

PAWEŁ PRZYBYLSKI, KATARZYNA SIKORA, VASYL MOHYTYCH, MAREK WŁOSTOWSKI

Wpływ zabiegu agrotechnicznego na stan zdrowotny klonalnej plantacji nasiennej jesionu wyniosłego (*Fraxinus excelsior* L.) w kontekście jej porażenia przez *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski)

Effect of agrotechnical treatment on the health condition of the clonal seed ash plantation (*Fraxinus excelsior* L.) in the context of its infection by *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski)

ABSTRACT

Przybylski P., Sikora K., Mohytych V., Włostowski M. 2020. Wpływ zabiegu agrotechnicznego na stan zdrowotny klonalnej plantacji nasiennej jesionu wyniosłego (*Fraxinus excelsior* L.) w kontekście jej porażenia przez *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski). Sylwan 164 (5): 404-413. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2020036>.

Ash is an important component of European forest ecosystems. In recent years the stability of the species has been threatened by the fungus *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya 2014 (anamorph *Chalara fraxinea*). Infested stands die out dynamically, and forest management does not have the seeds to restore future populations. Seed orchards may be a suitable place, where the seed can be obtained, and through which the results of immunological selection can be implemented. To reduce the infestation of seed orchards by *H. fraxineus*, autumn leaves that are the source of inoculum can be removed. Hence, the main aim of the study was to assess the impact of the removal of fallen leaves on the health status of clonal seed orchard of ash. The studied seed orchard is located in the Łomża Forest District (N 22.06, E 53.31), observations were made on 237 strains of 31 clones of parents. The health of ash trees based on the defoliation of crowns was assessed in August, in years 2018-2019. In order to reduce the source of *H. fraxineus* inoculum in the next vegetation season, an agrotechnical procedure was carried out on the orchard site to completely remove fallen ash leaves. ANOVA was used to determine the effect of this procedure on the health of ash crowns. A significant reduction in the level of defoliation ($F=12.89$) was demonstrated over the years of observation. The reaction of individual clones to the procedure was not uniform. The best result was obtained for clones with low and stable defoliation levels in strains. This result confirms that systematic application of agrotechnical treatment has a beneficial effect on the health and regeneration capabilities of selected clones. This result is as expected and shows the potential to carry out immunological selection of ash.

KEY WORDS

Fraxinus excelsior, *Hymenoscyphus fraxineus*, resistance selection, seed orchard, defoliation

ADDRESSES

Paweł Przybylski ⁽¹⁾ – e-mail: p.przybylski@ibles.waw.pl
Katarzyna Sikora ⁽²⁾, Vasył Mohytych ⁽¹⁾, Marek Włostowski ⁽³⁾

(1) Zakład Hodowli Lasu i Genetyki Drzew Leśnych, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

(2) Zakład Ochrony Lasu, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

(3) Regionalna Dyrekcja Lasów Państwowych w Białymstoku; ul. Lipowa 51, 15-424 Białystok

Wstęp

Jesion wyniosły (*Fraxinus excelsior* L.) stanowi istotny składnik ekosystemów leśnych, pełniąc funkcje zarówno gospodarcze, jak i ekologiczne. Zwiększa różnorodność biologiczną specyficznych terenów leśnych charakterystycznych dla gatunku, takich jak np. ols jesionowy [Dobrowolska i in. 2011; Thomas 2016]. Udział jesionu w ogólnej powierzchni leśnej Europy jest jednak niewielki i wynosi mniej niż 1% [Hemery 2008]. Zauważyć należy prawdopodobny wzrost jego znaczenia gospodarczego na skutek dynamicznych zmian klimatu [Rawlik, Jagodziński 2019]. Czynnikiem ograniczającym występowanie jesionu w lasach i prowadzącym do jego całkowitego wyrugowania z niektórych lokalizacji [McKinney i in. 2014] jest grzyb pucharek jesionowy *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya 2014 (anamorfa *Chalara fraxinea*) [Kowalski 2006; Bakys i in. 2009; Gross i in. 2014], zgłoszony po raz pierwszy w północno-wschodniej Polsce w 1992 roku [Kowalski 2006; Kowalski, Holdenrieder 2009], a obecnie notowany na obszarze całego kontynentu. Porażone drzewostany niezwykle dynamicznie zamierają [Pautasso i in. 2013], co uniemożliwia prowadzenie w nich trwałej i zrównoważonej gospodarki leśnej. Powszechne zamieranie jesionów wpłynęło na praktyczne zaprzestanie jego hodowli w szkółkach leśnych w Polsce. Ograniczone są także źródła nasion, z których można potencjalnie odnowić polską populację jesionu. Możliwym źródłem nasion (leśnego materiału rozmnożeniowego – LMR) są plantacje nasienne, dotychczas zakładane celem akumulacji w pokoleniu potomnym hodowlanego zysku genetycznego [Almqvist 2013; Przybylski 2015]. W Polsce jedyną funkcjonującą klonalną plantacją nasienną jesionu jest obiekt w Nadleśnictwie Łomża, obecnie silnie porażony przez *H. fraxineus*. Należy zauważyć, że klony drzew matecznych jesionu rosnące w plantacji zostały wybrane ze względu na wybitne cechy hodowlane, zaś zwiększona odporność na chorobę nie była podstawową cechą selekcyjną. Selekcja hodowlana drzew leśnych nakierowana na cechy odpornościowe należy do metod mających na celu hamowanie gospodarczych skutków zamierania jesionów [Skovsgaard i in. 2016]. Według badań Lobo i in. [2014] istnieje związek pomiędzy zmiennością genetyczną wybranych pochodzeń jesionów a podatnością w zamieranie spowodowane porażeniem przez *H. fraxineus*. W badaniach tych, podobnie jak w pracach McKinney i in. [2011] i Kjær i in. [2012], nie stwierdzono jednak występowania genotypu całkowicie odpornego na chorobę. Według McKinney i in. [2014] osobniki wykazujące niską podatność na zamieranie w wyniku porażenia przez *H. fraxineus* występują w populacjach bardzo rzadko.

Do zakażenia jesionów przez *H. fraxineus* dochodzi w okresie letnim (kulminacja VI-VIII), kiedy z dojrzałych apotecjów, tworzących się na ogonkach liści opadłych w poprzednim sezonie wegetacyjnym, uwalniane są masowo zarodniki workowe mogące rozprzestrzeniać się wraz z wiatrem [Kowalski, Holdenrieder 2009]. Zamieranie jesionu manifestuje się w początkowej fazie przebarwieniami i więdnięciem liści, przedwczesną defoliacją, nekrozą młodych jednorocznych pędów, a w rezultacie zamieraniem całej korony [Kowalski 2001]. Początkowe objawy uwidaczniają się głównie w koronie, aby w późniejszym etapie doprowadzić do zamarcia całego drzewa [Kowalski, Łukomska 2005]. Obserwacje poziomu defoliacji koron uważa się więc za poprawną metodę oceny skali porażenia jesionów przez *H. fraxineus*. Przedwczesna utrata aparatu asymilacyjnego jest także jednym z mechanizmów obronnych drzew przed porażeniem wtórnym przez *H. fraxineus* [McKinney i in. 2012].

Celem pracy była ocena wpływu usunięcia opadłych liści na stan zdrowotny klonalnej plantacji nasiennej jesionu w kontekście jej porażenia przez *H. fraxineus*. Pośrednim celem projektu była analiza stabilności pomiędzy szczepami reprezentującymi jednoimienne klonny. Sformułowano hipotezę badawczą: mechaniczne usunięcie opadłych liści w terminie zimowym lub wczesnowiosennym nie będzie miało wpływu na stan zdrowotny jesionów oceniany na podstawie defoliacji ich koron.

Material i metody

Badana klonalna plantacja nasenna jest zlokalizowana w Nadleśnictwie Łomża (N 22,06, E 53,31), na siedlisku lasu wilgotnego, glebie glejowej właściwej. Pokrywa była zadarniona, a w runie rosy trawy (turzyca). Objawy porażenia przez *H. fraxineus* na zaszczipionych klonach obserwowano od momentu założenia plantacji w 2002 roku, natomiast w 2006 roku zamierało już około 30% wszystkich szczepów z obiektu.

Na terenie plantacji nasiennej zlokalizowana jest stacja meteorologiczna umieszczona na wysokości 5 m nad powierzchnią gruntu. Pomiar wykorzystane do analiz statystycznych zapisywane były w interwale jednonminutowym. W tabeli 1 zaprezentowano średnie wartości miesięcznej temperatury i wilgotności względnej wyliczone na podstawie średnich z godzinnych interwałów zebranych w ciągu doby każdego dnia miesiąca.

Obserwacje przeprowadzono na 237 szczepach 31 klonów drzew matecznych pochodzących z 6 nadleśnictw RDLP w Białymstoku. Obserwacje wykonano w kwaterze 2, gdzie przeżywalność szczepów w roku 2018 wynosiła 64% i była najwyższa na całej plantacji.

Stan zdrowotny jesionów był szacowany w latach 2018-2019 w sierpniu na podstawie opisu liści poszczególnych szczepów z plantacji i stopnia ich defoliacji. Defoliacja oceniana była z poziomu gruntu jednocześnie przez dwóch taksatorów obserwujących ramety z przeciwnych stron korony. Przyjmowana do analiz defoliacja była średnią arytmetyczną z dwóch wartości defoliacji korony, mierzonej w skali od 0 do 100% (drzewo martwe). Opisana metodyka jest zgodna ze standardami międzynarodowymi przyjętymi w projektach ICP Forests i ICP-Focus [Lorenz 1995].

Celem potwierdzenia występowania *H. fraxineus* pobrano do badań fragmenty bieżących przyrostów pędów z losowo wybranych drzew wykazujących objawy porażenia (ryc. 1). Analizy laboratoryjne oraz identyfikacja makroskopowa uzyskanych kultur patogenu prowadzone były według metodyki opisanej przez Kowalskiego i Bartnika [2010] (ryc. 1). Uzyskane izolaty wykazywały cechy charakterystyczne dla opisanego przez autorów typu B kolonii, o grzybni białej, nierównomiernie przebarwiającej się do żółtopomarańczowej (ryc. 2). Identyfikacja morfologiczna wybranych izolatów *H. fraxineus* została poparta sekwencjonowaniem regionu barkodowego ITS [Chandelier i in. 2009]. Sekwencje regionu barkodowego zdeponowano w bazie danych GenBank (ncbi.nlm.nih.gov) pod numerami MT053856 oraz MT053857.

Tabela 1.

Średnia temperatura (T [°C]) i wilgotność względna (Rh [%]) w obrębie badanej plantacji w latach 2018-2019 (M – średnia roczna)

Average temperature (T [°C]) and relative humidity (Rh [%]) within the examined orchard during the years 2018-2019 in monthly intervals (M – annual mean)

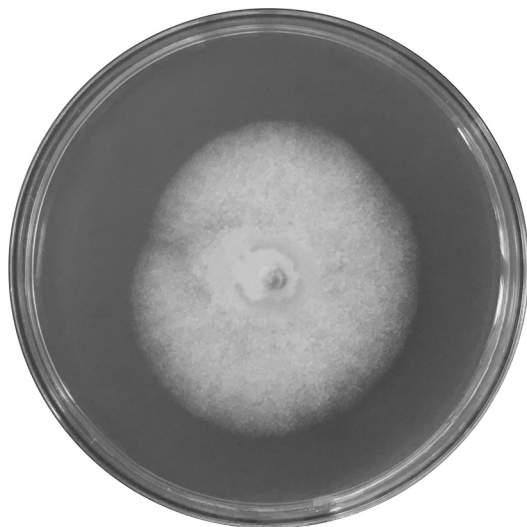
| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII | M |
|--------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| T2018 | -1,2 | -4,2 | -0,6 | 12,4 | 18,1 | 19,2 | 21,2 | 20,7 | 16,0 | 9,6 | 3,4 | 0,1 | 9,6 |
| T2019 | -3,4 | 1,9 | 4,7 | 9,9 | 13,5 | 22,3 | 19,0 | 20,1 | 14,3 | 10,6 | 5,3 | 2,4 | 10,1 |
| Rh2018 | 90,8 | 85,4 | 73,5 | 65,6 | 57,2 | 58,1 | 69,4 | 66,8 | 69,7 | 77,5 | 90,2 | 95,0 | 74,9 |
| Rh2019 | 92,8 | 83,4 | 75,1 | 51,4 | 69,9 | 61,0 | 64,8 | 64,9 | 71,3 | 82,4 | 90,1 | 90,3 | 74,8 |



Ryc. 1.

Objawy fenotypowe porażenia jesionów przez *H. fraxineus* wraz z identyfikacją makroskopową prowadzoną w laboratorium

Phenotypic symptoms of ash infestation by *H. fraxineus* together with the macroscopic identification carried out in the laboratory

**Ryc. 2.**

4-tygodniowa kolonia *H. fraxineus* rosnąca na podłożu słodowym (2% MEA)

4-week *H. fraxineus* colony growing on malt medium (2% MEA)

Na terenie plantacji nasiennej przeprowadzono w listopadzie 2018 roku zabieg agrotechniczny mający na celu całkowite usunięcie opadłych liści jesionu, które mogłyby stanowić źródło inokulum *H. fraxineus* w kolejnym sezonie wegetacyjnym. Zabieg polegał na koszeniu trawy na wysokości 5 cm przy użyciu kosiarki rolniczej dyskowej, następnie zgrabianiu trawy i opadłych liści w pojedynczy rząd przy użyciu zgrabiarki ciągnikowej karuzelowej, w sposób umożliwiający wykorzystanie prasy wysokiego zgniotu. W ostatnim etapie zebrano zieloną masę w baloty o średnicy 1,3 m i usunięto je z terenu plantacji.

Dla określenia wpływu przeprowadzonego zabiegu na stan zdrowotny koron jesionów wykonano analizę wariancji (ANOVA) w środowisku R według modelu liniowego:

$$y_{ijkn} = \mu + g_i + t_j + gt_{ij} + k_k + r_n(k_k) + e_{ijkn}$$

gdzie:

y_{ijkn} – $ijkn$ -ta obserwacja,

μ – średnia ogólna,

g_i – stały wpływ i -tego klonu,

t_j – losowy wpływ j -tego roku,

gt_{ij} – losowy efekt interakcji między i -tym klonem a j -tym rokiem,

k_k – losowy wpływ k -tej kolumny w doświadczeniu,

$r_n(k_k)$ – losowy wpływ n -tego rzędu w k -tej kolumnie doświadczenia,

e_{ijkn} – błąd $ijkn$ -tej obserwacji.

Wyniki

Na badanej plantacji nasiennej średnia defoliacja szczepów rosnących na kwaterze 2 w roku 2018 była równa 0,36, natomiast rok później 0,33. Różnice pomiędzy latami zaobserwowano także w miarach rozrzutu dla poszczególnych szczepów (ryc. 3). Wpłynęły one na istotnie różny poziom defoliacji ($p < 0,001$) w latach obserwacji (tab. 2). Poza latami obserwacji istotne różnice opisano pomiędzy klonami ($p = 0,001$) i ich lokalizacją na plantacji ($p = 0,001$) oraz interakcją pomiędzy czynnikami (tab. 2).

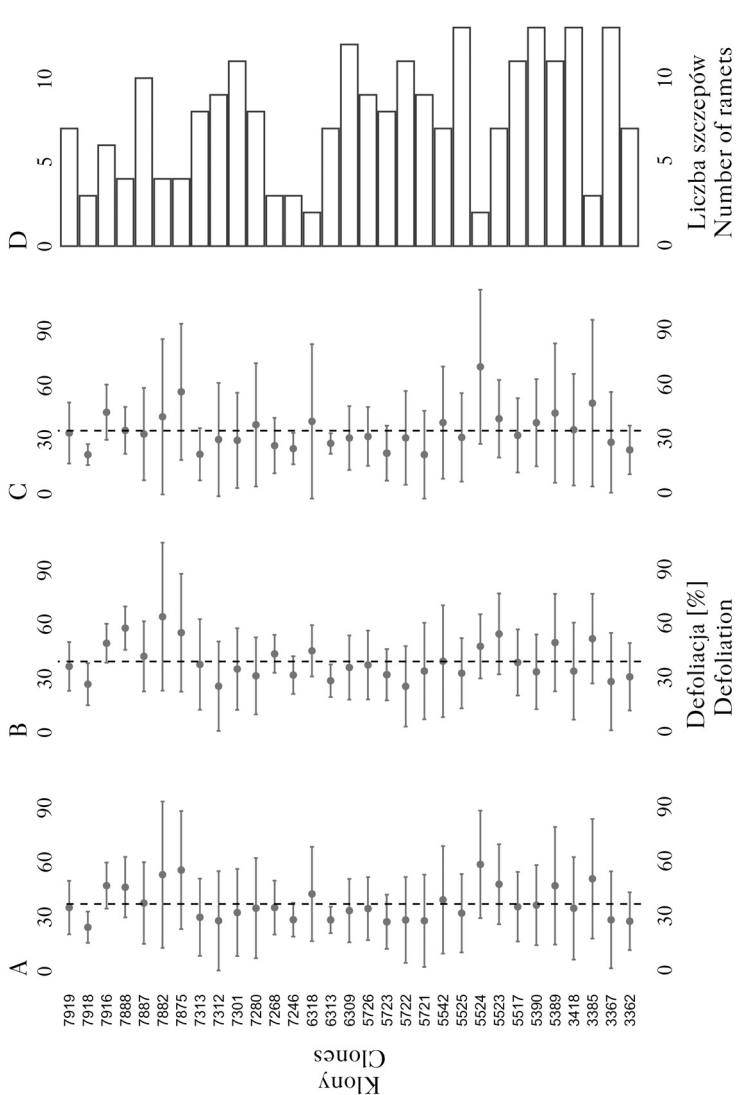
Różna liczba szczepów w klonie nie miała wpływu na tendencję zmian średniej defoliacji (ryc. 3), wyraźnie różna była natomiast reprezentacja szczepów w poszczególnych klonach – od

Tabela 2.

Ocena stanu zdrowotnego koron analizowanych szczepów według modelu uwzględniającego klon, rok, lokalizację (kolumna) i interakcję między czynnikami

Assessment of the health status of the crowns of the analyzed strains according to the model including: clone (klon), year (rok), location (kolumna) and interaction between factors.

| | Df | SS | MSS | F | p |
|----------------|-----|-------------|-----------|--------|--------|
| Klon | 30 | 27 110,734 | 903,691 | 7,325 | <0,001 |
| Rok | 1 | 1 590,126 | 1 590,126 | 12,890 | <0,001 |
| Kolumna | 15 | 23 617,222 | 1 574,481 | 12,763 | <0,001 |
| Klon × Rok | 30 | 6 098,293 | 203,276 | 1,648 | 0,024 |
| Rząd (Kolumna) | 192 | 183 839,482 | 957,497 | 7,761 | <0,001 |
| Reszta | | | | | |
| Residuals | 207 | 25 536,581 | 123,365 | | |



Ryc. 3.

Średnia (punkt) i odchylenie standardowe (wąsy) defoliacji w latach 2018 i 2019 łącznie (A), w 2018 roku (B) i w 2019 roku (C) oraz liczba szczytów, dla których dokonano obserwacji (D) analizowanych klonów

Mean (point) and standard deviation (whiskers) defoliation in 2018-2019 in total (A), in 2018 (B) and in 2019 (C) as well as the number of ramets observed in each year (D) per analysed clone

linia przerywana – średnia defoliacja w analizowanym okresie badań
dashed line – average defoliation in the analyzed period

2 do 13 roślin. Na zabieg usunięcia opadłych jesienią liści szczepki zareagowały głównie przez istotne zmniejszenie poziomu defoliacji koron (ryc. 3). Do wyjątków należy klon 5524, gdzie odnotowano zwiększone uszkodzenia. Zauważyć natomiast należy jego pierwotnie wysoki poziom defoliacji w 2018 roku i liczbę szczepków równą 2, co minimalizuje możliwość zmienności wewnątrzklonalnej. Dla większości szczepków obserwowane zmniejszenie defoliacji wynosiło do 10%, poza klonem 7888, w którym defoliacja w roku 2019 zmniejszyła się względem roku 2018 o 22%. Klon ten wykazywał w 2018 roku defoliację równą 57% i reprezentowany był na plantacji przez 4 szczepki.

Reakcja poszczególnych klonów na porażenie patogenem była różnorodna. Na plantacji zaobserwowano klony stabilne w szczepach (odchylenie standardowe=8), oznaczone jako 6313, 7918 i 7246 (ryc. 3), których średnia defoliacja była niska i wynosiła 24%. Klony niestabilne, tzn. te, w których szczepki charakteryzowały się zróżnicowaną defoliacją (odchylenie standardowe =31), oznaczone numerami 7875, 3385 i 7882, osiągały wysoką średnią wartość defoliacji korony – wynoszącą ponad 50% (ryc. 3).

Dyskusja

Jednym z naturalnych czynników selekcyjnych mających wpływ na zmienność genetyczną drzew leśnych i ich adaptację do lokalnych warunków środowiskowych jest występowanie chorób grzybowych i gradacji owadów szkodliwych [Gonzalez-Martinez i in. 2006]. Czynniki te w naturalny sposób dokonują selekcji, eliminując z puli genowej te rośliny, które nie wykształciły mechanizmów obronnych na poziomie odporności biernej lub czynnej, pozostawiając osobniki odporne lub tolerancyjne na ich działanie. Celem zidentyfikowania jesionów charakteryzujących się wyższą odpornością na zamieranie wykorzystuje się często wskaźniki fenologii pędzenia wiosennego i momentu zrzucania liści jako ostateczne kryterium selekcji [Bakys i in. 2009]. Na tej podstawie typuje się drzewa, które powinny pozostać w drzewostanach (gdy istnieje taki wybór) lub zostać objęte ochroną *ex situ*. Badania duńskie [McKinney i in. 2014] pokazują, że jesiony o wczesnym starzeniu się liści i ich zrzucaniu wydają się być bardziej tolerancyjne na porażenie *H. fraxineus*. W ostatnich latach liczne zespoły badawcze, głównie z Wielkiej Brytanii oraz Danii [Harper i in. 2016; Sollars i in. 2017; Stocks i in. 2019], prowadziły poszukiwania genotypów jesionu odpornych na *H. fraxineus* oraz genów odpowiedzialnych za tę cechę. Badania Stocks i in. [2019], które oparto na analizie genomu 1250 drzew, wyodrębniły ponad 3100 polimorficznych miejsc w DNA potencjalnie związanych z odpornością na porażenie przez *H. fraxineus*. Analizy takie, nazywane badaniami asocjacyjnymi całego genomu jesionu (GWAS – Genome-Wide Association Studies), mają w przyszłości wspierać program selekcji opartej na genomie (GS – Genome Selection). Z drugiej strony badania przeprowadzone przez Kjaer i in. [2012] sygnalizują, że wartości hodowlane wskazujące na odporność jesionów są rozłożone normalnie, co sugeruje związek odporności z ekspresją kilku genów. Zależność tę potwierdzają także inne badania, które dodatkowo wskazują na kumulację cech odporności w rodach [Muñoz i in. 2016]. Prezentowane analizy potwierdzają rozkład normalny genów odpowiedzialnych za zwiększoną odporność, o czym świadczy zróżnicowana reakcja szczepków w klonach na porażenie. W tym kontekście interesująca jest wprost proporcjonalna korelacja mniejszej defoliacji z mniejszą zmiennością wewnątrzklonalną. Wykorzystanie markerów molekularnych w skali gospodarczej jest ograniczone przez ich wysoki koszt i niemożność prowadzenia analiz na dużej grupie osobników. Z tych przyczyn selekcja odpornościowa jesionów na *H. fraxineus* wykorzystuje w szerokim zakresie obserwacje fenotypowe. Jedną z podstawowych charakterystyk ocenianych na podstawie cech zewnętrznych rośliny jest ocena defoliacji koron porażonych drzew. Metodę tę wykorzystali w swoich badaniach między

innymi Vacek i in. [2015], analizując stopień porażenia karkonoskich populacji jesionu w latach 2009-2015. Pamiętać należy, że całkowita lub częściowa defoliacja może być fizjologiczną odpowiedzią rośliny na wiele czynników biotycznych i abiotycznych [Collin i in. 2000], natomiast poprawa niekorzystnych warunków wzrostu może wpłynąć na całkowitą rekonstrukcję aparatu asymilacyjnego. Badania Hardovej [2015] wskazują na wyższą dynamikę zamierania na glebach wilgotnych o wysokim poziomie wód gruntowych. W tym kontekście teren, na którym została założona analizowana plantacja, sprzyja rozwojowi *H. fraxineus*. W przyszłości powinno się wybierać pod plantacje nasienne jesionu gleby mniej wilgotne. Analizy Dobrowolskiej i in. [2011] wskazują dodatkowo wzrost śmiertelności jesionów przy znacznym obniżeniu wód gruntowych i powtarzających się odchyleniach wilgotności i temperatury od wartości zwykłych. W prezentowanych badaniach obserwacje wilgotności względnej i temperatury na szkółce wykluczają wpływ czynników meteorologicznych na zmianę tendencji rozwoju choroby. Należy więc przypuszczać, że wykazana mniejsza defoliacja koron ocenianych jesionów jest związana z usunięciem materiału infekcyjnego. Trzeba bowiem pamiętać, że apotecja *H. fraxineus* mogą rozwijać się na ogonkach liściowych do dwóch lat po opadnięciu liści [Gross, Holendenrieder 2013], stanowiąc nieprzerwane źródło zakażenia. Usuwanie opadłych liści lub przyspieszenie ich rozkładu uznawane jest za skuteczną metodę w redukcji inokulum patogenu, a przez to w ograniczaniu zamierania jesionów [Bartha i in. 2017]. Powyższe wnioski wydają się być zbieżne z hipotezą o wpływie pędzenia wiosennego na zwiększoną odporność na *H. fraxineus* [McKinney i in. 2012]. Autorzy łączyli różnicę w fenologii z ucieczką od choroby, w prezentowanym przypadku usunięto zaś materiał wtórnie infekcyjny. Jesiony w obrębie ocenianej plantacji mogły bronić się więc przed patogenem, różniąc się wzajemnie w dynamice możliwości rewitalizacyjnych. Z tej przyczyny plantacje nasienne, w których można sztucznie stworzyć korzystne warunki środowiskowe, niemożliwe do uzyskania w ekosystemach naturalnych, są nieocenionym obiektem badawczym.

Z gospodarczego punktu widzenia plantacje nasienne są źródłem łatwo dostępnych nasion o wyższej wartości hodowlanej niż nasiona pozyskiwane w drzewostanach. Należy natomiast zachować maksymalną zmienność genetyczną plantacji, co w kontekście jesionu jest zagadnieniem kluczowym. Z tej przyczyny zamieranie konkretnych klonów nie tylko zmniejsza wielkość obiektu, ale znacznie obniża jej wartość efektywną [Przybylski i in. 2019]. Na plantacjach nasiennych jesionu stanowiących potencjalne źródło nasion, obszar ochrony genetycznej *ex situ* i doświadczenie badawcze należy stosować zabiegi dodatkowe poprawiające ich kondycję fizjologiczną. Z zaprezentowanych obserwacji wynika, że systematyczne usuwanie opadłych liści pozytywnie wpływa na stan zdrowotny i możliwości regeneracyjne klonów drzew matecznych jesionu.

Wnioski

- ✦ Usunięcie opadłych na zimę liści na klonowej plantacji nasiennej jesionu dało pozytywne rezultaty, przejawiające się zmniejszeniem defoliacji koron analizowanych ramet.
- ✦ Wykazana różnorodna reakcja szczepów w klonie na wykonany zabieg agrotechniczny potwierdza związek odporności z ekspresją kilku genów, a ich rozkład ma charakter normalny.
- ✦ Plantacje nasienne jesionu, jako szczególna forma sztucznych populacji hodowlanych mających zapewnić gospodarczy dostęp do nasion, powinny zostać objęte zabiegami ochronnymi w celu zachowania maksymalnej wewnętrznej zmienności genetycznej.

Podziękowania

Autorzy pragną podziękować Panu Mariuszowi Zawadzkiemu, leśniczemu Nadleśnictwa Łomża, za nieocenioną pomoc przy pracach terenowych i zaangażowanie naukowe w prowadzenie badań.

Literatura

- Almqvist C. 2013. Basic principles of developing forest tree seed orchards in Sweden. W: Improving seed production from forest seed orchards in the Baltic Sea region countries – establishment, management, flowering stimulation and protection. Riga.
- Bakys R., Vasaitis R., Barklund P., Ihrmark K., Stenlid J. 2009. Investigations concerning the role of *Chalara fraxinea* in declining *Fraxinus excelsior*. Plant Pathology 58 (2): 284-292. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2008.01977.x>.
- Bartha B., Mayer A., Lenz H. D. 2017. Acceleration of ash petiole decomposition to reduce *Hymenoscyphus fraxineus* apothecia growth – a feasible method for the deprivation of fungal substrate. Baltic Forestry 23 (1): 82-88.
- Chandelier A., André F., Laurent F. 2009. Detection of *Chalara fraxinea* in common ash (*Fraxinus excelsior*) using real time PCR. Forest Pathology 40 (2): 87-95. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2009.00610.x>.
- Collin P., Epron D., Alaoui-Soosse B., Badot M. 2000. Growth response of common ash seedlings to total and partial defoliation. Annals of Botany 85 (3): 317-323. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1045>.
- Dobrowolska D., Hein S., Oosterbaan A., Wagner S., Clark J., Skovsgaard J. P. 2011. A review of European ash (*Fraxinus excelsior* L.): implications for silviculture. Forestry 84 (2): 133-148. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/cpr001>.
- Gonzalez-Martinez S. C., Krutovsky K. V., Neale D. B. 2006. Forest-tree population genomics and adaptive evolution. New Phytologist 170: 227-238. DOI: [10.1111/j.1469-8137.2006.01686.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01686.x).
- Gross A., Holdenrieder O. 2013. On the longevity of *Hymenoscyphus pseudoalbidus* in petioles of *Fraxinus excelsior*. Forest Pathology 43 (2): 168-170. DOI: <https://doi.org/10.1111/efp.12022>.
- Gross A., Holdenrieder O., Pautasso M., Queloz V., Sieber T. N. 2014. *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, the causal agent of European ash dieback. Molecular Plant Pathology 15 (1): 5-21. DOI: <https://doi.org/10.1111/mpp.12073>.
- Hardova L. 2015. Analýza vybraných faktorů ovlivňujících výskyt *Chalara fraxinea* v prostředí. Disertační práce. Praha, ČZU.
- Harper A. L., McKinney L. V., Nielsen L., Havlickova L., Li Y., Trick M., Fraser F., Wang L., Fellgett A., Sollars E. S. A., Janacek S. H., Downie A., Buggs R. J. A., Kjær E. D., Bancroft I. 2016. Molecular markers for tolerance of European ash (*Fraxinus excelsior*) to dieback disease identified using Associative Transcriptomics. Scientific Reports 6: 19335. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep19335>.
- Hemery G. E. 2008. Forest management and silvicultural responses to projected climate change impacts on European broadleaved trees and forests. International Forestry Review 10 (4): 591-607.
- Kjær E. D., McKinney L. V., Nielsen L. R., Hansen L. N., Hansen J. K. 2012. Adaptive potential of ash (*Fraxinus excelsior*) populations against the novel emerging pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. Evolutionary Applications 5 (3): 219-228. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2011.00222.x>.
- Kowalski T. 2001. O zamieraniu jesionów. Trybuna Leśnika 4: 6-7.
- Kowalski T. 2006. *Chalara fraxinea* sp. nov. associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. Forest Pathology 36 (4): 264-270. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2006.00453.x>.
- Kowalski T., Bartnik C. 2010. Morphological variation in colonies of *Chalara fraxinea* isolated from ash (*Fraxinus excelsior* L.) stems with symptoms of dieback and effects of temperature on colony growth and structure. Acta Agrobotanica 63 (1): 99-106. DOI: <https://doi.org/10.5586/aa.2010.012>.
- Kowalski T., Holdenrieder O. 2009. Pathogenicity of *Chalara fraxinea*. Forest Pathology 39 (1): 1-7. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2008.00565.x>.
- Kowalski T., Lukomska A. 2005. The studies on ash dying (*Fraxinus excelsior* L.) in the Włoszczowa Forest Unit stands. Acta Agrobotanica 58 (2): 429-439.
- Lobo A., Hansen J. K., McKinney L. V., Nielsen L. R., Kjær E. D. 2014. Genetic variation in dieback resistance: growth and survival of *Fraxinus excelsior* under the influence of *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. Scandinavian Journal of Forest Research 29 (6): 519-526. DOI: <https://doi.org/10.1080/02827581.2014.950603>.
- Lorenz M. 1995. International co-operative programme on assessment and monitoring of air pollution effects on forests – ICP forests. Water Air and Soil Pollution 85 (3): 1221-1226.
- McKinney L. V., Nielsen L. R., Collinge D. B., Thomsen I. M., Hansen J. K., Kjær E. D. 2014. The ash dieback crisis: genetic variation in resistance can prove a long-term solution. Plant Pathology 63 (3): 485-499. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppa.12196>.
- McKinney L. V., Nielsen L. R., Hansen J. K., Kjær E. D. 2011. Presence of natural genetic resistance in *Fraxinus excelsior* (Oleraceae) to *Chalara fraxinea* (Ascomycota): an emerging infectious disease. Heredity. 106: 788-797. DOI: <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.119>.
- McKinney L. V., Thomsen I. M., Kjær E. D., Nielsen L. R. 2012. Genetic resistance to *Hymenoscyphus pseudoalbidus* limits fungal growth and symptom occurrence in *Fraxinus excelsior*. Forest Pathology 42 (1): 69-74. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2011.00725.x>.

- Muñoz F., Marçais B., Dufour J., Dowkiw A. 2016. Rising out of the ashes: additive genetic variation for crown and collar resistance to *Hymenoscyphus fraxineus* in *Fraxinus excelsior*. *Phytopathology* 106: 1535-1543. DOI: <https://doi.org/10.1094/PHYTO-11-15-0284-R>.
- Pautasso M., Aas G., Queloz V., Holdenrieder O. 2013. European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – A conservation biology challenge. *Biological Conservation* 158: 37-49. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.026>.
- Przybylski P. 2015. Czy na plantacjach nasiennych zawężamy zmienność genetyczną? Próba odpowiedzi na podstawie analiz mikrosatelitarnego DNA szczepów rosnących na plantacji nasiennej sosny zwyczajnej z Nadleśnictwa Susz. *Leś. Pr. Bad.* 76 (3): 240-249. DOI: <https://doi.org/10.1515-frp-2015-0023>.
- Przybylski P., Kowalczyk J., Odrzykoski I., Matras J. 2019. Identifying alien genotypes and their consequences for genetic variation in clonal seed orchards of *Pinus sylvestris* L.. *Dendrobiology* 81: 40-46. DOI: <http://dx.doi.org/10.12657/denbio.081.005>.
- Rawlik K., Jagodziński A. M. 2019. Ekologiczne znaczenie roślin runa leśnego. *Academia – Magazyn Polskiej Akademii Nauk* 8 (4): 50-53.
- Skovsgaard J. P., Wilhelm G. J., Thomsen I. M., Metzler B., Thomas Kirisits T., Havrdová L., Enderle R., Dobrowolska D., Cleary M., Clark J. 2016. Silvicultural strategies for *Fraxinus excelsior* in response to dieback caused by *Hymenoscyphus fraxineus*. *Forestry* 90 (4): 455-472. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/cpx012>.
- Sollars E. S. A., Harper A. L., Kelly L. J., Sambles C. M., Ramirez-Gonzalez R. H., Swarbreck D., Kaithakottil G., Cooper E. D., Uauy C., Havlicekova L., Worswick G., Studholme D. J., Zohren J., Salmon D. L., Clavijo B. J., Li Y., He Z., Fellgett A., McKinney L. V., Nielsen L. R., Douglas G. C., Kjær E. D., Downie J. A., Boshier D., Lee S., Clark J., Grant M., Bancroft I., Caccamo M., Buggs R. J. A. 2017. Genome sequence and genetic diversity of European ash trees. *Nature* 541: 212-216. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature20786>.
- Stocks J. J., Metheringham C. L., Plumb W. J., Lee S. L., Kelly L. J., Nichols R. A., Buggs R. J. A. 2019. Genomic basis of European ash tree resistance to ash dieback fungus. *Nature Ecology & Evolution* 3: 1686-1696. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1036-6>.
- Thomas P. A. 2016. Biological flora of the British Isles: *Fraxinus excelsior*. *Journal of Ecology* 104: 1158-1209. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12566>.
- Vacek S., Vacek Z., Bulušek D., Putalová T., Sarginci M., Schwarz O., Šrůtka P., Podrázský V., Moser W. K. 2015. European Ash (*Fraxinus excelsior* L.) dieback: disintegrating forest in the mountain protected areas, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science* 132 (4): 203-223.