

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra genetiky a fyziologie lesních dřevin



**Fotosyntetické pigmenty v asimilačním aparátu
smrku ztepilého napadeného kloubnatkou smrkovou**

Bakalářská práce

Autor: Jiří Rásocha

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

2019

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Jiří Rásocha

Aplikovaná ekologie

Název práce

Fotosyntetické pigmenty v asimilačním aparátu smrku ztepilého napadeného kloubnatkou smrkovou

Název anglicky

Photosynthetic pigments in spruce assimilation apparatus affected by *Gemmamyces piceae*

Cíle práce

Cílem předkládané práce je kvalitativní a kvantitativní hodnocení rostlinných pigmentů klíčových pro zdárný průběh fotosyntézy v jehlicích smrku napadeného kloubnatkou smrkovou.

Metodika

Práce se zaměří na asimilační aparát smrku z oblasti Krušných hor, konkrétně na fotosyntetické pigmenty, zejména chlorofyl a a b a karotenoidy. Zastoupení těchto pigmentů, jejich poměry a množství na plochu asimilačního aparátu se bude stanovovat spektrofotometricky. Protože houba způsobuje dřevině biotický stres, je pravděpodobné, že zejména u silně napadených jedinců se poměr fotosyntetických pigmentů změní. Předpokládáme nárůst množství karotenoidů, u kterých dochází obvykle při silném oxidativním stresu rostliny k nárůstu až na 50 % z celkového množství pigmentů. Kvantitativní a kvalitativní analýza fotosyntetických pigmentů bude provedena na spektrofotometru DR6000, který umožňuje rychlé skenování ve viditelné a ultrafialové oblasti. Vzorky asimilačního aparátu budou pocházet ze stromů s odlišnou mírou napadení houbou v průběhu celé vegetační sezóny.

Doporučený rozsah práce

30-40 stran

Klíčová slova

karotenoidy, chlorofyl, parazitická houba, spektrofotometrie

Doporučené zdroje informací

- Bashan, Y., Bustillos, J. J., Leyva, L. A., Hernandez, J.-P., & Bacilio, M. (2006). Increase in auxiliary photoprotective photosynthetic pigments in wheat seedlings induced by *Azospirillum brasilense*. *Biology and Fertility of Soils*, 42(4), 279–285.
- García-Plazaola, J. I., & Becerril, J. M. (2001). Seasonal changes in photosynthetic pigments and antioxidants in beech (*Fagus sylvatica*) in a Mediterranean climate: implications for tree decline diagnosis. *Functional Plant Biology*, 28(3), 225–232.
- Lichtenthaler, H. K., & Buschmann, C. (2001). Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV–VIS spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. Published online: 1 November 2001
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I., & Murphy, A. (2015). *Plant Physiology and Development*, 6th Edn Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Ustin, S. L., Gitelson, A. A., Jacquemoud, S., Schaepman, M., Asner, G. P., Gamon, J. A., & Zarco-Tejada, P. (2009). Retrieval of foliar information about plant pigment systems from high resolution spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 113, S67–S77.

Předběžný termín obhajoby

2018/19 LS – FŽP

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 16. 11. 2017

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 07. 04. 2019

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením doc. Ing. Ivany Tomáškové, Ph.D., a že jsem uvedl všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpal.

Prohlašuji, že tištěná verze se shoduje s verzí odevzdanou přes Univerzitní informační systém.

V Praze dne 18. 4. 2019

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval doc. Ing. Ivaně Tomáškové, Ph.D. za odbornou pomoc a vedení při zpracování bakalářské práce.

Abstrakt

V kapitole rozbor problematiky je podrobně popsán smrk ztepilý, jeho rozšíření a ekologie. Dále jsou popsány abiotičtí a biotičtí činitelé, kteří významně ohrožují lesní porosty. Samostatná kapitola je věnována houbovým chorobám, vzniku a způsobu nákazy rostliny. Jsou zde uvedeny hlavní houbové choroby jehličí, letorostů a pupenů, kmene, báze kmene a kořenů. Dalším rozebíraným tématem je anatomie jehlice a její hlavní součásti, včetně popisu fotosyntézy a druhů pigmentů, které jehlice obsahuje. Poslední popisovanou problematikou je samotná kloubnatka smrková, včetně jejího fytopatologického a lesnického významu a ochrany stromů proti jejímu napadení.

V oddílu práce metodika je podrobně popsáno spektrofotometrické měření pigmentů z jehlic smrku ztepilého, metodika práce včetně odběru, extrakce pigmentů a jejich následného stanovení. Výsledky se zaměřují na rozdíly v obsahu jednotlivých pigmentů v jehlicích smrku napadených kloubnatou ve srovnání se zdravými smrky. Diskuze se věnuje porovnání mnou zjištěných poznatků s literárními údaji a je zasazena do širšího rámce fytopatologické problematiky s ohledem na specifické vlastnosti této houbové choroby.

Klíčová slova: karotenoidy, chlorofyl, parazitická houba, spektrofotometrie, smrk ztepilý, nákaza, pigmenty, kloubnatka smrková, fotosyntéza

Abstract

Norway spruce, its expansion and ecology is thoroughly described in “problem analysis” chapter. Abiotic and biotic agents significantly endangering the forest stands are described as well. A separate chapter is dedicated to fungal diseases, the creation and the way the plant is infected. The main fungal diseases of needles, annual shoots and sprouts, trunk, trunk base and roots are mentioned there. Another subject in question is the anatomy of needle and its main part including the description of photosynthesis and different kinds of pigments which the needle contains. The last problematic is dedicated to *Gemmamyces piceae* itself, its phytopathological and forest importance and protection of the trees against its invasion.

Spectrophotometric measurement of pigments from the spruce needles, workflow including sampling, extraction of pigments and its subsequent determination is described in the chapter „Work methodology”. The results focus on the differences of individual pigments content in the spruce needles invaded by the *Gemmamyces piceae* and the healthy ones. The discussion compares the results I achieved with the data from the literature and is set to a broader framework of phytopathological problematics with respect to the specific characteristics of this fungal disease.

Keywords: carotenoids, chlorophyll, parasitic fungus, spectrophotometry, *picea abies*, disease, *gemmamyces piceae*, pigments, photosynthesis

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíl práce.....	2
2.1 Rozbor problematiky	2
2.2 Metodika	2
3. Rozbor problematiky	3
3.1 Smrk ztepilý (<i>Picea abies</i>).....	3
3.1.1 Popis smrku ztepilého	3
3.1.2 Rozšíření smrku ztepilého.....	6
3.1.3 Rozšíření smrku ztepilého v České republice	6
3.1.4 Ekologie	7
3.1.5 Zastoupení smrku ztepilého v českém lesním hospodářství	8
3.2 Ohrožení abiotickými a biotickými činiteli	9
3.2.1 Abiotičtí činitelé.....	9
3.2.2 Biotičtí činitelé.....	13
3.3 Houbové choroby – vznik, postup a způsob nákazy, konkrétní zástupci.....	16
3.3.1 Rozšiřování parazitických dřevokazných hub	16
3.3.2 Vznik nákazy a onemocnění	17
3.3.3 Postup parazita v těle rostliny	19
3.3.4 Postup parazita v buňkách rostliny	19
3.3.5 Způsob nákazy	20
3.3.6 Specifické vlastnosti a požadavky parazita při postupu v rostlině.....	20
3.3.7 Houbové choroby jehličí, letorostů a pupenů	21
3.3.8 Houbové choroby kmene	22
3.3.9 Houbové choroby kořenů a báze kmene	22
3.4 Anatomie jehlice	23
3.4.1 Plastidy.....	25
3.4.2 Chloroplasty	25
3.4.3 Fotosyntéza	25
3.4.4 Druhy pigmentů, chemická struktura, lokalizace, význam pro rostlinu.....	27
3.5 Přehled metod stanovení pigmentů.....	28
3.6 Kloubnatka smrková (<i>Gemmamyces piceae</i>).....	30
3.6.1 Popis.....	30
3.6.2 Symptomy poškození.....	31
3.6.3 Fytopatologický a lesnický význam.....	31
3.6.4 Výskyt kloubnatky smrkové na území České republiky	32

3.6.5 Ochrana	33
4. Metodika	34
4.1 Charakteristika zkoumaného území – Krušné hory	34
4.2 Extrakce fotosyntetických pigmentů a jejich spektrofotometrické stanovení.....	35
4.2.1 Spektrofotometr	35
4.2.2 Analýza dat	37
5. Zhodnocení výsledků.....	39
6. Diskuse.....	40
7. Závěr	41
8. Literatura a použité zdroje	42

Seznam obrázků, tabulek a grafů

Seznam obrázků

Obrázek 1: Smrk ztepilý

Obrázek 2 a 3: Lýkožrout smrkový

Obrázek 4: Václavka smrková

Obrázek 5: Příčný řez jehlicí smrku ztepilého

Obrázek 6: Výskyt kloubnatky smrkové na území České republiky v roce 2015

Obrázek 7: Napadení smrku kloubnatkou smrkovou

Obrázek 8: Detail napadení smrku kloubnatkou smrkovou

Obrázek 9: Spektrofotometr

Obrázek 10: Extrakce pigmentů a příprava na spektrofotometrické stanovení

Seznam tabulek

Tabulka 1: Druhové složení lesů v % z celkové plochy porostní půdy

Tabulka 2: Obsah chlorofylu a v odebraných vzorcích dle míry poškození [mg/l]

Tabulka 3: Obsah chlorofylu b v odebraných vzorcích dle míry poškození [mg/l]

Tabulka 4: Obsah karotenoidů v odebraných vzorcích dle míry poškození [mg/l]

Seznam grafů

Graf 1: Vývoj ročního úhrnu srážek na území České republiky

Graf 2: Vývoj průměrné roční teploty na území České republiky

Graf 3: Rozdělení středních hodnot jednotlivých pigmentů v závislosti na stupni poškození

1. Úvod

Lesy Krušných hor, které byly silně poškozeny imisní kalamitou způsobenou intenzivním průmyslovým zatížením, se musí vyrovnávat s další překážkou, kterou představují patogenní houby. Smrk pichlavý, vysazovaný v této oblasti jako náhradní dřevina, odolnější vůči imisnímu zatížení, je primární hostitelskou dřevinou houbového patogenu známého jako kloubnatka smrková (*Gemmamyces piceae*). Lesním správcům je tento patogen znám již 200 let, ovšem nikdy nedošlo k tak masivnímu rozšíření jako je tomu na území Krušných hor. Situace se stala o to vážnější, když bylo Lesní ochrannou službou zjištěno, že se kloubnatka úspěšně vyvíjí a rozšiřuje i na smrku ztepilém. Proto byl prostřednictvím grantové agentury LČR, s. p., proveden výzkumný projekt zaměřený na šíření tohoto patogenu na smrku ztepilém. V rámci projektu bylo mimo jiné provedeno i spektrofotometrické hodnocení pigmentů v asimilačním aparátu smrku. Cílem bylo zhodnotit účinky infekce způsobené patogenem na fotosyntetické pigmenty a jejich důsledky na rychlost fotosyntézy a ochranu fotosystému. V infikovaných rostlinách totiž vlivem biotického stresu klesají hodnoty chlorofylů a karotenoidů, čímž se snižuje i rychlost fotosyntetické asimilace a ochrana před fotooxidací (Lobato et. al, 2010). Předmětem mé bakalářské práce bylo určit obsah asimilačních barviv ve vzorcích jehlic získaných během tohoto projektu pomocí spektrofotometru HACH 6000 UV – VIS, statistická analýza získaných výstupů a prezentace zjištěných skutečností včetně porovnání se závěry vědeckých studií.

2. Cíl práce

2.1 Rozbor problematiky

- 1) Popis smrku ztepilého včetně přehledů abiotických a biotických činitelů poškozujících smrkové porosty s důrazem na houbové patogeny.
- 2) Popis asimilačního aparátu smrku ztepilého zaměřený na jeho anatomii a jednotlivé fotosyntetické pigmenty včetně jejich významu pro rostlinu.
- 3) Přehled metod pro stanovení pigmentů a bližší seznámení se spektrofotometrií.
- 4) Popis kloubnatky smrkové, její fytopatologický a lesnický význam a rozšíření v České republice.

2.2 Metodika

- 1) Charakteristika zájmového území.
- 2) Extrakce fotosyntetických pigmentů a jejich spektrofotometrické stanovení včetně systematického uspořádání výstupů.
- 3) Analýza dat pomocí vhodné statistické metody.
- 4) Vyhodnocení výsledků a jejich prezentace.

3. Rozbor problematiky

V této části práce jsem se snažil využít dostupné literatury, aby čtenáři poskytla ucelený náhled na danou problematiku a přiblížila mu tak všechna teoretická východiska potřebná k tomu, aby mohl plynule navázat na praktickou část.

3.1 Smrk ztepilý (*Picea abies*)

říše *Plantae* (rostliny) – oddělení *Pinophyta* (nahosemenné) – třída *Pinopsida* (jehličnany) – řád *Pinales* (borovicotvaré) – čeleď *Pinaceae* (borovicovité) – rod *Picea* (smrk)

3.1.1 Popis smrku ztepilého

Vždyzelený jehličnatý strom, který je se svojí výškou dosahující téměř 70 metrů naší nejvyšší domácí dřevinou. Zároveň drží prvenství jako nejvýznamnější hospodářská dřevina střední a severní Evropy. Jeho současné zastoupení v našich lesích, které činí okolo 50 %, dosti přesahuje jeho původní areál rozšíření, který by jinak dosahoval asi 11 %.

Smrk obvykle dorůstá do výšky 30 – 40 m. Dosud nejvyšší smrk na našem území tzv. Želnavský smrk, který byl skácený na Šumavě roku 1864, vyrostl do výšky 68,9 m. I jeho stáří 585 let daleko přesahovalo průměrný dosažitelný věk smrku, který se pohybuje mezi 300 – 400 lety. (Míchal, 1993)

Koruna, větvení a jehlice

Koruna smrku, zejména u solitérních jedinců, bývá kuželovitá, špičatá a pravidelně přeslenitá. Větve v dolní části kmene jsou spíše nící, ve středu rovně odstávající až vystoupavé. Staré, přízemní větve se prudce vztyčují. Větvení smrku je ovšem velmi variabilní. Výjimkou nejsou, například v horských oblastech, tzv. vlajkové koruny, které vznikají působením větrů vanoucích z jednoho směru.

Na jednoletých výhonech bývá několik pupenů „mezipřeslenových“, z nichž se vyvíjejí kratší, tenké výhony. Známé jsou především u ježovitého typu větvení a některých kultivarů. (Musil, 2003)

„Jehlice jsou tmavozelené barvy, tuhé, na průřezu čtyřhranné, 1-2 cm dlouhé. Na spodní i svrchní straně s jemným světlejším proužkem.“ (Kremer, 1995) Na větévkách a svislých výhonech jsou paprscitě uspořádané. U vodorovných prýtů je

uspořádání jehlic trochu rozdílné. Na horní straně směřují kupředu a na spodní straně jsou spíše rozčísnuté. Bez většího imisního zatížení vytrvávají na stromě 6 - 9 let.

Kmen

Rovný, štíhlý až válcovitý kmen, často doplněný silnými kořenovými náběhy, pokrývá lehce odlupčivá šupinatá borka, měděné až hnědavě červené barvy. Se stářím stromu však vzrůstá proměnlivost borky i kůry. Nejčastěji rozlišujeme typy s tenkou borkou a hladkým povrchem nebo se silnou borkou s podélnými šupinami.

Červenavé mladé letorosty jsou buď lysé, nebo lehce pokryté chloupky. Pupeny jsou zašpičatělé, mají vejcovitý tvar a tmavou barvu.

Smrkové dřevo je nažloutlé barvy, měkké, pružné, pevné a lehké.

Kořenový systém

Plochý kořenový systém, mělce zakotvený v půdě, snadno podléhá bořivým větrům. Kořenová variabilita smrku je ale značná a dost často se odvíjí od půdních podmínek. Podle Schmidt – Vogt (1973) by se dala shrnout zhruba takto: „Kořenový systém smrku je typický zřetelným odlišením vertikálních a horizontálních kořenů. Mohutné talířovitě rozložené kořeny jsou uloženy při půdním povrchu. Tenčí kořeny či kořenové výběžky, které z nich vybíhají, směřují svisle dolů“. Za příznivých podmínek mohou svislé kořeny dosahovat hloubky až 6 m. Záleží však na obsahu kyslíku v půdním vzduchu, vodních poměrech a typu půdy. Dalším faktorem ovlivňujícím podobu kořenového systému je obsah živin v půdním profilu. Bohatší půdy jsou hustě prokořeněné. V půdách chudších a suchých si smrk musí sáhnout mnohdy daleko do prostoru a tzv. vyhledávací kořeny mohou při povrchu dosahovat délky až 10 m. Obsah živin reguluje i tvorbu svislých kořenů. Pokud bývá horní profil dostatečně bohatý na živiny, vývoj svislých kořenů stagnuje. Nej hustěji prokořeněnou částí bývá okraj půdorysu koruny, odkud stéká srážková voda jako z okraje deštníku.

Doba květu, šišky a semena

Kvetení probíhá mezi březnem a červnem. Samčí šištice mají elipsoidní tvar se žlutavě červenou barvou. Bývají 2 – 2,5 cm dlouhé a nachází se mezi jehlicemi jednoletých prýtů, nejčastěji ve střední i dolní části koruny. Samičí šištice mohou být

až 6 cm dlouhé a nalezneme je v horní části koruny. Rozlišujeme dvojí zbarvení, tj. zelené (f. chlorocarpa) nebo červené (f. erythrocarpa).

Barva šišek se mění podle toho, v jaké fázi se zrovna nachází. Před dozráním jsou nejčastěji zbarvené do zelena. Mohou však nabývat i červenofialové barvy. Zbarvení se odlišuje podle barvy samičích šištic. Zralé šišky jsou typicky tmavě hnědé, válcovitě – vejcovité. Délka se pohybuje v rozmezí 10 - 16 cm. Nejsou však výjimkou šišky dlouhé i 20 cm ba naopak jen 6 cm krátké. Rozměry šišek se zmenšují s rostoucí nadmořskou výškou a směrem k severu a k severovýchodu. Délka se zkracuje v průměru o 1 cm s nárůstem nadmořské výšky o 250 - 350 m. Šířka ale zůstává téměř neměnná. Není tedy překvapením, že nejkratší šišky nalezneme při horní hranici lesa. (Holubčík, 1966). I podoba semenných šupin podléhá vnějším faktorům. V teplejších oblastech převládává typ akuminátní (f. acuminata) - vytažené šupiny s úzkou špicí, zoubkaté nebo vykrojené. Obováttní typ (f. obovata) se zaokrouhlenou šupinou převažuje v chladnějších polohách.

„Semena jsou malá, jen 2 - 5 mm dlouhá, černohnědé barvy. Typické „lžičkovité“ křídlo je 2,5 krát delší než samotné semeno. Klíčivost si zachovává po několik let.“ (Musil, 2003) V porostu začíná smrk plodit kolem 60 roku. Na extrémních stanovištích mohou plodit i výrazně mladší jedinci. Vegetativní rozmnožování můžeme pozorovat při horní hranici lesa, kde začíná ustávat generativní reprodukce. Smrky dobře klíčí na rozkládajících se pařezech a padlých kmenech, kde lze později pozorovat tzv. chůdovité kořeny.



Obrázek 1: Smrk ztepilý,

zdroj: <http://jehlicnany.atlasrostlin.cz/smrk-ztepily>

3.1.2 Rozšíření smrku ztepilého

Domovem smrku ztepilého je rozsáhlý euroasijský areál, rozpínající se přes celou Sibiř až k Ochotskému moři. Mnohé předpoklady mají za to, že mezi severní, střední a jihovýchodní Evropou existoval společný areál evropského smrku ztepilého, který přes hybridní závoje *Picea x fennica* (kříženec *Picea abies* a *Picea obovata*) navazoval na smrk sibiřský (*Picea obovata*). Z dnešního pohledu je však efektivní rozdělit tento areál do dvou oblastí. Středoevropsko-balkánskou a Severoevropskou, které od sebe odděluje tzv. hiát nebo-li středopolská disjunkce.

Středoevropsko-balkánskou oblast tvoří převážně horské ostrůvky sledující jednotlivá pohoří. V dobách postglaciálních sem prostupoval smrk z jihovýchodní Evropy, kde opouštěl izolovaná jižní a jihovýchodní refugia. V prostoru, který býval během vývoje vzájemně propojen, dnes rozlišujeme čtyři podoblasti:

- a) Hercynsko-karpatská podoblast, probíhající od Harzu, Hornofaltského a Durynského lesa přes naše území až ke středopolské disjunkci a k Východním a Jižním Karpatám
- b) Alpská podoblast, pod kterou spadají i severní předhůří, včetně Českého lesa
- c) Dinárská podoblast, nebo též Illyrská, pokrývající vrcholky Dinárských Alp až k Severní Albánii
- d) Rodopská, rovněž nazývaná Bulharská podoblast, která zahrnuje pohoří Rila planina, Pirin, Rodopy, Vitoša a Stará planina

Severoevropská neboli Skandinávsko-ruská oblast svojí plochou daleko přesahuje oblast Středoevropsko-balkánskou. Dále se odlišuje nižší průměrnou nadmořskou výškou a souvislejším výskytem smrku. Převažují zde pahorkatiny a rozsáhlé nížinné roviny. V ruské části severní Evropy se nachází hlavní oblast rozšíření smrku, která plynule navazuje na smrk sibiřský. Na východě, směrem k Jižnímu Uralu končí ve středním Povolží. (Musil, 2003)

Severní hranicí přirozeného areálu smrku je hranice chladu.

3.1.3 Rozšíření smrku ztepilého v České republice

Na území České republiky zasahuje rozšíření smrku ztepilého fytogeografické oblasti oreofytika, kde je zároveň těžiště jeho výskytu a mezofytika. V termofytiku se vyskytoval jen zcela výjimečně nebo úplně chyběl. Pro oreofytikum je smrk hlavní dřevinou v klimatických či klimaxových smrčínách. Jednotlivé smrky nebo jejich drobné skupinky překonávají i horní hranici lesa a

zasahují tak až do vegetačního stupně kosodřevin, kde uzavírají horní hranici stromovou. V mezofytiku se jako původní dřevina vyskytuje smrk roztroušeně. (Musil, 2003) Tvoří příměsí ve stinných údolích či kotlinách a v luzích. Bývá převládající, povětšinou neautochtonní dřevinou v kulturních lesích ve vyšší stupni mezofytika. Často bývá dominantním druhem podél lesních vodotečí, okolo pramenišť, rašelinišť nebo v podmáčených jedlových smrčínách.

Nejvýše položené smrky bychom našli na Sněžce, kde jsou ojediněle k vidění až v 1550 m.n.m. V Krkonoších, ve výšce 1300 až 1400 m.n.m, vytváří klimaxové smrčiny spolu s příměsí jeřábu ptačího alpínskou (horní) hranici lesa. „*Těžištěm jeho přirozeného rozšíření jsou polohy nad 1000 m.n.m.*“ (Musil, 2003) V důsledku intenzivního imisního zatížení jsou však naše horské smrčiny hrubě poškozeny, někdy až téměř zničeny. Hojný výskyt smrku sledujeme i v polohách 700 - 1000 m.n.m. Kdysi zde vytvářel smíšené porosty s jedlí, bukem a klenem. Postupem času se smrk stal hlavní dřevinou i v nižších polohách mezi 400 – 700 m.n.m., ovšem kulturní, druhotnou dřevinou. Přirozeně se zde vyskytoval jen sporadicky, když doplňoval smíšené listnaté lesy s dominantním bukem. Nejnížší středoevropská lokalita s přirozeným výskytem smrku jsou Labské pískovce v severních Čechách. Podél klimaticky inverzních soutěsek klesá až na 140 m.n.m.

Během posledních cca 200 let se zastoupení smrku oproti tomu původnímu, přirozenému, zvětšilo téměř 5násobně. Od první poloviny 19. století je smrk hlavní dřevinou kulturního vysokokmenného lesa, především pro jeho rychlost růstu a technické vlastnosti dřeva.

3.1.4 Ekologie

Rozšíření smrku daleko za jeho hranice přirozeného výskytu vypovídá o jeho široké ekologické valenci. Nejedná se jen o území České republiky, ale i Evropu či severní Ameriku, kam byl smrk úspěšně introdukovan. Někdy se jeho optimum vyskytuje v oblastech, kde vyrůstal jen jako dřevina přimíšená či vtroušená, nebo zde nebyl zastoupen vůbec.

Obecně lze smrk považovat za dřevinu polostinnou až stinnou, se střední až vyšší tolerancí k zástínu. Někdy je však charakterizován jako slunná dřevina, v mládí tolerantní k zástínu. Jeho nároky rostou s přibývajícím nadmořskou výškou. Tolerance k zástínu se úměrně mění i k jeho věku a stanovištním podmínkám. Hraniční hodnoty zastínění, za kterých je smrk schopen růstu, jsou 2 - 4% plného osvětlení. Ve svém

optimu dokáže smrk růst v zástínu celá desetiletí, aniž by přišel o schopnost výrazně akcelarovat růst po uvolnění. (Musil, 2003)

Nároky smrku na teplo jsou poměrně malé. Při nárůstu teploty sice vykazuje vyšší přírůst, musí ale být dostatečně zásoben vodou. Přirozeně se smrk vyskytuje v oblastech s rozsahem průměrných ročních teplot 2,1 – 7,2°C, ale jako hlavní dřevina se prosazoval především v chladnějších podmínkách, kde průměrné roční teploty nepřesahovaly 5°C. K vysokým teplotám je smrk citlivější než k nízkým. Dobře snáší nízké teploty během zimy. Méně tolerantní je k podzimním mrazům v průběhu vegetační sezóny.

Smrk se vyznačuje středními až vyššími nároky na vodu. Jako ideální srážkové úhrny se považují hodnoty okolo 700 mm ročně a 490 – 580 mm během vegetační sezony. Bez větších obtíží snáší i podmáčená stanoviště typu rašelinišť nebo vrchovišť. Velmi citlivý je naopak k nedostatku vody a přímo nesnáší nízkou relativní vlhkost vzduchu.

Smrk se nevyznačuje příliš vysokými nároky na obsah živin v půdě. Za ideálních klimatických podmínek se mu daří i na půdách chudších, ovšem s menšími přírůsty. Důležité je především dobré provzdušnění a dostatečný obsah půdní vody, především v oblastech s nižšími srážkami. Nadbytečné množství vody, spojené s nedostatkem kyslíku, má ale negativní dopad. Smrk je obzvláště citlivý na záplavy. Ideální pH je 4 - 5, kde také bývá soustředěna hlavní část kořenového systému.

3.1.5 Zastoupení smrku ztepilého v českém lesním hospodářství

V lesním hospodářství České republiky jsou dominantně zastoupeny jehličnaté porosty. Jehličnaté lesy zaujímají okolo 72% z celkové výměry lesů na celém území ČR. Zbývá procenta zaujímají listnaté stromy. Smrk ztepilý je se svými 50,3% plochy nejvýznamnějším zástupcem jehličnatých stromů. Vývoj zastoupení smrku ztepilého má klesající charakter. V roce 2000 zaujímal smrk ztepilý 54,1% plochy. Do roku 2017 se jeho plocha snížila o 3,8%. Naopak dochází k postupnému zvyšování porostní plochy listnatými stromy.

Tabulka 1: Druhové složení lesů v % z celkové plochy porostní půdy, vlastní zpracování tabulky, zdroj dat Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2017

	2000	2010	2014	2015	2016	2017
	porostní plocha v %					
jehličnaté	76,5	73,9	72,5	72,3	72,1	71,9
listnaté	22,3	25,1	26,3	26,5	26,7	27,0
smrk ztepilý	54,1	51,9	50,7	50,6	50,5	50,3

K postupnému snižování porostní plochy smrku ztepilého dochází i důsledkem kůrovcové kalamity na území České republiky. Dalším faktorem ovlivňující tento úbytek je sucho.

3.2 Ohrožení abiotickými a biotickými činiteli

Všechny porosty jsou ohrožovány abiotickými a biotickými činiteli. Abiotické typy ohrožení jsou způsobovány zejména přírodními živly (např. vítr, sucho), které nelze nijak ovlivnit, nebo jen v omezené míře. Biotičtí činitelé jsou živé organismy (např. zvěř, houby), které rostlinu ohrožují přímo nebo důsledky své činnosti.

3.2.1 Abiotičtí činitelé

Mezi abiotické činitele řadíme především vítr (nejvíce jsou zpravidla zasaženy jehličnaté porosty), vysoké teploty, sucho či fyziologickou sypavku.

Poškození větrem

V důsledku mělkého zakořenění trpí smrky především vývraty. Proto můžeme prohlásit bořivý vítr za nejvýznamnějšího abiotického činitele působícího největší ztráty na smrkových porostech. Není to však jen vinou kořenového systému, ale záleží i na celkové architektuře nadzemní části stromu. Výška stromu a hustá, vysoce nasazená koruna totiž působí při zatížení větrem na kořenový aparát značnou silou, které smrk lehce podlehne. Výsledné ohrožení větrem, ale závisí na řadě dalších faktorů. Velmi záleží na ročním období a počasí. Například v době tání či podzimních dešťů nasáklost půdy zásadně ovlivňuje ukotvení stromu v půdě. Při zmražené půdě je stabilita o něco lepší a dochází spíše ke zlomům. S jarem a podzimem přichází silný bořivý vítr, který doprovází přesuny velkých vzdušných mas. V létě

jsou zase časté větrné smrště a bouře. Bořivý účinek je umocňován nebo naopak brzděn i tvarem terénu. Nejohroženější jsou porosty při koncích dlouhých údolí, která jsou orientovaná po směru větru na návětrných stranách. Míra ohrožení je také určována charakterem substrátu. Nejlabilnější jsou smrkové monokultury na podmáčených půdách, sypkých písčích apod. Zásadní je rovněž rozčlenění porostů. Zranitelné jsou především stěny homogenních stejnověkových porostů smrčín, kde dojde k náhlému uvolnění porostů se strmou stěnou na návětrné straně. Podobně jsou na tom porosty v místě náseků, kde vítr dosahuje vysokých rychlostí nebo tam, kde návětrné strany tvoří pravý či ostrý úhel. (Dupont, Brunet, 2008) V neposlední řadě závisí odolnost vůči větru na zdravotním stavu stromu.

Vysoké teploty, fyziologická sypavka

Rovněž vysoké teploty mohou smrku způsobovat starosti a to v podobě korní spály, která má za následek popraskání a zasychání kůry na osluněné straně. Následkem je poškození kořenového krčku u sazenic a mladých stromků, podlamování semenáčků nebo žloutnutí a nekrózy na jehlicích.

Při prudkém nástupu jara nebo v případě náhlé a výrazné zimní oblevy, kdy teploty rychle vystoupají z bodu mrazu a je jasné počasí, dochází k relativně velké transpiraci (výpar). Vzhledem k tomu, že ztráty vody nemohou být doplněny z půdy, která je při povrchu stále zmrzlá a dýchací kořeny nejsou zcela aktivní, nabývá vodní bilance záporných hodnot. Tento stav nazýváme fyziologické sucho nebo fyziologická sypavka, který má za následek zčervenání až zhnědnutí jehlic, jejich rychlé odumírání a opadání. Nejvíce jsou poškozovány zejména nejmladší ročníky jehlic.

Sucho

Další významný nepřítel, který je kvůli měnícímu se klimatu a značně pozměněnému areálu přirozeného rozšíření smrku stále aktuálnější, je sucho. „*Sucho je velmi neurčitý, avšak v meteorologii a klimatologii často užívaný pojem, znamenající v zásadě nedostatek vody v atmosféře, půdě či rostlinách. Jednotná kritéria pro kvantitativní vymezení sucha neexistují, a to zvláště s ohledem na rozmanitá hlediska meteorologická, hydrologická, zemědělská, pedologická, bioklimatologická a celou řadu dalších faktorů, z nichž mezi nejvýznamnější patří*

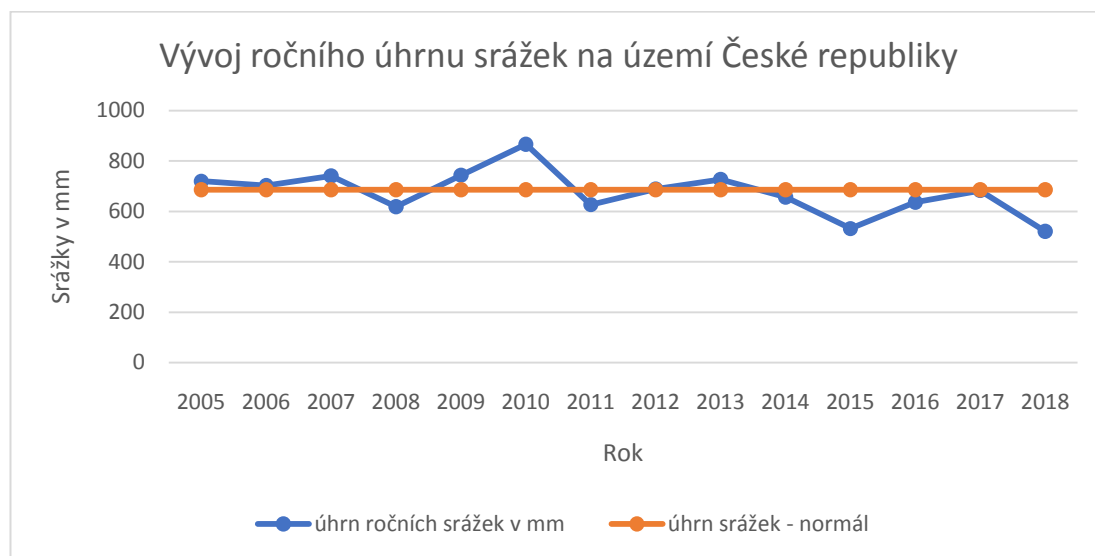
škody způsobené suchem v různých oblastech národního hospodářství.“ (Český hydrometeorologický ústav) Sucho lze dělit na klimatické, půdní a hydrologické.

Klimatické sucho je charakterizováno porovnáním srážkového průměru daného roku s dlouhodobým průměrem (tzv. normálem). Pokud je zaznamenán záporný rozdíl mezi spadlými srážkami a dlouhodobým průměrem, hovoříme o tzv. srážkovém deficitu.

Pokud nastane nedostatek vody v kořenové vrstvě v půdním profilu, mluvíme o tzv. půdním suchu. Půdní sucho narušuje vodní režim rostlin i zemědělských plodin. Většinou je důsledkem sucha klimatického.

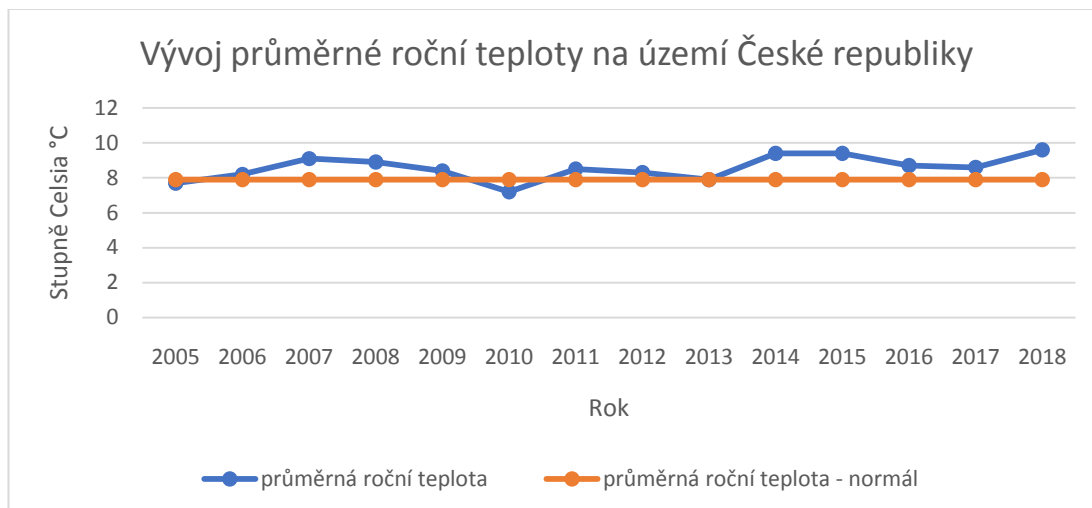
Hydrologické sucho se projevuje jako nedostatek zdrojů v podzemních a povrchových vodách. Je pozorováno na vodních tocích, jezerech a nádržích, vydatnosti pramenů atd. Vzniká jako následek sucha klimatického.

Vývoj ročního úhrnu srážek a teplot na území České republiky je dlouhodobě sledován Českým hydrometeorologickým úřadem. Obě veličiny jsou porovnávány s tzv. normálem. Normál je průměrná hodnota sledovaného jevu za období 1981 – 2010.



Graf 1: Vlastní zpracování grafu, zdroj dat Český hydrometeorologický ústav

Z výše uvedeného grafu je patrné, že množství srážek za poslední roky na území České republiky vykazuje klesající charakter. Nejhorší výsledky byly zaznamenány v letech 2015 a 2018, kdy byly roční úhrny srážek hluboko pod normálem, tj. byly silně srážkově podnormální.



Graf 2: Vlastní zpracování grafu, zdroj dat Český hydrometeorologický ústav

Z grafu vyjadřujícího vývoj průměrné roční teploty na území České republiky je vidět stoupající tendence oproti normálu. Za posledních 5 let se průměrná roční teplota pohybuje neustále vysoko nad hranicí normálu. Poslední přiblížení k teplotnímu normálu bylo zaznamenáno v roce 2013. Průměrná roční teplota zařazuje rok 2018 mezi roky teplotně mimořádně nadnormální.

Z výše uvedených grafů je očividné, že dochází ke změnám klimatu, které postupně vyvolávají i změny v lesním hospodářství. Sucho zaznamenané v posledních letech velmi napomáhá rozšíření hmyzích škůdců stromů. Není to ale pravidlem. Naopak některým druhům hmyzích škůdců vysoké teploty a jimi způsobené sucho neprospívají. Vysoké teploty způsobují, že se urychluje vývoj larev škůdců, tj. zkracuje se jejich larvální stádium. Také může vlivem teplot docházet ke dvojímu rojení. V zimních měsících při vyšších teplotách, kdy nejsou zaznamenány déle trvající mrazy, nedochází k úhynu přezimujících jedinců. Vysoké teploty prospívají např. kůrovcům žijícím na smrkovém porostu a václavce smrkové.

Změny teplot a množství srážek vyvolávají změny i v rostlinách. Rostliny se brání proti suchu změnami metabolismu. Zaznamenané reakce rostlin na klimatické změny jsou např. tvrdnutí listu, změna kvality rostlinné tkáně (škůdce se není schopen vyrovnat se sníženou kvalitou rostlinného materiálu) atd.

Prvotní důvod, proč extrémní počasí posledních let tak významně ovlivňuje život smrku ztepilého, je třeba hledat v jeho kořenovém systému. Jak již bylo uvedeno, smrk ztepilý je dřevinou vyžadující vyšší půdní i vzdušnou vlhkost a té se mu během těchto extrémních roků dostává buď velmi málo, nebo příliš mnoho.

K tomu, aby kořeny mohly čerpat vodu s minerály do výšky 20 - 30 metrů, potřebují stálý přísun energie, tedy cukrů a kyslíku. Stejně jako sucho, tak i dlouhodobé a časté přemokření a zhutnění půdy, které vytěsni z půdy vzduch, zastaví čerpání vody do nadzemních částí. Vlivem těchto činitelů strom přestává prospívat, zpomaluje růst a zároveň se zbavuje přebytečné plochy jehlic, aby omezil výpar. V konečném důsledku je omezena jeho schopnost bránit se ataku periodicky se opakujícímu výskytu škůdců či houbových chorob.

3.2.2 Biotičtí činitelé

Mezi biotické činitele obecně řadíme antropogenní poškození, zvěř, hmyzí škůdce a houbové choroby.

Antropogenní poškození

„Negativní působení lidské činnosti na lesní ekosystémy, které je závažným problémem v celé Evropě. Skládá se z mnoha dílčích aspektů, počínaje depozicí atmosférických látek, z nichž je pro lesy v současné době problematický zejména dusík a jeho sloučeniny, a konče např. krádežemi (neoprávněnými těžebními zásahy) či úmyslně nebo neúmyslně založenými požáry.“ (Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2017)

Ohrožení imisemi

Život smrku ztepilého je výrazně ovlivňován produkcí imisí, která se významně projevuje například na klimaxových horských smrčínách, ale i v dalších vegetačních stupních. Míra poškození se liší v závislosti na toleranci dané dřeviny k imisnímu zatížení, intenzitou a dobou, po kterou byla dřevina imisím vystavena. Smrk ztepilý patří mezi nejcitlivější, spolu s jedlí bělokorou, borovicí lesní, jasanem ztepilým a bukem lesním. Obecně dělíme imisní poškození na dva stupně. Akutní, kdy dochází k absorpci takového množství škodliviny, které má pro pletivo smrtící účinek a chronické, které vzniká při absorpci nižší než je limit akutního poškození, nebo při opakovaném působení nižších dávek. Mezi symptomy akutního poškození patří žloutnutí jehlic, které přechází do žlutohnědého až červenohnědého zbarvení. V roce 2017 bylo tzv. žloutnutí smrku způsobené převážně imisním zatížením registrováno na rozloze kolem 50 tis. ha hlavně na území Moravskoslezského a

Olomouckého kraje. Dále byl zaznamenán výskyt na území Krušných a Jizerských hor.

Poškození zvěří

Poškození zvěří můžeme rozdělit podle toho, jaký druh zvěře jej způsobuje a podle části rostliny kde k němu dochází na loupání, ohryz a okus.

Pokud je ze stromu sloupnuta větší plocha kůry a běl zůstane neporušená nebo jsou na ní pozorovatelné jen mělké vrypy a stopy zubů, mluvíme o loupání. Když je sloupnuta jen malá část kůry a na kmeni zůstane zřetelná stopa po zubech, jedná se o ohryz. Oba typy poškození způsobuje především spárkatá zvěř. V důsledku poškození dochází k poklesu přírůstu, ataku hmyzích škůdců, průniku spor hub a rozvoje hniloby. Typickým houbovým parazitem, který napadá strom v místě loupání kůry je pevník krvavějící (*Stereum sanguinolentum*) a poraněná místa rádi využívají piložítka a tesařiči.

Okusem bývají postiženy postranní větve vrcholových částí mladých stromků nebo jejich terminální výhony. Důsledky poškození okusem jsou netvárný růst, ztráty na výškovém přírůstu a redukce nebo ztráta asimilačního aparátu. Opakované poškození okusem vede ke zvýšení mortality, blokaci odrůstání a k zvýšené citlivosti na sucho.

Hálkotvorní škůdci a škůdci jehličí a letorostů

Mezi hálkotvorné škůdce patří např. korovnice pupenová (*Adelges laricis*) a korovnice zelená (*Sacchiphantes viridis*). Mezi jejich hostitelské dřeviny patří smrky a modřiny. Vlivem jejich sání se na pupenu vytváří typické šišticovité hálky, které po vylíhnutí mšic postupně zdřevnatí a zčernají. Tvorbou hálek odumírají na smrcích celé výhony a dochází tak k různým deformacím koruny a ke snížení celkové estetiky stromu.

Mezi nejvýznamnější zástupce škůdců jehličí a letorostů smrku ztepilého se řadí bekyně mniška (*Lymantria monacha*), pilatka smrková (*Pristiphora abietina*) a ploskohřbetka smrková (*Cephalcia abietis*).

Bekyně mniška je asi 4 cm velký motýlek, jehož housenky se líhnou v průběhu jara a posléze ožírají pupeny či právě rašící jehlice v koruně stromu. Pokud dojde k silným žírům, které přesahují 50 % jehličí, smrky uschnou. Bekyně mniška patří mezi nejvýznamnější defoliátory smrku. Při přemnožení dokáže

způsobit totální holožírny na velkých plochách a způsobit tak rozsáhlé poškození smrkových porostů. V roce 2017 byl výskyt bekyně mnišky zaznamenán na ploše cca 800 ha.

Pilatka smrková je příslušníkem řádu blanokřídlých a je to škůdce především mladých, neautochtonních smrkových porostů. Její housenice konzumují čerstvé jehlice, které následně usychají, krouť se a hnědnou. Výhony potom vypadají jako spálené mrazem nebo ožehnuté ohněm. Výskyt pilatky byl v roce 2017 zaznamenán na ploše cca 30 ha.

Ploskohřbetka smrková je zástupcem řádu blanokřídlých a je typickým škůdcem starších, stejnorodých a stejnověkých porostů. Její housenice požírají přednostně starší jehlice. Při přemnožení mohou výrazné defoliace koruny vést až k odumření dřeviny. Podle záznamů z roku 2017 byl výskyt ploskohřbetky monitorován na ploše cca 35 ha.

Škůdci kmene a větví

Na smrku ztepilém může v naší krajině žít až 27 druhů kůrovců. Mezi nimi rozlišujeme druhy monofágní, které jsou vázány převážně na smrk a druhy oligofágní, žijící na více druzích jehličnatých dřevin. V roce 2017 se na území České republiky opět vyskytovali kůrovci na smrku v kalamitním stavu. Nejhorší situace je evidována v oblasti Moravy a Slezska.

Nejvýznamnějším zástupcem kůrovců je lýkožrout smrkový (*Ips typographus*). Přednostně napadá odumírající a odumřelé stromy. Během přemnožení však napadá i zdravé stromy a je schopen poškodit rozsáhlá území smrkových porostů. Základní obranou proti kůrovci je odstranění dřeva vhodného k jeho vývoji, vyhledávání napadených stromů a vedení přímých opatření jako je kladení lapáků nebo instalace lapačů.

Mezi další významné kůrovce patří například lýkožrout lesklý (*Pityogenes chalcographus*), lýkohub matný (*Polygraphus poligraphus*), lýkožrout menší (*Ips amitinus*), lýkožrout severský (*Ips duplicatus*) nebo dřevokaz čárkovaný (*Xyloterus lineatus*).



Obrázek 2 a 3: Lýkožrout smrkový, zdroj: <http://www.naturfoto.cz/lykozrout-smrkovy-fotografie-19062.html>, autor: Jiří Bohdal

Dle Zprávy o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2017 jsou škody způsobené podkorním hmyzem zaznamenány v celoplošném nárůstu, i když v nižší intenzitě než v roce předcházejícím. Největší škody připadají každoročně na lýkožrouta smrkového, lýkožrouta menšího a lýkožrouta lesklého (více než 75 % z celkového napadení). Naopak výskyt listožravého hmyzu je zaznamenán v zanedbatelném množství, stejně jako v posledních letech. V tomto roce došlo i k mírnému nárůstu poškození jehličnatých výsadeb klikorohem borovým oproti roku předcházejícímu.

Dalším významným biotickým činitelem jsou houbové choroby, které jsou popsány samostatně v následující kapitole.

3.3 Houbové choroby – vznik, postup a způsob nákazy, konkrétní zástupci

Houby (*Fungi*) jsou jedinečné organismy, které nezapadají do žádného obecného členění, proto jsou řazeny do samostatné říše. V přírodě jsou všudypřítomné a jsou nenahraditelné při rozkladu organických látek. Rozkladem organické hmoty se podílejí na koloběhu uhlíku, dusíku a ostatních živin v biosféře.

3.3.1 Rozšiřování parazitických dřevokazných hub

„Parazitické dřevokazné houby se mohou rozšiřovat na velké vzdálenosti pomocí výtrusů (sporami), které jsou unášeny větrem.“ (Černý, 1989) Uvolňování výtrusů do ovzduší je velmi různorodé. Například houby stopkovýtusné uvolňují své výtrusy z bazidií a ty potom klesají dolů. Fyziologickou činností při tvorbě bazidiospor se pod klobouky plodnic zvyšuje teplota a teplý vzduch, který uniká kolem klobouku, odnáší výtrusy vzhůru. Spory vřeckovýtrusných hub jsou zase vystřelovány náhlým uvolněním z vřecek několik centimetrů do vzduchu. Houby způsobující hnilobu dřeva se velmi často šíří půdou. Například václavka smrková se

rozšiřuje rhizomorfy, které vyrůstají na povrchu vyhnídlých kořenů nebo bází kmenů, přičemž prorůstají půdu i na vzdálenost několika metrů. Některé další houby, jako třeba dřůpkatec smrkový, se rozšiřují z nemocných stromů na zdravé v místě dotyku či srůstu kořenů.

3.3.2 Vznik nákazy a onemocnění

Nákaza neboli infekce představuje počáteční fázi onemocnění. Z biologického pohledu nastává onemocnění při vzniku prvních ochranných reakcí. Z klinického hlediska nastupuje onemocnění tehdy, objevují-li se symptomy choroby. Časový úsek od vzniku nákazy do výskytu prvotních příznaků onemocnění nazýváme inkubační doba. Její rychlost je ovlivněna hlavně vnějšími podmínkami a to zejména teplotou. U rostlin se zvýšenou resistencí bývá inkubační doba delší. Délka inkubace je u každého infekčního onemocnění proměnlivá a kolísá v určitých časových mezích. Například u dřevomoru kořenového (*Hypoxylom deustum*) trvá doba inkubace 3 - 10 let.

Působení parazita na hostitele závisí na několika faktorech. Především závisí na fyziologických vlastnostech hostitele, na vzájemné přizpůsobivosti organismů a na vnějších podmínkách prostředí. Jinými slovy k tomu, aby došlo k onemocnění je zapotřebí tří základních podmínek, které nastanou současně. Rostlina musí být náchylná k onemocnění, na rostlinu působí choroboplodný činitel a vnější podmínky umožňují onemocnění. Náchylnost rostliny se označuje jako dispozice nebo receptivita. Dispozice je dvojího druhu. Vrozená nebo daná vývojovým stádiem rostliny (mládím, stářím, rozkvétáním atd.) a získaná (např. zastíněním, namrznutím, nedostatečnou výživou, žírem apod.). Získaná náchylnost se rovněž nazývá predispozice. Opakem k náchylnosti je odolnost neboli rezistence. Vyšším stupněm odolnosti je potom imunita nebo také vzdornost. Rozdíl je v tom, že odolnost rostliny může být jen dočasná, dána například vývojovým stavem rostliny, ale vzdornost je trvalá. Téma imunity probereme podrobněji v samostatné kapitole.

Náchylnost a odolnost rostliny se mění nejen s ročním vývojem rostliny, ale i s jejím věkem. Podle toho lze rozdělit choroby rostlin do tří skupin. Choroby, které napadají mladé rostliny a jejich části ve vzestupné fázi vývoje. Choroby napadající stárnoucí rostliny a jejich části v sestupné fázi vývoje a choroby, u kterých se závislost na stáří neprojevuje. Zástupci první skupiny napadají například semenáčky, ale i mladé výhonky starších stromů. Druhá skupina chorob způsobuje třeba hniloby starých stromů nebo napadá stárnoucí jehličí.

Činitele způsobující choroby nazýváme patogeny. Choroboplodných činitelů bývá často více najednou nebo následují za sebou (sukcese chorob). V obou případech jde o choroby kombinované. Houba je schopna způsobit nákazu jen v určitém vývojovém stádiu, které nazýváme infekčnost. Pokud není choroboplodný činitel infekční, žije ve saprofytním stádiu nebo ve stavu klidu a nezpůsobuje žádné onemocnění. Stupeň infekčnosti nazýváme agresivitou. Velmi agresivní jedinci jsou schopni rychle nakazit velký počet rostlin. Méně agresivní patogeny napadají jen náchylnější jedince. Stupeň onemocnění je označován jako virulence (účinnost). Značně virulentní patogeny způsobují prudké, rychle probíhající onemocnění. K tomu, aby činitel vyvolal onemocnění, musí být nejen infekční, ale zároveň i patogenní. To znamená, že je schopen způsobit určité změny v rostlině a vyvolat příznaky choroby.

Infekce začíná ve chvíli, kdy patogen pronikne z vnějšku do pletiva dřeviny. První fází vývoje choroby je klíčení spor mikroorganismů. U velkého množství patogenů je klíčení stimulováno látkami rozpuštěnými v kapkách tekutin, které se nachází na těle rostliny. V tzv. infekční kapce jsou obsaženy vitamíny a další sloučeniny, které se podílejí na výstavbě molekul nukleotidů, anorganické soli atd. Výtrusy různých hub v čisté vodě ani nevyklíčí, ale klíčení inhibuje až slabounký výluh kůry hostitele. Infekční kapka stimuluje i další vývoj hyf, které se vytvářejí při klíčení spor. „*V některých případech je jejich růst při srovnání s růstem v destilované vodě urychlen 20krát až 30krát.*“ (Černý, 1989) Dalším krokem vývoje infekce je proniknutí hyfy do buněk hostitelské dřeviny a vzájemný účinek fyziologicky aktivních látek, syntetizovaných protoplastem hostitele a parazitem. Cest, kterými se infekce dostává do těla rostliny, je hned několik. U poškozené rostliny využívá parazit rány vzniklé mechanickým nebo jiným fyzikálním poškozením (mrazem), nebo napadá odumřelá místa po napadení jinými cizopasníky, anebo rány způsobené přenašečem choroby. U zdravé rostliny využívá otvorů na pokožce, jako jsou průduchy či lenticely nebo ústrojí, které je náchylné k nákaze, např. pupeny, kořenové vlásy, kořenový krček aj. Některé organismy však mohou pronikat i neporušenou pokožkou. Určité druhy hub využívají k průniku do buňky hostitele enzymatické porušení buněčné blány. Hlavní roli přitom hrají pektinázy, které rozpouštějí střední lamelu buněčných plazmatických membrán. Účinek mechanického poškození buněčné membrány se odvíjí od fyziologického stavu hostitele. Rozhodující je schopnost dřeviny vytvářet v místě poškozeného pletiva

nové ochranné pletivo (kutin, korek, suberin). V boji proti infekci jsou právě mechanické vlastnosti rostlinných pletiv a schopnost tvorby ochranných pletiv zcela zásadní. V okamžiku, kdy parazit pronikne buněčnou membránou, nastává rozhodující etapa vzájemného působení mikroorganismu a hostitelské dřeviny. V důsledku proniknutí hyf parazita je v infikovaných buňkách narušen přirozený sled metabolických procesů a infekce vyvolává změny fyzikálně chemických vlastností protoplazmy. „*Následkem je zvýšená propustnost povrchových vrstev buněk, která vede k navýšení exosmózy organických solí a dalších látek z infikovaných buněk.*“ (Černý, 1989) Cizí organismus a jeho systém fyziologicky aktivních látek (např. toxiny, enzymy) pozměňuje přirozený chod životních dějů v hostitelské dřevině a narušuje soulad a koordinaci v procesech její vlastní látkové výměny.

3.3.3 Postup parazita v těle rostliny

Způsob, jakým nákaza postupuje v těle hostitele, záleží na způsobu výživy choroboplodného činitele. Fytopatogenní mikroorganismy (houby, bakterie aj.) řadíme k heterotrofům, tedy organismům, které žijí z organických látek vytvořených autotrofními organismy. „*Heterotrofní organismy lze rozdělit do dvou skupin. Jsou to paraziti a saprofyti.*“ (Černý, 1989) Parazity můžeme opět rozdělit na dvě skupiny a to parazity obligátní a fakultativní. Rostlina infikovaná obligátním parazitem musí zůstat životaschopná, protože obligátní parazit je plně závislý na svém hostiteli a není schopný vývoje na jiném živném substrátu. „*Fakultativní parazité nejsou schopni pronikat do živých buněk vitálního hostitele, proto svými toxickými látkami postupně usmrcují živé buňky oslabených rostlin, kterými se potom živí.*“ (Černý, 1989) Postup nákazy je trojího druhu. Parazit buď vniká přímo do živých pletiv, nebo do nich přechází z mrtvých pletiv, nebo vylučuje toxické látky, které jsou pro hostitele jedovaté, těmi usmrcuje živá pletiva před sebou a teprve poté do nich proniká. Přejechy mezi uvedenými třemi typy jsou velmi variabilní a některé houby mají vlastnosti dokonce všech tří typů.

3.3.4 Postup parazita v buňkách rostliny

Na základě toho, jak parazit cestuje tělem hostitele, lze rozlišovat pronikání vnitrobuněčné a mezibuněčné. Některé druhy ovšem pronikají jak stěnami buněk, tak mezibuněčně a napadají bez rozdílu všechna pletiva. Velmi rychle se množí a rozšiřují primitivní paraziti (především pertofiti), kteří postupují libovolnými cestami bez ohledu na rozdíly v pletivech hostitelské dřeviny. V mnoha případech dává

houba přednost xylému. Pokud se nákaza rozšiřuje samotným růstem parazita, mluvíme o postupu aktivním. Když jsou částice parazita volně unášeny tekutinou, jedná se o postup pasivní. Pasivní postup umožňuje i růst hostitelské rostliny. Rychlost, jakou nákaza proniká tělem hostitele, je velmi rozdílná a odvíjí se od druhu parazita a jeho životních podmínek. Některé druhy hub jsou schopné postoupit během jednoho dne i o několik metrů, další druhy urazí za stejný časový úsek vzdálenosti jen v řádech milimetrů.

3.3.5 Způsob nákazy

Podle části hostitelské rostliny, kterou parazit obsazuje, mluvíme o nákaze místní (lokální) nebo celkové (difúzní). Mezi oběma typy ale existují nejrozmanitější přechody. V případě místní nákazy je napadené místo výrazně ohraničeno od zdravých pletiv. Jako příklad můžeme uvést onemocnění jehlic, které způsobuje houba *Hypodermella sulcigena*, kdy je ve dvojici jehlic napadena pouze jedna z nich nebo jen její část a zelená zdravá část zůstává výrazně oddělena příčným proužkem. „*Typickým příkladem všeobecné celkové nákazy jsou virusová onemocnění, které postihnou a znetvoří všechny části rostliny.*“ (Černý, 1989)

3.3.6 Specifické vlastnosti a požadavky parazita při postupu v rostlině

Specifické vlastnosti a požadavky parazitů při postupu v rostlině je rozdělují na dvě základní skupiny a to parazity vnější (ektoparazity) a vnitřní (endoparazity). Mezi nimi však opět existují mnohé přechodové typy. Parazity, napadající jen určitá ústrojí rostliny jako jsou jehlice nebo semeníky, označujeme jako organotropní. Histotropní parazité napadají zase jen pletiva. U některých parazitů je specializace silně vyhraněna. Napadají výhradně kambium kořenů nebo jen jádrové dřevo některých dřevin. Některé parazity nalezneme jen v cévách listů, někteří žijí pouze v šupinách šištic. Mnoho parazitů oproti tomu žádnou specializaci nemá a napadají nejrozmanitější pletiva a ústrojí rostlin.

Obrana rostliny proti infekci

V boji proti infekci využívají rostliny nejen své původní genetické vlastnosti, ale především ty obranné schopnosti, které u nich vznikají jako reakce na infekci. Odolnost rostliny je tedy schopnost aktivně reagovat na infekci, tj. schopnost lokalizovat patogenního činitele, zabránit jeho působení a ochránit chod svého vývoje a životních procesů. Komplex těchto vlastností rostliny nazýváme imunita.

Pasivní přirozená imunita je taková vlastnost, která nedovolí parazitu proniknout do pletiva rostliny bez ohledu na jeho aktivitu a nákaza rostliny tak není po určitou dobu vůbec možná. Mezi obranné vlastnosti rostlin řadíme např. výskyt voskového povlaku na asimilačních orgánech, sklon jehlic, pevnost kutikuly nebo množství a tvar průduchů. Dále sem můžeme zařadit schopnost zacelování ran, pohyb průduchů, povahu látkové výměny, rychlost zdřevnatění výhonů aj. Jako příklad chemických obranných faktorů rostlin lze uvést kyselost buněčné šťávy nebo tvorbu chemických sloučenin v rostlinných pletivech, které brzdí postup patogenu (antokyan, fytoncidy, sloučeniny karbolové kyseliny, třísloviny a další chemické sloučeniny).

Vlastnosti aktivní přirozené imunity se projeví jen ve chvíli, kdy je rostlina nakažena a to tím, že aktivně zabraňuje pronikání parazita do svého pletiva. Mezi faktory aktivní imunity patří tvorba antitoxinů, antienzymů a tvorba ochranných nekrot. Obnovné enzymy, především peroxidáza ničí toxiny vylučované patogenními organismy a tím zpomaluje jejich vývoj. Tvorba nekrot a korových buněk kolem postiženého místa je velmi účinnou obranou proti obligátním parazitům, kteří v mrtvých buňkách nemohou žít a hynou.

3.3.7 Houbové choroby jehličí, letorostů a pupenů

Nejvýznamnějšími houbovými chorobami na smrku ztepilém jsou sypavka smrková, šterbinatka smrková, rez smrkového jehličí, přípletka smrková a dále i kloubnatka smrková, která je předmětem této práce a je jí věnována samostatná kapitola.

Sypavka smrková (*Lophodermium piceae*) je druhem sypavky, u které není výskyt až tak častý a pokud se objeví ve větší míře, tak v zanedbaných porostech. Na českém území se spíše vyskytuje sypavka borová (*Lophodermium pinastri*), která byla v roce 2017 hlášena na 2,3 tis. ha. Oproti roku 2016 se jedná o drobný nárůst. Vlivem sypavky začnou během léta napadené jehlice žloutnout, přes zimu reziví, hnědnou a odumírají.

Šterbinatka smrková (*Lirula makrospora*) napadá především mladé dřeviny, které rostou ve vlhkých lokalitách a dřeviny, jimž se překrývají spodní větve. Jehličí jednoho ročníku zhnědne a poté rychle opadá.

Rez smrkového jehličí (*Chrysomyxa abietis*) je rez tzv. jednobytná (monoecická). Celý její životní cyklus se odvíjí pouze na smrku. K infekci dochází

již na jaře při rašení. Napadané jehlice opadávají během léta a na podzim a mají nápadné zlatožluté zbarvení.

Přípletka černá (*Herpotrichia nigra*) je k vidění v horských oblastech, kde leží dlouho sněhová pokrývka (vlhké oblasti). Napadené části dřeviny odumírají a při silné nákaze může dojít až k úhynu hostitele.

3.3.8 Houbové choroby kmene

Mezi nejznámějšího zástupce houbových chorob na kmenech smrku patří popraška smrková (*Coniophora piceae*), která je známá svou symbiózou s dřevokaznými mravenci. Nejčastěji dochází ke hnilobě na kmeni. Datlovití ptáci zde vyhledávají kukly mravenců a prosekávají běl. V místě otvorů dochází k zeslabení kmene, které může vést až k jeho zlomení.

3.3.9 Houbové choroby kořenů a báze kmene

Nejrozšířenějším zástupcem houbových chorob kořenů a báze kmene u smrku je václavka smrková, dále d'ubkatec smrkový a kořenovník vrstevnatý.

Václavka smrková (*Armillaria ostoyae*) je nejrozšířenější druh václavky, který je dobře rozpoznatelný podle hnědě zbarveného klobouku a tmavých, pyramidálních šupin na klobouku. Hlavními symptomy infekce jsou výrony pryskyřice na kůře jehličnanů, vyrůstání kloboukatých plodnic okolo kořenů, bílé syrrocium narůstající pod kůrou a přítomnost černých rhizomorf v půdě kolem kořenových náběhů. Hniloba je bílá s černými liniemi. Václavka rozkládá hlavně kořeny a pařezovou část kmene. Běžně se vyskytuje na smrku, ale napadá i další dřeviny jako například jedle, borovice, douglasky atd. Drží se spíše v nižších polohách, kde představuje vážného hospodářského parazita. Problémy způsobuje hlavně dřevinám vysazovaným na okraji ekologického optima. Oproti roku 2016 dochází v roce 2017 k mírnému zlepšení napadení smrkových porostů václavkou smrkovou. V roce 2017 se václavka vyskytovala na cca 7 tis. ha smrkových porostů. Nejvyšší napadení bylo zaznamenáno tradičně v krajích Moravskoslezském a Olomouckém. Mezi další václavky, které napadají smrky, patří václavka drobná nebo václavka severská.



Obrázek 4: *Václavka smrková*, zdroj: <http://houby.pidisoft.cz/produkty/160-vaclavka-smrkova/>

Ďubkatec smrkový (*Onnia circinata*) se většinou vyskytuje tam, kde dochází k poranění kůry na bázi dřevin např. podél cest nebo odvozních linek. Infekce se však může šířit srůstem přes kořenové systémy stromů. Dřevinám, které jsou napadeny d'ubkatcem, hrozí vysoké riziko vyvrácení a zlomy v pařezové části stromu.

Kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum*) představuje jednu z hospodářsky nejvýznamnějších dřevokazných hub. Jeho infekce často probíhá skrytě a bez vnějších symptomů. Jako hlavní symptomy pozorujeme plodnice na kořenových náběžích, na pařezech, na bázích kmenů a někdy výrony pryskyřice na kmeni.

Další houbové patogeny napadající smrk jsou např. hnědáček Schwenitzův, bělochoroš hořký nebo plstnateček severský.

3.4 Anatomie jehlice

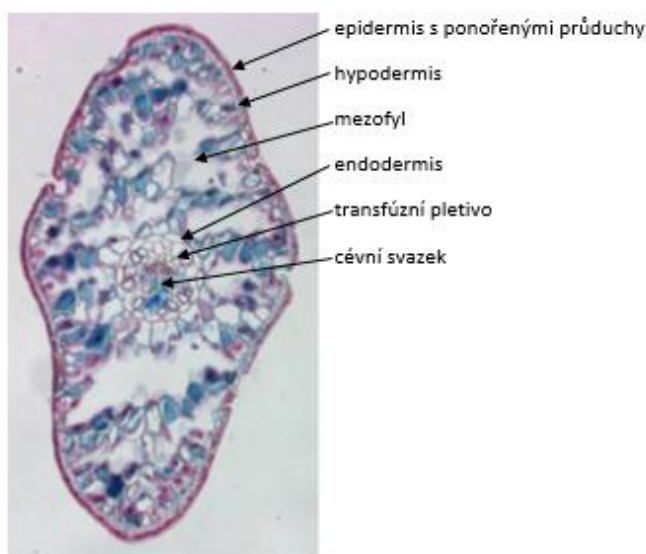
List (fylom) je postranní, většinou plochý, zelený orgán, povětšinou omezeného růstu, který primárně slouží k fotosyntetické asimilaci a transpiraci. Sekundární funkce bývá zásobní či ochranná. Stavba listu odpovídá jeho funkci, a proto bývá u většiny rostlin plochý a tenký, aby se sluneční záření dostalo skrze list do všech jeho částí. Listy jehličnanů jsou protáhlé, úzké a tenké. Svým tvarem připomínají jehlice a odtud pochází i jejich název.

Svrchní vrstva listu je tvořena krycím pletivem neboli pokožkou (epidermis). Obvykle bývá tvořena jednou vrstvou dlaždicovitých buněk. Části buněčných stěn, které jsou vystaveny okolnímu prostředí, bývají širší a obsahují hydrofobní látky (např. kutin a vosky). Účelem je snížit propustnost stěn pro vodu. Vzhledem k tomu,

že jsou jehlice vystavovány působení vnějších faktorů i po několik let, buňky jejich pokožky mají tlusté buněčné stěny a povrch jehlic pokrývá silná kutikula s epikutilárními vosky. Výměnu plynů mezi vnějším prostředím a vnitřním prostorem listu zajišťují průduchy. Svěrací buňky průduchů obsahují na rozdíl od ostatních buněk pokožky chloroplasty. U smrku ztepilého jsou průduchy zanořené pod povrch pokožkových buněk a bývají uspořádány v řadách.

Mezofyl je základním listovým pletivem tvořený parenchymatickými buňkami, v kterých se nachází velký počet chloroplastů. Na povrchu mezofylových buněk vystupují do mezibuněčného prostoru interceluláry, které přivádějí do mezofylu plyny přijaté prostřednictvím průduchů. U smrkových jehlic je mezofyl tvořen několika vrstvami nerozlišených laločnatých chlorenchymatických buněk s mělkými rýhami, tzv. ramenovitými palisádami. V prostoru mezofylu se může vyskytovat i několik pryskyřičných kanálků.

Vodivá pletiva procházejí středním válcem jehlice, který je ohraničen vrstvou tlustostěnných buněk (endodermis). Jehlicemi smrku probíhá jeden cévní svazek, který bývá zpravidla nerozvětvený. Cévní svazek je tvořen floémem, který je umístěn blíže ke spodní abaxiální (odvrácené) straně jehlice a xylémem, umístěným blíže k adaxiální (přivrácené) straně. Prostor středního válce mezi endodermis a cévními svazky je vyplněn transfúzním pletivem, které tvoří tracheidy a parenchymatické buňky. Mnohé z nich obsahují vakuoly s polyfenolickými látkami. Transfúzní pletivo předává ze dřeva do mezofylu vodu s rozpuštěnými minerálními látkami.



Obrázek 5: Příčný řez jehlicí smrku ztepilého,

zdroj: <http://www.botanika.upol.cz/atlas/anatomie/>

3.4.1 Plastidy

Jedny z nejdůležitějších organel v rostlinné buňce jsou plastidy. Jsou to lipoproteinové organely obsahující vlastní DNA a ribozomy. Na základě pigmentů, které obsahují, rozlišujeme plastidy na chloroplasty, chromoplasty a leukoplasty. Chloroplasty mají zelenou barvu a obsahují chlorofyly a další asimilační barviva (karotenoidy). Chromoplasty jsou barevné (žluté, červené, oranžové). Obsahují karotenoidy a xantofyly. Leukoplasty jsou bezbarvé a nacházejí se zejména v neosvětlených částech rostliny (kořeny, vnitřní části stonků, oddenky). Hromadí se v nich zásobní látky jako škrob, bílkoviny či lipidy.

3.4.2 Chloroplasty

Chloroplasty jsou centrem fotosyntézy. U vyšších rostlin mají zpravidla diskovitý tvar. Mají složitou vnitřní strukturu. Chloroplasty jsou stejně jako ostatní plastidy ohraničeny dvojitou biomembránou, která uzavírá bílkovinnou plazmu - stroma. Stroma je protkáno sítí uzavřených biomembrán, které tvoří diskovité váčky, tzv. tylakoidy. Tylakoidy jsou na sebe stupňovitě uspořádány v celek zvaný grana. Chlorofyl a asimilační barviva jsou přítomny na vnitřní straně tylakoidních membrán.

3.4.3 Fotosyntéza

Organické látky každého rostlinného těla vznikají složitými biochemickými procesy z oxidu uhličitého, vody a minerálních látek. Základním procesem vzniku těchto látek je fotosyntetická asimilace - fotosyntéza. V průběhu fotosyntézy dochází k zachycení světelné energie (fotonů) a k následné syntéze organických látek (např. sacharidy). Mezi organismy, které mají schopnost fotosyntézy, řadíme vyšší rostliny, zelené a hnědé řasy, jednobuněčné sinice a zelené bakterie. Fotosyntézu dělíme na dva procesy. Primární a sekundární. Dříve taky nazývané jako světelná a temnostní fáze.

Vzorec sumární reakce fotosyntézy: $6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$

Primární procesy

Primární děje fotosyntézy jsou reakce závislé na světle a probíhají v tylakoidech chloroplastů. Během těchto reakcí je světelná energie přeměňována na energii chemickou a jako vedlejší produkt vzniká kyslík. Zelené rostliny využívají energii fotonů viditelné části slunečního spektra, tj. fotonů o vlnové délce 400 – 750

nm k syntéze složitějších organických sloučenin (např. cukrů) z jednodušších anorganických látek (H_2O a CO_2). Fotony jsou zachycovány asimilačními barvivy plastidů. Chlorofyly (a, b), fykobiliny a karotenoidy. Ovšem pouze chlorofyl a je schopen přeměnit energii fotonu na energii chemickou, neboli oxidovat. Ostatní asimilační barviva (pigmenty) fungují jako světlosběrné sběrače a předávají energii pohlceného fotonu molekulám chlorofylu a. V průběhu světlé fáze fotosyntézy dochází k pěti základním chemickým dějům, které lze zjednodušeně shrnout zhruba takto:

- 1) Absorpce fotonů - zachycením světla začíná vlastní proces fotosyntézy. Rostlinný pigment spotřebuje energii světelného kvanta, kterou přemění na energii chemickou.
- 2) Přenos elektronů – chlorofyl a absorbuje energii dvou fotonů a excituje, tj. uvolní energeticky bohatý elektron, který je přenášen řadou redoxních reakcí.
- 3) Fotolýza vody – účinkem energie fotonů dochází ke štěpení molekul vody na protony a elektrony a jako vedlejší produkt vzniká kyslík.
- 4) Tvorba NADPH – molekuly NADPH působí jako redukční činidlo během sekundárních dějů fotosyntézy.
- 5) Tvorba ATP – molekuly ATP (adenosintrifosfát) vznikají během tzv. fotofosforylace, při které se pomocí protonového gradientu syntetizují molekuly ATP z ADP (adenosindifosfát) a P_i (zbytek kyseliny fosforečné). Sloučeniny ATP energeticky zabezpečují reakce sekundárních procesů fotosyntézy.

Sekundární procesy

Sekundární procesy nejsou závislé na světle. Během sekundárních dějů jsou produkty světlé fáze (ATP a NADPH) ukládány fixací CO_2 do sacharidů. Cykly fixace CO_2 rozlišujeme podle toho, v jakých rostlinách k nim dochází. Calvinův cyklus (C_3 - cyklus) probíhá v tzv. C_3 rostlinách, tedy v rostlinách mírného pásu (např. pšenice, hrách). V rostlinách subtropického pásu probíhá Hatch-Slackův cyklus (C_4 – cyklus) a tropické rostliny užívají CAM cyklus.

Význam fotosyntézy

„Je to základní proces, zabezpečující život na Zemi. Téměř veškerá biomasa vzniká fotosyntézou ze vzdušného oxidu uhličitého.“ (Jelínek, 2014) Zároveň je to jediný děj, při kterém se uvolňuje kyslík.

3.4.4 Druhy pigmentů, chemická struktura, lokalizace, význam pro rostlinu

Pigmenty

Jak už bylo uvedeno, fotosyntéza je proces poháněný světlem, který k syntéze využívá energii fotonů, zachycenou asimilačními barvivy plastidů neboli fotosyntetickými pigmenty.

Pigmenty jsou chemické látky organického původu. Rostliny obsahují dva typy pigmentů. Hydrofilní, které jsou rozpustné ve vodě a hydrofobní, rozpustné v tučích nebo v jiných organických rozpouštědlech. Pro fotosyntézu má hlavní význam skupina hydrofobních pigmentů obsažených v plastidech rostlinné buňky. Druhá skupina hydrofilních pigmentů se nachází nejčastěji ve vakuolách a pro fotosyntézu význam nemají.

Chlorofyly

Každý ze skupiny fotosyntetických pigmentů absorbuje energii z odlišné části viditelného spektra. Chlorofyl zachycuje modrou a červenou část a ostatní odráží. Proto se jeví jako zelený, čímž udává základní barvu všem fotosyntetizujícím rostlinám. „Průměrný list je tvořen přibližně 70 miliony buněk obsahujícími asi 5 krát 10^9 chloroplastů. V každé z nich je asi 600 milionů molekul chlorofylu a tak celkový počet v uvedeném hypotetickém listu dosahuje čísla 10^{18} .“ (Procházka, 1998). Z chemického hlediska chlorofyly můžeme zařadit mezi cyklické tetrapyroly s komplexně navázaným hořečnatým iontem. Stejně jako ostatní pigmenty, nacházející se v plastidech mají hydrofobní povahu, kterou jim uděluje zbytek alkoholu fytolu (C^{20}), který je navázán na pyrolové jádro. Známe několik skupin chlorofylů (a,b,c,d,e) a příbuzné bakteriochlorofyly (a,b,c,d,e,g), které se vyskytují u bakterií. Nejvýznamnější skupinou jsou chlorofyly a a b. Schopnost oxidace má však pouze chlorofyl a a chlorofyl b a ostatní pigmenty mají jen pomocnou funkci.

Karotenoidy

„*Karotenoidy jsou izoprenoidy, jejichž základní skelet obsahuje 40 atomů uhlíku. Jsou to buď uhlovodíky-karoteny (červená barva), nebo jejich kyslíkaté deriváty – xantofyly (žlutá barva).*“ (Procházka, 1998) V listech vyšších rostlin se z karotenů nejčastěji vyskytuje beta-karoten, z xantofylů je to violaxantin, lutein a zeaxantin. Bývají rovněž částečně vázány na bílkoviny. Obě skupiny karotenoidů jsou sice pigmenty doplňkovými, ale chrání fotosyntetický aparát rostliny před nevratnou fotooxidací. Karotenoidy zachycují fotony modrozelené části barevného spektra a jejich energii předávají řadou redukčních reakcí chlorofylu a. Karotenoidy jsou, jako ostatní fotosyntetické pigmenty, lokalizovány v chloroplastech, a to výhradně v membránách. Převážná část karotenoidů se nachází v membránách tylakoidů (hlavně beta-karoten) a malé množství obsahují obalové membrány chloroplastů (převážně violaxantin).

Jak bylo uvedeno, doplňkové pigmenty mají zásadní obranou funkci proti nadměrnému ozáření. Tento obranný mechanismus, který rostlinu brání před fotooxidací, známe jako xantofylový cyklus. Tento cyklus je založen na přeměně violaxantinu přes anteraxantin na zeaxantin. Celý proces probíhá v membránách tylakoidů. Výsledný zeaxantin je schopen měnit vysoké množství energie nahromaděné stresem rostliny z nadměrného ozáření na teplo, čímž rostlinu ochrání.

3.5 Přehled metod stanovení pigmentů

Metody stanovení pigmentů v rostlinném materiálu dělíme na destruktivní a nedestruktivní. Při destruktivních metodách dochází ke zničení nebo poškození zkoumaného rostlinného vzorku. Nedestruktivní metody jsou v tomto směru šetrnější a nedochází u nich k poškození rostliny či zkoumaného rostlinného materiálu.

Nedestruktivní metody

Nedestruktivní (fyzikální) metody využívají měření spektakulárních vlastností listů jako difúzní propustnost, difúzní odrazivost či fluorescenci chlorofylu.

Chlorofylmetr SPAD – 502

Tato metoda je založena na určení relativního obsahu chlorofylu v listech rostlin bez extrakce pigmentů. Jedná se o velmi rychlou metodu měření. Měření

hodnoty jsou vypočítány z propustnosti listu s rozdílnou absorbcí na dvou vlnových délkách (650 a 940 nm). Chlorofylmetr SPAD – 502 je přenosný přístroj, tudíž usnadňuje manipulaci a je vhodný pro použití v terénu. Při měření nedochází k poškození listů rostlin.

Destruktivní metody

Destruktivní metody měření pigmentů ze zelených částí rostlin jsou založeny na extrakci pigmentů z pletiva. Následně se stanovuje jejich obsah. Nejčastěji se měří obsahy chlorofylu a a b, betakarotenů a xantofylů. Pro měření obsahu chlorofylu a a b se využívá měření absorbance ve zvolených vlnových délkách.

C-18 separace

Tato chromatografická absorbční metoda je velice efektivní. Je založena na principu rozdělení jednotlivých barviv (separaci). Pomocí tzv. silikagelu se zachytí jednotlivá listová barviva, která se následně vylouhují v rozpouštědlo (např. aceton).

TLC Chromatografie

TLC Chromatografie je tzv. chromatografie na tenké vrstvě. Jedná se o separační metodu, která je založena na metodě rozdělování látek mezi mobilní (pohyblivou) fází a fází stacionární (pevnou). Mobilní fáze je organické rozpouštědlo a stacionární nejčastěji hliníková destička pokrytá silikagelem či oxidem hlinitým.

HPCL

HPCL neboli vysokoúčinná kapalinová chromatografie je metoda sloužící k separaci složek vzorku pomocí vysokotlakého čerpadla. Díky tomu je metoda účinnější a provedená za kratší dobu.

Spektrofotometrie

Spektrofotometrie je metoda měření vlastností vzorku na základě pohlcování světla různých vlnových délek spektra. Může se měřit např. koncentrace určité látky v roztoku. Přístroje, které umožňují různé nastavení vlnové délky světla nebo měření pouze určité části absorpčního spektra, se nazývají spektrofotometry. Podrobněji je spektrofotometr popsán v praktické části práce.

3.6 Kloubnatka smrková (*Gemmamyces piceae*)

říše *Fungi* (houby) – oddělení *Eumycota* (pravé houby) – pododdělení *Ascomycotina* (houby vřeckaté) – třída *Ascomycetes* (houby vřeckovýtrusné) – řád *Pleosporales* – čeleď *Cucurbitariaceae*

Kloubnatka smrková je významný houbový patogen jehličnatých dřevin, především smrků, méně často i jedlí. Známa je především z oblastí severní a severozápadní Evropy. Ve střední popřípadě jižní Evropě jsou doloženy nálezy spíše z horských oblastí, a to právě i z České republiky. Poprvé byla platně popsána A.W. Borthwickem v r. 1909, který ji zařadil do rodu *Cucurbitaria* Gray pod jménem *Cucurbitaria piceae*. Studiu kloubnatky smrkové se také intenzivně věnoval ruský vědec N.A. Naumov, který v r. 1925 platně popsal konidiové stadium kloubnatky jako *Megaloseptoria mirabilis* Naumov. V r. 1969 byla kloubnatka zařazena F. Casagrandem do jím nově vytvořeného rodu jako *Gemmamyces piceae* (Borthw) Casagr. Tím vyřešil taxonomické a nomenklatické problémy okolo kloubnatky a toto zařazení je dodnes akceptováno naprostou většinou mykologů a fytopatologů.

3.6.1 Popis

Kloubnatka smrková je vřeckovýtrusná houba. Dává přednost lokalitám s vysokými srážkami a vysokou vzdušnou vlhkostí. K napadení hostitelské dřeviny dochází v průběhu vegetačního období. Na začátku léta začíná napadené pupeny, které jsou následkem pokusu o vyrašení značně zdeformované („vykloubené“), pokrývat černá, tuhá krusta neboli bazální stroma. Zde se v trsech začínají utvářet přisedlé, lysé, tmavě hnědé až šedočerné, kulovité povrchové pyknidy (plodnice konidiového stádia). Jejich stěny tvoří několik vrstev hnědě zbarvených tenkostěnných buněk. Mnohobuněčné, vláknité konidie (výtrusy) vyrůstají jednotlivě z palisádovitě uspořádaných konidioforů. Jsou bezbarvé, na špici mírně zúžené a na bázi zkosené. Extrémně dlouhé konidie *M. mirabilis* ve zralosti zaplňují téměř celou pyknidu. Po vzniku pyknid obvykle následuje vývoj perithecia, tedy plodnice pohlavního stádia houby - teleomorfy. Rozměrově jsou téměř stejné jako pyknidy. Tvarem kulovité, na povrchu hladké, červenohnědě zbarvené, povrchové, přisedlé nebo s kratičkým stonkem. Stěny perithecia bývají silnější než u pyknid s tlustostěnnými buňkami na povrchu. Vřecka jsou bitunikátní, kuželovitá, o rozměrech 180 - 250 × 25 - 30 μm. Obsahují 8 askospor, které jsou poněkud kuželovitě protáhlé až vřetenovité, mnohobuněčné, 5 - 8 krát přepažené, nejčastěji s

jednou podélnou přepážkou. Askospory mají tmavě hnědou barvu. Jejich velikost dosahuje rozměrů $35 - 50 \times 12 - 15 \mu\text{m}$.

Pyknidy a perithecia lze pozorovat na odumřelých pupenech po celou vegetační sezónu. Některé plodnice přetrvávají na pupenu i další rok. Jsou už však sterilní, zešedlé nebo porostlé epifytickými řasami. Produkce askospor probíhá obvykle jen ke konci léta, zatímco konidie bývají přítomny prakticky po celou vegetační sezónu. Obojí výtrusy mohou infikovat výhony s nově se utvářejícími pupeny.

3.6.2 Symptomy poškození

Symptomy poškození kloubnatkou smrkovou jsou zcela charakteristické a téměř nezaměnitelné. Infikované pupeny na jaře zduří, natékají a často se spirálovitě kroutí a deformují. U pupenů, které jsou slaběji infikované, dochází k růstovým deformacím. Jejich rašící výhony jsou jakoby vykloubené. Pokud odumře termální pupen, dochází ke stimulaci růstu bočních pupenů, čímž je nápadně změněn normální vývoj výhonů. Změna se výrazně projevuje, pokud je strom opakovaně infikován po několik let. Začátkem jara jsou odumřelé, napadené pupeny pokryty černou, tuhou krustou (bazální stroma), z níž vyrůstají šedohnědé až černě zbarvené kulovité plodnice, které jsou dobře viditelné okem nebo slabší lupou. Podobné poškození ještě nevyzrálých pupenů, které by se dalo zaměnit s kloubnatkou, způsobuje časný mráz. V tomto případě pupeny na jaře také nevyraší, časem zhnědnou a vyschnou, ale nikdy nezčernají. K tomuto typu poškození dochází nejčastěji v lesních školkách či na plantážích vánočních stromků.

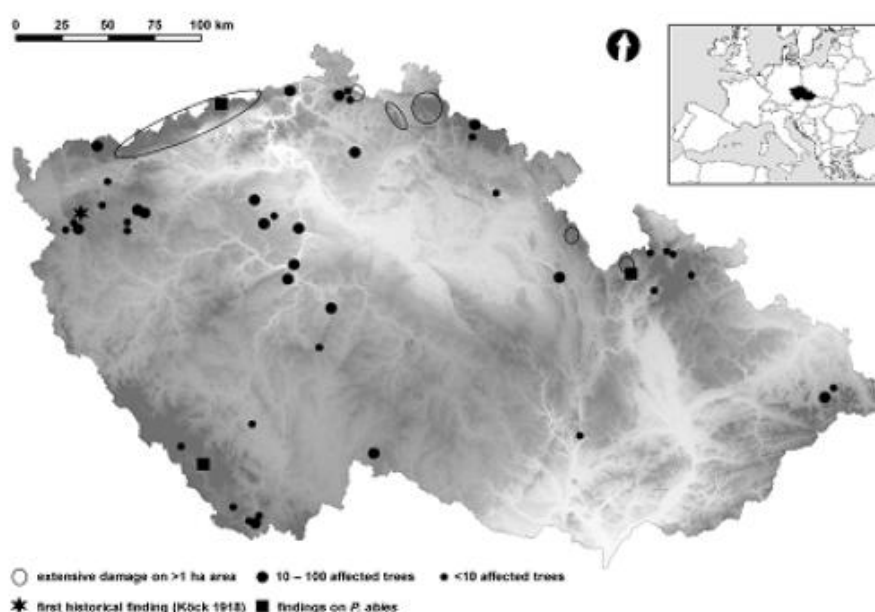
3.6.3 Fytopatologický a lesnický význam

Kloubnatka smrková je uváděna především na smrku pichlavém (*Picea pungens*), sivém (*Picea glauca*), sitce (*Picea sitchensis*) a smrku ztepilém. Na jedlích se vyskytuje méně často. Napadá jedli bělokorou (*Abies alba*) nebo jedli kavkazskou (*Abies nordmanniana*). Houba bývá uváděna i jako významnější škůdce. Především na plantážích vánočních stromků je schopna napáchat značné ztráty. Dostupná literatura však nikde neuvádí případ epidemického rozšíření, jaké lze nyní pozorovat v severovýchodní části Krušných hor na smrku pichlavém. Šetření v Krušných horách neprokázala, že by kloubnatka upřednostňovala lokality podle nadmořské výšky, stáří či expozice rostliny. Rozdíl nevykazují ani pozorování napadení smrku pichlavého, který je řádně pěstován v rozvolněných sponech nebo naopak v pěstebně

zanedbaných, přehoustlých prostorech. Kloubnatka život napadeného jedince přímo neohrožuje. Pokud není procento napadených a odumřelých pupenů příliš vysoké, strom není nijak významně ohrožen v růstu. Pokud počet napadených a odumřelých pupenů překročí 3/4 z celkového počtu a tento stav se opakuje po několik let, nebo dojde-li k napadení téměř všech pupenů, aktivují se tzv. spící pupeny. Ty jsou posléze také napadeny, zasychají, strom přestává obnovovat asimilační aparát a během 2 - 3 let umírá.

3.6.4 Výskyt kloubnatky smrkové na území České republiky

O kloubnatce smrkové se nejvíce začíná hovořit v roce 2009, v souvislosti s jejím rozšířením na území Krušných hor. Dle zprávy Lesní ochranné služby byly nejvíce invazivní roky 2010 a 2011. Roky následující bylo však napadení setrvale vysoké. Během průzkumů provedených v roce 2015 bylo u sledovaných zástupců smrku pichlavého zaznamenáno 60 až 90 % napadených pupenů. Třebaže situace není takto dramatická v celém zájmovém území, v současnosti infekční tlak kloubnatky smrkové stoupá a její výskyt je takřka celoplošný. Vážným problémem je skutečnost, že se patogen zdárně vyvíjí i na smrku ztepilém. V průběhu dalších šetření, která probíhala v letech 2015 a 2016 v Klášterci nad Ohří se ukázalo, že z celkového počtu pozorovaných smrků ztepilých bylo napadeno 40 až 50 % stromů. (Černý et al., 2016).



Obrázek 6: Výskyt kloubnatky smrkové na území České republiky v roce 2015. zdroj: Zpráva projektu LD15148 Invaze *Gemmamyces piceae* v ČR

3.6.5 Ochrana

Ve školkách je doporučována likvidace napadeného materiálu, případně opakované použití fungicidů. Pro zvýšení obranyschopnosti sazenic je vhodná i aplikace nanokřemíku. Podle stupně napadení je u smrkových monokultur nutné uvažovat o jejich rekonstrukci a případně použít dřeviny méně náchylné k infekci. Dřevo pocházející z napadených stromů není vhodné pro další zpracování.



Obrázek 7: Napadení smrku kloubnatkou smrkovou,

zdroj: http://atlasposkozeni.mendelu.cz/atlas/404-kloubnatka_smrkova.html



Obrázek 8: Detail napadení smrku kloubnatkou smrkovou,

zdroj: Norway Spruce to Gemmamyces piceae, 2016

4. Metodika

Na smrcích napadených kloubnatkou smrkovou byla v roce 2017 provedena měření fotosyntetických parametrů prostřednictvím gazometrického přístroje, která doplňovalo několik destrukčních pokusů s cílem odhalit variabilitu ve vertikálním profilu koruny. Kromě hodnocení světelné křivky byla měřena i fluorescence, která je typicky využívána pro zkoumání zdravotního stavu rostliny. Během fyziologických měření byla vytvořena i bohatá databáze hlavních fotosyntetických pigmentů v asimilačním aparátu smrků s různým stupněm poškození a jednotlivé obsahy pigmentů byly porovnány mezi sebou. V tomto oddíle mé práce budu podrobně popisovat stanovování obsahu fotosyntetických pigmentů v asimilačním aparátu smrku ztepilého, které mi bylo umožněno uskutečnit na vzorcích jehlic získaných během výzkumného projektu.

4.1 Charakteristika zkoumaného území – Krušné hory

Krušné hory leží podél českoněmecké hranice na severozápadě Čech a jihu Saska. Tento geomorfologický celek a pohoří tvoří souvislé horské pásmo o délce 130 km s průměrnou šířkou 40 km. Nejvyšším bodem Krušných hor je hora Klínovec, která sahá do výšky 1244 m. n. m.

Klimatické podmínky jsou v oblasti hřebene poněkud drsnější, zvláště na podzim a v zimě s prudkými bouřemi a silným větrem. Podnebí Krušných hor se vyznačuje studenou zimou a několika týdenním poměrně teplým létem. Ve výšce 900 m. n. m. se průměrné teploty pohybují kolem 4°C a nad hranicí 1200 m. n. m. klesají na 2°C. Sněhová pokrývka bývá bohatá a na některých místech dosahuje až 4 m. Průměrná doba sněhových srážek trvá až 100 dní. Teploty pod bodem mrazu můžeme v Krušných horách zaznamenat i v červnu a září. Roční úhrn srážek na hřebenech hor dosahuje 1000 – 1200 mm vody. V nižších polohách méně.

Flóra Krušných hor prošla v poslední době významnými změnami. Během intenzivní těžby došlo k vykácení původních smíšených lesů, které byly nahrazeny smrkovými monokulturami. Koncem 20. století však došlo vlivem průmyslových imisí k postupné likvidaci velké části lesů. Vzniklé holiny jsou během posledních let cíleně zalesňovány dřevinami, které jsou odolnější vůči zdejšímu klimatickým podmínkám, především pak modřín, bříza a smrky pichlavými, které lépe snášejí imisní zatížení. Oblast Krušných hor tvoří z 75% lesy a nejrozšířenější dřevinou je smrk ztepilý.

4.2 Extrakce fotosyntetických pigmentů a jejich spektrofotometrické stanovení

Spektrofotometrické hodnocení pigmentů doplnila provedená fluorescenční měření. Jejich cílem bylo prokázat, zdali se obsah pigmentů snižuje spolu s vyšším stupněm poškození. Spektrofotometrická měření byla provedena na vzorcích jehlic z oblasti Krušných hor pomocí spektrofotometru HACH 6000 UV – VIS. (viz. obr. č. 9). Vzorky byly selektovány podle rozsahu napadení, které bylo rozděleno do pěti stupňů. Pod stupněm 0 jsou zastoupeni zdraví jedinci, škála dále postupuje přes mírné a střední poškození až k těžce infikovaným rostlinám.

4.2.1 Spektrofotometr

Princip měření a přehled základních rovnic

V prvním kroku jsem odvážil přibližně 0,25 g jehlic a jejich přesnou hmotnost si zapsal. Vzorek jsem nastříhal na menší kousky a vložil do třenky, do které jsem přidal malé množství uhličitanu hořečnatého. Obsah třenky jsem následně roztřel, promyl 5 ml acetonu a nechal odstát. Poté jsem extrakt filtroval pomocí pipety přes filtrační papírek, který jsem předtím navlhčil acetonem, do odměrné baňky. Tento krok bylo potřeba opakovat do té doby, než se obsah třenky zcela neodbarvil. Acetonem je vhodné promýt i filtrační papírek, aby se do roztoku v baňce přenesl veškerý obsah pigmentů ze vzorku. Acetonový extrakt v odměrné baňce jsem poté doplnil po okraj a roztok opět s využitím pipety přenesl do spektrofotometrické kyvety. Tímto způsobem jsem připravil extrakt pro každý vzorek jehlic zastupující daný stupeň poškození. Následně jsem pomocí spektrofotometru změřil absorbanci vzorků při gama 663, gama 646 a gama 470. Pro větší přesnost měření jsem každý ze vzorků změřil 3 krát. Následně bylo potřeba obsah pigmentů v extraktu spočítat pomocí následujících rovnic. (Wellburn, 1994)

$$\text{Chl a} = 12,21 \times A_{663} - 2,81 \times A_{646} \text{ mg.l}^{-1}$$

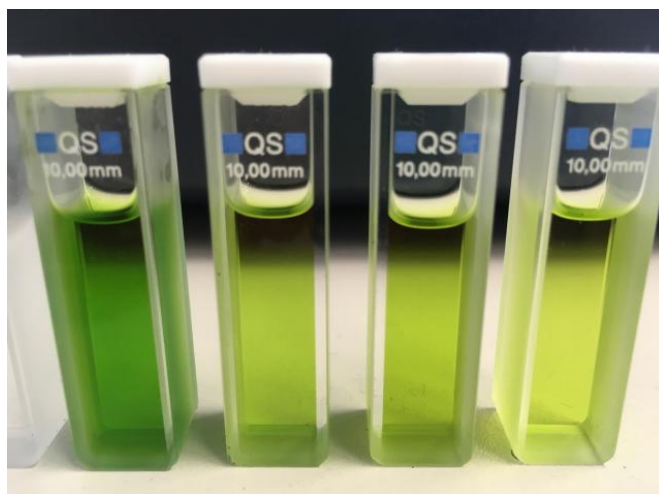
$$\text{Chl b} = 20,13 \times A_{646} - 5,03 \times A_{663}$$

$$C + x = (1000 \times A_{470} - 3,27 \times C(\text{chl a}) - 104 \times C(\text{chl b})) / 198$$

A jsou absorbance při příslušné vlnové délce a šířce kyvety 1 cm. Výsledky jsou přepočítány na množství pigmentů (mg) obsažené v 1l extraktu.



Obrázek 9: Spektrofotometr, zdroj: www.hach.com



Obrázek 10: Extrakce pigmentů a příprava na spektrofotometrické stanovení, zdroj: Krejzková, A. a kol.

Tabulka 2: Obsah chlorofylu a v odebraných vzorcích dle míry poškození [mg/l], zdroj: vlastní zpracování tabulky

	poškození 0	poškození 1	poškození 2	poškození 3	poškození 4
chlorofyl a	12,625	7,135	11,950	13,198	12,757
	17,869	9,249	10,726	10,354	12,973
	13,652	11,038	7,942	12,093	14,714
	13,072	9,933	13,051	12,289	10,763
	16,014	7,932	11,881	17,280	14,652
	11,958	9,436	6,689	15,447	10,339
	16,767	12,940	11,167	17,740	
	19,784	10,459	7,633		
	16,054	12,093	5,122		
	16,612	18,136	14,536		
	15,273	23,173	9,281		
		9,521	17,424		
			17,031		
			10,064		

Tabulka 3: Obsah chlorofylu b v odebraných vzorcích dle míry poškození [mg/l], zdroj: vlastní zpracování tabulky

	poškození 0	poškození 1	poškození 2	poškození 3	poškození 4
chlorofyl b	4,361	2,145	3,843	4,542	4,572
	6,944	3,077	3,701	3,646	4,920
	4,754	3,611	2,629	3,556	4,734
	4,462	4,028	4,527	3,968	3,440
	5,640	3,278	4,250	5,726	4,437
	4,029	3,132	2,367	5,172	3,424
	5,444	4,250	4,089	5,973	
	6,335	3,641	2,453		
	5,187	3,556	1,969		
	5,147	6,018	5,016		
	5,016	8,022	3,178		
		3,268	5,268		
			5,696		
			3,253		

Tabulka 4: Obsah karotenoidů v odebraných vzorcích dle míry poškození [mg/l], zdroj: vlastní zpracování tabulky

	poškození 0	poškození 1	poškození 2	poškození 3	poškození 4
karotenoidy	2,430	1,457	2,042	2,785	2,277
	2,467	1,756	1,904	1,742	2,399
	2,838	1,906	1,528	2,013	2,740
	2,531	0,099	1,977	2,430	2,106
	2,899	1,258	1,920	2,960	2,731
	2,318	1,704	1,212	2,488	2,081
	4,556	2,513	1,693	2,853	
	5,416	2,087	1,641		
	4,374	2,013	0,694		
	4,628	4,868	2,949		
	4,123	6,065	1,819		
		2,505	4,915		
			4,550		
			2,741		

Ve výše uvedených tabulkách jsou zaznamenány obsahy jednotlivých fotosyntetických pigmentů získaných pomocí spektrofotometrie ze vzorků jehlic, které byly sbírány v Krušných horách v průběhu celé vegetační sezóny. Jehlice byly selektovány podle stupně poškození.

4.2.2 Analýza dat

Data, která jsem pomocí spektrofotometru získal ze vzorků jehlic, bylo zapotřebí vyhodnotit pomocí statistické analýzy. Vzhledem k tomu, že bylo třeba vyhodnotit obsah chlorofylu a, b a karotenoidů v závislosti na stupni poškození, tak

se jako nejvhodnější metoda nabízela jednofaktorová ANOVA (Analýza rozptylu).

Předpoklady pro validní použití analýzy rozptylu jsou následující:

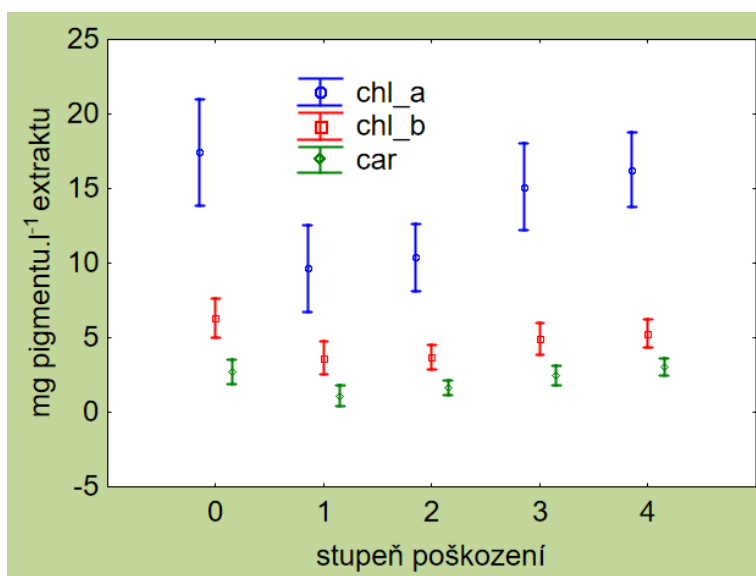
- nezávislost měření (uvnitř skupin i mezi skupinami)
- normální rozdělení dat v každé skupině
- shodnost rozptylů uvnitř skupin

Pro samotné testování hypotéz jsem zvolil prostředí programu R-studio. Jedná se o free a open-source vývojové prostředí pro programovací jazyk R, které slouží pro statistické analýzy a grafické výstupy.

5. Zhodnocení výsledků

Cílem spektrofotometrie bylo potvrzení předpokladu, že v jehlicích napadených kloubnatou smrkovou dochází vlivem biotického stresu, který houba v rostlině vyvolává, ke změnám v poměru fotosyntetických pigmentů. Zkoumanou hypotézu jsem testoval pomocí analýzy rozptylu na 5 % hladině významnosti.

Vyhodnocení spektrofotometrických měření potvrdilo závislost mezi obsahem pigmentů a stupněm poškození. Na základě statistické analýzy bylo prokázáno, že postižené jehlice obsahují méně chlorofylu a, b i karotenoidů (viz. graf 3). Ovšem signifikantní rozdíl oproti zdravému jedinci byl potvrzen pouze u stupně 1 a 2. Jak je patrné z grafu č. 3 u stupňů 3 a 4 dochází k mírnému nárůstu obou typů chlorofylů i karotenoidů. Tento trend pravděpodobně způsobuje rozdíl v počátku napadení kloubnatou. Odraz na obsah pigmentů vlivem napadení patogenní houbou totiž nastupuje se značným zpožděním v porovnání s běžnými fyziologickými parametry jako je fotosyntéza nebo transpirace. Předpokládaný nárůst množství karotenoidů u silně poškozených jedinců nebyl potvrzen.



Graf 3: Rozdělení středních hodnot obsahů jednotlivých pigmentů v závislosti na stupni poškození, zdroj: Krejzková, A. a kol.

6. Diskuse

Snížení poměru fotosyntetických pigmentů u smrků napadených kloubnatou smrkovou potvrdila i studie provedená Krejzkovou a kol. Podobné výsledky popsali i Lobato et al. (2009a) u rostlin *Phaseolus vulgaris* infikovaných parazitem *Colletotrichum lindemuthianum* 23. Snížení hladiny chlorofylu a a b uvádí i Scarpari et al. (2005) u rostlin *Theobroma cacao* napadeným patogenem *Crinipellis pernicioso* nebo Santos et al. (2005), který popisoval vliv infekce *Phaeoacremonium angustius* a *Phaeoconiella chlamydospora* na dvou kultivarech *Vitis vinifera*.

Chlorofyly a a b hrají důležitou roli v absorpci světla v průběhu fotosyntézy a jejich redukce u infikovaných rostlin vede k jejímu snížení (Lobato et al. 2009c). Tatagiba et al. (2015) ve své práci, v které zkoumal listy rýže napadené patogenem *Monographella albescens*, uvádí, že snížení fotosyntézy v asimilačním aparátu napadeném patogenem může nastat v důsledku redukce nebo destrukce molekul chlorofylu nebo chloroplastů, poškozením tylakoidů či ztrátou chloroplastového stroma. Významné snížení chlorofylu v inokulovaných rostlinách ovlivňuje i fotosyntetickou plochu listů.

Nízká rychlost fotosyntetické asimilace je mimo jiné i důvodem nižšího výnosu napadené rostliny. Lobato et al. (2009d) uvádí, že infikované rostliny *Phaseolus vulgaris* vykazovaly nižší množství sacharidů a sacharózy v návaznosti na sníženou rychlost fotosyntézy, protože dělení a transport do dalších částí rostliny závisí právě na fotosyntéze. To znamená i nízký příjem sacharidů pro apikální a kořenové meristémy, semena a květy (AKS Lobato et al. 2010).

Nízká hladina karotenoidů, podílejících se na stabilizaci lipidové membrány v chloroplastech a ochraně fotosystému může vést ke snížení schopnosti fotoprotekce, což by mělo za následek zvýšené riziko fotooxidačního poškození. (Tatagiba et al., 2015). Tatagiba et al. (2015) posuzuje zvýšení fotooxidačního poškození i podle progresivního zvyšování NO, které naznačuje, že excitační energie která směřuje k fotochemické přeměně a regulační mechanismy ochrany přestávají být efektivní.

Ztráta fotosyntetických pigmentů má tak v konečném důsledku zcela zásadní vliv na základní fyziologické děje v rostlině. Ovlivňuje jak průběh fotosyntézy, na kterou navazují další důležité procesy, tak i ochranu a efektivní práci celého asimilačního aparátu.

7. Závěr

Vlivem infekce patogenu na obsah fotosyntetických pigmentů v asimilačním aparátu a následkům, které má jejich úbytek na fotosyntézu a další fyziologické parametry, se zabývala již celá řada studií. Cíle těchto prací jsou vždy podobné, tedy pochopit vzájemné interakce mezi rostlinou a parazitem a najít tak vhodné řešení a postup na jejich ochranu a prevenci proti vzniku nákazy. Stejně tomu bylo u průzkumu provedeného v Krušných horách. Výsledek této studie, jejíž součástí bylo právě i porovnávání obsahu fotosyntetických pigmentů, má hned několik využití. Především víme, že vlivem nákazy je redukován obsah pigmentů, na který navazuje řada dalších fyziologických parametrů, jako např. fotosyntéza a snižuje se obranyschopnost rostliny. Mimo jiné bylo prokázáno, že u napadených stromů klesá efektivita hospodaření s vodou. Podle mého názoru se tedy dá předpokládat, že napadením budou trpět především starší smrky.

I přes veškerou péči Lesní ochranné služby se jen velmi obtížně daří vracet lesy Krušných hor do takového stavu, aby mohly plnit své produkční i mimoprodukční funkce. Kromě kloubnatky smrkové se totiž musí vyrovnávat i s dalšími biotickými a abiotickými činiteli, a proto bude tato cesta ještě dosti složitá. Během své práce jsem dospěl k závěru, že nejefektivnějším způsobem, jak zabránit kloubnatce smrkové v dalším postupu, bude úplné odstranění napadených stromů a při rekonstrukci porostu potom využívat dřeviny méně náchylné k infekci a druhovou skladbou se vracet k původním dřevinám, které v Krušných horách rostly, jako jsou buky, břízy nebo duby. Tento postup by byl účinný nejen proti kloubnatce, ale i proti dalším biotickým činitelům, protože stejněvěké smrkové monokultury jsou ideálním prostředím pro kalamitní rozšíření hmyzích i houbových škůdců.

8. Literatura a použité zdroje

Knížní zdroje a publikované odborné články

- 1) BERGER, S.; SINHA, A.K.; ROITSCH, T. 2007. *Plant physiology meets phytopathology: plant primary metabolism and plant-pathogen interactions*. Journal of Experimental Botany, DOI: 10.1093/jxb/erm298
- 2) ČERNÝ, A. *Parazitické dřevokazné houby*. Praha: SZN, 1989. Lesnictví, myslivost a vodní hospodářství. ISBN 80-209-0090-x.
- 3) ČERNÝ, A. *Lesnická fytopatologie: příručka pro lesnickou fak.* Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1976. Lesnická knihovna.
- 4) ČERNÝ, K.; PEŠKOVÁ, V.; SOUKUP, F.; HAVRDOVÁ, L.; STRNADOVÁ, V.; ZAHRADNÍK, D.; HRABĚTOVÁ, M. 2016. *Gemmamyces bud blight of Picea pungens: a sudden disease outbreak in Central Europe*, Plant Pathology, DOI: 10.1111/ppa. 12513
- 5) DUPONT, S.; BRUNET, Y.; FINNIGEN, J.J. 2008. *Large-eddy simulation of turbulent flow over forested hill: validation and coherent structure identification*. Q J R Meteorol Soc 134(636):1911-1929.
- 6) HOLUBČÍK, M., 1966. *O premenlivosti smreka obyčajného (Picea abies Karst.) na Slovensku podľa šušiek*. Lesn. Čas., 12:1115-1132
- 7) JELÍNEK, J.; ZICHÁČEK, V. *Biologie pro gymnázia: (teoretická a praktická část)*. 11. vyd. Olomouc: Nakladatelství Olomouc, 2014. ISBN 978-80-7182-338-4.
- 8) KREJZKOVÁ, A.; TOMÁŠKOVÁ, I.; PEŠKOVÁ, V.; MODLINGER, R. [2016]. *Response of Norway Spruce to Gemmamyces piceae (Borthw.)*, Czech University of Life Sciences, Faculty of Forestry and Wood Sciences
- 9) KREMER, B.P. *Stromy: v Evropě zdomácnělé a zavedené druhy*. Ilustroval Hans HELD. Praha: Knižní klub, 1995. Průvodce přírodou. ISBN 80-7176-184-2.
- 10) LOBATO, A.K.S; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; ANDRADE, C.A.B.; KVITSCHAL, M.V.; BONATO, C.M. 2010. *Relationships between leaf pigments and photosynthesis in common bean plants infected by anthracnose*. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science DOI: 10.1080/01140671003619308. ISSN 0114-0671.
- 11) MUSIL, I.; MÖLLEROVÁ, J. *Lesnická dendrologie*. Praha: Česká zemědělská univerzita, 2005. ISBN 80-213-1367-6.
- 12) MÍCHAL, I. 1993. *Největší známé stromy Evropy*. Živa, 3/1993: 100-102

- 13) NETHERER, S.; SCHOPF, A. 2010. *Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests – General aspects and the pine processionary moth as specific example*. Forest Ecology and Management, Elsevier. 259: 831-838. ISSN:0378-1127
- 14) NOVÁK, V. 2008. *Using the Sensitivity of Biomass Production to Soil Water for Physiological Drought Evaluation*. Original Scientific Papers,
- 15) PROCHÁZKA, S. *Fyziologie rostlin*. Praha: Academia, 1998. ISBN 80-200-0586-2.
- 16) PŘÍHODA, A. *Lesnická fytopatologie: celostátní vysokoškolská učebnice*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1959. Lesnická knihovna (Státní zemědělské nakladatelství).
- 17) SANTOS, C.; FRAGOEIRO, S.; PHILLIPS, A.; 2005. *Physiological response of grapevine cultivars and a rootstock to infection with Phaeoacremonium and Phaeomoniella isolates: an in vitro approach using plants and calluses*. Scientia Horticulturae 103:187-198
- 18) SCARPARI, L.M.; MEINHARDT, L.W.; MAZZAFERA, P.; POMELLA, A.W.V.; SCHIAVINATO, M.A.; CASCARDO, J.C.M.; PEREIRA, G.A.G. 2005. *Biochemical changes during the development of witches broom: the most important disease of cocoa in Brasil caused by Crinipellis perniciosus*. Journal of Experimental Botany 56: 865-877
- 19) SCHMIDT-VOGT, H., 1977. *Die Fichte*. Band 1. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin: 1-650
- 20) TATAGIBA, S.D.; DAMATTA, F.M.; RODRIGUES, F.A. 2015. *Leaf gas exchange and chlorophyll a fluorescence imaging of rice leaves infected with Monographella albescens*. Phytopathology 105:180-188.
- 21) VACÍK, J. *Obecná chemie*. 2. vydání. Praha: Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, 2017. ISBN 978-80-7444-050-2.
- 22) VODRÁŽKA, Z. *Biochemie*. Praha: Academia, 1992. ISBN 80-200-9439-4.
- 23) VODRÁŽKA, Z. *Biochemie*. 2. opr. vyd. Praha: Academia, 1996. ISBN 80-200-0600-1.
- 24) VOET, D.; VOET, J.G. *Biochemie*. Praha: Victoria Publishing, 1995. ISBN 80-85605-44-9.
- 25) WELLBURN, A.R. 1994. *The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, As Well As Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution*. Journal Plant Physiology, 144, 307-313.

- 26) Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2017, Ministerstvo zemědělství, Praha, 2018, ISBN: 978-80-7434-477-0
- 27) Zpráva projektu LD15148 Invaze *Gemmamyces piceae* v ČR. [2016] Rozšíření patogenu, jeho význam a epideminologie choroby za rok 2015

Internetové zdroje

- 1) *Anatomický atlas cévnatých rostlin* [online]. [cit. 2019-01-22]. Dostupné z: <http://www.botanika.upol.cz/atlasy/anatomie/>
- 2) *Atlas hub on-line* [online]. 2016 [cit. 2019-02-19]. Dostupné z: <http://houby.pidisoft.cz/>
- 3) *Atlas poškození dřevin* [online]. [cit. 2019-03-02]. Dostupné z: <http://ldf.mendelu.cz/atlasposkozeni/>
- 4) *Český hydrometeorologický ústav* [online]. [cit. 2019-03-21]. Dostupné z: <http://portal.chmi.cz/>
- 5) *Fluorescence* [online]. [cit. 2019-04-07]. Dostupné z: http://kfrserver.natur.cuni.cz/lide/edmunz/praktika_fr/mb130p13/navody/3_fluorescence.pdf
- 6) *Fotografie zvířat a přírody* [online]. [cit. 2019-02-04]. Dostupné z: <http://www.naturfoto.cz/>
- 7) *Hach* [online]. 2019 [cit. 2019-04-10]. Dostupné z: <http://www.hach.com/>
- 8) *Informační portál o Krušných horách* [online]. 2018 [cit. 2019-04-07]. Dostupné z: <https://krusnehory.cz/>
- 9) *Ministerstvo zemědělství* [online]. 2009 – 2019 [cit. 2019-02-12]. Dostupné z: <http://eagri.cz/public/web/mze/>
- 10) *Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v.v.i.* [online]. 2015 [cit. 2019-04-13]. Dostupné z: <https://www.vulhm.cz/>
- 11) *Výzkumný ústav Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví, Resort životního prostředí* [online]. 2012 - 2019 [cit. 2019-03-14]. Dostupné z: <http://www.vukoz.cz/>
- 12) *Wikipedie - otevřená encyklopedie* [online]. 2019 [cit. 2019-04-07]. Dostupné z: https://cs.wikipedia.org/wiki/Krušné_hory
- 13) *Zprávy o lesnictví, dřevařství a myslivosti 2019* [online]. [cit. 2019-03-03]. Dostupné z: <http://www.silvarium.cz/>