu (Radim – č. 7, Ptačí Hora – č. 12, Hůrky – č. 6) je pak míra introgrese relativně nízká – od 8 do 15 %. Dále byla prokázána přítomnost alpské příměsí i v některých karpatských a polských populacích.

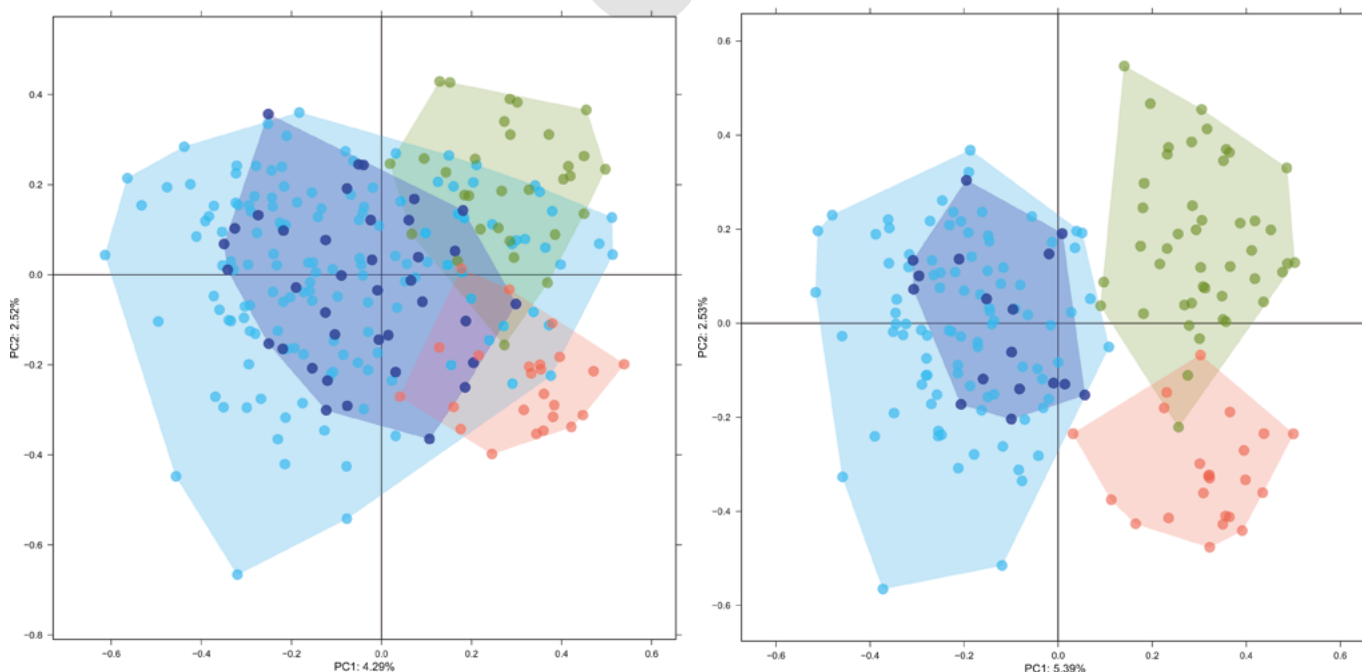
Přítomnost alpské příměsí má vliv i na hodnoty indexů variability. Nejvyšší hodnoty počtu alel (A) i Shannon-Wienerova indexu variability (H_{sh}) vykazují lokality s vyšší mírou alpské příměsí – Borový (č. 10), Franz-Franz (č. 3) a Žďár (č. 1; tab. 2). Nejvyšší hodnoty pozorované heterozygosity (H_{obs}) vykazují lokality Černý les (č. 4; obr. 4), Karlovice – sever (č. 8), Radim (č. 7) a Borový (č. 10). Nejvyšší počet privátních alel (4 a 3) mají lokality U Leskoveckého chodníka (č. 9) a Franz-Franz (č. 3).

Při porovnání regionálních skupin jsou podle Shannonova-Wienerova

indexu (H_{sh}) nejvíce diverzifikované Jeseníky a Karpaty (1,95 a 1,94), a naopak nejméně západní Alpy (1,68). Rozdíly mezi skupinami se výrazně zmenšily po odstranění příměsí. Pozorovaná heterozygita je výrazně nejnižší v Jeseníkách (0,59, po odstranění příměsí ještě nižší), a naopak nejvyšší v západních Alpách. Počet privátních alel je výrazně nejvyšší pro Jeseníky, a to i po odstranění příměsí (23, respektive 17), nejnižší je potom pro západní Alpy (6). Párová F_{st} statistika mezi skupinami (tab. 3) ukazuje na minimální rozdíly mezi Jeseníky a Karpaty, relativně nízkou odlišnost východních Alp od předchozích dvou, a naopak výraznou odlišnost Alp západních (a to jak od Jeseníků a Karpat, tak překvapivě ještě lehce výrazněji od Alp východních). Odstranění příměsí logicky prohloubilo rozdíly mezi Jeseníky a Karpaty na jedné straně a oběma alpskými skupinami na straně druhé.

DISKUSE

Autochtonní výskyt modřínu opadavého jesenického v Nízkém Jeseníku je dnes robustně prokázán více metodami. Tato studie je prvním molekulárně genetickým výzkumem soustředěným na větší počet jesenických populací a na materiál odebraný *in situ*, tedy z jedinců pod vlivem jak přírodních ekologických procesů, tak efektů dlouhodobého lesnického hospodaření v krajině tohoto regionu. Naše analýzy ukázaly jednoznačnou společnou genetickou linii modřínů z Jeseníků a těch pocházejících z nižších poloh Polska a slovenských Karpat (v textu označeny jako souhrnná skupina Karpaty). Autoři první starší komplexní genetické studie s podobným zaměřením (WAGNER et al. 2015b) byli schopni rozlišit i rozdělení do dvou dalších, byť navzájem



Obr. 3.

Graf výsledků analýzy hlavních koordinát (PCoA) mikrosatelitové analýzy modřínu opadavého (*Larix decidua*). (A) původní dataset, (B) po odstranění alpských příměsí. Původ vzorků rozlišen barevně: světle modrá – Jeseníky, tmavě modrá – Karpaty, zelená – východní Alpy, červená – západní Alpy.

Fig. 3.

Results of Principal Coordinate Analysis (PCoA) of microsatellite data from European larch (*Larix decidua*). (A) full dataset, (B) after removal of the Alpine admixed individuals. Light blue – the Jeseníky region, dark blue – Carpathians, green – eastern Alps, red – western Alps.

blízce příbuzných, linií – jesenické a polsko-karpatské. Tento rozdíl může být způsoben povahou analyzovaného materiálu – starší studie pracovala s materiálem z provenienčního pokusu IUFRO založeného v 50. letech dvacátého století (RUBNER 1953; SCHÖBER 1977, 1985), kde je známý a kontrolovaný jak původ semen, tak případné následné křížení s jiným genetickým materiálem. Oproti tomu v materiálu přírodního původu je nutně přítomno přibližně 70 let nekontrolovaného vývoje a, jak prokázala naše studie, i výrazného mísení s materiálem

cizího původu. Dalším faktorem může být i nižší počet analyzovaných jedinců na populaci v naší studii a nízké pokrytí populací z Karpat a Polska.

Hlavním zjištěním této práce je přítomnost genetického materiálu alpského původu ve všech analyzovaných populacích modřínu v Nízkém Jeseníku a jeho okolí. U jedinců vykazujících menší podíl alpského genofundu (obr. 2) může být v současném designu této studie těžko odlišitelná skutečná relativně nedávná introgrese od genetického

Tab. 2.

Výsledky mikrosatelitové analýzy populací modřínu opadavého (*Larix decidua*); n – počet analyzovaných jedinců, A – počet alel, H_{obs} – pozorovaná heterozygotita, H_{sh} – Shannon-Wiener index diverzity, Priv. alely – počet privátních (unikátních) alel, alpská příměs – % jedinců s více než 50 % alpského původu

Results of microsatellite analysis of European larch (*Larix decidua*) populations; n – number of individuals analyzed, A – number of alleles, H_{obs} – observed heterozygosity, H_{sh} – Shannon-Wiener diversity index, Priv. alely – number of private (unique) alleles, alpská příměs – % of individuals with more than 50% Alpine admixture

Skupina/Regional group	ID	Lokalita/Locality	n	A	H_{obs}	H_{sh}	Priv. alely	Alpská příměs
Jeseníky		Celkově/Total	142	177	0,59	1,95	23	34 %
bez příměsí/no admixture			94	155	0,57	1,84	18	
	1	Žďár	15	101	0,58	1,65	0	33 %
	2	Klapuše	11	84	0,55	1,54	0	36 %
	3	Franz-Franz	13	101	0,59	1,71	3	38 %
	4	Černý les	10	85	0,67	1,56	1	50 %
	5	Hůrky	10	77	0,57	1,48	2	10 %
	6	Nové Těchanovice	9	74	0,56	1,39	1	33 %
	7	Radim	12	86	0,62	1,55	2	8 %
	8	Karlovice - sever	7	72	0,62	1,47	0	29 %
	9	U Leskoveckého chodníka	10	79	0,54	1,49	4	20 %
	10	Borový	16	109	0,61	1,75	1	88 %
	11	Velký Roudný	16	93	0,54	1,56	0	25 %
	12	Ptačí Hora	13	90	0,58	1,58	0	15 %
Karpaty		Celkově/Total	38	148	0,71	1,94	13	55 %
bez příměsí/no admixture			17	107	0,71	1,71	4	
	13	Brezovička	6	76	0,68	1,55	2	50 %
	14	Štrbské pleso	8	78	0,73	1,54	4	75 %
	15	Roháče	8	84	0,76	1,53	3	13 %
	16	Blizin	8	76	0,70	1,49	3	88 %
	17	Ciestowice	8	71	0,68	1,41	0	50 %
Východní Alpy		celkově	47	137	0,66	1,80	10	
	18	Hohe Tauern	8	79	0,65	1,44	1	
	19	Hochschwab	8	74	0,62	1,46	0	
	20	Prielschutzhaus	8	73	0,62	1,46	3	
	21	Hinterstoder	7	76	0,69	1,48	2	
	22	Rossalm	8	72	0,73	1,43	1	
	23	Tauplitz	8	72	0,65	1,37	0	
Západní Alpy		celkově	24	113	0,73	1,68	6	
	24	Morinesio	8	71	0,75	1,41	0	
	25	Val d'Arpette	8	69	0,71	1,36	3	
	26	Bitsch	8	76	0,73	1,51	0	

pozadí společného pro všechny evropské linie modřinu opadavého. Jednoznačným důkazem pro výrazný vliv introdukce cizího materiálu jsou ale jedinci, kteří vykazují převážně alpský genotyp – alespoň jeden takový je přítomen v každé z analyzovaných populací v Jeseníkách, ale také v Karpatech a Polsku. Na některých lokalitách alpská příměs dosahuje překvapivě vysokých hodnot, a to včetně některých populací chráněných specificky jako populace modřinu sudetského (Franz-Franz, Velký Roudný). Pozitivní zprávou je, že v jádrových

chráněných územích zřízených primárně pro ochranu jesenického modřinu (Radim, Ptačí Hora, Karlovice – sever, Hůrky) je míra introgrese v porovnání s ostatními lokalitami relativně nižší.

Příměs alpského genofondu má vliv i na genetickou diverzitu populací. Jak ukazuje porovnání kompletního datasetu se sekundárním datasetem “očistěným” o převážně nepůvodní jedince, přítomnost alpské příměsi zvyšuje hodnoty všech indexů genetické variability kromě pozorované heterozygoty (H_{obs}). Počet alel celkově i alel privátních je nejvyšší v Jeseníkách, a to i po odstranění příměsí. V tomto případě ale může hrát roli nevyrovnaná velikost analyzovaných skupin, kdy vyšší počet analyzovaných jedinců zvyšuje pravděpodobnost zaznamenání vzácných alel. Podobný efekt počtu analyzovaných vzorků je možný i pro karpatské populace, které se po odstranění příměsí stanou naopak skupinou s nejnižším počtem jedinců a počet privátních alel klesne ze 13 pouze na 4. Pro odbourání těchto efektů by bylo nutné analyzovat větší počet populací a jedinců na populaci, což je cílem pokračování tohoto projektu.

Zdrojem alpské genetické příměsí je jednoznačně dovoz a vysazování reprodukčního materiálu alpského původu a následně v dalších generacích jeho přirozené šíření v populacích. Dovož semen z Alp je doložen pro různé regiony ČR – konkrétně z Tyrolska v okolí Innsbrucku do okolí Adamova (TRUHLÁŘ 2006), z Murau ve Štýrsku do jižních Čech (NOŽIČKA 1962) nebo z Innsbrucku a Vídeňského Nového Města na Třeboňsko (VINŠ 1950). Pro umělé šíření modřinu na Moravě a ve Slezsku se předpokládá spíše použití materiálu lokálního jesenického původu. Údajů, kde by bylo možné snadno spojit lokalitu zdroje semen s konkrétním dnešním porostem je ale minimum (JANSEN, GEBUREK 2016). K početnosti historických údajů také nepřispívá, že až do druhé poloviny 19. století se provenience modřinového semena prakticky nerozlišovala (NOŽIČKA 1962). K pozdějšímu rozlišování proveniencí přispěly také neúspěchy při pěstování – modřiny alpského původu se prokázaly jako méně odolné proti rakovině modřinů, a byly tak pro potřeby výsadby postupně nahrazovány jesenickou nebo karpatskou proveniencí (SVOBODA 1947; SCHÖBER 1985). Proto je překvapivé námi prokázané množství alpského materiálu v regionu mo-

Tab. 3.

Tabulka mezipopulační párové F_{st} statistiky porovnávající regionálními skupiny populací modřinu opadavého (*Larix decidua*); pravá horní polovina pro kompletní dataset, levá spodní polovina po odstranění alpské příměsí

Table of pairwise inter-population F_{st} statistics comparing the regional groups of European larch (*Larix decidua*) populations; top right half for the full dataset, left bottom half after removal of Alpine admixtures; Jeseníky – the Jeseníky region, Karpaty – Carpathians, V Alpy – eastern Alps, Z Alpy – western Alps

F_{st}	Jeseníky	Karpaty	V Alpy	Z Alpy
Jeseníky		0,013	0,043	0,086
Karpaty	0,012		0,044	0,083
V Alpy	0,074	0,060		0,095
Z Alpy	0,109	0,108	0,100	

po odstranění příměsí

původní data s příměsí

Tab. 4

Přehled mikrosatelitových lokusů v obou PCR multiplexech použitých pro analýzu populací modřinu opadavého (*Larix decidua*); upraveno podle WAGNER et al. (2012); DYE – použité fluorescenční značení, C – koncentrace primeru v premixu [μ M]

Overview of the microsatellite loci in both PCR multiplexes used for the analysis of European larch (*Larix decidua*) populations; based on WAGNER et al. (2012), edited; Motiv – Repetitive motif, DYE – fluorescence labelling, C – primer concentration in the premix [μ M]

	Lokus/ Loci	Forward primer sekvence	Reverse primer sekvence	Motiv	DYE	C	Velikost/Size (bp)
Multiplex 1	bcLK189	ACCATACGCATACCCAATAGA	AGTTTTCTTTCCCACACAAT	(AG) ₁₇ AT(AG) ₆	NED	1,2	142–172
	bcLK211	CCATTCTCCATAGGTTTCATTG	ATGCTCCTTACTAAGTCAGATACAC	(CT) ₁₆	FAM	2,5	174–242
	bcLK228	CCCTAACCCCTAGAATCCAATAA	GAGGAAGGCGACAAGTCATT	(AG) ₁₈	VIC	0,6	165–215
	bcLK253	AACACCATAGTGAATGTGTC	TCCTCTTGTTGATGCCACTT	(AG) ₁₇	NED	1,1	195–227
	Ld50	GAAGGCGACTTTACATGCC	TCCATCTTTATGTCTCTTCCATGC	(CA) ₁₈	PET	2,2	157–205
	Ld30	TTGTAGGTGTGTATGAAAGTTCTG	TGCCACTCTATTTCCTTAATGCC	(AC) ₁₈	VIC	1,68	100–138
	Ld31	TTGAACTAGGGAGATCCGGC	AATAAAATAGCATTCATGTGTAGC	(AC) ₁₈	FAM	2	104–147
Multiplex 2	Ld42	TCGTATGCATTGTCCAAATTTCC	TCCAAGTGAGGTCACACGAG	(TG) ₁₄	VIC	1,8	167–191
	Ld45	TGTGGGAGGTATAGCTTGGC	AGTAGGATGGAATGATGGAAACAC	(CA) ₁₃	FAM	2,25	198–216
	Ld56	AGCCATCGTGTTCTTCTTTG	CTTGTAAGTGTGACCCACC	(AC) ₁₆	NED	1,6	219–247
	Ld58	AATGGCAAGAGCAGCAATCC	TCCAGGAATGATTATCGAGAGC	(AC) ₁₅	FAM	2,1	131–183
	Ld101	ACACCAAGGACTCTCTGACTAC	GGTGATTCCAGAAGCAGGTG	(AC) ₁₂	NED	1,3	179–215
	bcKL263	CGATTGGTATAGTGGTCATTGT	CCATCATACCTTCTTGAAGAG	(TC) ₂₀	PET	3,2	185–259

ravsko-slezského pomezí, kde byl místní jesenický modřín přítomný vždy, a tím pádem i jeho semena. Možná vysvětlení by pravděpodobně vyžadovala samostatnou studii, která by ale náležela spíše k historickému než biologickému bádání. Mohla mezi ně patřit řada racionálních a ryze praktických důvodů – například to, že někdejší vlastníci rodových majetků měli často své další majetky i v Alpách, a dovoz tamního semenného materiálu tak pro ně mohl být (mj. i z důvodu tamního vyššího zastoupení modřínu) jednodušší a celkově výhodnější, nebo že dodavatelé z Alp nabízeli semenný materiál lépe zpracovaný, levněji či ve větších dostupných objemech (NOŽIČKA 1962; JANSEN, GEBUREK 2016).

Částečně může k šíření alpského genetického materiálu nevědomě přispívat i v praxi běžný postup využívání semen ze semenných sadů pro potřeby výsad. Nedávná studie z Francie ukázala, že materiál ze semenných sadů udávaný jako jesenický je geneticky velmi rozmanitý a obsahuje různé příměsi včetně alpské (PÂQUES et al. 2023). Tento

stav může být způsoben jak nevědomou přítomností jiného genetického materiálu už při originálním výběru jedinců, tak i později neplánovanou introgresí.

Jakkoliv je analýza jaderných mikrosatelitů pro modřín relativně dobře osvědčená, má samozřejmě i svoje limity. Analyzovaných 13 jaderných lokusů tvoří jen naprostý zlomek celkové genetické informace a reálná celková genetická struktura, vztahy jednotlivých linií i jejich historie mohou být značně komplikovanější. Pro detailnější a komplexnější poznání modřínu je nutné rozšířit výzkum o analýzu dalších molekulárních markerů a zároveň i provést regionálně detailnější vzorkování populací v celém rozsahu výskytu modřínu v Evropě. Výsledky molekulárních analýz bude také třeba zkombinovat s poznatky z dalších vědních oborů, jako je paleoekologie nebo historie, a srovnat s molekulárně-fylogeografickými výsledky zkoumání jiných střevoevropských dřevin (např. DANECK et al. 2011, 2016).



Obr. 4.
Ilustrační fotografie lokality Černý les (foto: Jindřich Prach)
Fig. 4.
Picture of the Černý les site (author: Jindřich Prach)

ZÁVĚR

Populace modřínu opadavého v Nízkém Jeseníku a okolí často považované za místní typ jesenického modřínu obsahují poměrně výrazný podíl genetického materiálu alpského původu. Ve většině z námi analyzovaných populací stále převažuje původní jesenická genetická linie, zároveň se ale ve všech z nich vyskytují jedinci převážně alpského původu. Jakkoliv příměs cizího genetického materiálu zvyšuje celkovou regionální genetickou diverzitu, její přítomnost nevyhnutelně vede k erozi původního genofondu jesenického modřínu, která samozřejmě s časem dále postupuje. Zejména v chráněných územích zřízených kvůli ochraně populací jesenického modřínu by pro dlouhodobě efektivní ochranu bylo vhodné prozkoumat ve větším detailu i genetickou strukturu těchto populací. Dále by bylo ideální zabránit dalšímu šíření alpské příměsi postupným odstraněním jedinců alpského původu a v blízkém okolí dodržovat striktní užití sadebního materiálu ověřené jesenické proveniencí pocházejícího z testovaného zdroje reprodukčního materiálu. Praktické uplatnění doporučených opatření může být samozřejmě z mnoha pohledů velmi komplikované a nákladné, ale do budoucna se tato opatření mohou ukázat jako nezbytná pro zachování genofondu původního jesenického modřínu.

Poděkování:

Článek vznikl za výhradní podpory projektu Národní agentury pro zemědělský výzkum QK21010335 – „Možnosti využití modřínu opadavého v českých lesích pod dopadem GKZ“ (LARIXUTOR). Autoři děkují Jiřímu Dostálkovi, Markétě Pospíškové (oba Výzkumný ústav Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví), Tomášovi Frantíkovi (Botanický ústav AV ČR Průhonice), Miroslavě Křížové, Janu Smyčkově (Centrum pro teoretická studia) a Marii Smyčkové (Česká zemědělská univerzita v Praze) za poskytnutí vzorků. Výpočetní zdroje byly poskytnuty v rámci projektu e-INFRA CZ (ID:90254), podpořeného Ministerstvem školství, mládeže a tělovýchovy České republiky.

LITERATURA

- ADAMACK A.T., GRUBER B. 2014. PopGenReport: simplifying basic population genetic analyses in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 5: 384–387. DOI: 10.1111/2041-210X.12158
- BRUVO R., MICHIELS N.K., D'SOUZA T.G., SCHULENBURG H. 2004. A simple method for the calculation of microsatellite genotype distances irrespective of ploidy level. *Molecular Ecology*, 13: 2101–2106.
- CIESLAR A. 1904. Waldbauliche Studien über die Lärche. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 30: S. 1.
- ČGS. 2023. Geologická mapa 1 : 50 000. In: Geovědní mapy 1 : 50 000 [online]. Praha: Česká geologická služba [cit. 2023-09-02]. Dostupné na/Available on: <https://mapy.geology.cz/geocr50/>
- DANECK H., ABRAHAM V., FÉR T., MARHOLD K. 2011. Phylogeography of *Lonicera nigra* in Central Europe inferred from molecular and pollen evidence. *Preslia*, 83: 243–263.
- DANECK H., FÉR T., MARHOLD K. 2016. Glacial survival in northern refugia? Phylogeography of the temperate shrub *Rosa pendulina* (Rosaceae): AFLP vs. cpDNA variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119: 704–718.
- DIERINGER D., SCHLÖTTERER C. 2003. Microsatellite analyser (MSA): a platform independent analysis tool for large microsatellite data sets. *Molecular Ecology Notes*, 3: 167–169.
- DOMIN K. 1930. Studie o proměnlivosti modřínu v Evropě se zvláštním zřením k Československu. Praha, Ministerstvo zemědělství republiky Československé: 156 s. Sborník výzkumných ústavů zemědělských RČS, sv. 65.
- DOMIN K. 1940. Několik poznámek o modřínu v Alpách, východních Sudetech a Karpatech. *Preslia*, 18–19: 53–85.
- DOSTÁLEK J., FRANTÍK T., POSPÍŠKOVÁ M., KRÍŽOVÁ M. 2018. Population genetic structure and delineation of conservation units in European larch (*Larix decidua* Mill.) across its native range. *Flora*, 246: 26–32.
- DOYLE J.J., DOYLE J.L. 1990. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*, 12: 13–15.
- DUDOVÁ L., SZABÓ P. 2022. Holocene history of *Larix* in the Jeseníky Mts, Czech Republic. *Preslia*, 94: 233–253.
- FRICHOT E., MATHIEU F., TROUILLON T., BOUCHARD G., FRANÇOIS O. 2014. Fast and efficient estimation of individual ancestry coefficients. *Genetics*, 196: 973–983.
- FRICHOT E., FRANÇOIS O. 2015. LEA: an R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 925–929. DOI: 10.1111/2041-210X.12382
- GOUDET J. 2005. Hierfstat, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes*, 5: 184–186. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2004.00828.x
- HULCE D., LI X., SNYDER-LEIBY T., JOHATHAN LIU C. S. 2011. GeneMarker® Genotyping Software: Tools to Increase the Statistical Power of DNA Fragment Analysis. *Journal of Biomolecular Techniques*, 22 (Suppl): 35–36.
- In-pocasi.cz 2023. Archiv počasí pro stanice Krnov a Rýmařov [online]. Data ČHMÚ [cit. 2023-10-10]. Dostupné na/Available on: <https://www.in-pocasi.cz/archiv/>
- ISODA K., WATANABE A. 2006. Isolation and characterization of microsatellite loci from *Larix kaempferi*. *Molecular Ecology*, 6: 664–666. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2006.01291.x
- JANSEN S., GEBUREK T. 2016. Historic translocations of European larch (*Larix decidua* Mill.) genetic resources across Europe – A review from the 17th until the mid-20th century. *Forest Ecology and Management*, 379: 114–123. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.08.007
- JOMBART T., AHMED I. 2011. adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics*, 27: 3070–3071. DOI: 10.1093/bioinformatics/btr521
- KAMVAR Z.N., TABIMA J.F., GRÜNWARD N.J. 2014. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction. *PeerJ*, 2: e281. DOI: 10.7717/peerj.281
- KEMPF M., HEBDA A., ZIĘBA A., ZWIJACZ-KOZICA T. 2018. Genetic identification of alien larch taxa: the case of the Tatra National Park. *Dendrobiology*, 80: 112–122. DOI: 10.12657/denbio.080.011
- KLIKA J., ŠIMEK L., NOVÁK F., KAVKA B. 1953. Jehličnaté. Praha, Československá akademie věd: 93–125.
- LITKOWIEC M., LEWANDOWSKI A., BURCZYK J. 2018. Genetic status of Polish larch (*Larix decidua* subsp. *polonica* (Racib. Domin)) from Chełmowa Mountain: implications for gene conservation. *Dendrobiology*, 80: 101–111. DOI: 10.12657/denbio.080.010
- LSTIBŮREK M., SCHUELER S., EL-KASSABY Y.A., HODGE G.R., STEJSKAL J., KORECKÝ J., ŠKORPÍK P., KONRAD H., GEBUREK T. 2020. In situ genetic evaluation of European larch across climatic regions using marker-based pedigree reconstruction. *Frontiers in Genetics*, 11: 28. DOI: 10.3389/fgene.2020.00028

- MÁCHOVÁ P., CYRČKOVÁ H., TRČKOVÁ O. 2020. Hodnocení genetické diverzity a klonové identity modřínu opadavého pomocí mikrosatelitových markerů. Zprávy lesnického výzkumu, 65: 288–296.
- NEI M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583–590.
- NEI M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. New York, Columbia University Press: 512 s.
- NOŽIČKA J. 1962. Jesenický modřín: Původní jeho výskyt a zavádění modřínu v českých zemích. Ostrava, Krajské nakladatelství: 221 s.
- PÂQUES L.E. (ed.) 2013. *Forest tree breeding in Europe: Current state-of-the-art and perspectives*. Dordrecht, Springer: 527 s. Managing forest ecosystems 25
- PÂQUES L.E., BENOIT V., BURET C., RIDEL C., SERVOUSE T., SYLVESTRE-GUINOT G. 2023. How susceptible is Sudetan larch to larch canker *Lachnellula willkommii* (R. Hartig) Dennis? Consequences for breeding and deployment. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 38: 70–78. DOI: 10.1080/02827581.2023.2191005
- R CORE TEAM 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- RAFFL H., KONRAD H., CURTU L.A., GEBUREK T. 2018. Genetic evidence of human mediated, historical seed transfer from the Tyrolean Alps to the Romanian Carpathians in *Larix decidua* (Mill.) forests. *Annals of Forest Science*, 75: 1–13.
- RUBNER K. 1943. Das Areal der Sudetenlärche. *Tharandter forstliches Jahrbuch* 94. Tharandt: 99 s.
- RUBNER K. 1953. *Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus*. Radebeul, Neumann: 583 s.
- SCHOBER R. 1977. Vom II. internationalen Lärchenprovenienzversuch: Ein Beitrag zur Lärchenherkunftsfrage. Frankfurt am Main, Sauerländer's Verlag: 385 s.
- SCHOBER R. 1985. Neue Ergebnisse des II. Internationalen Lärchenprovenienzversuches von 1958/1959 nach Aufnahmen von Teilversuchen in 11 europäischen Ländern und den U.S.A. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt. Frankfurt am Main, Sauerländer's Verlag: 164 s.
- SIBERCHICOT A., JULIEN-LAFERRIERE A., DUFOUR A-B., THIOULOUSE J., DRAY S. 2017. adegraphics: An S4 Lattice-Based Package for the Representation of Multivariate Data. *The R Journal*, 9/2: 198–212. DOI: 10.32614/RJ-2017-042
- SVOBODA P. 1938. Příspěvek k systematickému a lesnickému hodnocení modřínu, zejména karpatského. *Preslia*, 16–17: 50–66.
- SVOBODA P. 1947. Hrotovický modřín. Zprávy státních výzkumných ústavu lesnických ČSR, 1: 96–110.
- ŠINDELÁŘ J. 1967. Poznámky k taxonomii a chorologii druhu *Larix decidua* Mill. *Preslia*, 39: 393–402.
- ŠINDELÁŘ J. 1999. Areál přirozeného rozšíření modřínu opadavého (*Larix decidua* Mill.) sudetského/jesenického. *Journal of Forest Science*, 45: 81–95.
- THIOULOUSE J., DRAY S., DUFOUR A., SIBERCHICOT A., JOMBART T., PAVOINE S. 2018. *Multivariate analysis of ecological data with ade4*. New York, Springer: 329 s.
- TRUHLÁŘ J. 2006. Modřín adamovských lesů. In: Neuhöferová, P. (ed.): *Modřín – strom roku 2006. European larch – Tree of the year 2006*. Sborník recenzovaných referátů. Kostelec nad Černými lesy 26.–27. října 2006. Praha, Česká zemědělská univerzita, Fakulta lesnická a environmentální, Katedra pěstování lesů: 152 s.
- VINŠ B. 1950. Původnost dřevin na Třeboňsku (Původ semene používaného při kulturách na Třeboňsku). *Lesnická práce*, 29: 246–259.
- WAGNER S., GERBER S., PETIT R.J. 2012. Two highly informative dinucleotide SSR multiplexes for the conifer *Larix decidua* (European larch). *Molecular Ecology Resources*, 12: 717–725.
- WAGNER S., LITT T., SÁNCHEZ-GONI M. F., PETIT R. J. 2015a. History of *Larix decidua* Mill. (European larch) since 130 ka. *Quaternary Science Reviews*, 124: 224–247.
- WAGNER S., LIEPELT S., GERBER S., PETIT R.J. 2015b. Within-range translocations and their consequences in European larch. *PLoS ONE*, 10: e0127516. DOI: 10.1371/journal.pone.0127516
- WRIGHT S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, 15: 323–354.

IS EUROPEAN LARCH IN THE NÍZKÝ JESENÍK MTS. REALLY OF THE JESENÍKY TYPE? A PERSPECTIVE OF MOLECULAR METHODS

SUMMARY

This study focuses on the genetic structure of selected populations of European larch (*Larix decidua* Mill.) mostly from the part of its native range in the Czech Republic – the Nízky Jeseník Mts. and its surroundings (part of the wider Sudety mountain range) in the north-east of the Czech Republic. We used 13 loci of well proven nuclear microsatellites (WAGNER et al. 2012) and analyzed samples collected directly in the field – from the individuals under the influence of both ecological processes and long-term forestry practices. By putting the Czech populations into a wider genetic context, we can describe to what extent it is the local native type occurring at the study sites and how much it has been admixed by genetic material of different origin (mainly from the Alps). The results can have important implications for practical nature conservation of the local populations of European larch.

Even though European larch is a very well known, unique and important conifer species both from biological and economic perspective, there is still a lot of unknown around it. For example, the basic question of its autochthonous status in the Czech Republic, which has been long assumed based on forestry historical research in the Nízky Jeseník Mts. and surroundings, was proved only relatively recently first by molecular genetics (WAGNER et al. 2015b; DOSTÁLEK et al. 2018) and later by paleoecology (DUDOVÁ, SZABÓ 2022). Paleoecology has recently brought new findings that open up the question of native occurrence of larch also in other regions of the Czech Republic (Pokorný et al. in this issue). Answering this question is one of the goals of our LARIXUTOR project, which encompasses this study as well as the other article in this issue.

Specificity of the European larch provenance occurring in the Nízky Jeseník Mts., which is called Sudetic or Jeseníky larch, was recognized already in the 19th century based on first provenience experiments (CIESLAR 1904). Methods of molecular genetics, in particular analysis of nuclear microsatellites, allowed to describe regional lineages of larch across Europe (WAGNER et al. 2015b; DOSTÁLEK et al. 2018). The main split is found between the Alps and the Carpathians (together with larch from both Polish lowlands and the Nízky Jeseník Mts.), finer distinction then shows seven clusters – four of them distinguished in the Alps and three in the Carpathians with slightly weaker structure. This structure is assumed to reflect the post-glacial history of larch (WAGNER et al. 2015a). Studying the native range of larch and its genetic lineages is complicated by the fact that it has been commonly artificially established nearly everywhere in the last ca 300 years, usually using seed material of nowadays unknown origin (JANSEN, GEBUREK 2016).

We analyzed 251 individuals from 12 populations in the Nízky Jeseník Mts., three populations from Slovak Carpathians, two from lower altitudes in Poland (the last two formed a group called “Carpathians” in the text for purposes of this study), six populations from eastern Alps and three from western Alps.

We used sNMF (sparse non-negative matrix factorization) as the main method to study the genetic structure of the populations and to calculate the ancestry coefficients of all individuals. We also calculated multiple common indices (number of alleles, observed heterozygosity, Shannon-Wiener index and number of private alleles) of genetic variability for all of the populations and wider regional groups of populations. We confirmed the Jeseníky larch as a specific lineage closely related to larches from the Carpathians and lowland populations in Poland. Our results show high levels of admixture of genetic material from the Alps – we found at least one individual of more than 50% of Alpine origin in every analyzed population. The proportion of Alpine admixture was around 20–30% for most of the populations but in some of them reached both lower (8%) and higher values (88%). In general, higher admixture was present in common managed forests and lower in the areas of nature protection. We created a secondary dataset by removing the admixed (more than 50% of foreign ancestry) individuals in order to compare it with the complete dataset. That allowed us to show the effect, mostly positive, of the Alpine admixture on the indices of genetic diversity.

Our results show the need to take into account also the genetic perspective when we want to protect the native populations of European larch and preserve their original gene pool. Even though the presence of Alpine admixture increases the regional genetic diversity, it inevitably leads to a gradual genetic erosion of the native gene pool. For the future management of the protected areas, it would be ideal to know the detailed genetic structure of the populations of larch and to prevent further spreading of the Alpine admixture.

Zasláno/Received: 06. 11. 2023

Přijato do tisku/Accepted: 27. 11. 2023