

Referáty – Discussion papers**POZNATKY O BIOLÓGII,
REPRODUKČNÝCH PROCESOCH
A GENOFONDE JASEŇA ŠTÍHLEHO
(*FRAXINUS EXCELSIOR* L.) A JASEŇA
ÚZKOLISTÉHO (*FRAXINUS
ANGUSTIFOLIA* VAHL.)**

VĽADIMÍR BAJCAR¹⁾, ROMAN LONGAUER²⁾

¹⁾Sídliisko D. Jurkoviča 429/18, SK – 906 13 Brezová pod Bradlom, e-mail: baj.vladimir@gmail.com

²⁾Národné lesnícke centrum - Lesnícky výskumný ústav Zvolen, T. G. Masaryka 22,
SK – 960 92 Zvolen, e-mail: baj.vladimir@gmail.com, roman.longauer@nlcsk.org

BAJCAR, V., LONGAUER, R., 2012: Knowledge on biology, reproduction processes and genetic resources of European common ash and narrow-leaved ash. *Lesnícky časopis - Forestry Journal*, **58**(3): 181–189, 2012, ref. 39, ISSN 0323 – 1046. Discussion paper.

The review paper deals with the results of the studies of common and narrow-leaved ash in Slovakia. It is focused on the ecology, distribution, postglacial phylogeny, genetic resources and reproduction including potential hybridization of the species in question. Main attention is paid to the novel results of the research carried out at the European level since 1990 up to the present.

Keywords: *European common ash, narrow-leaved ash, distribution, ecology, phylogeny, reproductive processes, hybridization*

Prehľadová práca sa zaoberá výsledkami výskumu jaseňa štíhleho a jaseňa úzkolistého na Slovensku a v zahraničí. Zameriava sa na ich ekológiu, prirodzené rozšírenie, pořadovú fylogézu, genofond a reprodukciu, vrátane otázky hybridizácie. Dôraz sa kladie na relevantné výsledky výskumu jaseňov, realizovaného v európskom meradle od roku 1990 po súčasnosť.

Kľúčové slová: *jaseň štíhly, jaseň úzkolistý, rozšírenie, ekológia, fylogéza, reprodukčné procesy, hybridizácia*

1. Úvod

V Európe sa prirodzene vyskytujú 3 druhy rodu *Fraxinus* L., a to jaseň štíhly (*Fraxinus excelsior* L.), jaseň úzkolistý (*Fraxinus angustifolia* Vahl.) a jaseň mannový (*Fraxinus ornus* L.). Na rozdiel od jaseňa štíhleho a úzkolistého je jaseň mannový hmyzoopelivý. Zvyšné dva druhy sú vetroopelivé. Napriek tomu však bývajú ich kvety v jarnom období navštevované hmyzom,

podobne ako, napr. kvety brestov, ale aj iných vetroopelivých drevín.

Okrem autochtónnych druhov jaseňov sa, ako v rámci celej Európy, tak aj Slovenska vyskytujú viaceré druhy introdukovaných jaseňov. Na Slovensku ide hlavne o druhy severoamerické, z nich predovšetkým príbuzné a navzájom pomerne ťažko rozoznateľné druhy jaseň americký (*Fraxinus americana* L.) a jaseň červený (*Fra-*

Fraxinus pennsylvanica Marsh.). Tieto našli určité uplatnenie aj v lesnom hospodárstve a mnohokrát aj schopnosť splaňovať a invázne sa šíriť, hlavne v lužných lesoch a na ruderalných stanovištiach. Treba poznamenať, že z uvedených dvoch druhov podľa našich doterajších poznatkov, či už vo výsadbách, alebo ako náletová drevina, veľmi výrazne prevažuje *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. V slovenskej botanickej literatúre, napr. DOSTÁL & ČERVENKA (1991) sa ešte uvádza tretí druh pôvodom zo severnej Ameriky, a to jaseň zelený (*Fraxinus lanceolata* (Sarg.) Borkh.), odlišujúci sa od *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. holými konárkami a listovými stopkami. *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. by ich mal mať husto páperisté. Americká odborná literatúra však tento tretí druh uvádzala len na úrovni variety, ako *Fraxinus pennsylvanica* var. *lanceolata* (Borkh.) Sarg., pričom od roku 1953 sa už ani na tejto úrovni oproti *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. zvlášť nerozlišuje (HARLOW *et al.*, 1979). Uvedené americké druhy sú na rozdiel od jaseňa štíhleho a úzkolistého striktné dvojdomé.

Jaseňom ako menej zastúpeným drevinám bola oproti hlavným hospodárskym drevinám venovaná do 90. rokov 20. storočia menšia pozornosť, a to ako z hľadiska taxonómie a základného výskum, tak aj z hľadiska ich pestovania. Výskyt jaseňa úzkolistého sa na Slovensku do r. 1957 ani neudával, a teda sa ani prakticky neodlišoval od jaseňa štíhleho. V porastoch v lužných lesoch na juhu a juhovýchode Slovenska sa prirodzene vyskytujúci jaseň úzkolistý bol pokladaný za jaseň štíhly. Preto staršie práce, zaoberajúce sa prirodzeným rozšírením drevín na území dnešného Slovenska, ako BLATNÝ & ŠŤASTNÝ (1959) ho ani na našom území nespomínajú.

Na jeho výskyt na Slovensku upozornil až MAGIC (1957). Neskôr sa jeho taxonómiou a premenlivosťou, hlavne v porovnaní s bežnejším jaseňom štíhlym zaoberal MANICA (1976). Spolu s jaseňom mannovým sú u nás na severnej hranici svojho prirodzeného rozšírenia.

2. Prirodzené rozšírenie a ekológia jaseňa štíhleho a úzkolistého

Z autochtónnych jaseňov má na Slovensku najväčší areál prirodzeného rozšírenia *Fraxinus excelsior* L. Vyskytuje sa od Britských ostrovov s výnimkou najsevernejších častí Írska a Škótska a od pobrežia Atlantického oceánu v západnej Európe takmer až k Volge na východe. Na severe zasahuje v Nórsku po 64° s. z. š., na juhu má svoju hranicu rozšírenia v severnom Španielsku, Taliansku a Grécku, na juhovýchode zasahuje až do severných častí Iránu.

Na Slovensku sa prirodzene vyskytuje na väčšine územia okrem Západných a Vysokých Tatier (BERTOVÁ, 1984), Východoslovenskej a pravdepodobne aj Podunajskej a Záhorskej nížiny (MAGIC, 1957). Vyskytuje sa od nížin v priemere do 970 m n. m., s hornou hranicou výskytu vo Veľkej Fatre v oblasti Majerovej skaly v 1 250 m n. m.

Fraxinus angustifolia Vahl. má ako teplomilnejší druh svoj prirodzený areál posunutý južnejšie s optimom v južnej Európe. Na západe začína v Španielsku a Portugalsku, na severe zasahuje až na Moravu, južné a juhovýchodné Slovensko, na východe do Turecka, Sýrie, na Kaukaz a do Iránu a južného Ruska.

Na Slovensko zasahuje dvoma výbežkami svojho pánoňského areálu (MANICA, 1976). Rastie tu v dolných tokoch väčších riek, vlietajúcich sa do Dunaja. Pozdĺž Moravy sa jeho výskyt predpokladá po Uherské Hradište v Českej republike, odkiaľ smerom na východ zasahuje jeho severná hranica na územie Slovenska, obchádza Malé Karpaty, zaberá celú Podunajskú nížinu, odtiaľ pozdĺž Váhu dosahuje až k Piešťanom, pozdĺž Nitry po Sereď a pozdĺž Hrona po Želiezovce. Druhá časť areálu zaberá Východoslovenskú nížinu v oblasti dolných tokov Bodrogu, Ondavy, Latorice, Laborca a Uhu. Ako pôvodná drevina lužných lesov rastie od najnižších nadmorských výšok približne do 200 m n. m. (MANICA, 1976). MANICA & SLOBODNÍK (2008) neskôr jeho prirodzené rozšírenie na východe Slovenska upresnili nasledovne: „Na Východoslovenskej nížine nepresahuje nadmorskú výšku 150 m. Ojedinele sa zistil vo fytogeografickom okrese Slanské vrchy medzi obcami Šarišské Bohdanovce a Ploské vo výške 210 m n. m.“

Vzhľadom k rozsiahlemu areálu rastie jaseň štíhly v rozličných klimatických podmienkach, od miernej oceánskej klímy na severozápade po drsnú kontinentálnu klímu na juhovýchode Ruska. Je citlivý na nízke teploty, najmä na neskoré mrazy (SVOBODA, 1955). Je svetlomilný, v mladosti však znáša zatienenie porastu a v týchto podmienkach sa aj lepšie rozvíja (PAGAN, 1996). V nárokoch na pôdnu vlhkosť je zaraďovaný k mezohydrofytom (PRUSINKIEWICZ, 1975 ex ŠÁLY, 1988). Má vysoké nároky na obsah živín v pôde a jej fyzikálne vlastnosti (PAGAN, 1996). Rastie na rozličných typoch stanovišť, neznáša však stagnujúcu vodu a dlhotrvajúce záplavy, aké sa vyskytujú, resp. vyskytovali v lužných lesoch na dolných tokoch riek v nížinách na Slovensku. Práve preto by sa tu podľa viacerých autorov (napr. MAGIC, 1957) nemal vyskytovať ako pôvodný, ale ako zavlečený človekom, na rozdiel od jaseňa úzkolistého. Vzhľadom k rozdielnosti stanovišť s výskytom jaseňa štíhleho, predpokladajú pri ňom viacerí autori (napr. SVOBODA, 1955), existenciu odlišných ekotypov.

Jaseň štíhly sa vyskytuje v porastoch od dubového po smrekovo-bukovo-jedľový lvs. Vyskytuje sa v dvoch odlišných typoch lesov: V nižších polohách je súčasťou tvrdých lužných lesov (slt *Querceto-Fraxinetum*) hlavne v oblasti mimo výskytu jaseňa úzkolistého. Vytvára tu zmesi predovšetkým s dubom letným, ale aj s ostatnými primiešanými drevinami. Vyššie sa vyskytuje v alúviách riek a pomaly tečúcich potokov a na prameniskách s vysokou hladinou podzemnej vody, na pôdach dobre zásobených živinami (slt *Fraxineto-Alnetum*), kde môže vytvárať aj rovnorodé porasty alebo zmesi s jeľšou lepka-

vou a cennými listnácmi (PAGAN, 1996). Zmesi s cennými listnácmi však jaseň štíhly vytvára aj na sutinových lokalitách, úžľabinách a bázach svahov, na hrebeňoch a podhrebeňových svahoch (PAGAN, 1996).

V zonálnych spoločenstvách sa vyskytuje už od 1. lvs. V 1. lvs môže dokonca rásť na suchých stanovištiach v spoločenstvách s dubom plstnatým. Na živných stanovištiach býva pomerne častou prímiesou v súčasných drevinových skladbách od 1. po 4. lvs. Tam, kde z nejakého dôvodu došlo k zníženiu zastúpenia autochtónnych druhov dubov, môže jeho zastúpenie rásť, pričom ako slnná drevina preberá ich funkciu v zmesi s tiennejšími druhmi. Taktiež je schopný sa šíriť aj na úkor buka, hlavne v dôsledku nevhodných hospodárskych zásahov, ako sú z hľadiska semenných rokov nevhodne načasované obnovné zásahy, prehnane silné alebo zle umiestnené clonné ruby, prípadne holoruby.

V nitrofilnom javorovom rade sa v 3. – 4. lvs vyskytuje v slt *Tilieto-Aceretum* a v 5. – 6. lvs v slt *Fraxinetto-Aceretum*. V prechodoch z nitrofilného do živného radu je prítomný v slt *Fageto-Aceretum*. V živnom rade sa vyskytuje v 4. lvs v slt *Fagetum typicum* a v 5. lvs v slt *Abieto-Fagetum* (HANČINSKÝ, 1972).

Má veľkú diseminačnú schopnosť a rýchly rast, vďaka čomu je schopný správať sa ako pionierska a invázna drevina. Pri nesprávnych hospodárskych zásahoch v lese, kalamitách, alebo na opustených poľnohospodárskych plochách, je schopný rýchlo obsadiť tieto priestory, buď v nezmiešaných porastoch, alebo v zmesiach s inými pionierskymi drevinami, napr. sa bežne vyskytuje s javorom poľným a viacerými druhmi krov, na vlhkejších stanovištiach s jelšou lepkavou a pod.

Jaseň štíhly patrí k tzv. „cenným listnáčom“, rastúcim spravidla v zmesiach, len zriedkavo v lesoch v rovnorodých porastoch. Napriek jeho nízkemu zastúpeniu, je dôležitým z hľadiska produkcie kvalitnej drevnej hmoty, využívanej napr. na športové náradie, podlahy, nábytok, dýhy, násady pracovných nástrojov.

Jaseň úzkolistý je všeobecne oproti jaseňu štíhlemu považovaný za teplomilnejší (FUKAREK, 1955). MAGIC (1957) udáva jeho klimatickú hranicu u nás priemerou ročnou teplotou 8,5 – 10 °C. Tvorí zmiešané porasty v dolných tokoch našich väčších riek, jednotlivito od v spoločenstvách mäkkého lužného lesa, potom v prechodných častiach, najmä však v tvrdom luhu.

Z hľadiska fytopatologického je pri oboch druhoch jaseňov najvýznamnejším škodlivým činiteľom huba *Chalara fraxinea* Kowalski (anamorph). Pokladá sa za hlavný faktor chradnutia a odumierania jaseňov, ktoré sa po r. 2000 rozšírilo zo severnej časti areálu jaseňa štíhleho v Pobaltí a dnes je prítomné prakticky v celej Európe. Ďalším významným činiteľom je baktéria *Pseudomonas savastanoi*, spôsobujúca rakovinové rany na konároch a kmeni. Z húb jasene napádajú aj podpňovky, z nich je najnebezpečnejšia *Armillaria cepistipes* Velen. Z hmyzích škodcov je najvýznamnejší lykokaz jaseňový *Hy-*

lesinus fraxini (Panzer, 1779) (KUNCA *et al.*, 2007). Pre európske jasene je potenciálnou hrozbou šírenie ďalekóvýchodného krasoňa jaseňového – *Agrillus planipennis* (Fairmaire), ktorý sa ukázal ako mimoriadne nebezpečný invázny škodca jaseňov v Severnej Amerike.

3. Poznatky z fylogény, genetickej variability, toku génov, hybridizácie jaseňa štíhleho a úzkolistého v rámci Európy

S nástupom možnosti širšieho využívania genetikých markérov, vzrástol v posledných 10 – 15 rokoch záujem aj o štúdium autochtónnych európskych druhov jaseňov, zameraný hlavne na oblasť populačnej genetiky, refúgií európskych jaseňov a ich následnom šírení v poľadovom období, ako aj na oblasť hybridizácie.

Genetickú diverzitu jaseňa, medzipulačnú aj vnútro-populačnú, ovplyvňuje veľa faktorov. Najvýznamnejšie sú reprodukcia (systém párenia, rozptyl peľu a semien), zastúpenie jaseňa a sukcesné štádium lesných ekosystémov, stanovištné podmienky a fylogéza v poľadovom období (PLIŮRA & HEUERTZ, 2003). Genetickú variabilitu jaseňa, tak ako aj iných drevín, možno analyzovať dvoma spôsobmi:

- Pomocou adaptívnej variability podliehajúcej prirodzenej selekcii.
- Pomocou neutrálnej variability.

Adaptívna variabilita sa prejavuje vo fenotypovom prejave a odráža prirodzenú selekciu. Hodnotí sa na provenienčných pokusoch a testoch potomstiev. Na jaseňi výsledky doterajšieho výskumu poukazujú na rovnakú úroveň variability v potomstvách, ako je variabilita medzi provenienciami či populáciami.

WALLANDER & ALBERT (2000) skúmali fylogenetické vzťahy medzi 76 druhmi čeľade Oleaceae pomocou kladistickej analýzy DNA sekvencií z 2 nekódujúcich chloroplastových lokusov. Kmeň Oleae (predtým podčeľaď Oleoideae) sa ukázal ako čisto monofyletický, zahŕňajúci okrem iných aj podkmeň Fraxininae. Ten obsahuje len rod *Fraxinus*, s približne 50 druhmi, prevažne stromov.

WALLANDER (2008) vytvorila novú klasifikáciu rodu *Fraxinus* L., založenú na výsledkoch zistení z oblasti molekulárnej fylogenetiky. Druh *Fraxinus ornus* L. je v rámci nej zaradený do sekcie *Ornus*. V rámci sekcie *Fraxinus* sa nachádzajú *Fraxinus excelsior* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl. ssp. *angustifolia*, *Fraxinus angustifolia* Vahl. ssp. *oxycarpa* (M. Bieb. ex Willd.) Franco & Rocha Afonso a *Fraxinus angustifolia* Vahl. ssp. *syriaca* (Boiss.) Yalt. a mimoeurópske druhy *Fraxinus mandshurica* Rupr. a *Fraxinus nigra* Marsh.

Genetickú štruktúru a postglaciálne šírenie jaseňa štíhleho v rámci jeho celého areálu s využitím mikrosatelitov a metódy PCR-RFLP skúmali HEUERTZ *et al.* (2004a). Zistili pomerne nízku úroveň polymorfizmu. HEUERTZ *et al.* (2004b) pri hodnotení mikrosatelitov zistili vyššiu genetickú diverzitu populácií jaseňa štíhleho zo západnej a strednej Európy, než z juhovýchodnej.

HEUERTZ *et al.* (2006) vykonali výskum chloroplastových mikrosatelitov jaseňa úzkolistého a mannového zo vzoriek, reprezentujúcich viacmenej celú Európu. Boli určené chloroplastové haplotypy a ich geografické rozšírenie. Do ďalšieho porovnávania boli zahrnuté aj predtým získané výsledky, vzťahujúce sa k jaseňu štíhlemu. Zistilo sa zdieľanie haplotypov medzi jaseňom štíhlym a jaseňom úzkolistým v celom ich areáli, čo môže naznačovať hybridizáciu týchto druhov v ich spoločných refúgiách na Iberskom polostrove, v severnom Taliansku, vo východných a Dinárskych Alpách a na Balkánskom polostrove. Získané údaje tiež podporujú existenciu ďalších glaciálnych refúgií pre jaseň úzkolistý v južnom Taliansku a v Turecku. Jaseň na Slovensku je z hľadiska fylogenie prechodom medzi stredoeurópskymi a východoeurópsko-škandinávskymi populáciami. Oblasť kontaktu uvedených postglaciálnych migračných prúdov by sa na Slovensku mala podľa týchto zistení nachádzať v oblasti Malých a Bielych Karpát, Javorníkov a Západných Beskýd. Údaje získané pomocou analýz DNA korešpondujú s informáciami získanými rozborom fosílného peľu a nálezmi makrozvyškov (HEUERTZ *et al.*, 2003).

BOSHIER *et al.* (2005) skúmali v rámci projektu FRAXIGEN pri jaseňi štíhlym chloroplastové mikrosateliety, kde prišli k podobným zisteniam ako HEUERTZ *et al.* (2006). Ich výskum bol však zameraný na oblasť Veľkej Británie a Škandinávie. Prevažujúci haplotyp vo Veľkej Británii bol totožný s haplotypom prevažujúcim na Pyrenejskom polostrove, kde je jeho predpokladané refúgium a odkiaľ sa do Veľkej Británie rozšíril v poľadovom období. Tento istý jav bol pozorovaný aj pri iných drevinách (*Quercus robur*, *Ilex aquifolium*). Zaznamenali taktiež nový haplotyp, a to pri niekoľkých autochtónnych stromoch na severovýchodnom pobreží Anglicka, ktorý sa okrem toho zaznamenal ešte v Dánsku a juhozápadnom Švédsku. Pri ňom sa predpokladá, že pochádza z refúgia niekde na východe Álp. Zaujímavosťou je, že tzv. „východoeurópsky“, chloroplastový haplotyp, ktorý je jeden z dvoch prevažujúcich aj na našom území, je dominantným aj v Škandinávii a Baltickej oblasti. Z predpokladaného refúgia na Balkáne sa cez východnú Európu dostal až do Fínska, pričom do Švédska prenikol cez dnes nejstávajúce spojenie s pevninou od juhu.

Na oblasť Veľkej Británie a bola zameraná aj práca SUTHERLAND *et al.* (2010). Pri hodnotení chloroplastovej DNA zo 42 britských až francúzskych vzoriek jaseňa štíhleho s využitím mikrosatelitov prišli k porovnateľným záverom ako BOSHIER *et al.* (2005) a HEUERTZ *et al.* (2006), teda, že zaznamenali v rámci Veľkej Británie ten istý prevládajúci haplotyp. Zaznamenali však aj prítomnosť iných. Pri jadrových mikrosatelitoch bol zistený trend klesajúcej alelickej bohatosti v smere z východu na západ a určitý nadbytok homozygotov, buď v dôsledku inbrídingu, alebo Wahlundovho efektu.

Výmenu génov v kontaktnej zóne dvoch vetiev postglaciálneho šírenia jaseňa štíhleho na vzorkách z územia Slovenska a priľahlých štátov skúmali GÖMÖRY *et al.* (2012) na vzorkách z celkovo 38 populácií s použitím kombinácie 6 maternálne dedených chloroplastových a 7 biparentálne dedených jadrových mikrosatelitov. Aj vzhľadom k výraznému zvýšeniu veľkostí vzoriek z jednotlivých populácií sa im podarilo upresniť oproti prácam HEUERTZ *et al.* (2004, 2006) a BOSHIER *et al.* (2005) umiestnenie kontaktnej zóny spomenutých 2 vetiev postglaciálnej migrácie, reprezentovaných dvoma rozdielnymi prevládajúcimi chloroplastovými haplotypmi. Hraničná zóna v oblasti stretu týchto migračných vetiev bola relatívne úzka. Prechodná oblasť, kde postupne klesalo zastúpenie hlavného chloroplastového haplotypu jednej vetvy a stúpalo tej druhej, reflektujúcej tak prenos génov semenami, vytvárala pás široký 36 km. Pri jadrových mikrosatelitoch, ktoré sú odrazom prenosu génov semenami aj peľom, bola prechodná oblasť široká až 275 km. Navyše bola pri chloroplastových mikrosatelitoch v oblasti stretu vetiev zaznamenaná aj prítomnosť ďalších zriedkavých haplotypov.

V rámci Európy bola pri jaseňoch venovaná pozornosť aj medzipopulačnej a vnútropopulačnej variabilite. PLIŮRA & HEUERTZ (2003) zaznamenali vyššiu úroveň genetickej diferenciácie populácií jaseňa štíhleho v juhovýchodnej Európe a severnej časti strednej Európy, čo môže slúžiť ako dôkaz veľkej hodnoty tamojších genetických zdrojov.

Vo vnútropopulačnej štruktúre jaseňa sa pomocou analýz jadrovej DNA (jadrových mikrosatelitov) zistil všeobecný nadbytok homozygotov (DOUGLAS, 2006). Tento fenomén súvisí s fragmentáciou populácií jaseňa na subpopulácie s prekrývajúcimi sa areálmi (tzv. Wahlundov efekt) a najpravdepodobnejšie k nemu prispieva priebeh reprodukčných procesov.

Výskum reprodukcie jaseňa na viacerých lokalitách a počas viacerých rokov preukázal, že jeho populácie nie sú panmiktické. Dôvodmi sú obmedzený rozptyl peľu, nerovnomerné kvitnutie a fenologická izolácia spôsobená rôznym časom kvitnutia. Zistilo sa, že samčie a hermafroditné jedince v okolí materských jedincov majú vyšší podiel na otcovstve ich potomstiev, aj keď spravidla viac ako polovica peľu nepochádza z blízkosti materských stromov (DOUGLAS, 2006). Rozptyl peľu zistený pomocou DNA markérov bol do vzdialenosti max. 141 – 225 m (FRASCARIA-LACOSTE *et al.*, 2006). Disponibilný počet otcovských jedincov v porastoch však redukuje nerovnomerné kvitnutie a rozdiely v dobe kvitnutia. Podiel samoopelenia jaseňa je napriek tomu nízky, spravidla pod 3 %. Jeho najvyšší podiel sa zistil v semene skôr kvitnúcich jedincov.

V prevažne odlesnenej krajine v Škótsku so zvyškami navzájom vzdialených porastov jaseňa štíhleho bola zistená vysoká úroveň genetickej diverzity, porovnateľná so spojitými populáciami v juhovýchodnej Európe

a nízka úroveň vnútropopulačnej diferenciácie (BACLES *et al.*, 2005). Naznačuje to, že historicky nebola výmena génov v tejto populácii obmedzená. Z analýzy semien sa v troch z piatich fragmentov populácie zistila vysoká úroveň cudzoopelenia, ako aj opelenia materských stromov peľom stromov z iných fragmentov. Efektívna vzdialenosť šírenia peľu bola v priemere 328 m, teda viac než sa zistilo pri spojitých populáciách. Vytvára to predpoklad, že v otvorenej krajine sa peľ môže šíriť na väčšie vzdialenosti.

Pri štúdiu jednotlivých otcovských jedincov ako opeliteľov sa zaznamenali výrazné rozdiely v ich úspešnosti, kedy 31 zo 48 stromov opelilo minimálne 1 semeno, ale len 3 opelili viac než 10 semien. 85 % zo zaznamenaného opelenia bolo do vzdialenosti 100 m od otcovského stromu a až 15 % vo vzdialenosti od 300 do 1 900 m. Zaznamenalo sa efektívne opelenie aj 2 900 m od zdroja. Na výmenu génov peľom medzi fragmentmi populácie mala väčší vplyv ich veľkosť, ako geografická vzdialenosť. Väčšie zvyšky porastov sa teda správali viac ako opelitelia a menšie ako prijímatelia peľu (BACLES & ENOS, 2008).

Na základe skúmania jadrových a chloroplastových mikrosatelitov bola zistená vysoká úroveň genetickej diverzity a zároveň nízka úroveň diferenciácie medzi 14 populáciami jaseňa štíhleho aj v južnom Nemecku, naznačujúca výrazný tok génov medzi nimi, prípadne vplyv človeka cez prenos reprodukčného materiálu z rozdielnych proveniencií (HEBEL *et al.*, 2006).

Rozptyl semien jaseňa je priestorovo obmedzený. Podľa výsledkov získaných pomocou analýz DNA vo Francúzsku to je do 60 m od materského jedinca (FRASCARIA-LACOSTE *et al.*, 2006).

Populácie (porasty) jaseňa následne nie sú genetiky rovnorodé, ale tvoria skupiny s podobnou genetikou štruktúrou s počtom 150 – 200 jedincov (DOUGLAS, 2006), resp. v zmiešaných porastoch skupiny na plochách v priemere 3 ha veľkých (FRASCARIA-LACOSTE *et al.*, 2006).

Pri jaseňi štíhlym a úzkolistom je nezanedbateľnou otázkou možnosť ich medzidruhovej hybridizácie, najmä spontánnej. Areály oboch drevín majú pomerne rozsiahlu kontaktnú zónu. Na druhej strane sú však do veľkej miery fenologicky izolované vo všeobecnosti odlišnou dobou kvitnutia, avšak s určitými prekryvmi. Výskum založený na morfometrických hodnoteniach, fenologických pozorovaniach a DNA markéroch jednoznačne preukázal prítomnosť hybridov a hybridných populácií (FERNANDEZ-MANJARRÉS *et al.*, 2006, RAQUIN *et al.*, 2002, GÉRARD *et al.*, 2006a, b).

FERNANDEZ-MANJARRÉS *et al.* (2006) v komplexe jaseňa štíhleho a úzkolistého vo Francúzsku hodnotili morfológiu a genetickú štruktúru ich populácií s cieľom určenia stupňa ich medzidruhovej hybridizácie. Porovnávali vzorky z predpokladaných hybridných zón so vzorkami zo zón, kde k hybridizácii dôjsť nemohlo. V hyb-

ridných zónach boli zistené morfológicky prechodné jedince, pričom v každej z oboch hybridných zón bola situácia rozdielna.

GÉRARD *et al.* (2006a) študovali molekulárne, fyziologické a morfológické charakteristiky, ktoré by umožnili zistiť prítomnosť jaseňa úzkolistého v populáciách jaseňa štíhleho. Boli vyvinuté 2 molekulárne markéry, zodpovedajúce RAPD-SCAR markéru odvodenému z jadrového mikrosatelitu. Tieto dva markéry boli takmer špecifické pre jeden alebo druhý druh.

GÉRARD *et al.* (2006b) skúmali jasene v centrálnom Francúzsku, v kontaktnej zóne jaseňa štíhleho a úzkolistého, kde tie druhy hybridizujú. S využitím mikrosatelitov zaznamenali izoláciu časom.

GÉRARD *et al.* (2006c) sa zaoberali homogamiou a rozdielnymi otcovskými príspevkami v potomstvách v hybridnej zóne jaseňa štíhleho a úzkolistého vo Francúzsku. Zistili asymetriu v toku génov, kedy skoro kvitnúce stromy boli úspešnejšie ako darcovia peľu než neskoro kvitnúce.

Uvedení autori preukázali asymetrický tok génov, resp. až jednosmernú hybridizáciu peľom skoro kvitnúcich jedincov jaseňa štíhleho na neskoro kvitnúce samičie jedince jaseňa úzkolistého. Pri hybridoch jaseňa štíhleho a úzkolistého sa prejavuje vyššia fitness v reprodukcii aj stanoviskovej adaptabilite (GÉRARD *et al.*, 2006a). Vďaka dobe kvitnutia majú hybridy oboch pohlaví možnosť stať sa rodičmi recipročných hybridov vo vzťahu k obom rodičovským druhom. Testy potomstiev preukázali ich schopnosť prispôbiť sa stanoviskovým podmienkam charakteristickým pre oba rodičovské druhy. Pri hybridoch tiež bola zistená vyššia tolerancia k samoopeleniu (FRASCARIA-LACOSTE *et al.*, 2006).

Možnosť umelej hybridizácie jaseňa štíhleho a úzkolistého vrátane recipročných krížení overovali RAQUIN *et al.* (2002). Na základe mikrosatelitov a RAPD markérov pri získaných semenáčikoch spoľahlivo dokázali možnosť kríženia uvedených dvoch druhov, a to v oboch smeroch, teda aj pri opelení *Fraxinus excelsior* peľom *Fraxinus angustifolia*, aj naopak.

4. Provenienčné pokusy a testy potomstiev jaseňov

V odbornej syntéze PLIŮRA & HEUERTZ (2003) uvádzajú, že fenologické znaky, vrátane doby pučania a tvorby púčikov jaseňa, vykazujú geografické trendy v rámci väčších zemepisných oblastí, zatiaľ čo rast a tvárnosť kmeňa a koruny, ktoré ovplyvňuje aj pôda, klíma a konkurencia, sa menia na lokálne.

Doteraz najväčší provenienčný pokus s jaseňom štíhlym založil Kleinschmitt *et al.* v r. 1982 – 1984 s 52 provenienciami z Nemecka, Holandska, Belgicka, Rakúska, Francúzska a Rumunska. Medzinárodnú sériu tvorí 19 plôch v Nemecku, 2 vo Francúzsku, 2 v Belgicku, 2 v Holandsku a 1 v Rumunsku. V škôlke sa vyhodnotil iniciálny rast, vegetatívna fenológia a poškodenie

mrazom. Pri hodnotení ročných semenáčikoch sa prejavil štatisticky významný vplyv substrátu pôdy na klíčenie. Na plochách sa neskôr vyhodnotili straty po výsadbe, rast a kvalita kmeňa. Pri tomto hodnotení (KLEINSCHMIT *et al.*, 1996) sa zistili významný vplyv proveniencie na výškový a hrúbkový rast, ako aj poškodenie mrazom a tvarom kmeňa. Vzhľadom na veľké a geograficky konzistentné rozdiely v čase pučania a ukončovania vegetácie autori hovoria o výraznej ekotypovej, konkrétne klimatypovej variabilite, a to prinajmenšom v prípade súboru nemeckých proveniencií.

JACQUES ex DOUGLAS (2006) pri hodnotení rastu a morfológie na 2 plochách toho istého pokusu zistil vysokovýznamné rozdiely medzi provenienciami a dedičnosťou tvaru kmeňa a koruny (od 0,26 po 0,68). Vplyv proveniencie bol vysokovýznamný aj pri poškodení mrazom s hodnotami genotypovej dedičnosti 0,60 – 0,72. V raste bol vplyv proveniencie vysokovýznamný pri výškovom raste, ale nie pri výškovom prírastku a hrúbke. Na iných plochách toho istého pokusu však mala proveniencia významný vplyv aj na hrúbku (MERTENS ex DOUGLAS, 2006).

Celkovo malo na sledované znaky najvýznamnejší vplyv stanovište, za ním nasledoval vplyv proveniencie a interakcie. Výrazný vplyv stanovišťa poukazuje na možnosť selekcie vhodných proveniencií, resp. potomstiev len na regionálnej alebo lokálnej úrovni.

Zistené koeficienty fenotypovej variability klesali s vekom (z 12 – 19 % v r. 1990 na 5 – 6 % v r. 2000). Podobne klesla aj dedičnosť výškového rastu z 0,78 na 0,53. S vekom sa teda rozdiely medzi provenienciami vyrovnávajú (DOUGLAS, 2006). Príčinou môže byť najmä už spomenutý tesný vzťah medzi časom pučania a následné poškodzovanie neskorým mrazom s koeficientom korelácie 0,73.

Z metodického hľadiska pre zakladanie testov potomstiev preukázalo prierezové hodnotenie pokusu 1982 – 1984 v rámci projektu RAP, že na spoľahlivý odhad dedičnosti musí byť každé potomstvo jaseňa zastúpené prinajmenšom 20 jedincami (DOUGLAS, 2006).

V rámci projektu programu EU RAP (Revealing Ash's Potential) bol v rokoch 2001 – 2004 založený provenienčný pokus s 31 provenienciami z Francúzska, Írska, Belgicka, Nemecka, Talianska, Dánska, Litvy, Poľska a Čiech. Každá proveniencia je zastúpená najmenej 6 potomstvami. Pokusné plochy s uvedenými provenienciami sú založené vo Francúzsku, Taliansku, Belgicku, Nemecku, Írsku a Veľkej Británii. Jednotlivé plochy pokusu sú založené v 4 opakovaníach so znáhodnenými plôškami rovnakej veľkosti pre každú provenienciu (DOUGLAS, 2006).

Pri prvom hodnotení v lesných škôlkach sa v pokuse zistila klinálna geografická variabilita v jarnej vegetatívnej fenológii, kedy západoeurópske proveniencie boli najneskôr pučiace, stredoeurópske prechodné a východne pučiace najskôr.

Na časti materiálu zhromaždeného v tomto pokuse sa uskutočnilo testovanie náchylnosti na rakovinu spôsobovanú gramnegatívnou baktériou *Pseudomonas savastanoi*. Po roku od inokulácie trojročných jedincov sa ako náchyľnejšie prejavujú západoeurópske proveniencie (belgické, francúzske a časť nemeckých) v porovnaní s provenienciami z východnej časti areálu dreviny (poľské, litovské a jedna česká proveniencia).

Pravdepodobne doteraz najrozsiahljší výskum autochtónnych európskych druhov jaseňov bol vykonaný v rámci projektu FRAXIGEN: Ash for the future: defining European ash populations for conservation and regeneration www.fraxigen.net. Projekt sa realizoval v rámci 5. rámcového programu od r. 2002 do 2005 s príspevom 10 partnerských inštitúcií z krajín EÚ. Jeho hlavnými cieľmi boli:

- Štúdium toku génov a genetickej diverzity 3 európskych druhov jaseňov a otázkou, ako sú tieto ovplyvňované variabilitou v reprodukčnej biológii.
- Štúdium toho, ako sú prirodzené jaseňové populácie prispôbené svojmu prostrediu a ako selekcia zameraná na produkčné ukazovatele vykonávaná človekom ovplyvnila ich adaptívnu variáciu.
- Vytvorenie návodu pre vládne, súkromné a verejné záujmové skupiny ohľadom získavania, využívania a konzervácie genetických zdrojov jaseňov.

Výsledky získané do roku 2005 a ich praktické uplatnenie publikovali BOSHIER *et al.* (2005).

BOSHIER & STEWART (2005) publikovali výsledky hodnotenia adaptívnej variácie potomstiev z 8 autochtónnych populácií jaseňa štíhleho z oblasti jeho prirodzeného rozšírenia v Anglicku a Walese. Na sérii recipročných plôch sa nepotvrdil predpoklad najlepšieho rastu potomstiev domácich populácií. Najlepšie rastúce proveniencie a potomstvá patrili k najlepšie rastúcim na väčšine plôch. Britské proveniencie však v britských klimatických podmienkach prekonávali proveniencie z kontinentálnej Európy, trpiace v tamojšom podnebí neskorými mrazmi.

Sériu britských provenienčných pokusov v škôlkach a na provenienčných plochách s využitím ako domácich, tak aj niektorých kontinentálnych európskych proveniencií, hodnotili CUNDALL *et al.* (2003). Do veku 4 – 5 rokov boli pozorované signifikantné rozdiely v raste jednotlivých proveniencií. Vo všeobecnosti boli najlepšie spravidla britské proveniencie, ale s určitými výnimkami. Francúzske proveniencie boli nadpriemerné, stredo- a východoeurópske rástli väčšinou zle.

Na sérii 3 plôch v Litve, hodnotili PLIŪRA & BALIUCAS (2007) voľnoopelené potomstvá litovských a západoeurópskych proveniencií. Domáce proveniencie skôr pučali a mali lepší zdravotný stav na všetkých 3 plochách.

Existenciu ekotypov jaseňa, viazaných na lužné, horské a vápencové stanovišťa, sa pomocou testov potomstiev a proveniencií nikdy nepodarilo dokázať (PLIŪRA & HEUERTZ, 2003). Adaptácia proveniencií na rôzne che-

mické a trofické vlastnosti substrátov sa nepotvrdila ani pri testovaní proveniencií z Nemecka, Rakúska, Švajčiarska a Nemecka. Na ich klíčenie a rast v 1. roku mali vplyv skôr fyzikálne vlastnosti substrátu (FORSTER, 1987 ex KLEINSCHMIT *et al.*, 1996).

5. Aktuálny stav poznatkov o jaseňoch na Slovensku

K oživeniu výskumu jaseňov na Slovensku došlo vďaka účasti kolektívu Lesníckej fakulty TU Zvolen v projekte FRAXIGEN od r. 2005. Výsledkom riešenia bolo už spomenuté spresnenie poznatkov o rozšírení jaseňa štíhleho (MANICA & SLOBODNÍK, 2008). V oblasti genetiky to bol príspevok k zmapovaniu genetickej variability jaseňa štíhleho a úzkolistého a najmä jaseňa mannového vo východnej časti jeho areálu (PAULE *et al.*, 2004). Vďaka projektu sa uskutočnil systematický výskum vegetatívnej a reprodukčnej fenológie všetkých troch druhov jaseňov na Slovensku. Výsledkom sú vyššie uvedené publikácie s informáciami o priebehu a rozdieloch vo fenológii kvitnutia a olisťovania jaseňa štíhleho a úzkolistého, ako aj SLOBODNÍK *et al.* (2006, 2009).

SLOBODNÍK *et al.* (2006) pri výskume reprodukčnej fenológie prirodzených výskytov, ako aj v spoločnom semennom sade jaseňa štíhleho a úzkolistého zistili prekryv v čase kvitnutia, počas ktorého môže dôjsť k vzájomnej hybridizácii oboch druhov. Samčie jedince pritom uvoľňovali peľ o približne 2 dni skôr ako hermafroditi.

PIECKA (2010) na základe skúmania mikrosatelitov chloroplastovej a jadrovej DNA hodnotil 3 populácie jaseňa úzkolistého a 22 populácií jaseňa štíhleho, z čoho bolo 7 populácií z Moravy a 15 zo západného a stredného Slovenska. Cieľom bolo potvrdiť predpoklady o kontaktnej zóne dvoch vetiev migračných ciest, ktorými sa na územie Slovenska a Moravy šíril jaseň z predpokladaných glaciálnych refúgií. Vychádzal z prác HEUERTZ *et al.* (2004, 2006), podľa ktorých sú spomedzi 12 zistených chloroplastových haplotypov sú pre nás dôležité dva, konkrétne „stredoeurópsky“, pochádzajúci z refúgia v oblasti predhorí Východných Álp a „východoeurópsky“ z refúgia na Balkánskom polostrove. Ich predpokladaná kontaktná zóna na našom území mala prebiehať na západnom Slovensku pozdĺž Bielych Karpát. Zistilo sa však, že táto zóna sa nachádza východnejšie a prechádza Ponitím, Turcom a Oravou.

Len čiastočne zodpovedaná zostáva otázka výskytu spontánnej hybridizácie jaseňa úzkolistého a štíhleho, ako aj jej vplyv na zachovanie genofondu oboch druhov do budúcnosti. Nevieme, či k takejto hybridizácii dochádza v oblastiach kontaktu oboch druhov. A ak, tak v akom rozsahu. Nie je známe, do akej miery by mohla byť takáto hybridizácia spôsobovaná výlučne prirodzenými procesmi a do akej už priamym alebo nepriamym vplyvom človeka. Hlavne v oblasti lužných lesov na slovenských nížinách došlo v dôsledku nerozlišovania týchto dvoch druhov k rozšíreniu výsadiieb jaseňa štíhleho.

Hoci, napr. na Podunajskej nížine sa tzv. „tvrdé listnáče“ začali v zvýšenej miere vysádzať zhruba v polovici 90. rokov 20. storočia, treba povedať, že ich do veľkej miery tvorí pôvodný jaseň úzkolistý. V parkoch sa tu však pomerne často vyskytujú aj staré stromy jaseňa štíhleho. Tento je schopný pomerne úspešne rásť na miestach bez výskytu záplav.

Do budúcnosti môžu výskyt jaseňov ovplyvniť klimatické zmeny. Tieto by na Slovensku nemali viesť k jednoznačnému otepleniu, skôr sa predpokladá nárast amplitúdy a aj frekvencie klimatických extrémov. Neznamená to tiež, že by mali byť slabšie zimné mrazy, ktoré sú významným ekologickým faktorom najmä pre jaseň úzkolistý. Ten je totiž pomerne teplomilný a hlavne kvitne vo veľmi nebezpečnom období v druhej polovici zimy. Výskyt neskorých mrazov tak zrejme aj ďalej obmedzí jeho prirodzené rozšírenie a v konečnom dôsledku aj hospodárske využitie. Aj tu je však treba spomenúť existenciu veľmi skoro (na jaseň) a neskoro kvitnúcich jedincov. Neskoré kvitnutie časti jedincov jaseňa úzkolistého sa môže prekrývať s kvitnutím jaseňa štíhleho a viesť k vzniku ich spontánných medzidruhových hybridov.

Poslednou otázkou je pri oboch druhoch a ich prírodných spontánných alebo umelých hybridoch otázka produkcie drevnej hmoty. Tú je samozrejme možné hodnotiť len v testoch potomstiev, provenienčných testoch, prípadne iných porovnávacích výsadbách, avšak vždy len vo vzťahu k daným ekologickým podmienkam, hlavne k stanovištu. Aj keď v mnohých prípadoch takéto porovnávacie plochy nemožno pokladať za dostatočne reprezentatívne, všeobecne možno z dostupných výsledkov odvodiť prevahu jaseňa úzkolistého nad štíhlým v produkcii drevnej hmoty, hlavne v mladom veku. Pripustiť musíme aj nižšiu kvalitu drevnej hmoty jaseňa úzkolistého, pretože vytvára menej tvárne kmene a viac sa vetví. Je však možné, že na konkrétnych porovnávacích plochách neboli vždy vysadené potomstvá materských stromov jaseňa štíhleho a úzkolistého porovnateľnej kvality. To sa dá tvrdiť na základe pozorovania umelo založených výsadiieb jaseňa úzkolistého v lesnej prevádzke. Tu sa mnohokrát jaseň úzkolistý z hľadiska kvality drevnej hmoty od jaseňa štíhleho nelíši.

6. Záver

Hoci autochtónne jasene tvoria v rámci drevinového zloženia lesov Slovenska len malú zložku, nie sú zanedbateľné. V porovnaní s inými menej častými lesnými drevinami sa však častejšie vyskytujú aj mimo les. Platí to najmä pre jaseň štíhly. Tento sa správa ako pionierska drevina v širokej amplitúde ekologických podmienok, pričom má schopnosť sa hromadne šíriť. S ohľadom na uvedené skutočnosti je jaseň štíhly naším najdôležitejším cenným listnáčom z hľadiska ekologického, a aj hospodárskeho. Príbuznému jaseňu úzkolistému sa hlavne v lesnej prevádzke venovala len malá pozornosť. Vo

vzťahu ku klimatickej zmene môže jeho význam vzrásť hlavne v lužných lesoch na nížinách. Oba druhy predstavujú dôležité zložky nielen hospodárskych lesov, ale aj lesov ochranných a nelesných spoločenstiev. Dôležité sú aj z hľadiska krajinárskeho. Naďalej je potrebný ich systematický výskum, a to hlavne po vzostupe napadnutia jaseňov rakovinovým ochorením spôsobeným baktériou *Pseudomonas savastanoi* a infekcie hubou *Chalara fraxinea*, ktoré boli zaznamenané v posledných desiatich rokoch.

Literatúra

- BACLES C. F. E., BURCZYK J. LOWE A. J., ENNOS R. A., 2005: Historical and contemporary mating patterns in remnant populations of the forest tree *Fraxinus excelsior* L. *Evolution*, **59**: p. 979-990.
- , ENNOS R. A., 2008: Paternity analysis of pollen-mediated gene flow for *Fraxinus excelsior* L. in a chronically fragmented landscape. *Heredity*, **101**: p. 368-380.
- BERTOVÁ L. (ed.), 1984: *Oleales – Olivotvaré*. In: *Flóra Slovenska IV/1*. Bratislava: s. 63-78.
- BLATTNÝ T., ŠĚASTNÝ T., 1959: Prirodzené rozšírenie lesných drevín na Slovensku. Bratislava: SVPL, 402 s.
- BOSHIER D. & STEWART J., 2005: How local is local? Identifying the scale of adaptive variation in ash (*Fraxinus excelsior* L.): results from the nursery. *Forestry*, **78**(2): 135-143.
- *et al.*, 2005: Ash species in Europe. Biological characteristics and practical guidelines for sustainable use. Oxford Forestry Institute, University of Oxford: 128 pp.
- CUNDALL E. P., CALAHAN C. M., T. CONNOLLY T., 2003: Early results of ash (*Fraxinus excelsior* L.) provenance trials at sites in England and Wales. *Forestry*, **76**: p. 385-399.
- DOSTÁL J., ČERVENKA M., 1991: Veľký kľúč na určovanie vyšších rastlín II. Bratislava: SPN, 1 567 s.
- DOUGLAS G., 2006: Genetic improvement of ash (*Fraxinus excelsior*). A European project. COST E42 Growing of Valuable Broadleaves – Workshop on Genetics and Conservation, Leuven, Belgium: 18 pp.
- FERNÁNDEZ-MANJARRÉZ J. F., GÉRARD P. R., DUFOUR J., RAQUIN C., FRASCARIA-LACOSTE N., 2006: Differential patterns of morphological and molecular hybridization between *Fraxinus excelsior* L. and *Fraxinus angustifolia* Vahl. (*Oleaceae*) in eastern and western France. *Molecular Ecology*, **15**: p. 3 245-3 257.
- FRASCARIA-LACOSTE N., RAQUIN CH., DUFOUR J. *et al.*, 2006: Population genetics of *Fraxinus* spp. in France: Achievements and perspectives. COST E42 Growing of Valuable Broadleaves – Workshop on Genetics and Conservation, Leuven, Belgium: 21 pp.
- FUKAREK P., 1957: Novi podaci o poljskom jasenu (*Fraxinus angustifolia* Vahl.). *Šumarski list*, **1-2**: p. 30.
- GÉRARD P. R., FERNÁNDEZ-MANJARRÉZ J. F., BERTOLINO P., DUFOUR J., RAQUIN C., FRASCARIA-LACOSTE N., 2006a: New insight in the recognition of the European ash species *Fraxinus excelsior* L. and *Fraxinus angustifolia* Vahl. as useful tools for forest management. *Ann. For. Sci.*, **63**: p. 733-738.
- , FERNÁNDEZ-MANJARRÉZ J. F., FRASCARIA-LACOSTE N., 2006b: Temporal cline in a hybrid zone population between *Fraxinus excelsior* L. and *Fraxinus angustifolia* Vahl. *Molecular Ecology*, **15**: p. 3 655-3 667.
- , KLEIN E. K., AUSTERLITZ F. FERNÁNDEZ-MANJARRÉZ J. F., FRASCARIA-LACOSTE N., 2006c: Assortative mating and differential male mating success in an ash hybrid zone population. *BMC Evolutionary Biology*, **6**: 96. Dostupné na internete <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/6/96>
- GÖMÖRY D., PAULE L., KRAJMEROVÁ D., ROMŠÁKOVÁ I., PIECKA J., 2012: Gene exchange across a postglacial contact zone in *Fraxinus excelsior* L. *Silvae Genetica*. (In press).
- HANČINSKÝ L., 1972: Lesné typy Slovenska. Bratislava: Príroda, 307 s.
- HARLOW W. M., HARRAR E. S., WHITE F. M., 1979: Textbook of dendrology, covering the important forest trees of the United States and Canada. USA: 510 pp.
- HEBEL I., R. HAAS R., DOUNAVI A., 2006: Genetic variation of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) populations from provenance regions in southern Germany by using nuclear and chloroplast microsatellites. *Silvae Genetica*, **55**: p. 38-44.
- HEUERTZ M., CARNEVALE S., FINESCHI S. *et al.*, 2006: Chloroplast DNA phylogeography of European ashes, *Fraxinus* sp. (*Oleaceae*): roles of hybridization and life history traits. *Molecular Ecology*, **15**: p. 2 131-2 140.
- , FINESCHI S., ANZIDEI M. *et al.*, 2004a: Chloroplast DNA variation and postglacial recolonization of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Europe. *Molecular Ecology*, **13**: p. 3 437-3 452.
- , HAUSMAN J. F., HARDY O. J., VENDRAMIN G. G., FRASCARIA-LACOSTE N., VEKEMANS X., 2004b: Nuclear microsatellites reveal contrasting patterns of genetic structure between western and southeastern European populations of the common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Evolution*, **58**(5): 976-988.
- , VEKEMANS X., HAUSMAN J.-F., PALADA M., HARDY O. J., 2003: Estimating seed vs. pollen dispersal from spatial genetic structure in the common ash. *Molecular Ecology*, **12**: p. 2 483-2 495.
- KLEINSCHMIT J., SVOLBA J., ENESCU V., FRANKE A., RAU H., RUETZ W., 1996: First results of provenance trials of *Fraxinus excelsior* established in 1982. *Forstarchiv*, **67**(3): 114-122.
- KUNCA A., ZÚBRIK M., NOVOTNÝ J. *et al.*, 2007: Škodlivé činitele lesných drevín a ochrana pred nimi. Zvolen: Národné lesnícke centrum, 208 s.
- LEFORT F., FRASCARIA-LACOSTE N., VENDRAMIN G. G., ISAAC P., 2000: Organization of a microsatellite consortium for *Fraxinus* species. *Forest Genetics*, **7**(1): 83-84.
- MAGIC D., 1957: Jaseň úzkolistý (*Fraxinus angustifolia* Vahl.) na Slovensku. *Lesnícky časopis*, **4**(3): 269-291.
- MANICA M., SLOBODNÍK B., 2008: Poznámky k výskytu a rozšíreniu jaseňov (*Fraxinus* L.) na Slovensku. *Acta Facultatis Ecologiae*, **18**. Zvolen: s. 35-46.
- PAGAN J., 1996: Lesnícka dendrológia. Zvolen: TU vo Zvolene, 378 s.
- PAULE L., GÖMÖRY D., KRAJMEROVÁ D., ŠIMKOVÁ Z. & ĐURKOVIČ J., 2004: Assessing genetic variation of Eastern European populations of manna ash as a part of project FRAXIGEN. [Vyhodnotenie genetickej variability východoeurópskych populácií jaseňa manového ako súčasť projektu FRAXIGEN.]. In: J. NOWAKOWSKA (ed.): *Analysis of microsatellite sequences in Scots Pine*. Proceedings of workshop on Forest tree genetics. Sękocin, Poland: p. 117-124.
- PIECKA J., 2010: Genetická diferenciácia populácií jaseňa štíhleho (*Fraxinus excelsior* L.) na Slovensku. [Dizertačná práca.]. Zvolen: LF TU: 113 s.
- PLIŮRA A., HEUERTZ M., 2003: EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for common ash (*Fraxinus excelsior*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy: 6 pp.
- , BALIUCKAS V., 2007: Genetic variation in adaptive traits of progenies of Lithuanian and western European populations of *Fraxinus excelsior* L. *Baltic Forestry*, **13**: 28-38.
- RAQUIN CH., BRACHET S., JEANDROZ S., VEDEL F., FRASCARIA-LACOSTE N., 2002: Combined analyses of microsatellite and RAPD markers demonstrate possible hybridization between *Fraxinus excelsior* L. and *Fraxinus angustifolia* Vahl. *Forest Genetics*, **9**(2): 111-114.
- SLOBODNÍK B., ČAŇOVÁ I., PAULE L., 2006: Fenológia kvitnutia a olistovania dvoch druhov mediteránnych jaseňov (*Fraxinus* L.) na

- severnej hranici ich rozšírenia. In: ROŽNOVSKÝ J., LITSCHMANN T., VYSKOT I. (ed.): *Fenologická odezva proměnlivosti podnebí*, Brno 22. 3. 2006, CD ROM.
- SUTHERLAND B. G., BELAJ A., NIER S. *et al.*, 2010: Molecular biodiversity and population structure in common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Britain: implications for conservation. *Mol. Ecol.*, **19**: p. 2 196-2 211.
- SVOBODA P., 1955: Lesní dřeviny a jejich porosty. Část II. Praha: Brázda, 577 s.
- ŠÁLY R., 1988: Pedológia a mikrobiológia, Zvolen, VŠLD, 378 s.
- WALLANDER E., ALBERT V. A., 2000: Phylogeny and classification of Oleaceae based on *rps16* and *trnL-F* sequence data. *American Journal of Botany*, **87**(12): 1 827-1 841.
- , 2008: Systematics of *Fraxinus* (Oleaceae) and evolution of dioecy. *Plant. Systematics and Evolution*, **273**: p. 25-49.