

MIERA DEDIČNEJ PODMIENENOSTI JASEŇA NA ZMENU STANOVIŠTNÝCH PODMIENOK V KONTEXTE CHRADNUTIA

Valéria Longauerová • Roman Longauer • Andrej Kunca •
Róbert Ondrejčík

Longauerová, V., Longauer, R., Kunca, A., Ondrejčík, R.: Analysis the hereditary conditionality of the reaction degree to change of site conditions in ash in sense ash dieback. APOL, 2021, vol. 2, no. 1, p. 57–62.

Abstract: Based on data collected on two Slovak experimental plots, the extent of intraspecific hereditary variability of progeny of lean ash, progeny of narrow-leaved ash and provenances, representing partial populations, was evaluated. Phenotypic differences in growth, vegetation phenology (time of sprouting), and intensity of *H. fraxineus* infection, and the degree of correlation between these traits were evaluated. The results clearly showed that the heights, time of sprouting are influenced by genetic factors, ie the individual's affiliation to offspring or provenance. Correlations confirmed that clearer, which reach a higher height, are characterized by a lower rate of *H. fraxineus* infestation.

Key words: *Fraxinus excelsior*; *Fraxinus angustifolia*; *Hymenoscyphus fraxineus*; phenotypic traits; progenies; provenances

Úvod

Prvé príznaky hynutia jaseňov boli zaznamenané okolo roku 1992 severnej časti prirodzeného areálu jaseňa štíhleho (*F. excelsior*) v Litve a v Poľsku. Po necelých 20 rokoch od prepuknutia ochorenia sa patogén rozšíril takmer po celej západnej a východnej Európe naprieč prirodzeným areálom jaseňa štíhleho. K úspešnému šíreniu kontinentom prispeli rôznou mierou obchod s LRM a transport dreva v kombinácii s prirodzeným rozptylom vzduchom unášaných spór na veľké vzdialenosti. Na Slovensku bol patogén prvýkrát potvrdený v roku 2004 a v súčasnosti je ochorenie rozšírené na lokalitách s výskytom jaseňov na celom území Slovenska.

Vybrané faktory ovplyvňujúce šírenie a závažnosť ochorenia

Genetická variabilita lesných drevín je kľúčovým faktorom pri ich adaptácii na nových patogénov, keďže dlhovekosť a pomalá generačná obmena sú časovo náročným procesom. Navyše, patogén je schopný počas jednej generácie hostiteľa vytvoriť neporovnateľne viac generácií a rýchlou adaptáciou tak efektívne prekonať jeho obranné mechanizmy (Mckinney et al. 2014). Na variabilitu v šírení patogénov pôsobia všeobecne tri kľúčové faktory: (i) rozmanitosť (genotypová, cenotická), (ii) konektivita (lokálna až globálna) a (iii) náchylnosť (podmienená charakterom prostredia, morfológiou a vnútrodruhovou variabilitou) hostiteľského druhu (Prospero & Cleary 2017). Podľa prehľadovej práce Enderleh et al. (2019) závisí intenzita a závažnosť infekcie v lesných porastoch na dobe nástupu patogéna, charaktere stanovišťa, individuálnych vlastnostiach jedinca a ďalších faktoroch (tab. 1), avšak skoro vôbec na hospodárskych opatreniach.

Tabuľka 1. Skrátený prehľad významných faktorov, ktoré ovplyvňujú mieru výskytu infekcie *H. fraxineus* a následne mortalitu jaseňov podľa Enderleho et al. (2019)

Table 1. A brief overview of important factors influencing the incidence of *H. fraxineus* infection and subsequent ash mortality according to Enderle et al. (2019).

Faktor		Častejší výskyt infekcie
	Hostiteľský druh	<i>F. excelsior</i> a <i>F. angustifolia</i> ; závisí na stanovišti
	Pohlavie	Stromy s prevahou samčích kvetov
	Žltnutie listov a opad	Neskôr opadávajúce
	Jarná fenológia	Neskôr pučiace
Individuálne vlastnosti	$d_{1,3}$	Nižšie hrúbkové triedy
	Plošná projekcia koruny	Malé koruny
	Vek	Mladšie stromy
	Sadenice/výmladky	Výmladky
	Koreňová hniloba	Stromy infikované <i>Armillaria</i> spp.
	Nadmorská výška	Nižšie polohy
	Zápoj	Plný (lesy)
	Teplota	Nízka až stredná
	Sucho (aridná klíma)	Menej suché
	Vlhko (humidná klíma)	Vlhkejšie
Hospodárske opatrenia	Pravidelný rez letorastov	Nejasné výsledky
	Prebierky	Vplyv nevýznamný

Vývoj plodníc, šírenie spór a priebeh infekcie sú všeobecne menej intenzívne počas suchých a teplých letných dní. V celej Európe je pozorovaný častejší výskyt symptómov na vodou ovplyvnených stanovištiach s dominanciou jaseňa, a teda veľkým množstvom spór (Enderle et al. 2019; Stokes & Jones 2019). Solitéry vo voľnej krajine či mestská výsadba sú spravidla poškodzované v menšom rozsahu ako lesné a brehové porasty. Najväčšiemu riziku poškodenia sú vystavené porasty v teplejších oblastiach s vyššou hladinou podzemnej vody, vyššími zrážkovými úhrnmi a bohatým podložíom (Bakys et al. 2013). Napriek tomu, Prouza (2017) vo svojej práci nepreukázal štatisticky významnú odchýlku v miere poškodenia infekciou v závislosti na nadmorskej výške, LVS, ekologických radoch a edafických kategóriách (vlhkosť a trofnosť stanovišťa).

Veľkosť hostiteľa korelovaná s jeho vekom môžu mať častokrát protichodný efekt na jeho náchylnosť k patogénom. V prípade chronického hynutia jaseňov možno sledovať analogickú odozvu. Vek a veľkosť jedinca totiž negatívne korelujú s výskytom závažných symptómov infekcie (Prospero & Cleary 2017) – priebeh ochorenia u dospelých jedincov je spravidla chronický a stromy takto prežívajú aj desiatky rokov. Sadenice a mladé výsadby sú patogénom poškodzované vo väčšom rozsahu, ochorenie má akútny priebeh a k mortalite dochádza už po niekoľkých rokoch od prepuknutia infekcie. Vzhľadom k letálnemu priebehu ochorenia hrozia u mladých jedincov v lesných škôlkach a pri obnove porastov či výsadiieb alejí rozsiahle škody (Havrdová & Černý 2017).

Bakys et al. (2013) zistili, že v porastoch bez vykonanej prebierky boli priemerné poškodenia koruny významne väčšie, ale celkovo nedošli k jasnému záveru, že by hustota mala významný vplyv na rozvoj ochorenia, ale svetelná konkurencia môže mať vplyv na zvýšenú náchylnosť jedincov na rozvoj patogéna. Prouza (2017) taktiež nezistil štatisticky významnú odchýlku v poškodení porastov infekciou v závislosti na zakmenení alebo zastúpení iných drevín. Kučera et al. (2017) dokázali znížiť škody a zlepšiť zdravotný stav v porastoch infikovaných *H. fraxineus* aplikáciou síranu amónneho na pôdny povrch, ktorý má okrem optimalizácie výživy sírou a dusíkom aj mierne fungicídny účinok. Autori dokonca pozorovali mierne zlepšenie zdravotného stavu pri doporučenej leteckej či pozemnej aplikácii prípravku Vermaktiv S16, no samotná povaha opatrenia môže byť v lesníctve diskutabilná.

Naproti vyššie zmieneným významným faktorom, existuje celý rad štúdií (Mckinney et al. 2011; Pliura et al. 2011; Kirisits & Frinschlag 2012; Lobo et al. 2015; Havrdová et al. 2016; Enderle et al. 2019), vychádzajúcich z testov klonov, potomstiev a proveniencií, ktoré poukazujú na vysokú mieru dedičnej podmienenosti rezistencie voči poškodeniu infekciou *H. fraxineus*. Stokes & Jones (2019) uvádzajú, že asi 1 – 10 % jedincov populácie jaseňa v Európe odoláva infekcii vďaka zvýšenej až strednej tolerancii k hynutiu, ktorá je podmienená ich genetickou 39 výbavou. Ďalší autori (Pliura et al. 2011; Bakys et al. 2013; Mckinney et al. 2014; Enderle et al. 2019) odhadujú podiel tolerantných jedincov schopných reprodukcie v rozmedzí 1 – 7 % z východiskového počtu jedincov čiastkových populácií, resp. proveniencií. Podľa Prospero & Cleary (2017).

Úloha proveniencie a genotypovej premenlivosti

Provenienčnými pokusmi a testami potomstiev je možné hodnotiť napríklad produkciu drevnej hmoty alebo vegetačnú fenológiu (doba pučania) vo vzťahu k ekologickým podmienkam, hlavne k stanovištu. Práce analyzované Bajcarom & Longauerom (2012) vyzdvihujú rozdiely proveniencií *F. excelsior* v hodnotách dedičnosti h^2 , ktorá sa pohybuje medzi 0,26 – 0,68 pre tvar kmeňa a koruny, a v rozmedzí 0,60 – 0,72 pre náchylnosť k poškodeniu mrazom. Pliura & Heuertz (2003) uvádzajú, že fenologické charakteristiky nasledujú geografický trend v rozmedzí veľkých oblastí, zatiaľ čo rast a tvárnosť, ovplyvnené pôdou a konkurenčným tlakom, sa menia na lokálnej či regionálnej úrovni. Aj Burianek et al. (2017) v pokuse s 35 provenienciami potvrdili, že stanovište má najvýznamnejší vplyv na výškový a hrúbkový rast. Navyše, autori zistili štatisticky významne rýchlejší rast proveniencií *F. excelsior* pochádzajúcich z lužných stanovišť. Štatistickú významnosť zaznamenali aj u *F. angustifolia*, ktorý sa v porovnaní s *F. excelsior* prejavil rýchlejšim rastom.

Metodika hodnotenia pokusu

Na provenienčných pokusných plochách lokalizovaných v Pavlovciach nad Uhom a Černíku sme hodnotili vnútrodruhovú dedične podmienenú premenlivosť fenotypových znakov 57 voľnoopelených potomstiev jaseňa štíhleho (*Fraxinus excelsior* L.) zo semenného sadu Trstice a 54 voľnoopelených potomstiev jaseňa úzkolistého (*Fraxinus angustifolia* Vahl.) zo semenného sadu Trstice a 14 proveniencií jaseňa štíhleho (*Fraxinus excelsior* L.) pochádzajúcich z čiastkových populácií z rôznych častí Slovenska.

Hodnotenie vnútrodruhej variability sme zamerali na nasledovné fenotypové znaky:

(i) výškový rast a prírastok, (ii) vegetačná (jarná) fenológia (doba rašenia listov) a (iii) intenzita infekcie patogénom *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya. Zvláštny dôraz sme kládli na vzťah medzi vegetačnou fenológiou a intenzitou infekcie *H. fraxineus*, ktorý vychádza z hypotézy, že proveniencie s neskoro pučiacimi listami sú k infekcii náchylnejšie. Získané výsledky sa vyhodnotili štatisticky analýzou rozptylu a korelačnou analýzou. Korelačná analýza bola zameraná na posúdenie vzájomného vzťahu (a jeho významnosti) medzi zistenými biometrickými charakteristikami: priemernej výšky, intenzity infekcie, doby pučania, tvaru jedincov a prežívania potomstiev, resp. proveniencií.

Zistené poznatky a diskusia

Pomocou analýzy rozptylu sme vyhodnotili rolu druhu jaseňa a kvality zdroja LRM (potomstvá zo semenného sadu – kategória EÚ/OECD „kvalifikovaný“; proveniencie, – uznané porasty alebo porasty – kategória EÚ/OECD „selektovaný“ a „identifikovaný zdroj“) vo vzťahu k priemernej výške, intenzite infekcie, a dobe pučania (tab. 2a a 2b).

Tabuľka 2. Priemerné hodnoty fenotypových charakteristík potomstiev jaseňa štíhleho a úzkolistého zo semenného sadu („kvalifikovaný“) a proveniencii jaseňa štíhleho z celého územia Slovenska z uznaných porastov a porastov („selektovaný“ a „identifikovaný“)

Table 2. Average values of phenotypic characteristics of progeny of slender and narrow-leaved ash from the seed orchard („qualified“) and provenance of slender ash from the whole territory of Slovakia from recognized stands and stands („selected“ and „identified“).

a) Pokusná plocha „Černík“ (Podunajská nížina) – *Experimental area „Černík“ (Danubian Lowland)*

Druh hodnoteného materiálu		JŠ (potomstvá s. sadu)	JÚ (potomstvá s. sadu)	JŠ (proveniencie SR)
Priemerný počet hodnotených jedincov		1 182	1 179	312
Priemerná výška	cm	238,8	247,5	205,2
Intenzita infekcie HF	min. 1 – max. 5	2,54	2,40	2,59
Koeficient	min. 1 – max. 5	2,41	2,44	2,41
Rašenie 1. termín	min. 0 – max. 4	1,87	1,83	1,59
Rašenie 2. termín	min. 0 – max. 4	3,42	3,54	3,31
Rašenie priemerná hodnota	min. 0 – max.45	2,63	2,68	2,44
Prežívanie	%	74,7	74,6	67,4

b) Pokusná plocha „Pavlovce nad Uhom“ (Východoslovenská nížina) – *Experimental area Pavlovce nad Uhom (East Slovakian lowland)*

Druh hodnoteného materiálu		JŠ (potomstvá s. sadu)	JÚ (potomstvá s. sadu)	JŠ (proveniencie SR)
Priemerný počet hodnotených jedincov		1 157	1 281	315
Priemerná výška	cm	292,5	312,1	212,0
Intenzita infekcie HF	min. 1 – max. 5	2,04	1,97	2,36
Koeficient	min. 1 – max. 5	2,41	2,44	2,72
Rašenie 1. termín	min. 0 – max. 4	1,93	1,85	1,60
Rašenie 2. termín	min. 0 – max. 4	3,17	3,45	3,05
Rašenie priemerná hodnota	min. 0 – max.45	2,55	2,65	2,32
Prežívanie	%	79,5	71,6	59,7

Priemerné hodnoty fenotypových charakteristík a výsledky analýzy rozptylu preukazujú významný vplyv druhu jaseňa a u jaseňa štíhleho aj typu zdroja LRM (semenný sad u potomstiev a lesné porasty u proveniencií). V prežívaní, ktoré je kvalitatívnym znakom, boli párové rozdiely medzi súbormi potomstiev zo semenného sadu jaseňa štíhleho aj jaseňa úzkolistého a súborom proveniencií jaseňa štíhleho hodnotené chí-kvadrát testom. Medzi súbormi potomstiev zo semenného sadu štatisticky významný rozdiel nebol, významne nižšie však je prežívanie súboru proveniencií jaseňa štíhleho z rôznych častí Slovenska.

Výsledky analýzy rozptylu (tab. 3a a 3b) potvrdili, že všetky fenotypové charakteristiky štatisticky vysoko významne ($P > 99\%$) ovplyvňuje aj príslušnosť jedincov jaseňa k potomstvu alebo proveniencii.

Tabuľka 3. Výsledky hodnotenia štatistickej významnosti vplyvu druhu biologického materiálu (JŠ potomstvá, JÚ potomstvá, JŠ proveniencie), príslušnosti k potomstvám a provenienciám, a vplyvu stanovitej heterogenity (bloku) u jednotlivých fenotypových charakteristík analýzou rozptylu ANOVA (** - $P > 99\%$, * - $P > 95\%$, ns – nevýznamný vplyv)

Table 3. Results of evaluation of statistical significance of the influence of the type of biological material (JŠ offspring, JÚ offspring, JŠ provenance), belonging to offspring and provenance, and the influence of habitat heterogeneity (block) for individual phenotypic characteristics by analysis of variance ANOVA (** - $P > 99\%$, * - $P > 95\%$, ns - insignificant effect).

a) Pokusná plocha „Černík“ (Podunajská nížina) – *Experimental area „Černík“ (Danubian Lowland)*

	N	Priemerná výška	Intenzita infekcie HF	Tvar jedincov	Pučanie 1	Pučanie 2	Pučanie priemer
Vplyv druhu test. materiálu	3	**	**	ns	**	**	**
Potomstvá, proveniencie	125	**	**	**	**	**	**
Blok (pot.–prov.)	236	**	**	**	**	**	**

b) Pokusná plocha „Pavlovce nad Uhom“ (Východoslovenská nížina) – *Experimental area „Pavlovce nad Uhom“ (Východoslovenská nížina)*

	N	Priemerná výška	Intenzita infekcie HF	Tvar jedincov	Pučanie 1	Pučanie 2	Pučanie priemer
Vplyv druhu test. materiálu	3	**	**	ns	**	**	**
Potomstvá, proveniencie	122	**	**	**	**	**	**
Blok (pot.–prov.)	221	**	**	**	**	**	**

V ďalšom kroku preto boli podrobnejšie zanalyzované významnosti genetických faktorov pričom prvé výsledky sú z pokusnej plochy Černík.

Ovplyvnenie fenotypových znakov genetickými faktormi (príslušnosťou k potomstvu a proveniencii reprodukčného materiálu) sa jednoznačne potvrdil v priemernej výške, intenzite infekcie *H. fra-*

xineus, a aj u doby pučania. Vplyv proveniencie na tvar jedincov a včasnosť – pozdnosť pučania bol na hranici štatistickej významnosti $P = 95\%$. Nevýznamné boli len rozdiely v 2. polovici doby pučania. V prvej polovici doby pučania však boli rozdiely medzi provenienciami štatisticky vysoko významné ($P > 99\%$).

Štatistická významnosť vplyvu bloku na fenotypové charakteristiky potomstiev a proveniencií naznačuje ich adaptáciu k rôznym stanovištným podmienkam v rámci pokusnej plochy. Prejavilo sa to pri výške, intenzite infekcie, aj pri pučení v prvej polovici jeho priebehu:

V súbore hodnotených proveniencií sa prejavili viac ako 100 % rozdiely priemerných výšok prežívania a koeficientoch pučania, a tiež 30 % rozdiely v intenzite infekcie *H. fraxineus*. Tento výsledok je porovnateľný s publikovanými prácami. Napr. v litovskom pokuse Pliura et al. (2011) zistili medzi provenienciami jaseňa z rôznych častí areálu 2–4-násobné rozdiely v miere prežívania a 50 % rozdiely v zdravotnom stave. Na druhej strane, Kjaer et al. (2012) na rozlohou malom a stanovištno pomerne rovnomernom území Dánska nenašiel významné rozdiely medzi miestnymi provenienciami. V Českej republike Havrdová et al. (2016) zistila medzi provenienciami jaseňa štíhleho rozdiely v relatívnej odolnosti 12–53 %. Pliura et al. (2011) v dvoch pokusoch s litovskými provenienciami uvádza rozdiely v zdravotnom stave 13–59 % a 25–56 %.

Vo fenotypových koreláciách boli v súbore potomstiev jaseňa štíhleho a jaseňa úzkolistého na pokusnej ploche „Černík“ zistené štatisticky významné korelácie, ktoré naznačujú vyššiu mieru infekcie u jaseňov, ktoré začínajú pučiť skôr a naopak nižšiu mieru infekcie u jaseňov, ktoré dosiahnu skôr štádium rozvinutých listov. Toto zistenie do istej miery korešponduje so zisteniami Nielsena et al. (2017) o vzťahu jarných fenofáz s intenzitou infekcie *H. fraxineus*, ktorí zmieňujú intenzívnejšiu infekciu u neskôr pučiacich jedincov. Tento jav vysvetľujú tým, že obdobie vyzrievania listov a letorastov jaseňa sa prekrýva s obdobím sporulácie *H. fraxineus*.

Záver

Štatistické hodnotenie jednotlivých súborov jedincov i) voľnoopelené potomstvá semenného sadu jaseňa štíhleho, ii) jaseňa úzkolistého, iii) čiastkových proveniencií z územia Slovenska, potvrdilo lepší rast, prežívanie a nižšiu mieru infekcie potomstiev semenného sadu v porovnaní s provenienciami, ktoré sú potomstvom lesných porastov.

Analýza rozptylu výšok, intenzity infekcie, a doby pučania jednoznačne potvrdila, že tieto znaky sú významne ovplyvnené príslušnosťou jedincov ku konkrétnemu potomstvu alebo proveniencii.

Analýza vzájomných vzťahov (korelácií) priemernej výšky, intenzity infekcie, doby pučania a ukázala, že jasene, ktoré sa vyznačujú nižšou mierou napadnutia *H. fraxineus* dosahujú vyššiu priemernú výšku.

V hodnotených pokusoch, ktoré sa nachádzajú v Podunajskej a Východoslovenskej nížine, sa lepším rastom a nižšou intenzitou infekcie vyznačuje jaseň úzkolistý. Zaujímavé je, že u tejto dreviny lepšie prežívajú skôr pučiace potomstvá.

Najvhodnejším spôsobom zmiernenia dopadov chradnutia jaseňov je preto podchytenie zdravých jedincov jaseňa ako zdrojov reprodukčného materiálu, z ktorých môžu byť odobrané vrúbky na založenie klonových semenných sadov. Alebo zozbierané semená možno použiť na založenie generatívnych semenných sadov a semenných porastov.

Podakovanie

Tento príspevok bol vytvorený v rámci riešenia úlohy rezortného výskumu SLOVLES (MPRV SR, prvok 08V0301), a projektu Centrum excelentnosti lesnícko-drevárskeho komplexu LignoSilva (ITMS 313011S735).

Použitá a odporúčaná literatúra

Vzhľadom na rozsah použitej literatúry je táto uložená u autorov práce.

Adresa:

Ing. Valéria Longauerová, PhD.¹, Ing. Roman Longauer, CSc.¹, Ing. Andrej Kunca, PhD.¹,
Ing. Robert Ondrejčík²

¹ Národné lesnícke centrum – Lesnícky výskumný ústav Zvolen, T. G. Masaryka 2175/22, SK – 969 01 Zvolen,
e-mail: Valeria.Longauerova@nlcsk.org

² Mendelova univerzita v Brně, Zemědělská 1665/1, CZ – 613 00 Brno