

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin



**Ovlivnění fyziologických parametrů lesních dřevin
biotickým stresem**

Bakalářská práce

Autor: Michaela Hadravová

Vedoucí práce: doc. Ing. Ivana Tomášková, Ph.D.

2018

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Michaela Hadravová

Lesnictví

Název práce

Ovlivnění fyziologických parametrů lesních dřevin biotickým stresem

Název anglicky

The effects of biotic stress on physiological parameters of forest trees

Cíle práce

Předložená práce si klade za cíl přiblížit změny klíčových fyziologických procesů u našich a introdukovaných dřevin, které jsou ovlivněny působením škodlivého biotického činitele (houba, hmyz, bakterie).

Metodika

Předložená práce má rešeršní charakter a je členěna do několika oddílů. V úvodu se věnuje obecným definicím jako je biotický stres, obranyschopnost a koevoluce patogenu a rostliny. Druhý oddíl se zabývá jednotlivými biotickými stresy, které na rostlinu útočí, počínaje viry a bakteriemi, přes houby, hmyzí škůdce až po velké býložravce. Kromě výčtu nejvýznamnějších škodlivých činitelů pojednává úvod o způsobu průniku houby (hmyzu) do dřeviny. Následuje přehled fyziologických parametrů, které jsou biotickým stresem ovlivněny. Podstatnou součástí tohoto oddílu je rozbor mechanismů, které rostlina využívá k zabránění vstupu patogenu (nebo odpuzení hmyzu nebo býložravce) a jeho šíření v pletivech. Podrobně je diskutována zejména mechanická bariéra, úloha sekundárního metabolismu prostřednictvím nechutných nebo nestravitelných látek, práce se zaměřuje na alelopatické působení dřevin, význam reaktivních forem kyslíku (ROS), syntézu antimikrobiálních látek a komplexní systém obrany prostřednictvím získané systémové obrany (SAR). Součástí posledního oddílu pak je zhodnocení významu fytohormonů a prakticky využitelných fytoalexinů.

Doporučený rozsah práce

30-40 stran

Klíčová slova

alelopathie, fytoalexiny, fytohormony, sekundární metabolity

Doporučené zdroje informací

- Baldwin, I. T. (2001). An Ecologically Motivated Analysis of Plant-Herbivore Interactions in Native Tobacco. *Plant Physiology*, 127(4), 1449–1458.
- Desprez-Loustau, M.-L., Marçais, B., Nageleisen, L.-M., Piou, D., & Vannini, A. (2006). Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Annals of Forest Science*, 63(6), 597–612.
- Schilmiller, A. L., & Howe, G. A. (2005). Systemic signaling in the wound response. *Current Opinion in Plant Biology*, 8(4), 369–77.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I., & Murphy, A. (2015). *Plant Physiology and Development*, 6th Edn Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Verhage, A., van Wees, S. C. M., & Pieterse, C. M. J. (2010). Plant immunity: it's the hormones talking, but what do they say? *Plant Physiology*, 154(2), 536–540.

Předběžný termín obhajoby

2017/18 LS – FLD

Vedoucí práce

doc. Ing. Ivana Tomášková, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin

Elektronicky schváleno dne 15. 11. 2017

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

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 12. 2. 2018

prof. Ing. Marek Turčáni, PhD.

Děkan

V Praze dne 11. 04. 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma *Ovlivnění fyziologických parametrů lesních dřevin biotickým stresem* vypracovala samostatně pod vedením doc. Ing. Ivany Tomáškové, Ph.D a použila jen parametry, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědoma, že zveřejněním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č.111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V dne

Podpis

Poděkování

Touto cestou bych chtěla poděkovat vedoucímu práce doc. Ing. Ivaně Tomáškové, Ph.D. za odborné vedení, cenné rady při zpracování, ale hlavně za ochotu a trpělivost, bez níž by práce nevznikla. Velké poděkování patří také přítelovi a rodině, která mě velmi podporovala.

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá změnami klíčových fyziologických procesů (ovlivnění fotosyntézy, transpiračního proudu, minerální výživy aj.) u našich a introdukovaných dřevin, které jsou ovlivněny působením škodlivých biotických činitelů. Úvod je věnován obecné problematice rostlinného stresu, adaptaci, obranyschopnosti, alelopatickému působení dřevin a koelovuci patogene a rostliny. Dále se práce zabývá mechanismy, které rostlina využívá k zabránění vstupu škodlivého činitele. Velmi důležitá je v této souvislosti mechanická bariéra a produkty sekundárního metabolismu, především nestravitelné a nechutné látky. Pozornost je věnována také fytohormonům giberelinům, auxinům a cytokininům, které jsou důležité v rostlinné obraně. Probrány jsou i reaktivní formy kyslíku (ROS). Hlavním tématem práce je působení jednotlivých biotických činitelů, jako jsou viry, bakterie, houby, parazitické rostliny, hmyz, ptáci, zvěř a ovlivnění fyziologických procesů rostlin. Poslední kapitola se zabývá novými, aktuálně rozšířenými chorobami na domácích i introdukovaných dřevinách.

Klíčová slova

alelopathie, fytoalexiny, fytohormony, sekundární metabolity

Abstract

This bachelor thesis deals with changes of key physiological processes in native and introduced tree species, which are influenced by harmful biotic factors (agents). The general problems of plant stress, adaptation, immunity, allelopathic effects of trees and coevolution of pathogen and plant are discussed. Further, the thesis deals with the mechanisms used by the plant to avoid pathogen entry are described. Very important in this context is the mechanical barrier and the products of secondary metabolism, especially indigestible and disgusting substances. We paid attention to plant phytohormones as gibberellins, auxins and cytokinins, important in plant defense, discussed are reactive oxygen species (ROS). The main theme of the thesis is the plant response to individual biotic factors such as viruses, bacteria, fungi, parasitic plants, insects, birds, game, and influencing the physiological processes of plants. The last chapter deals with currently widely spread new diseases on domestic and introduced tree species.

Keywords

allelopathy, phytoalexins, phytohormones, secondary metabolites

Obsah

Seznam obrázků	- 8 -
Seznam tabulek	- 9 -
Seznam zkratk	- 10 -
Úvod.....	- 11 -
Cíl práce	- 12 -
1. Stres.....	- 13 -
2. Obranyschopnost rostlin.....	- 15 -
2.1 Adaptace	- 15 -
2.2 Mechanismy odolnosti proti stresu.....	- 15 -
2.3 Význam rostlinných fytohormonů.....	- 16 -
2.4 Reaktivní formy kyslíku (ROS) v obraně rostlin	- 18 -
3. Rostlina a patogen.....	- 20 -
3.1. Sekundární metabolity rostlin.....	- 24 -
4. Biotické interakce.....	- 26 -
4.1 Negativní interakce.....	- 26 -
4.2 Parazité působící na rostliny.....	- 26 -
5. Viry	- 27 -
5.1. Morfologie virů	- 27 -
5.2 Rostlinné viry	- 27 -
6. Bakterie	- 30 -
6.1 Morfologie bakterií.....	- 30 -
6.2 Struktura bakteriálních buněk	- 30 -
6.3 Příklad bakterie napadající rostliny	- 31 -
7. Houby.....	- 32 -
7.1 Houby a rostliny	- 32 -
8. Negativně působící houby.....	- 33 -
8.1 Plísně	- 33 -
8.2 Působení plísni na rostliny	- 33 -
8.3 Dřevokazné houby.....	- 34 -
8.4 Celulóza, hemicelulóza, lignin a mykochitin	- 35 -
8.5 Rozšiřování dřevokazných hub	- 36 -
8.6 Příklady dřevokazných hub	- 36 -
8.7 Onemocnění asimilačních orgánů způsobené houbami	- 37 -
8.8 Tracheomykózní onemocnění	- 39 -

8.9 Rakovina větví a kmenů způsobená houbami	- 40 -
9. Pozitivně působící houby	- 42 -
9.1 Mykorhizní symbiózy	- 42 -
9.2 Ektomykorhiza (EKM a rostlinné kořeny)	- 43 -
9.3 Struktura a vývoj ektomykorhiz	- 44 -
9.4 Endomykorhiza	- 44 -
10. Parazitické rostliny	- 46 -
11. Epifyty	- 47 -
12. Hmyz	- 48 -
12.1 Kalamitní škůdci	- 48 -
12.2 Poškození žírem	- 50 -
12.3 Savý hmyz	- 51 -
13. Ptáci	- 53 -
14. Škody způsobené zvěří	- 54 -
14.1 Srnčí zvěř	- 55 -
15. Aktuální choroby domácích a introdukovaných dřevin	- 56 -
15.1 Karanténní škůdci	- 57 -
Výsledná zhodnocení	- 58 -
Diskuze	- 60 -
Závěr	- 62 -
Seznam literatury a použitých zdrojů	- 64 -

Seznam obrázků

Obr. 1 Napadení stromu houbovým patogenem. Autor: Michaela Hadravová, vlastní fotografie

Obr. 2 Napadení stromu hmyzem. Autor: Michaela Hadravová, vlastní fotografie

Obr. 3 Působení alelopatických látek (juglonu) ořešáku černého (*Juglans nigra*) na jiné rostliny. Autor: Michaela Hadravová. Zdroj: KINCL, M.; KRPEŠ, V. *Základy fyziologie rostlin*. 2. doplněné vydání. Ostrava: Montanex, 2000. 221 s. ISBN:80-1225-041-8

Obr. 4 Virus tabákové mozaiky, Autor: Michaela Hadravová. Zdroj: JELÍNEK, J.; ZICHÁČEK, V. *Biologie pro gymnázia*. 9. Vydání. Olomouc: Nakladatelství Olomouc, 2007. 575 s. ISBN: 978-80-7182-213-4

Obr. 5 Základní tvary bakterií, Autor Michaela Hadravová. Zdroj: ŠILHÁNKOVÁ, L. *Mikrobiologie pro potravináře a biotechnology*. Vydání 3. opravené a doplněné. Praha: Academia, 2002. 363 s. ISBN:80-200-1024-6

Obr. 6 a obr. 7 Jehlice napadené houbou rodu *Rhizosphaera* potencionální původce sypavk. Autor: Michaela Hadravová, vlastní fotografie

Obr. 8 Napadení houbou rodu *Nectria*. Autor: Michaela Hadravová, vlastní fotografie

Obr. 9 Boulovitost. Autor: Michaela Hadravová, vlastní fotografie

Obr. 10 Boulovitost břízy. Autor: Michaela Hadravová vlastní fotografie

Obr. 11 Lišejník terčovka zední (*Xanthoria parietina*). Autor: Michaela Hadravová, vlastní fotografie

Obr. 12 Lišejník terčovka bublinatá (*Hypogymnia physodes*). Autor: Michaela Hadravová, vlastní fotografie

Obr. 13 Typický požerek *Pytiogenes chalcographus* (lýkožrouta lesklého). Autor: Michaela Hadravová, vlastní fotografie

Obr. 14 Napadení smrku ztepilého (*Picea abies*) mšicí. Autor: Ivana Tomášková

Seznam tabulek

Tab. 1 Celkové škody způsobené zvěří ve vybraných krajích v období 2012-2016 (v tis. Kč). Česko. Ministerstvo zemědělství. *Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2016*. Praha, 2017. 128 s. ISBN: 978-80-7434-389-6. Dostupné z WWW: <www.eagri.cz>

Tab. 2 Celkové škody v ČR způsobené zvěří v období 2012-2016 (v tis. Kč). Zdroj: Česko. Ministerstvo zemědělství. *Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2016*. Praha, 2017. 128 s. ISBN: 978-80-7434-389-6. Dostupné z WWW: <www.uhul.cz>, <www.eagri.cz>

Seznam zkratek

ABA	- kyselina abscisová
BAP	- benzylaminopurin
CK	- cytokininy
ČR	- Česká republika
DNA	- deoxyribonukleová kyselina
EKM	- ektomykorhiza
ENM	- endomykorhiza
EPPO	- European and Mediterranean Plant Protection Organization
EU	- Evropská unie
GA ₁	} gibereliny
GA ₂	
GA ₃	
Kč	- koruna česká
mRNA	- informační RNA
PIN	- integrální membránové proteiny (z angl. PIN-formed proteins)
RNA	- ribonukleová kyselina
ROS	- reaktivní formy kyslíku
SAR	- systémově získaná rezistence (z angl. Systemic Acquired Resistance)
TMV	- virus mozaiky tabáku (z angl. Tobacco mosaic virus)

Úvod

Stres rostlin bývá vyvolaný řadou nepříznivých podmínek prostředí a působením rušivých elementů, mezi které patří abiotické a biotické faktory. Tato práce se zaměřuje na působení biotických škodlivých činitelů, proti kterým se rostlina brání mechanickou bariérou, jako například žahavými trichomy, trny, lepivými látkami, ale také samotnou kutikulou. Dalším způsobem ochrany je tvorba sekundárních metabolitů, především nechutných a nestravitelných látek nebo tvorba tzv. antioxidačních obranných mechanismů, mezi které řadíme askorbát, β -karoten nebo redukovaný glutation. Důležitou úlohu hrají také rostlinné fytohormony jako auxiny, které stimulují růst, gibbereliny, podporující dělení buněk a cytokininy, které stimulují rostlinný metabolismus. Mezi hlavní biotické činitele ovlivňující fyziologické procesy rostlin patří viry, například mozaikový virus tabáku, který škodí tím, že zabraňuje vývoji chloroplastů, díky tomu rostliny zakrňují a na listech se jim vytváří typický mozaikový vzor. Dalším škodlivým činitelem jsou bakterie, které způsobují různá onemocnění, jako je vadnutí, usychání, hnědnutí, skvrny, deformace listů, zakrslost a nakonec odumírání celé rostliny. Negativně působí také plísně, dřevokazné houby, rzi, sypavky, tracheomykózní onemocnění aj., naopak pozitivní je pro rostliny soužití s houbou ve vztahu označovaném jako mykorhiza. Hmyz dřevinám škodí žírem a sáním rostlinných šťáv, při kterém deformují pletiva. Parazitovat na dřevinách mohou také jiné vyšší rostliny jako ochmet evropský, nebo jmelí bílé. Okus, ohryz, loupání a vytloukání spojené s poškozením kůry a terminálních pupenů způsobuje dřevinám zvěř. Ptactvo z čeledi šplhavců stromům na jednu stranu škodí, protože při vyhledávání potravy vytesávají do kmenů hluboké díry, na druhou stranu strom zbavují dřevokazů. V poslední kapitole jsou shrnuti aktuální původci houbových chorob na našich a introdukovaných dřevinách a karanténní škůdci.

Cíl práce

Cílem bakalářské práce je přiblížení změn klíčových fyziologických procesů především u našich, ale i u introdukovaných dřevin, které jsou ovlivňovány řadou biotických škodlivých činitelů. Mezi tyto škodlivé činitele jsou zařazeny viry, bakterie, houby, poloparazitické rostliny, ptáci, hmyz aj. Součástí práce je i popis rostlinné obrany jako např. mechanická bariéra (kutikula, trichomy) nebo tvorba sekundárních látek, důležité jsou i rostlinné fytohormony (auxiny, gibereliny...). Kromě negativně působících organismů jsou probrány i pozitivně působící organismy (mykorhiza) a organismy, které na dřevinách žijí, ale nijak je neovlivňují (epifyty). V závěru práce jsou přiblíženy problémy aktuálních původců chorob na introdukovaných a našich dřevinách.

1. Stres

Stres je dynamický komplex mnoha reakcí (Piterková a kol. 2005).

Stres rostlin bývá vyvolaný řadou nepříznivých podmínek prostředí a působením rušivých činitelů (elementů), tzv. stresorů. Mezi tyto stresory můžeme zařadit nedostatek živin, např. nedostatek dusíku, který je součástí nukleových kyselin, aminokyselin a proteinů. Jeho nedostatek tak ovlivňuje rychlost fotosyntézy a způsobuje morfologické změny – např. změnu poměru C/N v pletivech. Dalším rostlinným stresorem je nízká nebo naopak příliš vysoká teplota, příkladem mohou být mezní teploty pro růst jehličnanů v mírném pásmu, kdy minimum pro růst je 4-10°C, maximum 35-40°C (Kůdela a kol. 2013). Pokud tedy teplota klesne nebo překročí tyto hodnoty, rostlina je mimo své fyziologické optimum. Při dlouhodobém výkyvu teplot pod nebo nad maximum může dojít k trvalému, závažnému poškození. Zaplavení, mráz, sníh, nedostatek nebo nadbytek světla, přehnojování, všechny tyto stresory jsou vyvolávány abiotickými faktory, tzn. faktory neživé přírody.

Vnější abiotické faktory, které u rostlin vyvolávají stresy, se v různé intenzitě a délce trvání mohou vyskytovat po celou dobu života organismu. Čím je život rostliny delší, tím se možnost vystavení abiotickým stresorům zvyšuje, přičemž kromě přirozených podnebních a půdních změn narůstá v posledních desetiletích význam globálních stresorů (Kůdela a kol. 2013).

Viry, bakterie, houby, hmyz a býložravci, způsobují rostlinám tzv. biotický stres, který bude podrobně probrán v následujících kapitolách

V okamžiku působení biotického či abiotického stresu se rostlina začne bránit, a to buď pasivně, nebo tím, že aktivuje své obranné mechanismy, které mají zachovat homeostázu a zabránit poškození, nebo dokonce uhynutí rostliny.



Obr. 1 Napadení stromu houbovým patogenem



Obr. 2 Napadení stromu hmyzem

2. Obrányschopnost rostlin

2.1 Adaptace

Živé organismy jsou adaptabilní (přizpůsobivé). Jsou schopné se postupně měnit, aby při vystavení vlivu zátěže snížily přetížení (zhroucení, vyčerpání) nebo mu zabránily. Např. rostliny se před okusem (nadměrnou zátěží) chrání trny, trichomy, lepivými látkami, jedovatými látkami apod. Adaptace pomáhá organismům přežít ve své ekologické nise. Spolu s kladogenezí (štěpením druhů) je adaptace procesem, který vysvětluje druhovou diverzitu v přírodě (Kůdela a kol. 2013).

Máme dva druhy adaptací a to stabilní, která vzniká při vývoji organismu a nestabilní, ta vzniká až v průběhu vývoje organismu. Existuje také uměle vyvolaná adaptace, tzv. aklimace.

2.2 Mechanismy odolnosti proti stresu

a) Avoidance (vyhýbání se) - mechanismus zabraňuje přímému vystavování rostlin stresu. Příkladem tohoto mechanismu může být povrch rostliny, tzv. kutikula (z lat. *cuticula*), tvořena voskem (*kutinem*), díky kterému je povrch hydrofobní, zabraňuje tak nadměrnému výparu vody a chrání rostlinu před vstupem škodlivých mikroorganismů.

Další povrchovou obrannou mohou být trichomy (chlupy), které vznikají vychlípáním pokožkových (epidermálních) buněk. Trichomy dělíme na jednobuněčné (papily) a mnohobuněčné (větvené) a plní několik funkcí.

Zprvé funkci krycí, kdy trichomy chrání rostlinu proti přehřívání, např. trichomy divizny (*Verbascum* sp.).

Dále mají některé trichomy funkci žahavou, která chrání rostlinu před okusem, jsou to například trichomy kopřivy dvoudomé (*Urtica dioica*).

Další z funkcí trichomů je funkce žláznatá, tyto trichomy má chmel otáčivý (*Humulus lupulus*) nebo funkce drsná (ostny) růže šípkové (*Rosa canina*).

Tento způsob obrany je pasivní.

b) Tolerance – po proniknutí stresoru/ů k plazmatické membráně, má aktivní obrana za úkol omezit negativnímu dopadu stresoru/ů na rostlinu. V tomto případě se spustí stresová reakce. Délka a intenzita působení stresových faktorů, ale také vitalita, genotyp nebo například adaptační schopnosti rostliny ovlivňují průběh a výsledek stresové reakce. Příkladem tolerance může být syntéza heat-shock proteinů, které chrání jiné proteiny před tepelným poškozením.

Tento způsob obrany je tedy aktivní (Piterková a kol. 2005).

c) Velmi zajímavá je také systémově získaná rezistence (SAR). Jedná se o odolnost rostlinných tkání, vzdálených od místa, kde se patogen pokouší do rostliny vstoupit. SAR může být spuštěna např. bakteriemi, viry, ale i nepatogenním mikroobem nebo chemikáliemi. Tato rezistence je vázána na signální molekulu kyseliny salicylové a je spojena s akumulací některých proteinů, významných při rostlinné obraně (Věchet 2007).

2.3 Význam rostlinných fytohormonů

Fytohormony jsou látky regulující růst rostlin. Každá rostlina vytváří jak látky stimulující, mezi které patří auxiny, gibereliny, cytokininy aj., tak i látky inhibující růst svých orgánů (Kincl, Krpeš 2000). Fytohormony se vážou na receptor (= protein) na membráně a signál do buňky je přenášen systémem „druhých posílů“ (second messenger) anebo fytohormon proniká přímo do buňky a váže se na tzv. vazebné místo v cytoplazmě. Vzniklý komplex proniká do buněčného jádra, kde vyvolá změnu exprese některých genů (Kincl, Krpeš 2000).

Auxiny, vznikají v primárních meristémech, hlavně ve vzrostném vrcholu stonku, v mladých listech, ale i v sekundárních meristémech, především v kambiu, které každoročně vytvoří nový přírůstek dřeva (= letokruh) i lýka a obsahuje jej i felogen, produkující zelený feloderm a navenek druhotné krycí pletivo korek (Kincl, Krpeš 2000). Auxiny stimulují prodlužovací fázi plošného růstu buněčných stěn. Působení auxinu, může být těsně vázáno především na fenolické látky a flavonoidy. Dnes je z auxinových fytohormonů nejznámější indol-3-octová kyselina (heteroauxin), která mění kyselost buněčné stěny, stimuluje vznik adventivních kořenů i rašení pupenů, podporuje vznik plodu a na vzrostném vrcholu plní funkci nativního inhibitoru tím, že brzdí růst postranních pupenů (Kincl, Krpeš 2000).

Gibereliny jsou terpenoidní sloučeniny s charakteristickým giberelanovým skeletem. Poprvé byly v roce 1932 izolovány z houby *Fusarium moniliforme* (askosporové stadium *Gibberella fujikuroi*), čtyři účinné látky, z nichž je nejznámější kyselina giberelová (GA₃), které se běžně říká giberelin. Dnes je známo více než 100 giberelinů (= derivátů s giberelanovým skeletem). Označujeme je číslicemi GA₁, GA₂, GA₃ atd. (Kincl, Krpeš 2000). Vznikají v mladých listech především vzrostných vrcholech, v kořenech i v klíčících semenech. Jejich tvorbu indukuje záření přes fytochromový systém (Kincl, Krpeš 2000). Gibereliny nepůsobí toxicky, stimulují mitózu v meristémeh, růst listů nikoliv však kořenů, dále ruší dormanci semen, indukují kvetení, krátí období juveniloty u dřevin atd. Je zajímavé, že k biosyntéze giberelinů je zapotřebí, kromě jiných látek, fytohormony typu auxinů a cytokininů (Kincl, Krpeš 2000).

Cytokiny (CK) indikují v přítomnosti auxinů buněčné dělení čili cytokinezi. Obecně lze říci, že cytokiny stimulují metabolismus rostlin, zvláště pak RNA a proteosyntézu. Proto zpomalují stárnutí buněk a zvyšují jejich odolnost proti nepříznivým činitelům prostředí (Kincl, Krpeš 2000). Syntetizují se ve vzrostných vrcholech kořenů a odtud jsou vzestupným transpiračním proudem (xylémem) vedeny do těla rostlin a výrazně podporují diferenciaci pupenů. Cytokiny jsou součástí molekul některých mRNA a jsou tedy jediným fytohormonem, který je součástí proteosynteického aparátu rostliny (Kincl, Krpeš 2000). Spolu s auxiny jsou hojně využívány při pěstování rostlinného materiálu *in vitro* (ve skle, zkumavce).

Velmi známé jsou spíše synteticky vyrobené cytokiny např. kinetin (furfurylaminopurin), benzylaminopurin (BAP) a thidiazuron – derivát močoviny.

Kyselina abscisová (ABA) patří k terpenoidním inhibitorům. Nejvíce se jí tvoří v dormantních semenech, pupenech, hlízách i cibulích a vlastně určuje dobu dormance. Může vznikat zřejmě ve všech orgánech rostliny, především však za stresových podmínek (Kincl, Krpeš 2000). Brzdí prodlužovací fázi růstu buněk, ovlivňuje zavírání průduchů, urychluje stárnutí listů, jejich opad a vstup do vegetačního klidu. ABA je chápána jako faktor s antagonistickými (protichůdnými) účinky na auxiny, gibereliny i cytokiny (Kincl, Krpeš 2000).

2.4 Reaktivní formy kyslíku (ROS) v obraně rostlin

Působení stresových faktorů může u rostlin vyvolat oxidativní stres charakteristický prudkou přechodnou tvorbou velkého množství reaktivních forem kyslíku. Zdrojem ROS (v citovaném článku pod zkratkou AKF) je např. redukce kyslíku v průběhu elektronového transportu v mitochondriích nebo fotolýza vody chloroplastovým elektronovým řetězcem. Produkce singletového kyslíku následně stimuluje vznik dalších aktivních forem kyslíku, tj. peroxid vodíku, superoxidového nebo hydroxylového radikálu. Tyto reaktivní molekuly, zejména hydroxylový radikál, působí destruktivně na lipidy, nukleové kyseliny a proteiny. ROS nejsou jen toxickými vedlejšími produkty metabolismu, ale fungují také jako signální molekuly kontrolující obranné procesy rostlinného organismu a hrají významnou roli v procesu programované buněčné smrti. ROS mají přímý toxický účinek na patogenní organismus a podílejí se aktivně na strukturálním zesílení rostlinné buněčné stěny. Ochranu před oxidačním poškozením organismu reaktivními formami kyslíku zajišťuje řada antioxidantních látek obranných systémů lokalizovaných v různých buněčných strukturách. Antioxidanti zahrnují neenzymové a enzymové systémy. Mezi velmi účinné antioxidanty řadíme askorbát, β -karoten, redukovaný glutation, specializované enzymy jako superoxidodismutasa, peroxidasa aj. (Piterková a kol. 2005).

ROS se tvoří například v chloroplastech, při fotolýze vody, kdy primárním produktem je superoxidový radikál, z něhož se mohou tvořit další reaktivnější hydroxylové radikály a peroxid vodíku. Dále se ROS tvoří v mitochondriích tzv. mitochondriálním elektronovým transportním řetězcem, kde vzniká superoxid a peroxid vodíku. Endoplazmatické retikulum je dalším místem tvorby ROS, kdy při oxidaci, hydroxylaci, deaminaci aj. se složitějším procesem může uvolňovat superoxid. Tvorba ROS může probíhat v plazmatické membráně, pomocí NADPH-oxidázy, v buněčné stěně, apoplastu aj. (Piterková a kol. 2005).

Proti oxidačnímu poškození vytvořili rostliny obranné enzymové a neenzymové antioxidanty. Antioxidanti kapacita je velmi závislá na působení stresových faktorů, stejně jako na druhu, stadiu vývoje a na fyziologickém věku rostliny. (Piterková a kol. 2005) Mezi nejvýznamnější neenzymové antioxidanty patří askorbát (vitamin C), který je významným reaktantem mnoha volných radikálů a hraje velkou roli

v některých fyziologických procesech rostlin jako je růst, diferenciace a řada metabolických procesů. Karotenoidy patří též mezi neenzymové antioxidanty. Konkrétně β -karoten se podílí na odstranění radikálu hydroperoxidů lipidů. Redukovaný glutathion je tripeptid, který odstraňuje cytotoxický peroxid vodíku a reaguje neenzymově i se superoxidem, singletovým kyslíkem a hydroxylovými radikály. Mezi antioxidační enzymy můžeme zařadit katalázu, která se účastní odstraňování peroxidu vodíku. Dále enzymy askorbát-glutathionového cyklu, který odstraňuje peroxid vodíku z buněčných oddělení. Velmi důležité jsou glutathionperoxidázy, které katalyzují redukci peroxidu vodíku, organických peroxidů a peroxidů lipidů s využitím glutathionu jako redukčního činidla. (Piterková a kol. 2005).

3. Rostlina a patogen

Kvůli přisedlému způsobu života musí rostliny často setrvávat v nepříznivém prostředí. I když se rostliny umí pohybovat, jsou jejich pohyby velmi omezené a neumožňují rostlině změnu místa. Patří sem pohyby pasivní- přemísťování částí rostlin větrem (= anemochorie), vodním proudem (= hydrochorie) nebo živočichy (zoochorie), dalším způsobem jsou hydroskopické pohyby. Jsou v podstatě umožněny různou stavbou vrstev buněčné stěny a jejich bobtnavostí při změně vlhkosti (Kincl, Krpeš 2000).

Mezi pohyby rostlin dále patří:

Kohezní pohyby, ty vykonávají např. prstence (*annulus*) výtrusnice kapradiny, jejíž buňky mají vnitřní a radiální stěny ztloustlé a vnější stěny tenké. Při dozrávání výtrusů stěna výtrusnice vysychá a snižuje se i obsah vody v prstenci. Vlivem soudržnosti (koheze) povrchové blanky vody se tenké vnější stěny buněk prstence vchlipují, a tak vzniká na obvodu prstence silné tangenciální napětí, až nakonec výtrusnice na konci prstence praskne. Prstenec se rychle vyrovná, a tím uvolní zralé výtrusy do prostředí. Stejnou příčinu má i otevírání prašníku krytosemenných rostlin, kde obdobnou funkci jako prstenec mají buňky endothecia (Kincl, Krpeš 2000).

Explozivní pohyby se liší od pohybů hydroskopických a kohezních tím, že vyvolávají rozdílná napětí, vznikající mezi silně nabobtnalými a nenabobtnalými pletivými nebo prudkým vyrovnáním turgoru v pletivech. Mezi explozivní pohyby lze zařadit mrštění semen tykvice stříkavé (*Echallium elaterium*). Bobule v době zralosti opadávají samovolně nebo po dotyku a uvolněným otvorem po stopce vymršťují 25 až 50 semen do vzdálenosti přes 12 m s rozptylem zaměřeným na 34 m² (Kincl, Krpeš 2000).

Vitální pohyby vykonávají pouze živé rostliny. Jejich mechanismus souvisí se změnami vnitřního stavu rostliny (pohyby ohybové autonomní) nebo jsou vyvolané vnějším prostředím (pohyby ohybové indukované a pohyby lokomoční) (Kincl, Krpeš 2000).

Ohybové pohyby autonomní – nutace jsou regulované vnitřní mechanismy bez zřejmého vlivu změn vnějšího prostředí. Autonomní (samovolné) krouživé a kývavé

pohyby vykonávají klíčící rostlinky, jako výsledek nepravidelného růstu. Označujeme je jako nutace. Krouživé pohyby vrcholů lodyh mají význam pro ovíjivé rostliny (= cirkumnutace). Mezi autonomní pohyby patří ohyby orgánů, které mají ohybové zóny vykonávající krouživé tzv. variační (turgorové) pohyby, které ovšem nesouvisí s nyktinastií (= spánkové pohyby) (Kincl, Krpeš 2000).

Ohybové pohyby indukované:

Je nutno dodat, že ohyby orientované ke zdroji označujeme jako pozitivní, od zdroje jako negativní.

1. Tropismy

Gravitropismy jsou ohyby orgánů vyvolané gravitací. Tento pohyb je ovlivněn tzv. PIN proteiny, které při přesunu v membráně buňky, určují směr toku auxinu v pletivu. V kalyptrě (kořenové čepičce) se nachází PIN₃, který podél aktinových vláken cytoskeletu trvale transportuje auxin. Pokud se kořen vychýlí ze svislé osy, tuto změnu polohy kořene vůči gravitaci zaznamenají statolity, ty se přemístí na spodní stranu buněk, změní uspořádání aktinových vláken a způsobí přesunutí transportérů auxinu PIN. PIN nejsou v membráně pevně ukotveny, díky tomu tyto přenašeče změni tok auxinů a kořen roste dolů ve směru gravitace (Swarup a kol. 2005).

Gravitropismus je ovlivněn i podmínkami prostředí např. nízkou teplotou. Nejčastěji bývá hlavní kořen pozitivně gravitropický, postranní kořeny plagiotropické (svírají stálý úhel). Mezi další důležité tropismy můžeme zařadit fototropismy - ohyby orgánů vyvolané jednostranným působením osvětlení. Nejcitlivěji reaguje na dopadající světlo vrchní část rostliny, zde je vysoká koncentrace auxinu, která způsobí rychlejší růst na odvrácené straně ke světlu, na rozdíl od kořene, kde je vysoká koncentrace auxinu důvodem sníženého růstu (Vinterhalter, Vinterhalter 2017). Dále také hydrotropismus, tento pohyb je vyvolaný působením vlhkosti z jedné strany. Pokud se kořeny snaží dostat k vlhčí půdě, jedná se o kořen pozitivně hydrotropický. Příkladem typického chemotropismu jsou kořeny, které rostou směrem k většímu zastoupení minerálních prvků. Zajímavým pohybem je také traumatropismus, vyvolaný poraněním kořene, ten je podrážděný, přestane se prodlužovat a začne se ohýbat negativně gravitropicky.

2. Nastie:

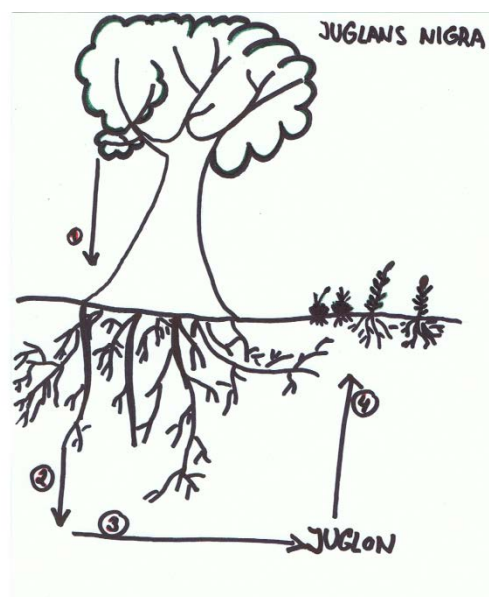
Od tropismů se nastie liší tím, že jsou to pohyby neorientované, vyvolané podrážděním z vnějšího prostředí. Máme více druhů nastí, mezi které patří: Termonastie - pohyby vyvolané změnou teploty, zde se jedná například o otvírání květů při vyšších teplotách a zavírání květů při nižších teplotách. Další jsou tzv. fotonastie, které jsou způsobeny změnou intenzity záření. Tento pohyb lze opět pozorovat u květů a květenství. Rostliny otvírají a zavírají své květy v určitých časových intervalech, podle intenzity osvětlení a změny teploty. Díky tomu se přizpůsobily dennímu a nočnímu opylení. Jako hydronastie označujeme pohyby vyvolané změnou vlhkosti v atmosféře, opět se jedná o pohyby květů, které se za vlhka zavírají z důvodu ochrany pylu.

3. Taxe

Taxe představují orientační pohyby organel rostlinné buňky nebo celých rostlin na podněty působící v určitém směru (Kincl, Krpeš 2000). Pohyb jednobuněčných nebo z kolonie buněk vytvořených organismů nejčastěji ve vodním prostředí ke zdroji podráždění označujeme jako pozitivní a pohyb od zdroje jako negativní taxi (Kincl, Krpeš 2000). Pro rostliny je významná především chemotaxe, která je důležitá při výživě a rozmnožování (pohyb samčích pohl. buněk). Mezi další taxe řadíme: fototaxi - reakce na změnu osvětlení, termotaxi- reakci na změnu teploty, gravitaci - reakce na gravitaci a hypotaxi- reakce na změnu vlhkosti.

Díky tomu, že se rostliny nemohou pohybovat z nepříznivého do příznivějšího prostředí, jsou náchylnější ke konzumaci, parazitizaci a nákazám působených patogeny. Je tedy jasné, že mezi rostlinou a patogenem probíhá neustálý vzájemný vývoj, tzv. koevoluce. Příkladem koevoluce mezi hostitelem a patogenem může být například divizna velkokvětá (*Verbascum densiflorum*), rostlina patřící do čeledi krtičníkovitých, se před okusem chrání pomocí trichomů, které konzumenta po pozření dráždí v ústní dutině. Podobně se před okusem chrání také hloch obecný (*Crataegus laevigata*) svými ostrými trny, které pravděpodobně vznikly přeměnou palistů.

Zajímavý je také pozitivní nebo negativní vliv sekundárních látek vyloučených rostlinou a ovlivňující jiné rostliny čili tzv. alelopatie (amenzalizmus), kdy jeden druh ovlivňuje negativně druhý. Alelopatický efekt podmiňují alelopatika, tj. účinné sekundární látky uvolňované rostlinou do prostředí semeny, listy a celou nadzemní částí rostliny, ale i kořeny a odumírajícími i mrtvými pletivy, i v exudátech kořenů (Kincl, Krpeš 2000). Syntetizována jsou v rostlinách přes pyruvát a acetylkoenzym a nebo přes kyselinu šikimovou a aminokyseliny (Kincl, Krpeš 2000). Nejčastěji jde o fenolické látky, jako produkty rozkladu biomasy, především ligninu, které jsou vymývány deštěm, mlhou i rosou a v dostatečné koncentraci ovlivňují metabolismus rostlin (Kincl, Krpeš 2000). Například kořeny ořešáku černého (*Juglans nigra*) vylučují látky, které brzdí růst jiných rostlin, totéž je možné sledovat také u trnovníku akátu (*Robinia pseudoacacia*). Alelopatika nejenže inhibují především růst rostlin, způsobují i předčasné opadávání listů, květů a plodů (Kincl, Krpeš 2000).



Obr. 3 Působení alelopatických látek (juglonu) ořešáku černého (*Juglans nigra*) na jiné rostliny

Nejznámější negativně působící látky jsou přirozené „pesticidy“ rostlin, tzv. fytoncidy - prchavé nebo neprchavé látky většinou charakteru silic (Kincl, Krpeš 2000). Fytoncidy vylučuje např. střemcha hroznovitá (*Padus racemosa*) z čeledi růžovitých. Toxicitu střemchy způsobuje glykozid, který se štěpením mění na

kyanovodík, ten svou pronikavou vůní po hořkých mandlích hubí během chvíle jednoduché organismy, jako jsou nálevníci, bakterie či plísňe.

Nesmíme také zapomenout na antibiotika, látky některých organismů, která usmrcují mikroorganismy nebo brzdí jejich růst a rozmnožování. Nejznámější z nich jsou: penicilin z askomycetů *Penicillium chrysogenum*, patřící do řádu plesnivkotvorné (*Eurotiales*), rodu štětičkovců (*Penicillium*).

3.1. Sekundární metabolity rostlin

Rostliny obsahují obrovské množství chemických sloučenin odlišných od meziproductů a produktů primárního metabolismu. Jedná se o tzv. sekundární metabolity, které přispívají ke specifickým zápachům, chuti i barvám rostlin (Bennett, Walsgrove 1994).

Mezi tyto obranné sekundární metabolity patří kyanogenní glykozidy, které pomocí hydrolýzy uvolňují kyanidy, které jsou univerzálním respiračním jedem. Další skupinou jsou alkaloidy, které jsou rozděleny do tří skupin. Zaprvé bazické alkaloidy obsahující dusík např. nikotin. Zásadité pseudoalkaloidy jako je kofein a bazické protoalkaloidy např. alkaloidy odvozené od fenylethylaminu, jako je meskalin. Bylo prokázáno, že alkaloidy jsou důležitým faktorem rezistence proti okusu býložravců. Příkladem může být skupina chinolizidinových alkaloidů, která účinně odrážela řadu býložravců včetně hmyzu, měkkýšů a savců (Pettersen 1991). Dále byly tyto alkaloidy toxické proti některým houbám a bakteriím (Bennett, Walsgrove 1994).

Velmi toxický je i bolehlav plamatý (*Conium maculatum*), toxikóza způsobena touto rostlinou byla popsána u mnoha druhů hospodářských zvířat (ovce, kozy, prasata, dobytek). Klinické příznaky akutní toxikózy jsou nervozita, třes, slabý srdeční tep, kóma nebo dokonce smrt, způsobená selháním dýchacích cest (Galey a kol. 1992). Některé alkaloidy *Conia* jsou teratogenní, způsobují deformity končetin a rozštěp patra u vyvíjejícího se plodu (Galey a kol. 1992).

Terpeny jsou dalším významným sekundárním metabolitem. Chrání rostlinu před hmyzími škůdci a jinými patogeny. Patří sem například seskviterpenoidy, steroly nebo seskviterpenoidní fytoalexiny.

Rostlin vytvářejí i obranné antibakteriální látky nazvané fytoalexiny, které poprvé definoval Muller & Borger (1941). Jedná se o látky, které jsou pro houbu toxické nebo minimálně zastavují její růst (Bennett, Walsgrove 1994).

Fytoalexiny lze považovat za stresové metabolity, chemicky jde o fenoly, flavonoidy a jejich glykozidy, terpenoidy aj. Důležité je časové a prostorové rozložení fytoalexinů po napadení patogenem (Bennett, Walsgrove 1994). Při infekci se určitou dobu akumulují, pak se jejich hladina snižuje, až na úroveň neinfikovaných rostlin. Umožňují tak sledovat podstatu indukované fytoimunity rostliny (Kincl, Krpeš 2000).

4. Biotické interakce

Biotické interakce mohou být buď vzájemně prospěšné (pozitivní), nebo pro rostlinu nevýhodné (negativní).

4.1 Negativní interakce

Mezi tyto interakce můžeme zařadit parazitismus, což je vztah mezi patogenem a hostitelem, někdy střídá i více hostitelů. Patogen (parazit) se v hostiteli rozmnožuje a živí se z něj, tento vztah je tedy negativní. Patogen negativně ovlivňuje hostitele. Parazitismus využívají obvykle bakterie, viry a houby.

4.2 Parazité působící na rostliny

1. Mikroparazité hostitele (rostlinu) napadají přímo nebo pomocí přenašečů a rozmnožují se v jejich tělech. Příkladem jsou bakterie, viry např. virus tabákové mozaiky, kterým se budeme zabývat v následující kapitole.

2. Makroparazité rostou v tělech hostitele (rostliny) a při množení produkují infekční stádia, která napadají nové hostitele a to buď přímo, nebo pomocí přenašečů. Do této skupiny bychom mohli zařadit například rzi, padlí.

Parazitovat mohou také některé druhy vyšších rostlin, v tomto případě mluvíme o holoparazitismu nebo hemiparazitismu.

Hemiparazit též poloparazit - ze svého hostitele přijímá minerální látky a vodu, živí se ale stále také autotrofně. Do této skupiny patří zelené rostliny napojené pouze na xylém (dřevní část), např. jmelí bílé (*Viscum album*) nebo ochmet evropský (*Loranthus europaeus*).

Holoparazit je napojený na xylém (dřevo) i floém (lýko), ze svého hostitele čerpá jak minerální látky a vodu, tak asimiláty, je zcela odkázaný na svého hostitele. Zřejmé je tedy, že autotrofně se tento parazit živit nemůže. Příkladem je podbílek šupinatý (*Lathraea squamaria*) (Begon 1997).

5. Viry

Viry jsou nukleoproteinové částice, které nesou určitou genetickou informaci, avšak nemají enzymové vybavení pro zajištění základních životních funkcí, jako je např. syntéza vlastních těl při rozmnožování (Šilhánková 2002). Jsou to tedy nitrobuněční parazité, kteří jsou schopni se rozmnožovat pouze v hostitelských buňkách.

Viry se vyskytují ve dvou fázích: v extracelulární fázi, která se nazývá virion (čili virová částice), a v intercelulární neboli replikační fázi, která spočívá v replikaci virové nukleové kyseliny v buňce hostitele a v tvorbě nových virionů uvnitř hostitelské buňky.

5.1. Morfologie virů

Zralé viriony většinou obsahují jedinou molekulu nukleové kyseliny, a to buď dvouřetězcovou DNA (dsDNA z angl. double stranded) nebo jednořetězcovou RNA (ssRNA) nebo DNA (ssDNA), případně dvouřetězcovou RNA (dsRNA). Povrch virionu tvoří bílkovinný obal zvaný kapsida.

Viry dělíme na:

RNA viry jsou většinou viry rostlinné, právě ty nás budou zajímat.

DNA viry jsou převážně viry živočišné.

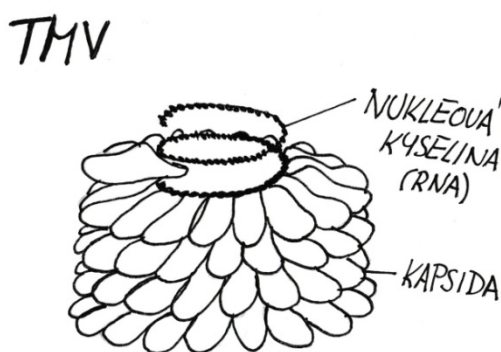
5.2 Rostlinné viry

Rostlinné viry napadají nejrůznější rostliny (ovocné stromy, zeleninu, cukrovku, tabák, vinnou révu, okrasné, ale i lesní dřeviny) a způsobují u nich speciální onemocnění neboli virózy, virové žloutenky apod. Některé z nich jsou přenášeny při mechanickém porušení listu, jiné hmyzem (především mšicemi) nebo pylem. Genetickým materiálem rostlinných virů je nejčastěji jednořetězcová RNA, a to jak + RNA, tak i – RNA (Šilhánková 2002). Hospodářsky důležitá onemocnění rýže, kukuřice a některých obilovin a travin způsobují viry obsahující dvouřetězcovou RNA. U mozaikového viru kvěťáku se vyskytuje jako genetický materiál dvouřetězcová DNA (Šilhánková 2002).

Kapsidy (bílkovinné obaly) rostlinných virů jsou většinou šroubovicové a nebo mnohostěnové, vyskytují se ale také viroidy (molekula s jednořetězcovou RNA bez bílkovinného obalu).

Virus mozaiky tabáku (Tobacco Mosaic Virus) (TMV):

Virus mozaiky tabáku byl vůbec prvním objeveným virem známým pod zkratkou TMV, patří do čeledi *Virgaviridae* a rodu *Tabamovirus*. Tento virus je v přírodě velmi rozšířený, neboť je schopen napadat různé hostitele, u nichž pak způsobuje odlišné nemoci (Šilhánková 2002). Nejčastěji zabraňuje vývoji chloroplastů, tím rostliny zakřňují a na listech se jim vytváří typický mozaikový vzor. TMV náleží mezi rostlinné viry s +RNA, má tyčinkovitý tvar o délce několik stovek nanometrů, uprostřed viru je centrální otvor.



Obr. 4 Virus tabákové mozaiky

Při studiu mechanismu obrany rostliny tabáku proti infekci virem tabákové mozaiky bylo zjištěno, že listy tabáku nakaženého virem produkují kyselinu metylsalicylovou (= derivát kyseliny salicylové), těkavou látku šířící se do okolí jako varovný signál napadené rostliny. Tento signál stačí připravit zdravou rostlinu na infekci virem (Kincl, Krpeš 2000).

Dalším příkladem viru, který napadá nejčastěji ovocné stromy, jako jsou švestky, slivoně, meruňky, broskvoně, ale také třešně a višně, je virus známý jako Plum pox virus – virus šarky, který způsobuje zhoršení zdravotního stavu, a s tím spojené předčasné odumírání. U stromů se také zhoršuje kvalita (různé deformace, skvrny)

plodů a úroda. Virus je přenášen pomocí reprodukčního materiálu a mšic z řádu *Sternorrhyncha*, které virus šíří svým bodavě sacím ústrojím (sají rostlinné šťávy). Ochranou proti tomuto viru je používání kvalitního sadebního materiálu, včasné odhalení a likvidace napadených jedinců, likvidace mšic a další.

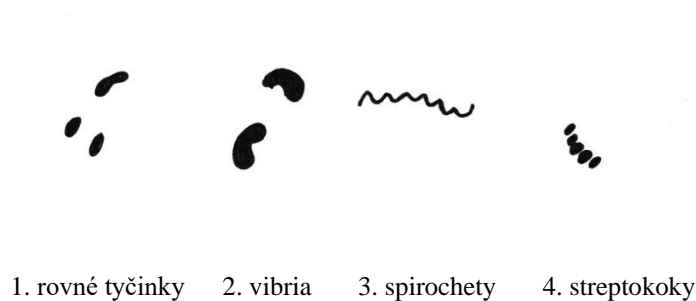
Velmi zajímavou rostlinnou obrannou proti virům, je také tvorba tzv. klejových látek (rostlinných gum). Ve vodě se tyto látky rozpouštějí na silně viskózní a lepivé koloidní roztoky. Jsou tvořeny řetězci pentóz a hexóz, nejčastěji arabinózou a galaktózou, zakončenými uronovou kyselinou, zpravidla ve formě solí vápníku, draslíku a hořčíku. Vznikají ve větším množství při poranění nebo po infekci rostlinného organismu. Známé jsou klejotoky u třešní, švestek, meruněk a mandloně (*Prunus* sp.) (Nováček 1990).

6. Bakterie

6.1 Morfologie bakterií

Protože jsou bakterie po fyziologické stránce velmi rozmanité, po morfologické stránce nejsou mezi jednotlivými rody velké rozdíly. Tvar buněk bakterií je nejčastěji tyčinkovitý, méně často kulovitý. Vlákňitý tvar se vyskytuje u poměrně rozsáhlé skupiny půdních bakterií patřících do řádu *Actinomycetales* a u několika dalších rodů.

Základní tvary bakterií:



Obr. 5 Základní tvary bakterií

6.2 Struktura bakteriálních buněk

Základní součástí bakterií je buněčná stěna tvořená vrstvou peptidoglykanů, díky kterým je stěna pevná a neohebná.

Cytoplazmatická membrána, která je další součástí bakteriálních buněk, je tenká, jemná membrána, o síle jen pár nanometrů. Skládá se z vrstvy fosfolipidů a proteinů. Je sídlem mnoha enzymů, např. dýchacích enzymů, enzymů syntéz a hydrolýzy fosfolipidů. Přítomny jsou i bílkovinné přenašeče. V membráně fototrofních bakterií se nachází bakteriochlorofyl, nezbytný pro přeměnu světelné energie v energii chemickou.

Další složkou je cytoplazma, obsahující karotenoidní pigmenty, které jsou lipofilní, oranžové, žluté, červené až fialové. Absorbují záření v oblasti 480-570 nm a tím

využívají spektra slunečního záření, kterého nejsou schopny využít chlorofyly (Kincl, Krpeš 2000).

Chlorofyly jsou jedny z nejdůležitějších fotosyntetických pigmentů, které jsou součástí chloroplastů. Tyto pigmenty absorbují modrofialovou a červenou oblast spektra, zatímco zelenou odráží (remituje), a proto rostliny vidíme zeleně zbarvené. Obsah chlorofylů má přizpůsobivý (adaptabilní) charakter. Jeden kilogram listů obsahuje od 1,23 do 3,28 g chlorofylu a od 0,073 do 0,200 karotenoidů (Kincl, Krpeš 2000).

V cytoplazmě můžeme najít také ribozomy, ve kterých probíhá syntéza bílkovin a jaderný materiál DNA (deoxyribonukleová kyselina).

Většina bakterií se pohybuje pomocí bičků (buď 1, nebo více) a rozmnožuje se dělením, některé druhy také pučením.

6.3 Příklad bakterie napadající rostliny

Xylella fastidiosa – je nebezpečná tyčinkovitá bakterie napadající ovocné stromy (př. *Prunus avium*, *Prunus persica*) okrasné stromy a vinnou révu (př. *Vitis vinefera*, *Vitis riparia*), bakterie patří do čeledi *Xanthomonadaceae* a vyváří tři poddruhy- *fastidiosa*, *pauca*, *multiplex*, každý poddruh napadá různé hostitele.

Patogen se množí v xylému (dřevu) napadených jedinců a rozšiřuje se pomocí přenašečů, nejčastěji hmyzem sajícím mizu (př. *Cicadellidae*). *Xylella fastidiosa* postupně ucpává vodivá pletiva a tím blokuje přístup vody a živin. Způsobuje různá onemocnění, jako je vadnutí, usychání, hnědnutí, skvrny, deformace listů, zakrslost a nakonec odumírání celé rostliny. Způsoby ochrany proti této bakterii jsou: odstranění napadených rostlin, popřípadě odstranění i dalších možných hostitelů v okruhu 100 m, používání vhodných, povolených insekticidů a zákaz výsadby hostitelských rostlin.

Bakterie se vyskytuje v USA, odtud také pochází, Mexiku, Brazílii, Asii, Itálii, Francii a Německu. V České republice se výskyt *Xylelli fastidiosi* nepotvrdil.

7. Houby

Houby (*Fungi*) patří mezi eukaryota s heterotrofním způsobem výživy (získávají potravu z jiné organické hmoty). Tělo (*thallus*) mají složené z mikroskopických tubulárních buněk tzv. *hyf*. Na povrchu mají buněčnou stěnu z chitinu, přes kterou přímo přijímají živiny. Rozmnožují se většinou výtrusy (sporiemi), možné je ale i vegetativní množení.

Houby získávající živiny, především uhlík z živého hostitele (rostliny nebo zvířete) nazýváme biotrofy. Houby zvané saprofyty (saprotrofy) přijímají živiny z mrtvých rostlin nebo živočichů. Další skupina hub tzv. nekrofyty (nekrotofové) získávají živiny tím, že infikují živého hostitele a zabíjejí hostitelské buňky.

7.1 Houby a rostliny

Houby mají na rostliny dvojí vliv:

1. Negativní - pro rostlinu škodlivé. Do této skupiny patří: plísňe, rzi, sypavky jehličí, které způsobují barevné změny, zasychání a opad listů (jehlic). Dále dřevokazné houby, které způsobují rozklad a hnilobu dřeva. Tato skupina hub bude probrána nejpodrobněji. Některé houby (*Lachnellula willkommii*, *Inonotus obliquus*) mohou způsobovat různé novotvary (nádory větví či kmenů).

Řada výrazných listových skvrnitostí je rovněž působena houbami (např. *Rhytisma acerinum*). Velice nápadné jsou i bílé myceliální povlaky na listech a letorostech dubů působené padlím *Micropshaera alphitoides* (dnes *Erysiphe alphitoides*) či naopak černé myceliální povlaky přípletky *Herpotricha juniperi* na kleči, smrku i jiných jehličnanech ve vyšších horských polohách, nebo černě na asimilačních orgánech nejrůznějších dřevin (často v souvislosti s výskytem mšic či jiného savého hmyzu) (Uhlířová, Kapitola 2004).

Důležité a dosud ne zcela objasněné je chřadnutí a odumírání dřevin a příznaky tracheomykózního onemocnění. Jde o komplexní onemocnění, na němž se podílejí v určité míře i houbové organismy (např. grafióza jilmů, odumírání dubů, odumírání modřínů atd.) (Uhlířová, Kapitola 2004).

2. Pozitivní působení mají houby symbioticky žijící s rostlinami- tedy mykorhizní houby

8. Negativně působící houby

Onemocnění houbového původu má většinou víceméně chronický charakter, silně závislý na průběhu počasí, a obvykle vede k postupnému oslabování napadených či pravidelně poškozených dřevin a zhoršení jejich zdravotního stavu (Uhlířová, Kapitola 2004).

8.1 Plísně

Jako plísně označujeme mikroskopické vláknité eukaryotní mikroorganismy, náležící mezi houby (*Fungi*) (Šilhánková 2002). Hlavní stavební složkou jsou hyfy (vlákna), ty jsou buď jednobuněčná (bez přepážek) nebo vícebuněčná a tvoří thalus (stélku) plísní. Dále jsou tvořeny buněčnou stěnou z chitinu a mají buď jedno, nebo více haploidních jader, která jsou zřetelně oddělena od cytoplazmy. Další důležitou součástí plísní je cytoskelet, cytoplazmatická membrána a cytoplazma, ve které se nachází orgány jako je endoplazmatické retikulum, mitochondrie, vakuoly aj.

Hyfy:

Jak už bylo řečeno, hyfy jsou základní stavební složkou plísní. Větví se přibližně v pravém úhlu a jejich spleť se nazývá mycelium (Šilhánková 2002). Tvrdý kulovitý útvar tvořený hustou spleť hyf se nazývá sklerocium a kožovitá spleť, která parazituje na rostlinách, se nazývá stroma.

Plísně se rozmnožují buď vegetativními (konidie) nebo pohlavními (askospory, bazidiospory) sporami nebo rozrůstáním hyf.

8.2 Působení plísní na rostliny

Plísně jsou škodlivé a velmi rychle se šíří hlavně při déletrvajícím vlhkém počasí. Způsobují hnědnutí, usychání, opad listů (jehličí). U plodů působí hnědnutí, potažení infikovaného plodu šedavým plísnovým povlakem a mokrou nebo suchou hnilobu.

Plíseň šedá (*Botrytis cinerea*) – řadíme ji mezi *Ascomycota*, třída *Leotiomycetes*, patří mezi nejlépe prostudované druhy plísní a napadá asi 500 druhů rostlin. Množí se nepohlavně pomocí konidií nebo pohlavně askosporami. *Botrytis* je v lesnictví škodlivá hlavně v školkařských provozech. Vyskytuje se na jedli (*Abies*), smrku (*Picea*) i na introdukované tuji (*Thuja*) nebo douglasce (*Pseudotsuga*) a dalších.

Nové letorosty jsou ohroženy zvláště při chladném a vlhkém počasí a na zastíněných a vlhkých stanovištích (Nienhaus a kol. 1998). Plíseň šedá napadá jedno ze základních rostlinných pletiv, tzv. chlrenchym (asimilační parenchym). Poruchy chlrenchymu téměř vždy souvisejí se změnami zbarvení (histochromatické, histonekrotické procesy) a typickými symptomy jsou skvrnitost, tečkovitost, kroužkovitost, panašování a antraknózy listů. Nejčastějším příznakem patogeneze je mokrá hniloba, kdy dochází k enzymatickému rozkladu střední lamely a hemicelulóz buněčné stěny (Sedlářová, Vintr 2004). Houba napadá primárně pouze jednotlivé výhony, avšak sekundárně může infikovat výhony, které primárně poškodil pozdní mráz.

Ochranou proti plísni šedé je odstraňovat napadené části rostlin, v případě mladých výhonů můžeme použít povolený chemický postřik.

8.3 Dřevokazné houby

Z názvu je zřejmé, že houby rozkládají dřevní hmotu. Největší množství parazitických dřevokazných hub náleží k houbám stopkovýtrusým (*Basidiomycetes*) a jen menší část k houbám vřeckovýtrusým (*Ascomycetes*) (Černý 1989). Z této skupiny mají velký význam houby z čeledi chorošovitých, z nichž některé druhy rozkládají pouze živé dřevo, jiné rozkládají dřevo živé i mrtvé a některé druhy pouze mrtvé.

Skupinu dřevokazných hub dělíme na primární a sekundární. Primární dřevokazné houby nejčastěji infikují kořeny oslabených dřevin v místech poranění, mohou ale infikovat i kořeny zdravé (neporaněné). Sekundární dřevokazné houby infikují dřeviny mechanicky poraněné na větvích, kmenech, kořenech. Jejich hospodářský význam je menší ve srovnání s rozsahem hniloby způsobené primárními dřevokaznými houbami.

Tyto parazitické houby rozkládají dřevo svým specifickým enzymatickým aparátem až na jednotlivé cukry. Pro rozklad dřeva jsou důležité především exoenzymy (Černý 1989). Mezi tyto enzymy patří celulóza a celobióza. Podle toho jakým způsobem houby rozkládají dřevo, je dělíme na lignivorní a celulozovorní.

Celulozovorní houby rozkládají pouze celulózu. Nejprve napadené dřevo žloutne, až hnědne, to je způsobeno uvolňovaným ligninem. V další fázi postupně ubývá na

objemu i hmotnosti. Celulozovorní houby způsobují tzv. destrukční rozklad dřeva. V konečné fázi rozkladu je dřevo červenohnědé nebo hnědé (Černý 1989).

Lignivorní houby rozkládají jak celulózu, tak lignin. V první fázi rozkladu dřevo většinou světlá, ale některé houbové infekce způsobují přechodné tmavnutí. Vyhnílé dřevo bývá ohraničeno černým nebo hnědým asi centimetrovým pruhem. Mnoho druhů parazitických dřevokazných hub působí voštinovou hnilobu dřeva. V těchto případech začíná rozklad v jarním dřevě letokruhů, kde postupně vznikají dvůrky (Černý 1989).

8.4 Celulóza, hemicelulóza, lignin a mykochitin

Celulóza (buničina) je homogenní polysacharid obecného vzorce $(C_6H_{10}O_5)_n$, kde n je počet glukosových jednotek dosahující až hodnoty 12 000. Celulóza je nerozpustná ve vodě a zaujímá téměř 50 % hmoty dřeva. Molekuly celulózy vytvářejí mikrofibrily, v nichž jsou polysacharidy vzájemně spojeny vodíkovými vazbami. Nejtěsnějším uspořádáním vznikají krystalické oblasti celulózy. V nich je lokalizováno 70 % celkové celulózy. Části celulózy mohou mít amorfní charakter a v těchto oblastech se soustřeďuje většina přítomné vlhkosti (Zámstný, Kurc 2011). Slabší kyselou hydrolyzou tvoří celobiózu, při úplné se tvoří glukóza. Téměř čistou celulózu poskytují trichomy z osemení bavlníku (*Gossypium* sp.) (Nováček 1990).

Hemicelulóza je složena z více druhů monomerních jednotek, ale její polymerační stupeň je nižší, okolo 200 jednotek. Monomerní jednotky jsou tvořeny hlavně různými monosacharidy a zbytky glukuronové či galakturonové kyseliny. Hemicelulóza je stejně jako celulóza obsažena ve stavebním materiálu buněk, na rozdíl od celulózy je rozpustná ve zředěných roztocích bázi (Zámstný, Kurc 2011).

Lignin je makromolekula polyfenolického charakteru. Základními stavebními jednotkami jsou hydroxy- a methoxy- substituované fenylypropanové deriváty. Lignin je odpovědný za pevnost a tuhost dřeva (Zámstný, Kurc 2011).

Mykochitin má podobnou stavbu jako celulóza. Je však tvořen glykosidně vázaným N-acetyl-D-glukózaminem. Do systému jsou včleněny glukany nebo galaktomanany. Tvoří hlavní součást buněčných stěn většiny hub, a proto se mu říká „houbová celulóza“ (Nováček 1990).

8.5 Rozšiřování dřevokazných hub

Na velké vzdálenosti se dřevokazné houby převážně šíří pomocí vzduchu (větru) sporami (výtrusy), ty jsou například u vřeckovýtrusých hub vystřelovány do vzduchu z vřecek. U stopkovýtrusých jsou spory uvolňovány z basidií.

Vzduch ale není jediné prostředí, ve kterém se mohou dřevokazné houby šířit. Dalším vhodným prostředím je půda, ve které se velmi často šíří houby, které způsobují hniloby kořenů a báze kmenů. K rozšiřování slouží např. *rizomorfy* václavky smrkové (*Armillaria ostoyae*).

8.6 Příklady dřevokazných hub

1. Václavka smrková (*Armillaria ostoyae*), kterou řadíme mezi houby stopkovýtrusé (*Basidiomycetes*) do řádu *Agaricales*. Napadá nejčastěji kořeny a bazální části kmene. Mezi stromy se šíří pod zemí, ale i pod kůrou pomocí *rhizomorf* (kořenům podobných útvarů). Značné škody působí václavka v porostech, kde smrk není původní. Houba vytváří kloboukaté 4-15 cm velké, medově žluté plodnice pokryté hnědými až černými šupinami.

Na semenáčích se infekce projevuje odumíráním, uhnílymi kořínky, roněním pryskyřice na kořenovém krčku. Touto terpenoidní látkou napadený jedinec reaguje na patogena. Pod kůrou a na bázi kmínku se vyskytuje bílý houbový povlak tzv. *syroccium*. V dospívajících i starších porostech je projev napadení velmi podobný. Zpočátku dochází, ke zkracování přírůstu nových letorostů, ke změně jejich zbarvení do světlejší šedozeleného odstínu, dále k postupnému zasychání, zhnědnutí a opadu jehličí (Uhlířová, Kapitola 2004). Také zde dochází k ronění pryskyřice, pod kůrou napadených smrků se objevuje bílé silně houbově vonící *syroccium*. Dalším výrazným znakem napadení je růst plodnic.

2. Pevník krvavějící (*Stereum sanguinolentum*) patří stejně jako václavka mezi houby stopkovýtrusé (*Basidiomycetes*).

Pevník nejprve osidluje pařezy, odumřelé větve a zbytky po těžbě, což lesu prospívá, avšak škody způsobuje ve velmi krátké době na vytěženém dřevě jehličnanů a infikuje i živé stromy (především smrky) v místě jejich poranění. Způsobuje u nich hnilobu dřeva, která se v kmenech stromů velmi rychle šíří. Houba vytváří vlnovitě zprohýbané 1-5 cm velké kloboučky s bílými okraji. Na povrchu jsou vláknitě chlupaté, přilehlé, ve stáří olysalé, šedobílé s tmavšími pásy. Hymenium je světle

šedé nebo nahnědlé s fialovým nádechem, hladké až vrásčité, při poranění se krvavě zbarvuje (Černý 1989).

Zajímavostí, kterou popsal Cartwright (1938) je symbióza pevníku s pilořitkou velkou (*Urocerus gigas*). Pilořítka při kladení vajíček do poraněných, odumírajících anebo čerstvě pokácených stromů současně infikuje dřevo podhoubím nebo bazidiosporami pevníku krvavějícího. Pevník krvavějící byl mnohokrát izolován ze dřeva, které obklopuje chodby larev i kanálky vytvořené kladélkem a také ze žláz, které jsou na bázi kladélka pilořítky velké (Černý 1989).

8.7 Onemocnění asimilačních orgánů způsobené houbami

a) Sypavky

Tento patogen způsobuje onemocnění asimilačních orgánů (jehlic) jehličnatých dřevin. Napadené jehličí hnědne a vytváří se na něm plodná stádia hub, tím se zmenšuje listová plocha po příjem světla, a je tak ovlivněn průběh fotosyntézy. V rostlině je omezena přeměna sluneční energie na energii chemických vazeb, díky tomu rostlina slábne a odumírá. Vývoj sypavek je zakončen na opadaném jehličí ležícím na zemi.

Velmi významné jsou sypavky na borovici, které působí škody především ve školkařských provozech, jsou to například: *Lophodermium pinastri*, *Lophodermium seditiosum*, *Mycosphaerella pini*, *Mycosphaerella dearnessii* a další. Mezi nejznámější sypavky na smrku patří: *Lophodermium piceae*, *Lirula macrospora*. Na introdukovaných dřevinách se sypavky vyskutují např. na douglasce tisolisté (*Pseudotsuga menziesii*) a jedná se o sypavku *Rhabdocline pseudotsugae* nebo *Phaeocryptopus gaumannii*, jejímž potenciálním původcem může být houba rodu *Rhizosphaera* (obr. 6, 7). Vejmutovku napadá již zmíněná *Mycosphaerella pini*.



Obr. 6 a obr. 7 Jehlice napadené houbou rodu *Rhizosphaera* potenciální původce sypavky

b) Rzi

Rzi (*Uredinales*) jsou většinou dvoudomé (*dioecické*) stopkovýtrusé houby. Způsobují velké škody na borovici, smrku, introdukované douglasce a dalších stromech. Jehličí napadené rzí hnědne (reziví), tím se zmenšuje plocha pro příjem sluneční energie (je ovlivněna fotosyntéza), strom proto slábne, jehličí opadává a nakonec jedinec hyne. Infikované bývají často i větve i kmeny, na kterých se vytváří zduření, docházet může i k popraskání a prosmolení kůry. Pryskyřice, jsou látky obsahující terpeny, které stromy vylučují v důsledku poškození kůry nebo dřeva. Vznikají ve vyměšovacích pletivech - pryskyřičných kanálcích (nádržky schizogenního původu), nacházejících se mezi felogénem (*perikambiem*) a kůrou (*kortexem*). Látky, které jsou rostlinou vytvořené metabolickou činností, se nazývají fyziologické pryskyřice. Patologické produkty hromadící se na poraněných částech rostliny jsou patologické pryskyřice (Nováček 1990). Zajímavostí je tzv. benzoová pryskyřice, která je patologický produkt stromů/ keřů rodu sturač (*Styrax* sp.) rostoucí ve východní Asii a Jižní Americe (Nováček 1990).

Příkladem rzi může být velmi známá *Pucciniastrum epilobii* (rez vrbková)-dvoudomá rez, napadající všechna věková stadia jedlí. Větší riziko napadení bývá v mlazinách, kde může způsobit značné škody. Ovšem největším rizikem jsou vlhká stanoviště s výskytem druhého hostitele (vrbky). Na jaře a začátkem léta můžeme na nejmladších jehlicích pozorovat nápadná, bělavá až žlutavá, měchýřkovitě až tužkovitě utvářená ložiska rzi, po protržení uvolňující jarní výtrusy - aeciospory,

kteří infikují druhého hostitele - vrbku úzkolistou, na níž rez pokračuje ve vývoji. Silně napadené jehlice zasychají, zhnědnou a ještě toho roku opadnou (Uhlířová, Kapitola 2004). Rzí napadající borovici vejmutovku (introdukovaná dřevina), je velmi známá rez vejmutovková (*Cronartium ribicola*).

c) Listová skvrnitost

Houby, které napadají listnaté stromy a způsobují různě barevné, většinou nepravidelné skvrny na listech. Napadené pletivo nekrotizuje, v některých případech vypadává a v listech se objevují otvory (Veser 2005). Patogen může způsobovat velmi silný opad, při předčasném opadu listů, dochází ke špatnému vyžrávání výhonů. Příkladem tohoto patogenu může být *Rhytisma acerinum*. V létě se objevují na listech světlé, do žluta zbarvené skvrny a v nich postupně černé tečky, které se zvětšují a vzájemně srůstají ve velkou černou skvrnu - strom s pyknidami. Teleomorfní stádium se vyvíjí až na opadaných listech přes zimu. Na jaře dochází k infekci vyrašených listů askosporami z plodniček (apotecií) vyrůstajících přes zimu na opadaném infikovaném listí (Uhlířová, Kapitola 2004).

8.8 Tracheomykózní onemocnění

Tracheomykózní nebo též cévní onemocnění způsobují houby rodu *Ophiostoma*. Jedná se o velmi závažné onemocnění, při kterém dochází k ucpaní vodivých pletiv myceliem hub. Stromy postupně prosychají, dochází k žloutnutí, hnědnutí listů, které ale neopadává. Typické je také sekundární větvení, objevující se na kmeni nebo silných větvích. Ztráta asimilačních orgánů v koruně způsobí, že ze spících pupenů vyrazí nové výhony, těmi strom na onemocnění reaguje. Nejčastěji jsou napadány jilmů (*Ulmus* sp.) houbou *Ophiostoma nov - ulmi*, která způsobuje nemoc zvanou grafioza jilmů. Původce onemocnění přenášejí z onemocnělých jilmů na zdravé většinou kůrovci při úživném žiru na zdravých jilmech, zejména bělokaz jilmový (*Scolytus scolytus*) a bělokaz pruhovaný (*Scolytus multistriatus*) (Uhlířová, Kapitola, 2004). Tracheomykózou mohou trpět i duby (*Quercus* sp.). Na nich bylo nalezeno okolo 20 druhů ophiostomálních hub, avšak žádný z nalezených druhů nemá úzkou vazbu na kůrovce bělokaza dubového (*Scolytus intricatus*). Na dubech byly zaznamenány nejčastěji druhy - *O. piceae*, *O. quercii*, *O. grandicarpum*, *O. stenoceras* a *O. prolifera*. Největší pozornost je věnována komplexu druhů *O. piceae*, který zahrnuje morfologicky od sebe vzájemně obtížně odlišitelné druhy - *O. piceae*

(žijící především na jehličnanech) a *O. quercii* (žijící především na listnáčích). Vůči zdravým dubům působí tato mikroskopická houba jako nepatogenní nebo slabě patogenní, ale v případě oslabení těchto dřevin nedostatkem vody se může projevit jako silnější patogen (Novotný 2003). K rozšíření tohoto onemocnění došlo v roce 2016 právě kvůli nedostatku vody. V našich podmínkách je ohrožen především dub letní (*Quercus robur*) vysazovaný na nevhodných stanovištích.

8.9 Rakovina větví a kmenů způsobená houbami

Rakovina buku - původcem jsou hlívenky rodu *Nectria*. Místem vstupu infekce bývá poraněná kůra, ale i odumřelé spodní větve. Jedním z prvních příznaků je právě odumírající, vpadlá kůra a lýko, na kterých se vytvářejí konidie, později teleomorfní načervenalé kulovité plodničky. Houba dál proniká živým pletivem, ucpává cévní svazky a vylučuje toxiny, které způsobují hnědnutí dřeva a odumírání výhonů (Veser 2005). Rakovinný útvar vzniká opětovným napadáním hojivého pletiva.



Obr. 8 Napadení houbou rodu *Nectria*

Rakovina modřínu - původcem onemocnění je *Lachnellula willkommi* (brvenka modřínová), která žije spíše saprofytně. Může ale parazitovat na živých, většinou oslabených modříních pěstovaných na nevhodných stanovištích. Opět i zde infekce začíná v místech primárního poškození.

Nádory nemusí být způsobeny pouze houbami, příčinou mohou být např. bakterie nebo mechanické poškození.



Obr. 9 Boulovitost



Obr. 10 Boulovitost břízy

9. Pozitivně působící houby

9.1 Mykorhizní symbiózy

Mykorhizy jsou aktivně žijící součástí půdní populace a mají vzhledem ke své stavbě a fyziologii mnoho společných vlastností jak s kořeny rostlin, tak i s půdními mikroorganismy (Mejstřík 1988).

Různé druhy mykorhiz jsou tím zcela převládajícím orgánem rostlin, který zajišťuje jejich minerální výživu (Mejstřík 1988). Rhizosféra a povrch mykorhizních kořenů jsou místa s vysokou metabolickou aktivitou, která jsou osídlena ohromným množstvím mikroorganismů. Rhizosférické společenstvo významným způsobem ovlivňuje absorpci minerálních živin rostlinnými kořeny. Součástí tohoto společenstva jsou i mykorhizy (Mejstřík 1988). Kořeny s mykorhizou přijímají lépe fosfor, minerální látky v hyfovém plášti kumulují a jsou odolnější vůči konkurenci na rozdíl od kořenů bez mykorhiz. Běžně můžeme pozorovat, že kořenový systém jednoho druhu rostliny může být kolonizován různými druhy mykorhizních hub současně (Mejstřík 1988). Téměř 90% biomasy mykorhizních kořenů se rozprostírá v nejvrchnější 15 cm vrstvě půdy, bohaté na odpad a organické látky. V této svrchní vrstvě dochází k nejrychlejšímu kolísání pH a během posledních desetiletí se zde především ohromně zvýšila koncentrace některých toxických mikroelementů. Se stoupajícím okyselením půd se uvolňují dosud nepohyblivé a těžko přijatelné sloučeniny, nahromaděné v této vrstvě. Jsou to především sloučeniny olova, mědi, kadmia, zinku, hliníku, ale i jiných kovů, které působí toxicky na mykorhizy. S odumíráním mykorhiz dochází i ke zhoršené a nedostatečné výživě stromů a takto oslabené porosty jsou mnohem méně odolné proti vlivu polutantů i jiných stresů, jako je vliv sucha, nízkých teplot apod. (Mejstřík 1988).

Mykorhizu dělíme do dvou skupin, a to na ektomykorhizu a endomykorhizu. V rostlinné říši převládá ENM a pouze asi 3% vyšších rostlin vytváří EKM. Některé druhy rostlin mohou vytvářet jak EKM, tak i ENM (Mejstřík 1988).

9.2 Ektomykorhiza (EKM a rostlinné kořeny)

Rostlinné kořeny mají základní čtyři části:

- a) kořenová čepička
- b) zóna apikálního meristému
- c) zóna kořenového vlášení
- d) zóna vývojově ukončená

Zóna kořenového vlášení je oblast, ve které probíhá nejintenzivnější příjem živin. EKM kořeny nemají kořenové vlášení, ale v této zóně je EKM symbióza v optimální funkční činnosti (Mejstřík 1988).

Kořeny stromů a keřů můžeme rozdělit do dvou skupin:

1. Kořeny s potenciálně omezeným růstem do délky.
2. Kořeny s omezeným růstem a omezenou životností tzv. kořeny heterorhizní, tento typ krátkých kořenů je velmi častý u rostlin vytvářející EKM.

Všechny krátké kořeny rostou jen po určité období, během kterého jsou infikovány mykorhizní houbou, a téměř celý kořenový systém se stává mykorhizní. Na povrchu krátkých, mykorhizní houbou infikovaných, kořínků se vytváří hyfový plášť, růst kořínků se zpomalí a dochází k jejich větvení. Vytváří se systém hroznovitého a jiného větvení (Mejstřík 1988). Mezi další druhy větvení patří vidličnaté, dichotomické (*Pinus*), klubičkovité. Charakteristické větvení má buk lesní (*Fagus sylvatica*).

Ektomykorhizy nemají dlouhou životnost a po jejich odumření organická hmota zůstává v půdě. Množství organické hmoty, kterým je půda obohacena po odumření ektomykorhiz, činí na 1 ha borového lesa (stáří 50 let) za jeden rok 15 500 kg (Mejstřík 1988).

9.3 Struktura a vývoj ektomykorhiz

Ektomykorhizní struktury se skládají z kořene hostitelské rostliny, hyfového pláště, Hartigovy sítě, hyf a hyfových svazků (extramatrikálních).

Nejprve rostliny produkují svými kořeny látky, kterými stimulují mykorhizní houby, díky tomu dochází k přímému navázání mezi houbou a hostitelem. Poté houba vytváří jemnou hyfovou síť, přitom rostlina stále produkuje stimulační látky. Probíhá příprava houbové struktury, která je nezbytná k infekci rostlin. V další fázi pronikají hyfy do kořene (mezibuněčných prostor, kořenové kůry). Dále dochází k rozvoji Hartigovy sítě a následně k tvorbě hyfového pláště. Poté spolu rostlina a mykorhizní systém soutěží, tím dojde ke zpomalení růstu kořínků. Pokud houbě nic nebrání, prorostou hyfy do všech mezibuněčných prostor. Mezi houbou a rostlinou vznikne rovnovážný vztah a veškerý příjem živin probíhá přes hyfy. V konečné fázi odumírají buňky kořenové kůry, mykorhiza je bez příjmu sacharidů a její enzymatický systém není pod kontrolou. Houba odumírá, ale střed kořene zůstává živý.

Příkladem ektomykorhiz je *Piloderma fallax* náležící do rodu *Piloderma* a čeledi *Atheliaceae*. Vyskytuje se na jehličnatých stromech např. na introdukované douglase tisolisté (*Pseudotsuga menziesii*), ale i listnatých starších stromech. Tato ektomykorhiza je dobře rozpoznatelná díky žlutému vláknitému myceliu.

9.4 Endomykorhiza

Pro tento druh mykorrhizy je typické rozrůstání hyf v inter- a intracelulárních prostorech a tvorba extramatrikálního mycelia (Mejstřík 1988). Více než 90% vyšších rostlin vstupuje s různými druhy hub do tohoto typu symbiózy (Mejstřík 1988).

Průběh:

K infekci kořenů dochází pomocí inokule přítomného v půdě ve formě spor nebo mycelia. Z klíčící spóry vyrůstá jeden nebo několik klíčících vaků a vytváří se mycelium, které je schopno proniknout do buněk kořene (Mejstřík 1988). Po proniknutí hyf do inter- a intracelulárních prostor se v kořenových buňkách vytváří

keříčkovité útvary arbuskule a měchýřkovité útvary vesikule, které mají zásobní funkci. Proto je tento druh mykorrhizy též nazývaný arbuskulární mykorrhiza.

Na rozdíl od EKM se u ENM nevytváří na povrchu kořínků hyfový plášť, nedochází k morfologickým změnám ve stavbě kořínků a je zachováno kořenové vlášení. Dalším charakteristickým znakem pro ENM je, trvalé spojení vnějšího (extramatrikální) mycelia s vnitřím (intramatrikálním) myceliem.

Symbióza:

Pro ENM je velmi důležitý vzájemný vztah s kořeny vyšších rostlin, bez nich se ENM nemůže dál vyvíjet a růst. Pro rostliny není tento vzájemný vztah nezbytný, dokážou se vyvíjet a růst i bez ENM.

Rostlina tedy poskytuje houbě organické látky, především sacharidy, a houba naopak hostiteli pomáhá přijímat větší množství fosforu a stimulovat růst rostliny, jestliže je v půdě nižší výskyt dostupného fosforu.

10. Parazitické rostliny

Škody rostlinám nemusí působit jenom houby, bakterie či viry. Parazitovat na rostlinách mohou i jiné vyšší rostliny jako je jmelí bílé (*Viscum album*), vyskytující se na borovici (*Pinus* sp.), jedli (*Abies* sp.), lípě (*Tilia* sp.), javoru (*Acer* sp.) a řadě dalších. Jedná se o poloparazitickou stále zelenou rostlinu. Svého hostitele napadá tak, že klíčící semeno přilne pomocí terčíku ke kůře a pronikne rhizoidy do pletiv, odkud odebírá vodu a minerální látky. V místě infekce se vytvoří nádorovité zduření. Při silné infekci může dojít i k odumření napadeného jedince.

Stejně škody může napáchat také ochmet evropský (*Loranthus europaeus*), jehož životní cyklus je velmi podobný životnímu cyklu jmelí. Rozdíl je pouze v tom, že klíčící semeno svými rhizoidy vniká přímo do dřeva. Infikuje spíše tenčí větve a vytváří na nich nádorovité zduřeniny a v důsledku toho hostitel usychá. U nás se ochmet vyskytuje především na dubech. Nejčastěji napadá přestárlé porosty nebo jedince rostoucí na horších (chudších) stanovištích.

11. Epifyty

Kromě parazitických a poloparazitických rostlin, existují i organismy, které ze stromů nečerpají žádné látky, pouze na nich pasivně rostou. Jedná se o tzv. epifyty, kterými jsou mechorosty např. rokyt cypřišovitý (*Hypnum cupressiforme*), lišejníky např. terčovník zední (*Xanthoria parietina*) nebo terčovka bublinatá (*Hypogymnia physodes*), dále popínavé rostliny jako jsou břečťan popínavý (*Hedera helix*) nebo plamének plotní (*Clematis vitalba*) a méně často i kaprad'orosty. V tropických podmínkách se jedná především o orchideje, např. *Dendrobium chrysantum* a tilandsie (*Tillandsia*) (Bláha a kol 2008).



Obr. 11 Lišejník terčovník zední (*Xanthoria parietina*)

Obr. 12 Lišejník terčovka bublinatá (*Hypogymnia physodes*)

Vzájemné soužití organismů, výhodné pro jednoho z rostlinných partnerů (komezála), aniž by byla druhá populace (hostitel) ovlivněna, se nazývá komenzalizmus. Klasickou ukázkou tohoto vztahu mezi rostlinami je již zmíněný břečťan popínavý (*Hedera helix*) na stromech. Komenzalizmus může však přecházet, třeba jen v individuálních případech, i k jednostranně nevýhodnému soužití mezi rostlinami. Tato situace nastává většinou při přemnožení komezála, který dříve v malém počtu neškodil, ale ve velkém množství již svého hostitele obtěžuje (Bláha a kol 2008).

12. Hmyz

Insecta (hmyz) patří mezi živočichy bezobratlé, kmen členovců. Je charakteristický svým tělem, které má zřetelně rozlišené na tři základní celky: hlavu (*caput*), hrud' (*thorax*), zadeček (*abdomen*).

Velké množství hmyzích druhů má pro přírodu i pro člověka obrovský význam. Příkladem může být opylování, které udržuje druhovou diverzitu. Pro člověka pak včelí med a propolis využívaný ve zdravotnictví a potravinářství. Kromě hmyzu, který přírodě i člověku prospívá, existuje i řada druhů, které nám i přírodě škodí a právě těmito druhy se budeme zabývat.

12.1 Kalamitní škůdci

Vyhláška Ministerstva zemědělství č. 236/2000 Sb. (původně vyhláška č. 101/1996 Sb.) uvádí tyto kalamitní škůdce.

§ 3

Kalamitní škůdci

- (1) Kalamitními hmyzími škůdci jsou bekyně mniška, lýkožrout smrkový, lýkožrout lesklý, klikoroh borový, obaleč modřínový a ploskohřbetky (Vyhláška č. 236/2000 MZe).

Nově je v jednání novela této vyhlášky a snaha o zařazení lýkožrouta severského (*Ips duplicatus*) mezi kalamitní škůdce.

Kalamitní škůdci napadají jak zdravé, tak i oslabené stromy a způsobují změnu zbarvení a usychání asimilačních orgánů, řídnutí korun, poškození kmenů, kmínků, lýka, dřeva a nakonec odumírání napadených stromů.

Bekyně mniška (*Lymantria monacha*), ploskohřbetka smrková (*Cephalcia abietis*) a obaleč modřínový (*Zeiraphera diniana*) patří mezi listožravé druhy hmyzu. Škody způsobují larvy těchto druhů, postupným žírem. Díky tomu dochází k usychání asimilačních orgánů, řídnutí a změně zbarvení korun. Mezi hostitelské dřeviny bekyně patří borovice lesní (*Pinus sylvestris*), borovice černá (*Pinus nigra*), může napadat i listnaté stromy jako např. buk lesní (*Fagus sylvatica*), habr obecný

(*Carpinus betulus*). Smrk ztepilý (*Picea abies*) napadá bekyně mniška i ploskohřbetka smrková.

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) napadá smrky nad 60 let soustředěné do skupin a vytváří tzv. kůrovcové kolo. Lýkožrout lesklý (*Pityogenes chalcographus*) napadá spíše okraje mladších porostů nebo prosluněné mlaziny. Oba druhy patří mezi tzv. sekundární hmyzí škůdce. Živí se kůrou, lýkem nebo dřevem. Způsobují opad kůry z kmenů (typické hlavně pro *Ips typohraphus*), dále změnu zbarvení korun (žloutnutí, rezavění), ke kterému dochází po přerušení lýkové části vodivých pletiv (úhyn stromu).

Klikoroh borový (*Hylobius abietis*) škodí na sazenicích jehličnanů, především smrku a borovice žírem (dospělců) v kmínkové části. Zde ohlodávají kůru spolu s lýkem po celém obvodu kmínku, tzv. kroužkují (prstýnkují), tím přerušují tok asimilátů a rostlina hyne. Silný žír může probíhat i v korunách dospělých jehličnatých stromů nebo na jejich kořenech.

Ochrana proti hmyzím škůdcům: Vyhláška č. 101/1996 Sb., kterou se stanoví podrobnosti o opatřeních k ochraně lesa a vyhláška č. 236/2000 Sb., kterou se mění vyhláška č.101/1996 Sb.

§ 4

Ochrana lesa před hmyzími škůdci

- (1) Vzniku zvýšeného stavu hmyzích škůdců se předchází zejména odstraňováním materiálu vhodného pro rozmnožování hmyzích škůdců a soustavným vyhledáváním a včasným zpracováním všech napadených stromů, ošetřením lesních porostů, zjištěním výskytu a hubením škůdců.
- (2) Jestliže existuje nebezpečí vzniku kalamitního stavu, nebo tento stav již nastal, je vlastník lesa povinen provést bezodkladně taková opatření, která povedou k redukci škůdce pod kalamitní stav, k odstranění škod nebo zamezení dalšího šíření škůdce.
- (3) Veškeré polomy, vývraty a dříví atraktivní pro rozvoj škůdce vzniklé do 31. března musí být zpracovány nebo asanovány nejpozději do 31. května, v lesních, které alespoň částečně zasahují do polohy nad 600 m nadmořské výšky, do 30. června běžného roku. (Vyhláška č. 236/2000 MZe)



Obr. 13 Typický požerek lýkožrouta lesklého (*Pityogenes chalcographus*)

12.2 Poškození žírem

V předchozí kapitole jsme se zabývali kalamitními škůdci, kteří se vyskytují na jehličnatých stromech. Je však potřeba zmínit, že i listnaté stromy mohou být poškozeny žírem. Duby (*Quercus* sp.) jsou poškozovány žírem dospělých chroustů rodu *Melolontha*, např. larvy chrousta obecného (*Melolontha melolontha*) ožírají veškeré podzemní orgány rostliny a dospělí brouci chrousta působí škody žírem na asimilačních orgánech. Dále je dub poškozován žírem larev dřepčika dubového (*Altica quercetorum*) nebo žírem housenic pilatky např. rodu *Periclista*. Na buku (*Fagus* sp.) škodí pilatka lipová (*Caliroa annulipes*). Napadá spodní stranu listů, které pak hnědne a zasychá. Tento druh je polyfágní, takže ho lze nalézt na řadě dalších listnatých dřevin. Jasan (*Fraxinus* sp.) napadá pilatka jasanová (*Tomostethus nigritus*), která ožírá listy až po hlavní žilku. Bříza (*Betulas* sp.) bývá poškozena žírem larev mandelinkovitých např. bázlivce vrbového (*Lochmaea capraea*), listy břízy jsou skeletovány a děrovány.

Při silných poškozeních žírem, jsou fyziologické dopady obrovské. Rostliny přijdou o velké množství listů a uprostřed léta se snaží znovu obrazit. Listnaté stromy jsou schopny svůj asimilační aparát obnovit. U jehličnatých dřevin může být postupná ztráta asimilačního aparátu kompenzována aktivací spících pupenů na kmeni.

12.3 Savý hmyz

Změny zbarvení asimilačních orgánů a deformaci jehlic mohou působit různé druhy savého hmyzu, jako např. slivuška smrková (*Oligonychus ununguis*), mšice smrková (*Elatobium abietinum*), které škodí hlavně ve smrkových porostech. Hálky, kulovité útvary na výhonech, které vznikají v důsledku sání, způsobují především druhy rodu *Adelgidae* (korovnicovití), např: korovnice pupenová (*Adelges laricis*), korovnice smrková (*Sacchiphantes abietis*) nebo korovnice zelená (*Sacchiphantes viridis*), která začíná svůj vývojový cyklus brzy na jaře sáním na bázi mladých výhonků smrku. Tam se záhy vytvoří výrazné zelené šišticovité hálky s červenou kresbou. Při silném výskytu mohou deformovat větvíčky (Kazda a kol. 2007). Korovnice vyskytující se na jedli je korovnice jedlová (*Dreyfusia piceae*) a korovnice kavkazská (*Dreyfusia normanniana*), která napadá mladé výhony bodavě savým ústrojím, které se od jiných ústních ústrojí liší tzv. stiletý (bodcovité orgány), které jsou tvořeny dvěma kanálky. Silnějším kanálkem jsou nasávány rostlinné šťávy sloužící jako potrava a slabším kanálkem dochází zároveň k vylučování sekretu ze slinných žláz. Tyto sekrety obsahující enzymy způsobují destrukci zasažených rostlinných buněk a vyvolávají typické příznaky poškození (Kazda a kol. 2007). Na rostlinách nejčastěji pozorujeme změnu tvaru (deformace) nebo barvy rostlinných pletiv. Některá pletiva po sání žloutnou, červenají nebo hnědnou. Změna tvaru v důsledku sání je způsobena toxickým účinkem výměšků ze slinných žláz škůdce, které způsobují porušení činnosti nebo odumření zasažených buněk rostlinných pletiv v okolí vpichu (Kazda a kol. 2007). Výsledkem je nerovnoměrný růst pletiv projevující se borcením, kadeřením, zkroucením, zánikem vzrostného vrcholu a následně druhotným větvením. Typická jsou i bílá vlákna vylučovaná mšicemi, vyskytující se na kmenech a větvích.



Obr. 14 Napadení smrku ztepilého (Picea abies) mšicí

13. Ptáci

Velké škody mohou v lesnictví způsobovat ptáci z čeledi datlovitých (*Picidae*), nejčastěji datel černý (*Dryocopus martius*). Tento druh šplhavce vyhledává potravu (mravence-dřevokazy) vytesáváním hlubokých otvorů v oddenkové části kmene. Poškozeny bývají starší okrajové stromy (Uhlířová, Kapitola 2004). Na jednu stranu stromům pomáhá zbavovat se dřevokazů, na druhou stranu jim škodí vytesanými hlubokými děrami a s tím spojeným přerušováním důležitých toků.

Dalším šplhavcem z čeledi datlovitých (*Picidae*) je strakapoud prostřední (*Dendrocoptes medius*), i když jeho potravu tvoří většinou menší členovci, na jaře může na stromech způsobovat škody tzv. kroužkováním, kdy hloubí drobné otvory v kůře a živí se mízou stromů.

14. Škody způsobené zvěří

Zvěř (obratlovci) mohou působit značné škody v kulturách, mlazinách ale i ve starších porostech. Lužní lesy mohou být poškozovány bobrem evropským (*Castor fiber*), patřící do řádu hlodavců (*Rodentia*). V ČR je bobr evropský chráněný. Živí se bylinami, ale také větvemi a lýkem. Opravdu velké škody působí před zimou, kdy pro stavbu hrází přehryzává tenčí stromy a celé je ničí. Jedná se zejména o topol, vrbu, jasan aj.

Stromy v kulturách, mlazinách i starších porostech jsou nejčastěji poškozeny okusem, ohryzem, vytloukáním a loupáním (letní ohryz).

Okus je okusování terminálních popř. bočních výhonů. Škody okusem působí zvěř srnčí, jelen evropský, daněk skvrnitý nebo muflon (dohromady tedy zvěř spárkatá). Rozsah okusu se v průběhu roku mění. Nejintenzivnější bývá v zimě, kdy je potravní nabídka vlivem sněhové pokrývky velmi omezena, a ke konci zimy se z tohoto důvodu často ještě stupňuje. Další období okusu přichází na jaře s rašením nových letorostů (Uhlířová, Kapitola 2004).

Ohryz je ohryzávání kůry kmínků, (hraboš polní, zajíc polní), kmenů (jelen evropský, muflon, sika východní) nebo kořenů (hryzec vodní). Nejčastěji bývá poškozována kůra a lýko v době vegetačního klidu, kdy neproudí míza. Naproti tomu ve vegetační době, kdy je míza v oběhu, dochází k loupání (letní ohryz), (Uhlířová, Kapitola 2004), kdy je kůra i s lýkem v delších pruzích odlupována od kmene.

Poškození kůry zahrnuje i tzv. vytloukání, což je zbavování se kůže („lýčí“) z nově se vytvářejících parohů o kmínky mladých stromů (Uhlířová, Kapitola 2004).

Tab. 1 Celkové škody způsobené zvěří ve vybraných krajích v období 2012-2016 (v tis. Kč) (Zelená zpráva 2016)

Kraj	2012	2013	2014	2015	2016
Středočeský	1 752	2 345	1 802	2 240	2 541
Liberecký	615	846	778	998	1 631
Ústecký	2 844	3 484	6 007	4 008	5 440
Jihomoravský	3 103	3 078	3 627	7 740	3 637

Tab. 2 Celkové škody v ČR způsobené zvěří v období 2012-2016 (v tis. Kč) (Zelená zpráva 2016)

	2012	2013	2014	2015	2016
Česká republika	24 976	29 250	26 935	33 600	33 106

14.1 Srnčí zvěř

Srnčí je v ČR velmi rozšířena. Patří do čeledi jelenovitých (*Cervidae*). Tento sudokopytník je označován za „potravního specialistu“ tedy tzv. okusovače, má poměrně malý bachor, a proto potřebuje energeticky bohatší stravu než např. jelení zvěř (Engesser 2015). Srnčí je ideálně přizpůsobena biotopům s okrajovými pásy poskytujícími kryt, jakými jsou houštiny, okraje lesů, remízky a mlaziny v lese (Engesser 2015).

Škody způsobené okusem terminálních pupenů sahají do výšky zhruba 1,30 m (výška pastvení), při mimořádné sněhové pokrývce i výše. Srnčí zvěř okusuje, popřípadě spásá rostliny ve stádiu semenáčku. Velmi negativně působí především na jedli, kterou vytahuje z půdy a celou ji ničí. Okusuje také malé modříny, duby či jeřáby. Při okusu postranních výhonů má celá rostlina menší vzrůst, chybí jí postranní větve a bývá poté často poškozována vytloukáním, protože se srnce snadno dostává ke kmínku. Škody, které zvěř působí vytloukáním, jsou patrné u stromků vysokých minimálně 40 cm. Problematické je u škod vytloukáním to, že určité druhy, jako jsou douglaska a jedle, jsou takto poškozovány ještě v mlazinách (Engesser 2015).

15. Aktuální choroby domácích a introdukovaných dřevin

Velmi závažné onemocnění postihující jasaný v celé střední Evropě způsobuje houba *Chalara fraxinea*. Poprvé se objevila v Polsku v 90. letech a rychle se rozšířila do většiny východních, středních a severních evropských zemí (Pautasso a kol. 2013). Například v Rakousku byla tato nemoc poprvé pozorována v roce 2005 a v roce 2007 byla izolována z mladých stromů jasanu ztepilého (*Fraxinus excelsior*). Původcem choroby je askomycet *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, což je teleomorfní stádium houby *Chalara fraxinea* (anamorfa), který byl nedávno popsán jako nový druh (Pautasso a kol. 2013). Patogen napadá jasaný všech věkových tříd, především druhy *F. excelsior*, *F. angustifolia* a na Slovinsku byl patogen zjištěn na *F. americana*. Houba prorůstá svým myceliem do dřeva hostitele, kde dochází k odumírání kambia, prorůstá dále dřevní částí, která rovněž odumírá, na dřevě jsou patrné nekrózy, které postupují ve směru transpiračním i asimilačním (Košťálová, Sázelová 2010).

Napadení se projevuje chřadnutím stromů, zasychání a odumírání jednoletých letorostů, větví, výhonů, rozvoj korních nekroz, kroucení a zasychání listů, tvorba sekundárního větvení, nejčastěji z hlavního kmene nebo silnějších větví, typické je i šedé zbarvení dřeva. Patogen se šíří askosporami (větrem) nebo lepkavými konidii. Prevencí proti této chorobě mohou být péstební opatření jako je odstraňování nakažených výhonů. Chemická ochrana nebyla dosud uspokojivě vyřešena.

Další závažnou chorobu způsobuje houba *Geosmithia morbida*, na ořechu černém (*Juglans nigra*). Napadat může ale i *J. californica* nebo *J. hindsii*. *J. regia* napadá spíše vzácně. Poprvé se tato choroba objevila ve Spojených státech v 90. letech, ke konci roku 2013 byl nahlášen výskyt *Geosmithia morbida* v severovýchodní Itálii. Houba žije symbioticky s *Pityophthorus juglandis*, patřící do řádu *Coleoptera*, podčeleď *Scolytinae*. Jedná se o červenohnědého brouka s velikostí cca 1,8-2 mm. Předpokládá se, že tyto brouci inokulují (přenášejí) *G. morbida* do floému během výstavby krmmých nebo reprodukčních komůrek. První příznaky onemocnění jsou zažloutlé a zvlněné listy, odumírání větví, chřadnutí korun, tmavé skvrny okolo vstupních a výletových otvorů *Pityophthorus juglandis* (lýkožrout), šedé až hnědé zbarvení floému, nekrózy na větvích a kmene. Při silné nákaze mohou být stromy

usmrceny během 3- 4 let od nástupu příznaků. *Geosmithia morbida* a *Pityophthorus juglandis* jsou nyní přidány do seznamu EPPO A2 (European and Mediterranean Plant Protection Organization) česky (Evropská a středomořská organizace na ochranu rostlin).

15.1 Karanténní škůdci

Karanténní škodlivé organismy rostlin jsou organismy, které je zakázáno zavlékat a rozšiřovat do chráněných zón (dle vyhlášky č. 215/2008 Sb.). Na tyto škodlivé organismy se vztahuje ohlašovací povinnost. Patří sem například:

Bejlmorka *Aschistonyx* sp.

Tato bejlmorka škodí na jalovcích v Japonsku. V Evropě dosud nebyla zjištěna. Druh je řazen mezi karanténní škodlivé organismy pro EU (směrnice Rady 2000/29/ES, vyhláška č. 215/2008 Sb.), pokud se vyskytuje na rostlinách jalovců z neevropských zemí. Jediným známým hostitelem bejlmorky je jalovec čínský (*Juniperus chinensis*), na němž bejlmorka vytváří pupenové háčky. Silnější napadení má za následek hnědnutí a usychání větviček. Zduřelé, v háčky přeměněné pupeny jsou zvláště nápadné na bonsajích jalovců (SRS 2011).

Drobný motýl napadající trnovník akát (*Robinia pseudoacacia*) a vyskytující se na Slovensku a v jiných evropských zemí je klíněnka akátová (*Phyllonorycter robiniella*). Samička klíněnky klade na spodní stranu listů v blízkosti bočních žilek vajíčka. Po vylíhnutí se housenky zavrtávají do parenchymatických pletiv, kde zahájí žír (Novotný a kol. 2000). Na listech vznikají typické bílé skvrny, v důsledku toho dochází k předčasnému opadu listů. Fyziologické procesy ovlivněné klíněnkou jsou: zhoršení průběhu přeměny látek (fotosyntézy), zhoršení regenerační schopnosti a zásobní i vyživovací funkce.

Výsledná zhodnocení

Stres rostlin je vyvoláván velkou řadou rušivých činitelů a to buď, abiotických nebo biotických. V této práci jsem se zabývala především biotickými stresory, jako jsou viry, například TMV virus, který zabraňuje vývoji chloroplastů, bakterie, jako *Xylella fastidiosa*, která může ucpat vodivá pletiva ovocných dřevin, dále také houby, z nich velmi známá václavka smrková (*Armillaria ostoyae*), nebo poloparazitické rostliny (jmelí bílé), hmyz, zvěř aj. Tyto biotické faktory, které na rostlinu působí, jsou velmi často vyvolány primárním abiotickým faktorem, je tedy zřejmé, že abiotičtí a biotičtí činitelé, spolu velmi úzce souvisejí. Pokud jsou stromy stresované např. změnou klimatu – déletrvajícím teplým, suchým počasím a nízkou sněhovou pokrývkou, může dojít k přemnožení hmyzího škůdce, který oslabený strom snadno napadne. V důsledku žíru až holožírů je strom dále stresovaný úbytkem asimilačních orgánů (defoliací). I přes veškerá rostlinná obranná opatření (př. rojení pryskyřice), napadený jedinec většinou hyne. Zda hlavní příčinou úhynu byl stres vyvolaný suchem, tedy nedostatkem vody a strom byl poté napaden podkorním hmyzem, je velmi obtížné určit. Prokázat souvislost je možné jen v případě monitoringu fyziologického stavu vybraných porostů spolu s entomologickým průzkumem. Ve fyziologickém průzkumu se používá měření transpiračního proudu = měření vodního režimu rostliny (transpirace = výpar), dále zjišťování indexu listové plochy = zjišťování parametrů listové plochy. Dalším způsobem fyziologického průzkumu je měření vodního potenciálu. Tato metoda měří vodní status rostliny např. metodou rosného bodu nebo tlakovou metodou, kdy nejčastěji bývá plynem stlačován asimilační orgán rostliny.

Abiotických spouštěčů stresu je nepřehledně mnoho. Příkladem mohou být dřeviny, které primárně poškodil pozdní mráz. Takto poškozené jedince snadno napadají houby jako plíseň šedá (*Botrytis cinerea*) nebo hlívenky rodu *Nectria*, která mohou za nádorovitost. Nádory však nemusí být způsobeny pouze houbami, příčinou mohou být již zmiňované bakterie nebo mechanické poškození. Ovšem může to být i naopak, primárně mohou dřevinám škodit houby a strom je následně sekundárně poškozen pozdním mrazem.

Nedostatek živin v půdě nebo dokonce samotný věk rostlin je jedním z dalších abiotických stresových faktorů. Příkladem může být parazitizace přestárlých dubových porostů nebo jedinců rostoucích na chudších stanovištích ochmetem evropským (*Loranthus europaeus*). Tato poloparazitická rostlina infikuje tenčí větve a vytváří na nich nádorovité zduřeniny. V důsledku toho hostitel usychá.

Lachnellula willkommii (brvenka modřínová) je dalším patogenem, který může parazitovat na živých, většinou oslabených modříních pěstovaných na nevhodných stanovištích. Opět i zde infekce začíná v místech primárního poškození.

I když se rostliny často přizpůsobily vnějšímu prostředí a mají spoustu obranných mechanismů, mezi které patří mechanická bariéra (kutikula, trny, lepivé látky), ale také chemická obrana v podobě nestravitelných nebo nechutných látek, je jisté, že změnám klimatu (sucho, mráz, vysoké teploty) a růstovým podmínkám (chudá stanoviště) se bohužel neubrání.

Diskuze

Stres, ať už vyvolaný abiotickými činiteli nebo biotickými škůdci působí na rostlinu celý život. Rostliny se dokázaly na některé stresory adaptovat a u některých druhů se vyvinula i různá obranná opatření, jako již zmiňované trny, lepkavé látky, trichomy. Avšak změna klimatu, je jedním z abiotických činitelů, kterému se rostlina nedokáže ubránit. Je třeba zmínit, že klima se stále mění a to přirozeně, změnou sluneční aktivity, pohybem desek zemské kůry atd., ale také lidskou činností (produkce oxidu dusného, metanu, freonů).

Studie o rekonstrukci průměrných teplot severní polokoule (od roku 1400), provedená americkými vědci, byla založena na analýze vzorků z ledovců, letokruhů, sedimentů aj. a dokázala, že konec 20. století byl nejteplejší za posledních 600 let. Díky této klimatické změně – suché, teplé počasí (ČR hlavně rok 2014, 2015), dochází k přemnožení některých biotických hmyzích škůdců. Příkladem je lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), který na suchem oslabených stromech zahájí žír a většinou jej usmrtí. Za zmínku stojí také orkán Kyrill, který v roce 2007 způsobil polomy, zlomy, vývraty a vzniklo tak dříví atraktivní pro rozvoj kůrovce. Mezi abiotickými a biotickými vlivy je tedy velmi úzká spojitost.

Dalším závažným problémem, který způsobuje stres dřevin, je pěstování na nevhodném stanovišti (pro dřevinu nepřírozeném, nepůvodním). Zejména porosty 1. generace pěstované na zemědělských půdách bývají často velmi náchylné k napadení kořenovníkem (*Heterobasidion parviporum*). V ČR je kořenovík nejvíce rozšířený ve smrkových porostech, pěstovaných na nepůvodních lokalitách. Právě zemědělské půdy jsou dle mého názoru nevhodné k pěstování smrku (*Picea* sp.), ať už z hlediska reziduí v půdě, tak z hlediska živin. Velkou roli hraje také vodní režim dřeviny, pokud se na oglejených a střídavě zamokřovaných půdách upraví vodní režim, dochází ke snížení nárůstu nově infikovaných jedinců. Smrk pěstovaný mimo přirozené (původní) rozšíření, zejména živná stanoviště středních poloh, bývá kromě kořenovníku napadán i václavkou smrkovou (*Armillaria osoyae*). Nejzávažněji působí tento patogen při akutním průběhu onemocnění, který nastává většinou po fyziologickém oslabení smrku suchem (abiotickým faktorem). Myslím si, že při pěstování smrku (*Picea* sp.), je důležité brát v úvahu stanovištní podmínky dané dřeviny, zabráníme tak zbytečnému stresování jedince a rozšiřování škodlivého činitele (václavka, kořenovík).

Zajímavostí je také kloubnatka smrková (*Gemmamyces piceae*) v Krušných horách, která v této oblasti napadá masivně smrk pichlavý (*Picea pungens*). Zvláštností je, rozvoj kloubnatky, který nastal po odsiření zdejších továren a ustání kyselých dešťů, Do té doby, zde kloubnatka neměla vhodné podmínky pro svůj rozvoj. Smrky v Krušných horách jsou tedy v neustálém stresu. Nejprve byly oslabovány kyselými dešti (překyselení půd), po jejich výrazném zmírnění je začaly ohrožovat houby. Člověk v tomto případě ulevil smrku od kyselých dešťů, ale zároveň vytvořil vhodné prostředí pro rozvoj biotického škodlivého činitele.

Z tohoto vyplývá, že před změnou klimatu (abiotickým faktorem) a po oslabení, kdy jej napadne biotický škodlivý činitel se rostliny i přes veškerá obranná opatření, ubránit nedokážou.

Závěr

V předložené práci jsem se věnovala biotickému stresu u našich a introdukovaných dřevin. Působení jednotlivých škodlivých činitelů jako jsou viry, z nich například virus mozaiky tabáku (TMV), který napadá různé hostitele a způsobuje u nich odlišná onemocnění. Nejčastěji však zabraňuje vývoji chloroplastů a díky tomu rostliny zakrňují a na listech se jim tvoří typický mozaikový vzor. Kromě virů způsobují onemocnění dřevin také bakterie. Příkladem může být bakterie *Xylella fastidiosa*, která napadá ovocné stromy a vinnou révu. Tento patogen se rozšiřuje pomocí svého hmyzu (př. *Cicadellidae*). Fyziologii rostlin ovlivňuje tím, že ucpává vodivá pletiva a blokuje tak přístup vody a živin.

Houby jsou další skupinou biotických škodlivých činitelů, mezi které patří: houby napadající kořeny dřevin př. václavka smrková (*Armillaria ostoyae*), která je rozšířená hlavně ve smrkových porostech pěstovaných na nepůvodních stanovištích, především na živných půdách středních poloh.

Dále houby napadající asimilační orgány, sem patří např. rzi, sypavky nebo listové skvrnitosti. Tyto choroby způsobují dřevinám stres ze ztráty asimilačních orgánů, kdy se zmenší plocha pro příjem světelné energie a ovlivní se tak celkový průběh fotosyntézy.

Houby způsobující rakovinné útvary (opětovné napadání hojivého pletiva), je např. hlívenka rodu *Nectria*, která nemusí být primárním škůdcem dřeviny. Často tento patogen napadá stromy až po primárním poškození pozdním mrazem. Velmi vážné je také napadení houbou rodu *Ophiostoma* sp., která způsobuje tzv. tracheomykózní onemocnění, tj. ucpávání vodivých pletiv myceliem. Poškozuje nejčastěji jilmy (*Ulmus* sp.) a duby (*Quercus* sp.).

Všechny houby však nemusí být pro rostlinu škodlivé. Nesmíme zapomenout na pozitivně působící houby tzv. ekto a endomykorhizy. Díky tomuto soužití houby s rostlinnými orgány přijímá hostitel větší množství minerálních látek.

Dalším biotickým škodlivým činitelem je hmyz, který negativně působí tím, že buď saje rostlinné šťávy (mšice smrková, korovnice zelená) nebo způsobuje žír až holožír

(bekyně mniška, klikoroh borový). Žírem je zmenšována listová plocha a dochází ke zhoršování přeměny látek (fotosyntézy). Hmyzu velmi prospívá teplé a suché počasí, díky tomu se snadno přemnoží a napadá stromy, které jsou oslabené nedostatkem vody.

Poloparazitické rostliny jako je např. jmelí bílé (*Viscum album*), napadají svého hostitele tak, že klíčící semeno přilne pomocí terčíku ke kůře a pronikne rhizoidy do pletiv, odkud odebírá vodu a minerální látky. V místě infekce se vytvoří nadorovité zduření.

Stromy poškozují dále ptáci tzv. kroužkováním, což je vytváření otvorů v kůře, popř. až ve dřevě, prostřednictvím kterého získávají cukerné látky z proudící mízy, popř. pryskyřici. Stromy v kulturách, mlazinách i starších porostech jsou nejčastěji poškozovány zvěří, a to okusem (okusování terminálních i bočních výhonů), ohryzem (ohryzávání kůry kmínků nebo kořenů), loupáním (kůra je i s lýkem odlupována od kmene) a vytloukáním, což je zbavování se kůře z nově se vytvářejících parohů vytloukáním o kmínky mladých stromů.

Seznam literatury a použitých zdrojů

- (1) BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSED, C. R.. *Ekologie, jedinci, populace a společenstva*. Vydání 1. Olomouc: Vydavatelství Univerzity Palackého 1997. Přeložily: GRÝGOVÁ, B.; KÖBERLEOVÁ, B.; BRENDEL, Zdeněk a kol. 949 s. ISBN 80-7067-695-7.
- (2) BENNETT, R. N.; WALLSGROVE, R. M. *Secondary metabolites in plant defence mechanisms*. *New phytologist*, 1994, 127.4. 617-633. [cit. 2018-03-20].
- (3) BLÁHA, L. a kolektiv. *Ze života stromů*. [Vydání 1.]. České Budějovice: Karmášek, 2008. 144 s. ISBN 9788087101018.
- (4) CARRIS, L. M.; LITTLE, CH. R. and STILES, C. M. *Introduction to Fungi*, The Plant Health Instructor. 2012. [25 s.]. [cit. 2018-03-17].
- (5) ČERNÝ, A. *Parazitické dřevokazné houby*. Vydání 1. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1989. Lesnictví, myslivost a vodní hospodářství. Publikace č. 4445. 99 s. ISBN 80-209-0090-X
- (6) Česko. Ministerstvo zemědělství. *Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2016*. Praha, 2017. 128 s. ISBN 978-80-7434-389-6. Dostupné z WWW: <www.uhul.cz>
- (7) Česko. Ministerstvo Zemědělství. Vyhláška č. 236 ze dne 18. července 2000, kterou se mění vyhláška č. 101/1996 Sb., kterou se stanoví podrobnosti o opatřeních k ochraně lesa a vzor služebního odznaku a vzor průkazu lesní strážce. In *Sbírka zákonů České republiky*, částka 72, s. 3424-3430 Dostupné také z WWW: <<http://www.mvcr.cz/>>

- (8) Česko. Ministerstvo Zemědělství. Vyhláška č. 215 ze dne 11. června 2008, o opatření proti zavlékání a rozšiřování škodlivých organismů rostlin a rostlinných produktů. In *Sbírka zákonů České republiky*, částka 68, s. 3062.
- (9) Česko. Státní rostlinolékařská správa, oddělení rostlinolékařské kontroly a dozoru. *Karanténní škodlivé organismy na lesních dřevinách*. 2011. Praha. [KAPITOLA, P.; RŮŽIČKA, T.; KROUTIL, P. www.srs.cz] Dostupné z WWW: <www.srs.cz>
- (10) ENGESSER, E. *Škody způsobené srnčí zvěří: okus a vytloukání*. Přeložil HARTL, M. Vydání první. Praha: Grada Publishing, a.s., 2015. 112 s. ISBN 978-80-247-5479-6.
- (11) European and Mediterranean Plant Protection (EPPO). *Thousand cankers disease: Geosmithia morbida and Pityophthorus juglandis*. [online] RS 2014/002, 2015/004. [cit. 2018- 03-10] Dostupné z WWW: <https://www.eppo.int/QUARANTINE/data_sheets/fungi/Geosmithia_morbida.htm>
- (12) GALEY, F. D.; HOLSTEGE, D. M.; FISHER, E. G. *Toxicosis in dairy cattle exposed to poison hemlock (Conium maculatum) in hay: isolation of Conium alkaloids in plants, hay, and urine*. *Jurnal of Veterinary Diagnostic Investigation*, 1992, 4. 1. 60-64. [cit. 2018-04-14].
- (13) HALMSCHLAGER, E.; KIRISITS, T. *First report of the ash dieback pathogen Chalara fraxinea on Fraxinus excelsior in Austria*. *Plant Pathology*, 2008, 57.6. 1177-1177. [cit. 2018-03-10].
- (14) KAZDA, J.; PROKINOVÁ, E.; RAŠÁNEK, P. *Škůdci a choroby rostlin: domácí rostlinolékař*. Vydání 1. Praha: Knižní klub, 2007. Průvodce přírodou (Euromedia Group – Knižní klub). 288 s. ISBN 978-80-242-1886-1.

- (15) KINCL, M.; KRPEŠ, V. *Základy fyziologie rostlin*. 2. doplněné vydání. Ostrava: Montanex, 2000. 221 s. ISBN:80-7225-041-8.
- (16) KOŠŤÁLOVÁ, V.; SÁZELOVÁ, V. *Chřadnutí a odumírání jasanů, Původce: Chalara Fraxinea Kowalski, 2006*. [online] Praha: Ministerstvo zemědělství ve spolupráci se Státní rostlinolékařskou správou, 2010. [4 s.]. [cit. 2018-03-25].
- (17) KÚDELA, V.; ACKERMANN, P.; PRÁŠIL, I. T.; ROD, J.; VEVERKA, K. *Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění*. Vydání 1. Praha: Academia, 2013. Živá příroda. 568 s. ISBN 978-80-200-2262-2.
- (18) Lesnická práce; Lesní ochranná služba. *Projekt KŮROVCOVÉ INFO*. [vid. 2018-04-16]. [online] Dostupné z WWW: <http://www.kurovcoveinfo.cz/skudci>
- (19) MEJSTRŮK, V. *Mykorrhizní symbiózy*. Vydání 1. Praha: Academia, 1988. 150 s.
- (20) Mendlova univerzita v Brně. *Choroby peckovin: Virové neštovice peckovin*. AF MENDELU 1 s. [cit. 2018-02-20]. [online]. Dostupné z WWW: http://web2.mendelu.cz/af_291_projekty2/vseo/print.php?page=5568&typ=html
- (21) MONTECCHIO, L.; FACCOLI, M. *First Record of Thousand Cankers Disease Geosmithia morbida and Walnut Twig Beetle Pityophthorus juglandis on Juglans nigra in Europe*. Plant Disease, 2014, 98. 5. 696-696.[cit. 2018-03-20].
- (22) NIENHAUS, F.; BUTIN, H.; BÖHMER, B.; (Překlad HELEBRANT, Ludvík). *Atlas chorob a škůdců okrasných dřevin*. Vydání třetí, v češtině první. Praha: Brázda s. r. o, 1998. 288 s. ISBN 80-209-0275-9

- (23) NOVÁČEK, F. *Fytochemické základy botaniky*. Vydání 2., doplněné. Olomouc: Fontána, 2008. 284 s. ISBN 978-80-7336-457-1.
- (24) NOVOTNÝ, D. *Endofyty a ophiostomatální houby ve vztahu k listnatým dřevinám*. [online] Šindelář: K otázce rajonizace reprodukčního materiálu lesních dřevin se zvláštním zřetelem k používání osiva a sazenic místního původu, 2003, 126. [cit. 2018-04-05]
- (25) NOVOTNÝ, J; BRUTOVSKÝ, D.; ZÚBRIK, M. a kol. *Biotické škodcovia lesov Slovenska*. 1. vydání. Bratislava: Lesnícká sekcia Ministerstva pôdohospodárstva SR, 2000. 206 s. ISBN 80-967541-1-4.
- (26) PAUTASSO, M.; AAS, G.; QUELOZ, V.; HOLDENRIEDER, O. *European ash (Fraxinus excelsior) dieback – a conservation biology challenge*. Biological conservation, 2013, 158. 37-49. [cit. 2018-03-20]
- (27) PITERKOVÁ, J.; TOMÁNKOVÁ, K.; LUHOVÁ, L.; PETŘIVALSKÝ, M.; and PEČ, P. *Oxidativní stres: Lokalizace tvorby aktivních forem kyslíku a jejich degradace v rostlinném organismu*. Chemické Listy, 2005, 99, 455-466. [cit. 2018-02-14].
- (28) RŮŽIČKA, T. *Bakterie Xylella fastidiosa závažný patogen hospodářských rostlin*. [online] Praha: ÚKZÚZ, Obor ochrany proti škodlivým organismům, oddělení rostlinářské kontroly a dozoru., 2017. 8 s. [cit. 2018-02-10] Dostupné z WWW: <www.ukzuz.cz>
- (29) SCHUMACHER, J. *How light affects the life of Botrytis*. Fungal Genetics and Biology, 2017, 106: 26-41. [cit. 2018-03-15]

- (30) SEDLÁŘOVÁ, M.; VINTER, V. *Rostlinná pletiva pod vlivem houbových chorob*. Živa, 2007, 55.6. 250-253. [cit. 2018-03-17]
- (31) SWARUP, R; KRAMER, EM; PERRY, P.; KNOX, K; LEYSER, HM; HASELOFF, J; BEEMSTER, GT; BHALERAO, R; BENNETT, MJ. *Root gravitropism requires lateral root cap and epidermal cells for transport and response to a mobile auxin signal*. Nature cell biology, 2005, 7. 11: 1057. [cit. 2018-04-08]
- (32) ŠILHÁNKOVÁ, L. *Mikrobiologie pro potravináře a biotechnology*. Vydání 3. opravené a doplněné, v nakl. Academia 1. vydání Praha: Academia, 2002. 363 s. ISBN 80-200-1024-6
- (33) TOMÁŠKOVÁ, I.; KUBÁSEK, J. *Fyziologie lesních dřevin I: Fyziologie, produkce a stresy rostlin*. Vydání první: Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin, 2016. 267 s. ISBN 978-80-213-2608-8.
- (34) TRNKA, M; ŽALUD, Z; HLAVINKA, P; BARTOŠOVÁ, L. a kol. *Změny klimatu*. [online] Ústav výzkumu globální změny klimatu AV ČR v.v.i, Czech Globe, Mendlova Univerzita v Brně. [2015] 11 s. [cit. 2018-04-15] Dostupné z WWW: <<http://www.klimatickazmena.cz/cs/>>
- (35) UHLÍŘOVÁ, H.; KAPITOLA, P. *Poškození lesních dřevin*. První vydání. Kostelec nad Černými Lesy: Lesnická práce, s.r.o., 2004. 288s. ISBN 80-86386-56-2
- (36) VESER, J. *Choroby a škůdci rostlin: určování a ošetřování*. Přeložila ŠAFRÁNKOVÁ, I. Vydání v češtině první. Praha: Brázda, s.r.o, 2005. 184 s. ISBN 80-209-0334-8

- (37) VĚCHET, L.; BURKETOVÁ, L. *Indukovaná rezistence rostlin. Indukovaná rezistence pšenice k padlí travnímu Blumeria graminis f. sp. tritici.* [online] Interakce mezi rostlinami a patogenními mikroorganismy, 28. Praha: Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i, Ústav experimentální botaniky AV ČR, 2007. 5. [cit. 2018-03-12]
- (38) VĚCHET, L. *Význam interakcí hostitel patogen a poznávací systémy v interakci hostitelpatogen.* [online] Interakce mezi rostlinami a patogenními mikroorganismy, 2007. 2. [cit. 2018-03-20]
- (39) VINTERHALTER, D.; VINTERHALTER, B. *Phototropic bending of intact and wounded potato shoots.* Plant Cell, Tissue Organ Culture (PCTOC), 2017, 130. 2: 393–404. [cit. 2018-04-08]
- (40) YAMAOKA, Y. *Taxonomy and pathogenicity of ophiostomatoid fungi associated with bark beetles infesting conifers in Japan, with special reference to those related to subalpine conifers.* Mycoscience, 2017, 58.4. 221-235.
[cit. 2018-03-17]
- (41) ZÁMOSTNÝ, P.; KURC, L. *Vliv podmínek a složení na pyrolýzu dřevní hmoty.* Chemické listy, 2011, 105. 458-466 9 s. [cit. 2018-03-17]