

# VZÁJEMNÉ VZTAHY PATOGENNÍCH HUB KOLONIZUJÍCÍCH ASIMILAČNÍ ORGÁNY *PINUS SYLVESTRIS* L.

Jiří BÍLÝ

Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Kamýcká 1176,  
CZ – 165 21 Praha 6 – Suchbát, e-mail: bilyjiri@fld.czu.cz

BÍLÝ, J.: Interspecific relations of pathogenic fungi colonizing *Pinus sylvestris* L. assimilatory organs. Lesn. Čas. – Forestry Journal, **54**(1):29 – 46, 2008, 8 fig., tab. 2, ref. 25. Original paper. ISSN 0323–10468

Within years 2004 – 2006, *Pinus sylvestris* needle samples were taken from top litter layer in 55 forest stands in area of South Bohemian Region. Presence of fructificating pathogenic fungi, aggression intensity and frequency of species collective occurrence combinations on collected needles were observed. Species aggression intensity between collective – and separate occurrence on pine needle was compare and both forest stand age – and microhabitat influence were also considered.

**Key words:** *Lophodermium pinastri*, *Lophodermium seditiosum*, *Cyclaneusma minus*, *Sclerophoma pityophila*, *Pinus sylvestris*, needle, competition, succession, fructification, aggression intensity

Vzorky jehlic *Pinus sylvestris* byly odebrány z vrchní vrstvy opadu v 55 porostech borovice lesní v oblasti Jihočeského kraje v období 2004 – 2006. Sledována byla přítomnost a fruktifikace patogenních druhů hub, intenzita napadení jehlic a četnost různých kombinací společného výskytu druhů na sledovaných jehlicích. Byla porovnána intenzita napadení jehlic jednotlivými druhy hub při jejich společném a individuálním výskytu na jehlici, a zváženo možné ovlivnění výsledků stářím porostu a mikrohabitatem.

**Klíčová slova:** *Lophodermium pinastri*, *Lophodermium seditiosum*, *Cyclaneusma minus*, *Sclerophoma pityophila*, *Pinus sylvestris*, jehlice, konkurence, sukcese, fruktifikace, intenzita napadení

## 1. Úvod

Jak uvádí HUDSON (1968), jehlice borovic představují vysoce selektivní substrát, který je kolonizován specifickým okruhem hub. Mnohé druhy jsou na tento substrát přímo specializované nebo alespoň na jiných substrátech vzácné. Během sukcese houbového společenstva se na živé a následně rozkládající se jehlici postupně vystřídá několik druhů hub, z nichž mnohé se mohou vyvíjet i současně (van MAANEN & GOURBIERE 2000). Dle SWIFTA (1976, cit. GOURBIERE *a kol.* 2001) je v podstatě každá jehlice samostatnou a unikátní potravní jednotkou s individuálním houbovým společenstvem. Parazitické druhy, např. *Lophodermium* sp., přechází po odumření jehlice do fáze saprotrofní (BUTIN & ZYCHA 1973) nebo jsou vytlačeny druhy saprotrofními. Saprotrofové po ochuzení substrátu (pokles poměru C:N) postupně ztrácí konkurenceschopnost a jsou nakonec vytlačeny druhy mykorrhizními (LINDAHL *a kol.* 2007). GOURBIERE *a kol.* (2001) zmiňuje dva základní vztahy mezi houbovými kolonizátory jehlic – interferenční kompetici a sukcesí.

Populační hustota každého druhu na jehlici, respektive intenzita napadení jehlice daným druhem, může být vyjádřena proporcionálně velikostí kolonizované plochy (LEHMANN & HUDSON 1977, van MAANEN *a kol.* 2000). Intenzita napadení jehlice jednotlivými druhy hub při jejich současné koexistenci může být ovlivněna konkurenceschopností vlastních druhů, vlastnostmi substrátu a podmínkami prostředí. Jak uvádí LEHMANN & HUDSON (1977), na vývoj houbových společenstev má nezanedbatelný vliv i doba opadu jehlic, jejich předchozí vývoj, stáří, obsah živin a vnitřní struktura. Sledováním vztahů mezi houbami (konkurence, sukcese) na jedné jehlici v závislosti na klimatickém gradientu se věnoval např. GOURBIERE *a kol.* (2000).

Nejvýznamnějšími houbovými patogeny jehličí borovice lesní (*P. sylvestris*) jsou druhy *Lophodermium pinastri* (Schrad.) Chevall. (1826), a *L. seditiosum* Minter, Staley & Millar (1978), původci choroby nazývané „sypavka borová“, při které dochází k předčasnému a nadměrnému opadu jehlic (JANČAŘÍK 1995), a která v ČR každoročně poškozují sazenice a mladé porosty na stovkách až tisících hektarů porostní plochy (PEŠKOVÁ & SOUKUP 2007). Tato práce je proto

zaměřena na sledování vztahů mezi druhy rodu *Lophodermium* a dalšími druhy, které také fruktifikují na jehlicích ve svrchní vrstvě hrabanky krátce po jejich opadu. Poznání vztahů mezi těmito druhy může přispět ke zdokonalení ochrany proti chorobám asimilačních orgánů borovic.

## 2. Materiál, metodika

Materiál pro analýzu (opadlé jehlice) byl odebrán v letech 2004 – 2006 z 55 porostů *Pinus sylvestris* na území Jihočeského kraje. V severní části území se zkoumané porosty nachází v přírodní lesní oblasti (PLO) 10 – Středočeská pahorkatina (lokality Písek, Milevsko, Olešná), v nadmořských výškách do 550 m n. m. Klimatické poměry v této oblasti reprezentuje s velkou převahou mírně suchý klimatický okrsok, převážně s mírnou zimou. Průměrná roční teplota se pohybuje mezi 7,0 a 7,5 °C, průměrné roční srážky mezi 539 a 656 mm. Směrem na jih navazuje PLO 15 – Jihočeské pánve, konkrétně Třeboňská pánev (lokality Sudoměřice u Bechyně, Borkovická blata, Veselí nad Lužnicí, Třeboň, Stráž nad Nežárkou, Kardašova Řečice, Chlum u Třeboně, Široké blato, Červené blato). Vyznačuje se plochým reliéfem převážně na třetihorních sedimentech s výskytem rašelinišť, hlavně v severozápadní části Třeboňské pánve. Klimaticky náleží do okrsku mírně teplého, mírně vlhkého pahorkatinného. Průměrná roční teplota je na Třeboňsku 6,8 až 7,8 °C. Celá oblast je přitom inverzní lokalitou s občasnými rekordními mrazy. Průměrné roční srážky dosahují i přes 600 mm. Většina lokalit se nacházela do 450 m n. m. V jižní části zájmového území se porosty nacházely v PLO 12 – Předhoří Šumavy a Novohradských hor (lokality Nové Hrady, Malonty) s kopcovitým reliéfem, spadající do klimatického okrsku mírně teplého, mírně vlhkého až vlhkého, vrchovinného. Průměrná roční teplota se pohybuje mezi 5,8 a 7,2 °C, roční úhrn srážek zde dosahuje asi 570 až 730 mm. Lokality se zde nacházely ve výškách nad 550 m n.m.

Zastoupení borovice lesní v těchto PLO činí cca 25 – 30 %. 50 % porostů se nacházelo v nadmořských výškách od 380 do 450 m n. m., 40 % mezi 450 – 550 m n. m. a 10 % mezi 550 – 750 m n. m. Stáří porostů se pohybovalo od 2 do 100 let, přičemž porostů do 10 let bylo 75 % a 5 % starších 50 let. V každém porostu byl odebrán vzorek 100 jehlic z povrchu hrabanky, byla provedena identifikace patogenních hub fruktifikujících na sebraném jehličí, stanovena jejich četnost výskytu v porostu a intenzita napadení jehlice těmito druhy. Zaznamenány byly všechny kombinace společného výskytu druhů na jedné jehlici a stanovena četnost těchto vazeb. V případě kombinací dvou druhů byla spočítána podmíněná pravděpodobnost společného výskytu. Pravděpodobnost výskytu druhu A, za podmínky, že se na stejné jehlici vyskytuje zároveň druh B, se vypočítá dle vzorce:

$$P(A/B) = \frac{P(A+B)}{P(B)}, \quad P(B) = \frac{n(B)}{N}$$

Dále byla porovnána intenzita napadení jehlice danými druhy v případě jejich společného a individuálního výskytu. **Četnost výskytu** každého druhu patogena byla stanovena na základě počtu jehlic, na kterých se daný druh vyskytoval sám i ve společnosti druhů jiných. **Intenzita napadení** byla hodnocena stupni 1 – 5 (stupeň 5 znamená nejvyšší intenzitu napadení) podle rozsahu napadení plochy jehlice nebo podle počtu plodnic na jehlici. Hodnota každého stupně odpovídala napadení 20 % povrchu jehlice. V případě přítomnosti perfektních či imperfektních plodnic byl empiricky stanoven jejich počet na 1 cm délky jehlice odpovídající nejvyšší intenzitě napadení a následně proporcionálně rozdělen do pěti stupňů. Pro druhy o rozměrech plodnice cca 0,5 × 1 mm odpovídal stupni intenzity č. 5 počet 5 a více plodnic na 1 cm délky jehlice, u druhů s menšími plodnicemi byly počty plodnic v každém stupni intenzity napadení vyšší, a to úměrně k jejich velikosti.

Pro možnost posouzení vlivu nadmořské výšky stanoviště na vývoj hub na opadlém jehličí a četnost různých kombinací fruktifikujících druhů na jedné jehlici byly rozlišovány 2 výškové skupiny: 380 – 450 a 451 – 550 m n. m. V případě druhů, u nichž byl k dispozici dostatek dat z vyšších nadmořských výšek bylo provedeno srovnání výšek 380 – 550 a 551 – 750 m n. m. Dále

byly rozlišovány 2 skupiny porostů dle stáří – 1. do 10 let (nezapojené porosty), a 2. nad 10 let (zapojené porosty).

Pro statistické vyhodnocení naměřených dat byla použita analýza rozptylu (ANOVA) a post-hoc LSD test, statistická významnost rozdílů četností výskytu a intenzit napadení u jednotlivých druhů při společném a individuálním výskytu byla stanovena na hladině významnosti  $\alpha = 0,05$ . Data splňovala podmínku normality, jejich transformace nebyla nutná. Pro posouzení vlivu nadmořské výšky byl použit dvouvýběrový T-test na hladině významnosti  $\alpha = 0,05$ . Data byla vyhodnocena v programech Statistica, verze 7 (StatSoft CZ) a MS Excel.

### 3. Výsledky

#### 3.1. Zaznamenané druhy

Nejčastěji zaznamenanými fruktifikujícími druhy na opadlém jehličí *Pinus sylvestris* ve svrchní vrstvě hrabanky byly *Lophodermium pinastri* (Schrad.) Chevall. (1826), *L. seditiosum* Minter, Staley & Millar (1978), *Cyclaneusma minus* (Butin) DiCosmo, Peredo & Minter (1983) a *Sclerophoma pityophila* (Corda) Höhn. (1909). Tyto druhy se na jehlicích vyskytovaly samostatně i společně v různých kombinacích nejčastěji dvou z uvedených druhů.

Druhy rodu *Lophodermium* se na jedné jehlici vyskytovaly i spolu s druhy *Crumenulopsis* sp., *Leptothyrium* sp. a *Phomopsis* sp., v přítomnosti druhu *Lophodermium pinastri* byl dále zaznamenán i výskyt druhů *Anthostomella pedemontana* Ferraris & Sacc. (1902), *Cyclaneusma niveum* (Pers.) DiCosmo, Peredo & Minter (1983), *Gloeosporium* sp., *Mycosphaerella pini* Rostr. (1957), *Pestalotia* sp., *Phoma* sp., *Phyllosticta* sp., *Rhizosphaera* sp., *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton (1980) a *Strasseria geniculata* (Berk. & Broome) Höhn. (1919). Druh *Cyclaneusma minus* byl zaznamenán i s druhy *Leptothyrium* sp., *Pestalotia* sp., *Phomopsis* sp. a *Rhizosphaera* sp., druh *Sclerophoma pityophila* s druhy *Crumenulopsis* sp., *Phoma* sp. a *Sphaceloma* sp..

#### 3.2. Četnost kombinací společného výskytu druhů

Největší četnost byla zaznamenána v případě současného výskytu druhů *Lophodermium pinastri* a *Cyclaneusma minus*. Na lokalitách, kde byly tyto druhy zaznamenány, činila četnost výskytu jehlic současně napadených oběma druhy téměř 14 %. Četnost ostatních kombinací nepřesáhla 5 %. Nejčastěji se vyskytující kombinace společného výskytu druhů jsou obsaženy v tabulce 1.

Tabulka 1. Četnost výskytu kombinací druhů (v porostech, kde se vyskytovaly všechny zúčastněné druhy)  
 Table.1. Number of the occurrence of species combinations (in the stands where all species were growing)

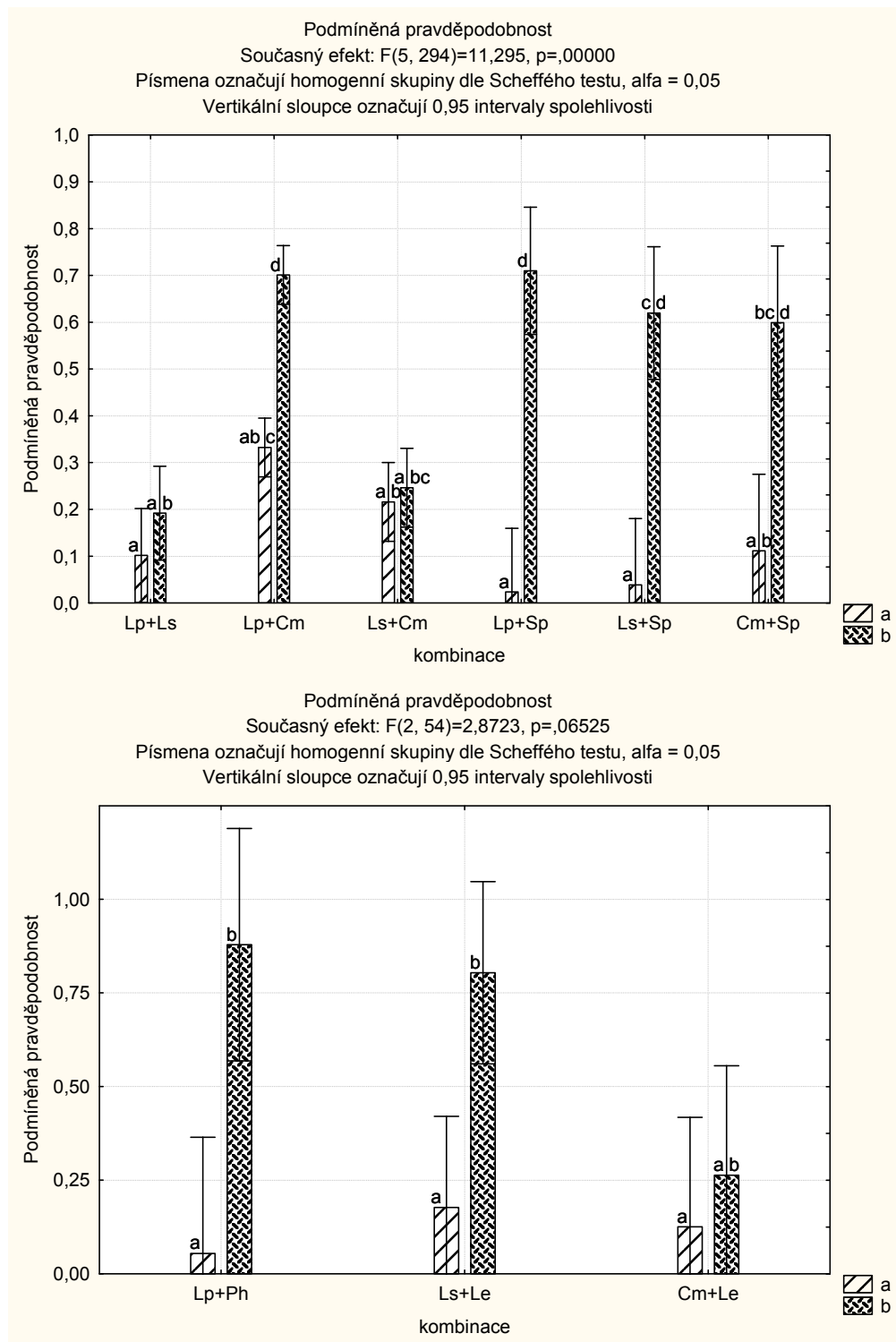
Kombinace <sup>1)</sup>	Četnost <sup>2)</sup> (%)	Sm. odch. <sup>3)</sup>
Lp+Ls	2,51	2,16
Lp+Cm	13,71	13,11
Ls+Cm	4,21	3,68
Lp+Ls+Cm	1,67	1,25
Lp+Ph	1,92	2,47
Lp+Sp	0,49	0,81
Ls+Sp	0,84	1,57
Ls+Le	0,97	1,78
Cm+Sp	0,41	1,00
Cm+Le	0,34	0,78

Zkratky – Abbreviations: Lp – *Lophodermium pinastri*, Ls – *L. seditiosum*, Cm – *Cyclaneusma minus*, Sp – *Sclerophoma pityophila*, Le – *Leptothyrium* sp., Ph – *Phomopsis* sp.

<sup>1)</sup>Combination, <sup>2)</sup>Frequency, <sup>3)</sup>Standard deviation

### 3.3. Podmíněná pravděpodobnost společného výskytu

Podmíněné pravděpodobnosti společného výskytu druhů (viz obr. 1) jsou pro nejčastější kombinace druhů zpracovány v tabulce 2. Vyskytuje li se na jehlici druh *Lophodermium pinastri*, je pravděpodobnost současného výskytu druhu *Cyclaneusma minus* více jak 30 % a druhu *L. seditiosum* cca 10 %, pravděpodobnost výskytu ostatních druhů je nízká, cca do 5 %. Při výskytu druhu *L. seditiosum* je pravděpodobnost současného výskytu druhů *C. minus*, *L. pinastri* a *Leptothyrium* sp. cca 20 %, pravděpodobnost výskytu ostatních druhů nepřevyšuje 5 %. Při výskytu druhu *Cyclaneusma minus* je pravděpodobnost současného výskytu druhu *L. pinastri* až 70 %, *L. seditiosum* až 25 %, a druhů *Sclerophoma pityophila* a *Leptothyrium* sp. až 10 %. S druhem *Sclerophoma pityophila* se současně vyskytoval druh *L. pinastri* s pravděpodobností 70 %, a druhy *L. seditiosum* a *C. minus* s pravděpodobností cca 60 %. Při výskytu druhu *Phomopsis* sp. se současně vyskytoval druh *L. pinastri* s pravděpodobností až 90 %. Při výskytu druhu *Leptothyrium* sp. se současně vyskytoval druh *L. seditiosum* s pravděpodobností až 80 % a druh *C. minus* s pravděpodobností cca 25 %.



Obr. 1. Podmíněné pravděpodobnosti současného výskytu více druhů

Fig. 1. Conditioned probabilities of current occurrence of several species.

Legenda – Legend: a – pravděpodobnost podmíněná 1. druhem ve dvojici – probability conditioned by the first species in a pair, b – pravděpodobnost podmíněná 2. druhem – probability conditioned by the 2<sup>nd</sup> species

Zkratky – Abbreviations: Lp – *Lophodermium pinastri*, Ls – *L. seditiosum*, Cm – *Cyclaneusma minus*, Sp – *Sclerophoma pityophila*, Le – *Leptothyrium* sp., Ph – *Phomopsis* sp.

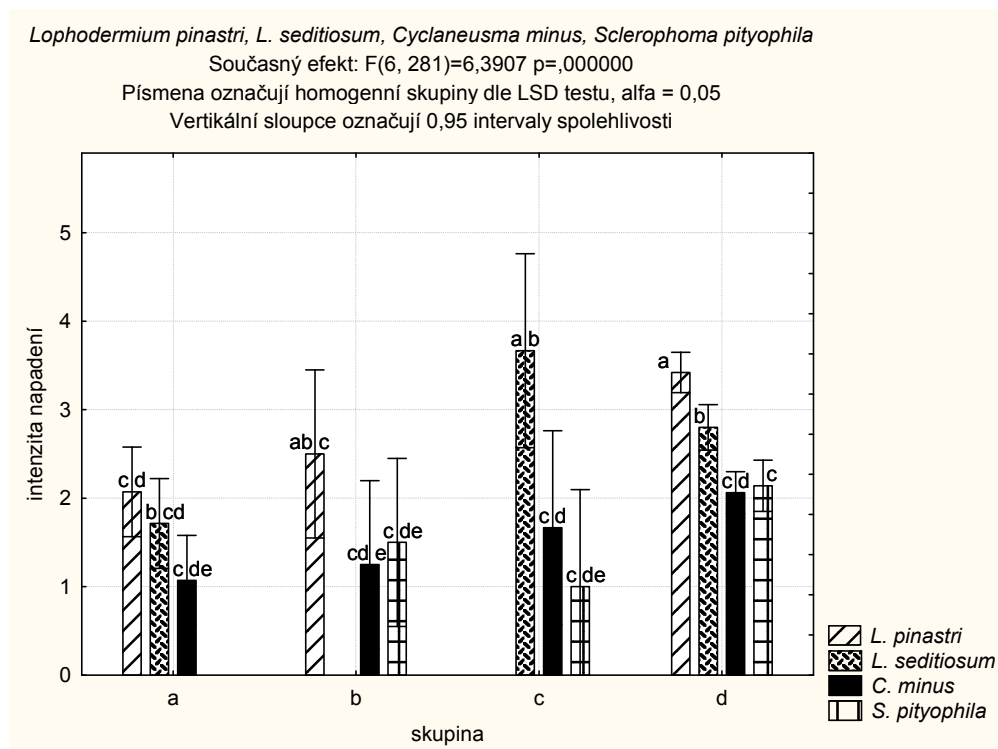
<sup>1)</sup>Conditioned probability, <sup>2)</sup>Current effect, <sup>3)</sup>Letters indicate homogenous groups according to Scheffe test,  $\alpha = 0.05$ , <sup>4)</sup>Vertical columns indicate 0.95 intervals of reliability

Tabulka 2. Podmíněná pravděpodobnost společného výskytu více druhů  
 Table 2. Conditioned probability of common occurrence of several species

Kombinace <sup>1)</sup>	P	Sm. odch. <sup>2)</sup>
Lp+Ls/Lp	0,10	0,11
Lp+Ls/Ls	0,19	0,27
Lp+Cm/Lp	0,33	0,25
Lp+Cm/Cm	0,70	0,28
Ls+Cm/Ls	0,22	0,24
Ls+Cm/Cm	0,25	0,18
Lp+Ph/Lp	0,05	0,05
Lp+Ph/Ph	0,88	0,22
Lp+Sp/Lp	0,02	0,01
Lp+Sp/Sp	0,71	0,33
Ls+Sp/Ls	0,04	0,04
Ls+Sp/Sp	0,62	0,39
Ls+Le/Ls	0,18	0,27
Ls+Le/Le	0,80	0,81
Cm+Sp/Cm	0,11	0,11
Cm+Sp/Sp	0,60	0,33
Cm+Le/Cm	0,13	0,10
Cm+Le/Le	0,26	0,18

Zkratky – Abbreviations: Lp – *Lophodermium pinastri*, Ls – *L. seditiosum*, Cm – *Cyclaneusma minus*, Sp – *Sclerophoma pityophila*, Le – *Leptothyrium* sp., Ph – *Phomopsis* sp.

<sup>1)</sup>Combination, <sup>2)</sup>Standard deviation



Obr. 2. Současný výskyt 3 patogenů na jedné jehlici

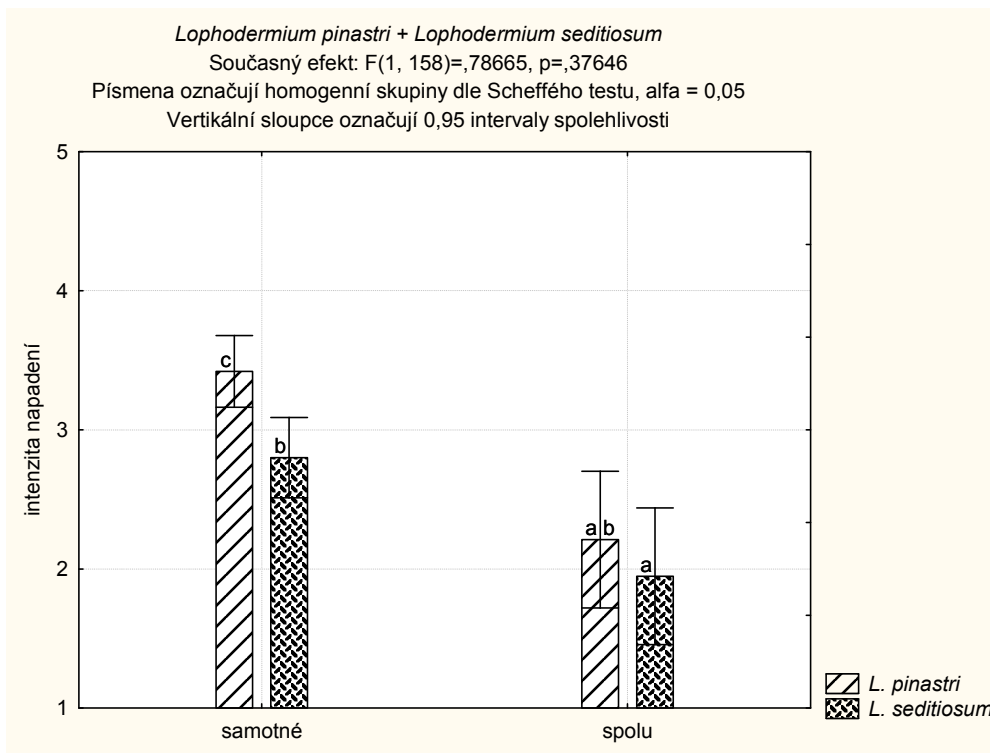
### 3.4. Intenzita napadení jehlice při společném výskytu druhů

Ovlivnění intenzity napadení jehlice konkrétními patogeny jejich společným výskytem bylo analyzováno u druhů *Lophodermium pinastri*, *L. seditiosum*, *Cyclaneusma minus* a *Sclerophoma pityophila*. Pro ostatní zaznamenané druhy nebyl pro tuto analýzu dostatek dat.

Ovlivnění intenzity napadení při současném výskytu 3 druhů na jedné jehlici znázorňuje obrázek 2. Ve většině případů došlo při současném výskytu druhů v porovnání s individuálním výskytem ke snížení intenzity napadení. Pouze v případě *L. seditiosum* byla zaznamenána při současném výskytu s druhy *Cyclaneusma minus* a *Sclerophoma pityophila* vyšší intenzita napadení než při individuálním výskytu. Statisticky významný rozdíl (ANOVA, LSD-test, hladina významnosti  $\alpha = 0,05$ ) v intenzitě napadení oproti samostatnému výskytu druhu na jehlici byl zjištěn pouze v případě druhu *L. pinastri* v konkurenci s druhy *L. seditiosum* a *C. minus*.

- současný výskyt *Lophodermium pinastri*, *L. seditiosum* a *Cyclaneusma minus*
- současný výskyt *L. pinastri*, *C. minus* a *Sclerophoma pityophila*
- současný výskyt *L. seditiosum*, *C. minus* a *S. pityophila*
- samostatný výskyt jednotlivých druhů

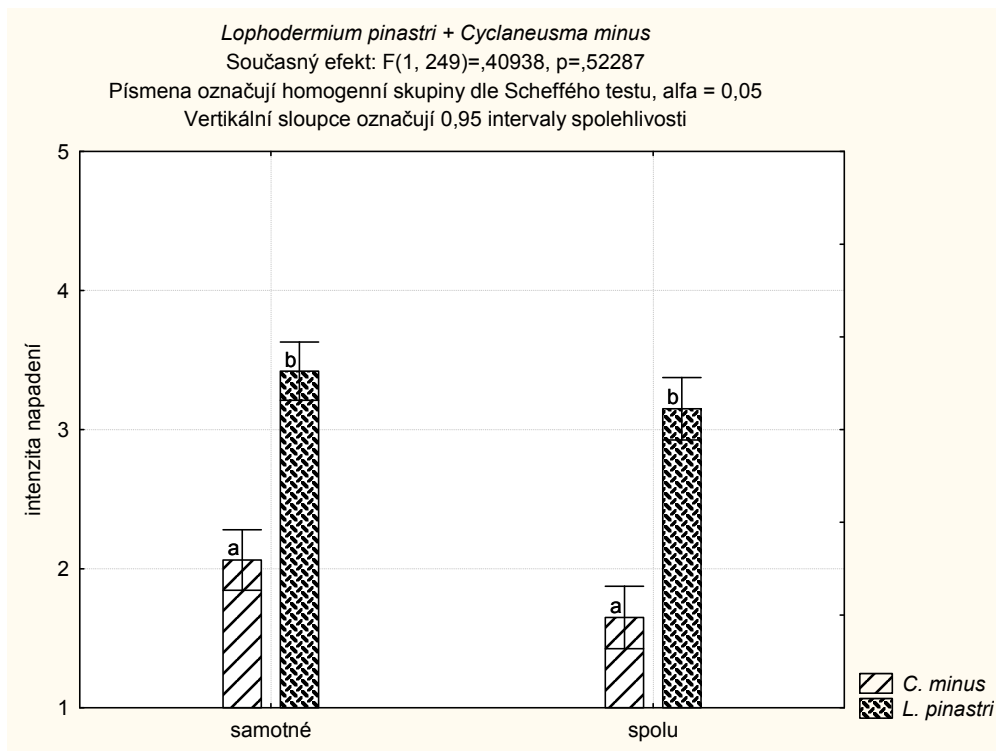
Současný výskyt druhů *L. pinastri* a *L. seditiosum* (viz obr. 3) vede ke snížení intenzity výskytu obou druhů, rozdíl v porovnání s intenzitou při individuálním výskytu obou druhů je statisticky významný (ANOVA, Scheffého test, hladina významnosti  $\alpha = 0,05$ ).



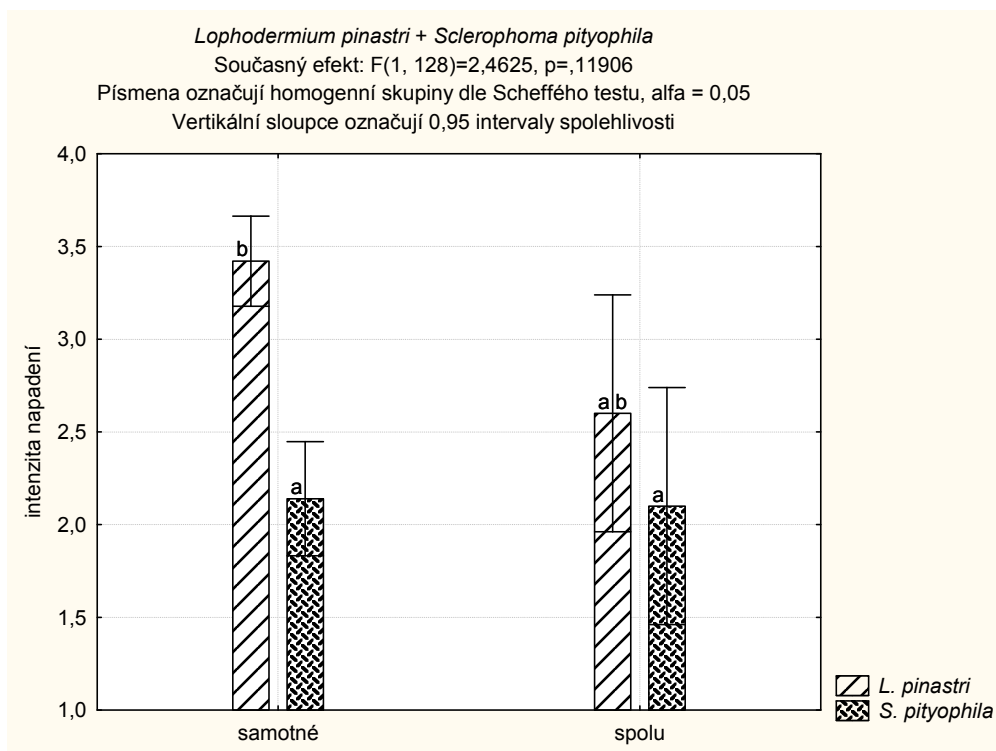
Obr. 3. Společný výskyt *Lophodermium pinastri* a *L. seditiosum*

Fig. 3. Common occurrence of *Lophodermium pinastri* and *L. seditiosum*.

V případě druhů *Lophodermium pinastri* a *Cyclaneusma minus* nebyl zjištěn statisticky významný rozdíl v intenzitě napadení mezi individuálním a společným výskytem obou druhů, při společném výskytu dochází pouze k mírnému snížení intenzity (viz obr. 4).



Obr. 4. Společný výskyt *Lophodermium pinastri* a *Cyclaneusma minus*  
 Fig. 4. Common occurrence of *Lophodermium pinastri* and *Cyclaneusma minus*.



Obr. 5. Společný výskyt *Lophodermium pinastri* a *Sclerophoma pityophila*  
 Fig. 5. Common occurrence of *Lophodermium pinastri* and *Sclerophoma pityophila*.

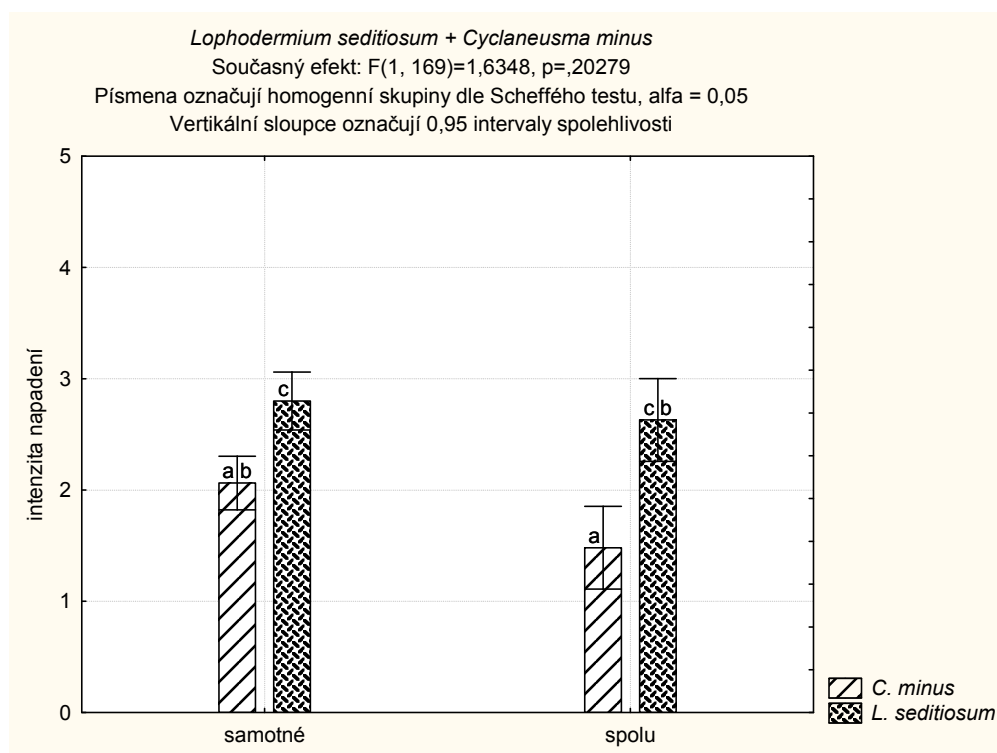


Podobně v případě společného výskytu druhů *Lophodermium pinastri* a *Sclerophoma pityophila* (viz obr. 5) není v porovnání s individuálním výskytem rozdíl statisticky významný, intenzita napadení je u druhu *L. pinastri* při společném výskytu dosti snížena, v případě druhu *S. pityophila* se výrazně nemění.

Při společném výskytu druhů *Lophodermium seditiosum* a *Cyclaneusma minus* (viz obr. 6) dochází v porovnání s individuálním výskytem k mírnému poklesu intenzity napadení u druhu *C. minus*. Statisticky významný rozdíl nebyl zaznamenán.

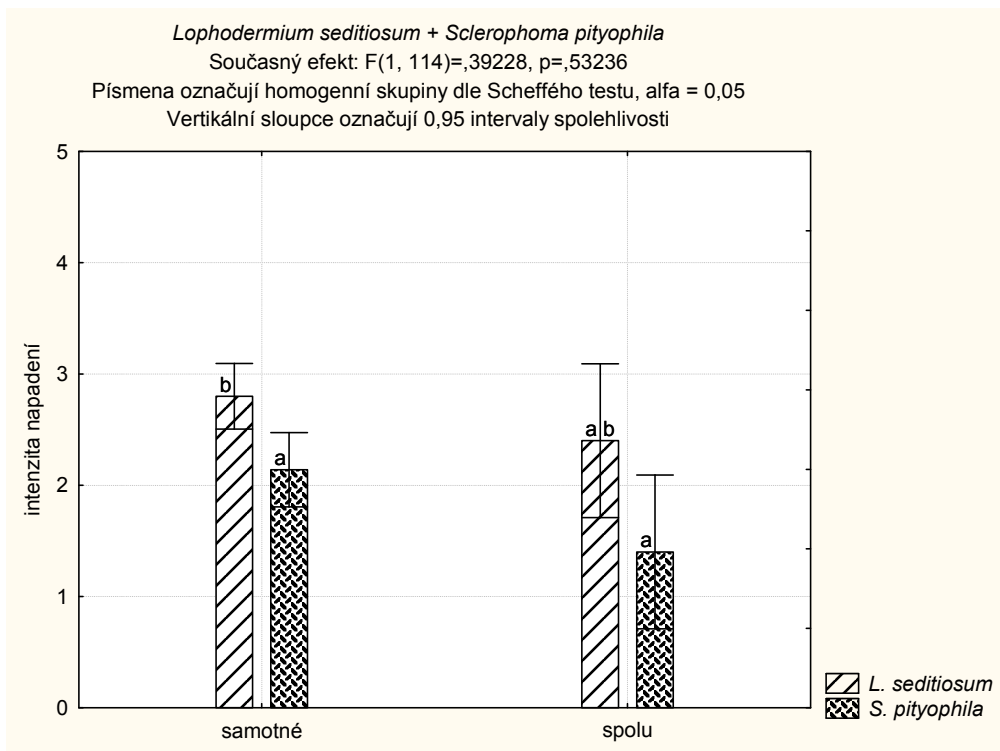
V případě společného výskytu druhů *Lophodermium seditiosum* a *Sclerophoma pityophila* (viz obr. 7) došlo k mírnému poklesu v intenzitě napadení u obou druhů, výrazněji u *S. pityophila*. Rozdíl v intenzitě napadení při společném a individuálním výskytu obou druhů i mezi druhy (společný výskyt) nebyl statisticky významný.

V případě koexistence druhů *Cyclaneusma minus* a *Sclerophoma pityophila* (viz obr. 8) byl zaznamenán pokles intenzity napadení u druhu *C. minus* a zároveň vzrůst u druhu *S. pityophila*. Rozdíl vůči individuálnímu výskytu nebyl statisticky významný, významný rozdíl v intenzitě napadení byl zaznamenán mezi oběma druhy při společném výskytu.

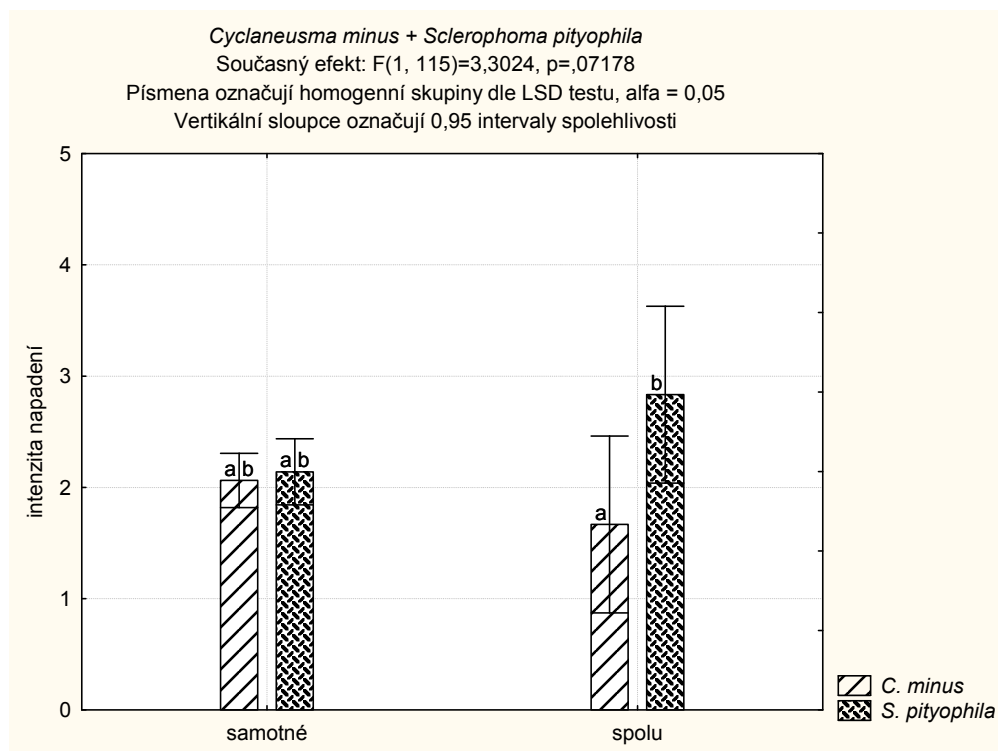


Obr. 6. Společný výskyt *Lophodermium seditiosum* a *Cyclaneusma minus*

Fig. 6. Common occurrence of *Lophodermium seditiosum* and *Cyclaneusma minus*.



Obr. 7. Společný výskyt *Lophodermium seeditiosum* a *Sclerophoma pityophila*  
 Fig. 7. Common occurrence of *Lophodermium seeditiosum* and *Sclerophoma pityophila*.



Obr. 8. Společný výskyt *Cyclaneusma minus* a *Sclerophoma pityophila*  
 Fig. 8. Common occurrence of *Cyclaneusma minus* and *Sclerophoma pityophila*.

### 3.5. Vliv nadmořské výšky a stáří porostu

Vliv nadmořské výšky a stáří porostu na četnost výskytu hub bylo možné sledovat pouze v případě kombinací druhů *Lophodermium pinastri*, *L. seditiosum* a *Cyclaneusma minus*. V ostatních případech nebyl pro provedení analýzy dostatek dat. U všech sledovaných kombinací byla zaznamenána nižší četnost ve vyšších nadmořských výškách. Statisticky významný rozdíl byl však na hladině významnosti  $\alpha = 0,05$  zaznamenán pouze v případě kombinace druhů *Lophodermium pinastri* a *Cyclaneusma minus*. Výrazný pokles četnosti této kombinace je zapříčiněn poklesem četnosti samotného druhu *C. minus*, který je ve větším výškovém rozpětí již také statisticky významný.

U většiny sledovaných kombinací byla zaznamenána vyšší četnost v porostech do stáří 10 let. Statisticky významný rozdíl mezi věkovými skupinami byl zaznamenán jen v případě kombinace *L. seditiosum* a *C. minus*. Výjimkou byla pouze kombinace druhů *L. pinastri* a *C. minus*, kde byla naopak mnohem vyšší četnost výskytu zaznamenána v porostech starších 10 let, rozdíl však statisticky významný nebyl. Četnost kombinací druhů v jednotlivých věkových skupinách koresponduje s četností druhů při jejich individuálním výskytu. Druh *L. pinastri* se samostatně vyskytoval s vyšší četností v porostech starších, kdežto *L. seditiosum* naopak v porostech do 10 let. V případě druhu *C. minus* byl výskyt v obou věkových skupinách vyrovnaný.

Tabulka 3. Srovnání četnosti výskytu druhů v závislosti na nadmořské výšce

Table 3. Comparison of the frequency of the occurrence of species in dependence on the altitud

Druhy <sup>1)</sup>	351 – 450 m n. m.		451 – 550 m n. m.		T	t
	x	$\sigma$	x	$\sigma$		
Lp+Ls+Cm	0,680	1,048	0,458	1,258	0,690	2,447
Lp+Ls	1,560	2,515	0,917	1,730	1,042	2,101
Lp+Cm	20,120	13,883	12,333	12,378	<b>2,034</b>	2,014
Ls+Cm	3,680	3,997	2,667	3,848	0,890	2,040
Lp	36,456	21,805	46,223	27,399	1,359	2,017
Ls	33,262	26,008	33,998	26,419	0,089	2,024
Cm	24,827	12,186	19,429	14,922	1,366	2,015
Lp	41,144	25,127	63,510	21,832	2,180	2,447
Cm	22,236	13,834	6,890	3,274	<b>6,258</b>	2,035
Lp+Cm	16,306	13,731	4,833	2,544	<b>4,983</b>	2,015

Zkratky – Abbreviations: Lp – *Lophodermium pinastri*, Ls – *L. seditiosum*, Cm – *Cyclaneusma minus*.

x – průměrná četnost výskytu (%),  $\sigma$  – směrodatná odchylka – Standard deviation, T > t – rozdíl je stat. významný

Tabulka 4. Srovnání četnosti výskytu druhů v závislosti na stáří porostu

Table 4. Comparison of the frequency of the occurrence of species in dependence on

Druhy <sup>1)</sup>	< 10 let <sup>2)</sup>		>10 let <sup>2)</sup>		T	t
	x	$\sigma$	x	$\sigma$		
Lp+Ls+Cm	0,537	1,128	0,429	1,050	0,316	2,064
Lp+Ls	1,341	2,102	0,714	2,050	0,952	2,069
Lp+Cm	12,878	10,771	21,429	17,851	1,634	2,120
Ls+Cm	3,439	4,150	1,071	2,017	<b>2,745</b>	2,013
Lp	35,496	23,030	67,674	16,819	<b>5,439</b>	2,042
Ls	37,600	26,124	8,521	12,980	<b>4,489</b>	2,014
Cm	20,926	13,034	19,590	16,347	0,269	2,101

Zkratky – Abbreviations: Lp – *Lophodermium pinastri*, Ls – *L. seditiosum*, Cm – *Cyclaneusma minus*.

x – průměrná četnost výskytu (%),  $\sigma$  – směrodatná odchylka, T > t – rozdíl je stat. významný

#### 4. Diskuse

Pro analýzu vztahů ve společenstvu hub na borovém jehličí v období vývoje druhů rodu *Lophodermium* byly odebrány vzorky jehlic ze svrchní vrstvy hrabanky (horizont L). Tvorba charakteristických znaků využitelných k okulární kvantifikaci populační hustoty druhů rodu *Lophodermium* probíhá totiž většinou až na odumřelých suchých jehlicích – příčné linie a pyknidy se často tvoří ještě před opadem jehlic, hysterothecia až po jejich opadu (ŠRŮTKA 1998, ŠVECOVÁ 1994, MINTER 1981) Prvotní symptomy spojené s postupným odumíráním hostitelských pletiv, žloutnutí a mramorování jehlic, nejsou druhově specifické (KOWALSKI 1982, PŘÍHODA 1954). Starší jehlice z horizontu F1 nebyly použity – vývoj hysterothecií může sice vlivem nepříznivých podmínek trvat i dva roky (PŘÍHODA 1956), dle Černého (1976) je mycelium živé a schopné tvořit hysterothecia ještě po třech a půl letech, MINTER a MILLAR (1980) dokonce zaznamenal u druhu *L. pinastri* druhou sporulaci. Nejčastěji je však vývoj jednoletý (ŠVECOVÁ 1994). Jak uvádí LINDAHL *a kol.* (2007), druhy rodu *Lophodermium* jsou na opadlém jehličí brzy nahrazeny jinými houbami v relativně časně fázi dekompozice. Dle MINTERA a MILLARA (1980) se druhy rodu *Lophodermium* na jehlici po senescenci přítomného *L. pinastri* už znovu neobjevily. Byť je uváděn i rozdíl v období sporulace obou druhů (MINTER & MILLAR 1980), období jejich fruktifikace se překrývá a v době odběru vzorků (tj. červen – červenec) byly dle očekávání pozorovány oba sledované druhy.

Na jedné jehlici se s druhy rodu *Lophodermium* nejčastěji vyskytovaly druhy *Cyclaneusma minus*, *Sclerophoma pityophila*, *Phomopsis sp.* a *Leptothyrium sp.* *Cyclaneusma minus* je původcem tzv. mramorovitosti jehlic borovic, především na *Pinus nigra* a tříjehličkových borovicích působí i jako silný patogen a způsobuje předčasný opad jehlic (JANKOVSKÝ 2003, KOWALSKI 1988). *Sclerophoma pityophila* je zmiňován coby slabý sekundární patogen a saprofyt napadající oslabené nebo hynoucí jehličí borovic v důsledku vnějších biotických i abiotických vlivů (KARLMAN 1986, ČERNÝ 1976). Některé druhy rodu *Phomopsis* jsou paraziti i saprofyti borových jehlic. Koukol (2002) v literární excerpici zmiňuje např. druh *Phomopsis conorum* Died, který v Německu na jehlicích rodu *Pinus* zaznamenal GROVE (1935). Z rodu *Leptothyrium* cituje druh *Leptothyrium pinastri* P. Karst. zaznamenaný na území ČR na spadlém jehličí *P. sylvestris* BUBÁKEM *a kol.* (1912).

Vysoký podíl jehlic, osídlených kombinací některých z těchto druhů, koresponduje s vysokou četností výskytu těchto druhů. Ve většině případů zaznamenaných kombinací se jednalo o společný výskyt dvou až tří druhů, maximální zjištěný počet byl 5 různých druhů na jedné jehlici. Společný výskyt druhů *Lophodermium pinastri* a *L. seditiosum* nejen na jedné lokalitě, jedinci, ale i jehlici dokládá ŠVECOVÁ (1994), výskyt druhu *Cyclaneusma minus* s uvedenými druhy rodu *Lophodermium* na jedné jehlici zmiňuje JANKOVSKÝ (2003). KOWALSKI (1982) konstatuje, že sypavka je výsledkem současného působení společenstva několika hub, z nichž nejčastěji z napadených jehlic izoloval právě druhy rodu *Lophodermium*, *C. minus* a *S. pityophila*.

Nízká četnost výskytu ostatních zaznamenaných druhů a jejich kombinací může být známkou jejich příslušnosti k následujícímu sukcesnímu stádiu houbového společenstva na jehlici. Např. GOURBIERE (2001) konstatuje vztah sukcese mezi *Lophodermium pinastri* a druhem *Vetricladium trifidum*, který se hojně vyskytuje v F1 horizontu, zatímco v L horizontu, zejména fruktifikuje li na jehlici už *L. pinastri*, jen ojediněle.

Oba druhy rodu *Lophodermium* se projevují jako konkurenčně silné primární patogeny. Vyskytovaly se nezávisle na přítomnosti jiných druhů a četnost případů jejich společného výskytu s ostatními druhy na jehlici byla nízká. Výjimkou byl pouze vztah *L. pinastri* s druhem *C. minus*, se kterým byl nacházen poměrně často. Při společném výskytu s jinými druhy byly druhy rodu *Lophodermium* dominantní a ve většině případů byla silněji snížena intenzita napadení jehlic konkurenčním druhem. Tento stav je v souladu s prací MINTERA a

MILLARA (1980), kteří zaznamenali postupné nahrazení druhu *L. pinastri* na jehlici jinými houbami, z nichž žádná nebyla v době vývoje *L. pinastri* dominantním sukcesorem.

I společný výskyt druhů *L. pinastri* a *L. seditiosum* nebyl příliš častý a zároveň výskyt jednoho druhu nebyl podmíněn výskytem druhého. Tato skutečnost odpovídá tvrzení ŠVECOVÉ (1995), že každý druh preferuje jiné podmínky prostředí. Také MINTER a MILLAR (1980) nacházel oba druhy na jedné jehlici spíš ojedinelé. Uvádí, že každý druh preferuje jehlice jiného typu: druh *L. pinastri* senescentní sekundární jehlice, kdežto druh *L. seditiosum* spíš jehlice primární, ale i sekundární zejména na mladých jedincích. KOWALSKI (1982) při výzkumu v polských borových porostech ve věku 3–11 let přesto zaznamenával oba druhy nejčastěji na jehlicích opadlých ve stáří 2,5 roku. Při společném výskytu byla intenzita napadení hostitele oběma druhy významně snížena, druh *L. pinastri* pouze mírně převládal. Z uvedených vztahů se lze domnívat, že oba druhy jsou navzájem nezávislými primárními parazity, a ve vzájemném vztahu silnými a poměrně vyrovnanými konkurenty. JANČAŘÍK (1999) naopak pokládá druh *L. seditiosum* v porovnání s *L. pinastri* za mnohem agresivnější. Nesledoval však vzájemné vztahy obou druhů, ale škody vyvolané každým z nich na lesních porostech. KOWALSKI (1982) dokonce přisuzuje druhu *L. pinastri* v patogenním procesu sekundární roli, u druhu *L. seditiosum* naopak potvrzuje vysokou patogenitu. Případný výskyt druhu *C. minus* současně s oběma druhy rodu *Lophodermium* uvedené vztahy neovlivnil, pouze intenzita napadení hostitele druhem *C. minus* byla v tomto případě nižší, než když se vyskytoval pouze s jedním z druhů rodu *Lophodermium*.

U druhu *Cyclaneusma minus* byla zaznamenána silná vazba na druh *L. pinastri*. Vzájemná kombinace těchto druhů byla výrazně nejčastější nacházenou kombinací druhů na jedné jehlici. Zároveň pravděpodobnost, že se při výskytu druhu *C. minus* vyskytuje i druh *L. pinastri* byla až 70 %. Při jejich současném výskytu byla intenzita napadení hostitele oběma druhy snížena jen nepatrně, což může být odrazem vzájemné koexistence bez výrazné konkurence obou druhů. GOURBIERE a kol. (2001) klasifikoval vztah mezi oběma druhy jako interferenční kompetici, která dovoluje oběma druhům koexistovat na jedné jehlici, aniž by došlo k eliminaci některého z nich. Vzájemné koexistenci nahrává i pozorovaná skutečnost, že v případě společného výskytu druhů *L. pinastri*, *C. minus* a *S. pityophila* nebylo snížení intenzity *L. pinastri* tak velké jako v případě, kdy se vyskytoval pouze s druhem *S. pityophila*. KOWALSKI (1982) konstatuje, že druh *C. minus* může být pokládán i za primárního parazita, a upozorňuje, že na jehlicích nesoucích hysterothecia tohoto druhu se teprve postupně objevovaly známky přítomnosti *L. pinastri*, které vytvářelo hysterothecia až po opadu jehlic. Dále je pravděpodobné, že oba druhy preferují podobný typ jehlic. Minter a MILLAR (1980) předpokládají, že druh *L. pinastri* kolonizuje především senescentní jehlice. Toto potvrzuje KOWALSKI (1982) doložením nejčastějšího výskytu tohoto druhu na jehlicích starých 2,5 roku. Druh *C. minus* byl také hojně zaznamenán i na senescentních jehlicích, přítomnost obou druhů je pak dále uváděna na jehlicích předčasně odumírajících kvůli abiotickým vlivům (KOWALSKI 1982, 1988). Vzájemný vztah druhů *L. pinastri* a *C. minus* in vitro sledovali OSORIO a RACK (1980). Konstatují, že mezi oběma druhy dochází nejspíš pouze k prostorové konkurenci.

S druhem *L. seditiosum* tento druh silnou vazbu nevytvářel, podmíněná pravděpodobnost výskytu byla výrazně nižší a samotná četnost těchto dvojic nebyla vysoká. Intenzita druhu *L. seditiosum* byla společným výskytem snížena jen nepatrně, intenzita napadení druhem *C. minus* však byla větší než v případě společného výskytu s druhem *L. pinastri*, což může signalizovat vyšší konkurenční aktivitu vůči druhu *L. seditiosum*. KOWALSKI (1988) zmiňuje hojný výskyt obou druhů na jehlicích odumřelých kvůli nedostatku světla. Pravděpodobnost výskytu *C. minus* podmíněná současným výskytem dalších druhů byla nízká, stejně tak i četnost případů jejich společného výskytu. Druh *C. minus* se tedy zdá být konkurenčně

slabším primárním patogenem s kladnou vazbou na druh *L. pinastri* či spíše s preferencí stejných ekologických podmínek.

Druh *Sclerophoma pityophila* se jeví spíš jako konkurenčně silný sekundární patogen. Podle KOWALSKÉHO (1982) může být tento druh i parazitem primárním, v porostech *Pinus sylvestris* do stáří 10 let zaznamenal tento druh nejčastěji na jednoletých jehlicích. Podmíněná pravděpodobnost výskytu tohoto druhu ve společnosti druhů *L. pinastri*, *L. seditiosum* a *C. minus* byla vysoká. V případě těchto druhů nebyl naopak jejich výskyt výskytem druhu *S. pityophila* výrazně podmíněn. Z toho lze usuzovat, že druh *S. pityophila* kolonizuje jehličí většinou až po té, co je napadeno některým z uvedených patogenů. Tento trend potvrzuje např. KARLMAN (1986). KOWALSKI (1988) zmiňuje přítomnost všech čtyř druhů na jehlicích odumírajících kvůli nedostatku světla. Při společném výskytu s výše uvedenými druhy se druh *S. pityophila* projevoval poměrně agresivně a snižoval intenzitu napadení jehlice konkurenčními druhy, při výskytu s druhem *L. pinastri* dokonce omezil jeho intenzitu na jehlici, aniž by byla znatelně snížena jeho vlastní. V případě společného výskytu s druhem *C. minus* druh *S. pityophila* omezoval intenzitu konkurenta, současně byla jeho intenzita mírně zvýšena, a druh na jehlici často i dominoval. Je možné, že konkurenční prostředí v případě slabších patogenů fruktifikaci druhu *S. pityophila* povzbuzuje. Danou situaci lze však interpretovat i tak, že druh *S. pityophila* byl v takových případech primárním patogenem (viz KOWALSKI 1982), a další druhy odumírající jehlice kolonizovaly sekundárně. Uvedené rozdíly v intenzitě napadení hostitele však nebyly na hladině významnosti  $\alpha = 0,05$  statisticky významné.

Výpočet podmíněné pravděpodobnosti dále odkryl silnou vazbu druhu *Phomopsis* sp. na přítomnost *L. pinastri* a druhu *Leptothyrium* sp. na *L. seditiosum*, byť četnost případů společného výskytu byla nízká. Druhy *Phomopsis* sp. a *Leptothyrium* sp. se pravděpodobně silněji projeví na jehlicích již infikovaných primárními patogeny.

Sledované porosty se nacházely v rozpětí nadmořských výšek 380–750 m n. m., přičemž 80 % z nich v rozpětí 400–500 m n. m. Patrný pokles četnosti kombinací druhů s rostoucí nadmořskou výškou nebyl ve většině případů statisticky průkazný. Předchozí výzkum v ČR (BÍLÝ 2005) ukázal, že výškový rozdíl 100 m se na výskytu a fruktifikaci druhů rodu *Lophodermium* významně neprojeví. Dle GOURBIERA a kol. (2001, 2003) činil rozdíl ve fruktifikaci *Lophodermium pinastri* v rozpětí nadmořských výšek 400–800 m cca 10 % (30 % za současné přítomnosti *Cyclaneusma minus*) a rozdíl v kolonizaci jehlic cca 30 % (až 50 % s *C. minus*). Zaznamenaný statisticky významný pokles četnosti kombinace *L. pinastri* a *C. minus* s rostoucí nadmořskou výškou je v rozporu s pozorováním GOURBIERA (2001). Ten naopak zaznamenal nárůst četnosti společného výskytu obou druhů s rostoucí nadmořskou výškou, kdy v nízkých nadmořských výškách oba druhy nejčastěji fruktifikovaly samostatně a ve vyšších výškách oba druhy koexistovaly, přičemž obsazovaly na jedné jehlici různá teritoria oddělená příčnými liniemi *L. pinastri*. Zjištěný pokles četnosti kombinace však koresponduje s pozorovanou klesající četností druhu *C. minus* s rostoucí nadmořskou výškou.

Četnost kombinací ve věkových skupinách odpovídala četnosti zúčastněných druhů. Statisticky prokázaná vyšší četnost kombinace druhů *L. seditiosum* a *C. minus* v porostech do 10 let odpovídá vyšší četnosti druhu *L. seditiosum* v této věkové skupině. Preferenci mladších porostů tímto druhem potvrzují MINTER a MILLAR (1980). V případě kombinace druhů *L. pinastri* a *C. minus* byla naopak vyšší četnost pozorována v porostech starších, což opět koresponduje s pozorovanou vyšší četností druhu *L. pinastri* v porostech nad 10 let. MINTER a MILLAR (1980) zaznamenali výrazně vyšší četnost tohoto druhu na senescentních jehlicích ve 40 letém porostu *Pinus sylvestris* v porovnání s porosty do věku 10 let. Četnost druhu *C. minus* se v obou věkových skupinách nelišila, zřejmě v důsledku převahy porostů mladších 50 let ve skupině porostů nad 10 let. KOWALSKI (1988) totiž uvádí až 10× vyšší četnost výskytu *C. minus* v porostech *Pinus sylvestris* starých 3–11 let v porovnání s porosty starých 80 let.

KOWALSKI (1982, 1988) uvádí, že přítomnost určitých druhů na jehlicích ovlivňuje kromě stáří porostu i stáří jehlice a pozice jehlice v koruně. Druhy *L. pinastri*, *L. seditiosum* a *C. minus* izoloval hlavně ze spodní části koruny, z čehož lze předpokládat jejich vysokou četnost hlavně v mladých nezapojených porostech. Vzhledem k odběru jehlic přímo z hrabanky nebylo možné vliv těchto faktorů zhodnotit.

## 5. Závěr

Druhy rodu *Lophodermium* se na jedné jehlici běžně vyskytují společně, i v doprovodu dalších druhů – nejčastěji *Cyclaneusma minus*, *Sclerophoma pityophilla* a méně často *Leptothyrium* sp. a *Phomopsis* sp. Četnost výskytu jejich kombinací s jinými druhy byla v 1 roce po opadu jehlic velmi nízká. Druhy *Lophodermium pinastri* a *L. seditiosum* se na základě vzájemných konkurenčních vztahů i vztahů s ostatními druhy projevovaly jako silné primární patogeny, *Cyclaneusma minus* jako slabý primární patogen a *Sclerophoma pityophilla* jako silný sekundární patogen. Nejtěsnější vztah byl zaznamenán mezi druhy *L. pinastri* a *C. minus*, pravděpodobně zapříčiněný stejnými ekologickými nároky obou druhů. Četnost výskytu druhu *C. minus* i kombinace druhů *L. pinastri* a *C. minus* byla prokazatelně vyšší v nadmořských výškách 380–550 než ve výškách 551–750 m n. m. Četnost výskytu druhu *L. seditiosum* i kombinace druhů *L. seditiosum* a *C. minus* je prokazatelně vyšší v porostech do 10 let, v případě *L. pinastri* nad 10 let.

## Literatura

1. BÍLÝ J., 2005: Biologie a rozšíření druhů rodu *Lophodermium* na Táborsku. *Lesnická práce*, 2005, vol. 84, no.4. – 2. BUBÁK F. & KABÁT J. E., 1912: Mykologische Beiträge. *Hedwigia*, Dresden, 1912, vol. 52, p. 340 – 363. – 3. BUTIN H., ZYCHA H., 1973: Forstpathologie für Studium und Praxis. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1973, 177 s., ISBN 3-13-494501-0. – 4. ČERNÝ A. 1976: Lesnická fytopatologie. Praha, SZN, 1976. – 5. GOURBIERE F., DEBOUZIE D., 2003: Local variations in microfungus populations on *Pinus sylvestris* needles. *Mycological-Research*, 2003, vol. 107(10): 1 221 – 1 230. – 6. GOURBIERE F., Van MAANEN A., DEBOUZIE D., 2001: Associations between three fungi on pine needles and their variation along a climatic gradient. *Mycological-Research*, 2001, vol. 105, no. 9, p. 1 101 – 1 109. – 7. GROVE W. B., 1935: British stem and leaf fungi (Coelomycetes). Vol. I. Cambridge, 1935, 488 p. – 8. HUDSON H.J., 1968: The ecology of fungi on plant remains above the soil. *New Phytologist*, 1968, vol. 67, p. 837 – 874. – 9. JANČAŘÍK V., 1995: Ochrana proti sypavce borové. *Lesnická práce*, 1995, vol. 74, no. 6, p. 11 – 12. – 10. JANČAŘÍK V., 1999: Současná problematika sypavky borové. *Lesnická práce*, 1999, vol. 78, no. 6, 22 p. – 11. JANKOVSKÝ L., 2003: *Cyclaneusma* sp. *Lesnická práce*, 2003, vol. 82, no. 5. – 12. KARLMAN M., 1986: Damage to *Pinus contorta* in northern Sweden with special emphasis on pathogens. *Studia Forestalia Suecica*, 1986, no. 176, ISBN 91-576-2824-6. – 13. KOWALSKI T., 1982: Fungi infecting *Pinus sylvestris* needles of various ages. *European journal of Forest Pathology*, 1982, vol. 12, p. 182 – 190. – 14. KOWALSKI T., 1988: *Cyclaneusma* (Naemacyclus) *minus* an *Pinus sylvestris* in Polen. *European Journal of Forest Pathology*, 1988, vol. 18, p. 176 – 183. – 15. LEHMANN P. F., HUDSON H. J., 1977: The fungal succession on normal and urea-treated pine needles. *Trans. Br. mycol. Soc.*, Cambridge, 1977, vol. 68, p. 221 – 228. – 16. LINDAHL B.D., IHRMARK K., BOBERG J., TRUMBORE S.E., HOGBERG P., STENLID J., FINLAY R.D., 2007: Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist*, 2007, vol. 173, p. 611 – 620. – 17. MINTER D. W., MILLAR C. S., 1980: Ecology and biology of tree *Lophodermium* species on secondary needles of *Pinus sylvestris*. *Eur. J. For. Path.*, 1980, vol. 10, p. 169 – 181. – 18.

MINTER D. W., 1981: Lophodermium in Pines. *Mycological papers*, 1981, vol. 147, p. 1 – 54. – **19.** OSORIO M., RACK K., 1980: Beobachtungen über Wechselwirkungen dreier Nadelpilze der Kiefer in vitro. In *European Journal of Forest Pathology*, 1980, vol. 10, p. 242 – 252. – **20.** PEŠKOVÁ V., SOUKUP F., 2007: Houbové choroby. In KNÍŽEK M. (ed.): Výskyt lesních škodlivých činitelů v roce 2006 a jejich očekávaný stav v roce 2007. *Zpravodaj ochrany lesa*. Supplementum, VÚLHM Jíloviště-Strnady, 2007, p. 42 – 48. – **21.** PŘÍHODA A., 1956: Choroby lesních škoček a mlazín. Praha: SNTL, 1956. – **22.** SWIFT M.J., 1976: Species diversity and the structure of microbial communities in terrestrial habitats. In ANDERSON J.M., MACFADYEN A. (eds.): *The role of Aquatic and Terrestrial Organisms in Decomposition Processes*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1976, p. 185 – 222. – **23.** ŠRŮTKA P., 1998: Sypavka borová. Příloha. *Lesnická práce*, 1998, vol. 77, no. 6. – **24.** VAN MAANEN A., DEBOUZIE D., GOURBIERE F., 2000: Distribution of three fungi colonising fallen *Pinus sylvestris* needles along altitudinal transects. *Mycological Research*, 2000, vol. 104, no. 9, p. 1 133 – 1 138. – **25.** VAN MAANEN A., GOURBIERE F., 2000: Balance between colonization and fructification in fungal dynamics control: a case study of *Lophodermium pinastri* on *Pinus sylvestris* needles. *Mycological Research*, 2000, vol. 104, no. 5, p. 587 – 594.

### **Summary**

On individual pine needles, both *Lophodermium pinastri* and *L. seditiosum* currently occurred together or also very often with species *Cyclaneusma minus*, *Sclerophoma pityophilla*, *Leptothyrium* sp. *Phomopsis* sp. On litter needles one year after fall, many more combinations with *Lophodermium* species were present, but very scarce. According to their ecological relations in observed fungal society, both *Lophodermium* species were expressed as strong primary parasites, *C. minus* as weak primary parasite and *S. pityophilla* as strong secondary parasite. The closest interspecific relation was noted between *L. pinastri* and *C. minus*, probably because of their identical ecological demands. Influence of forest stand altitude and age on species combinations is also discussed.

*Translated by: author*  
*Revised by: Z. AL.ATTASOVÁ*