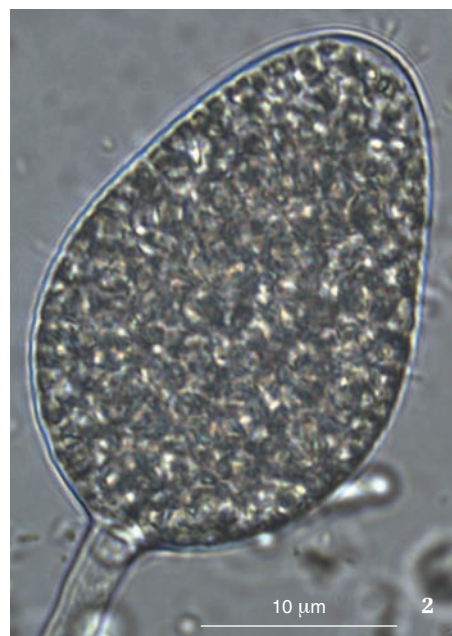
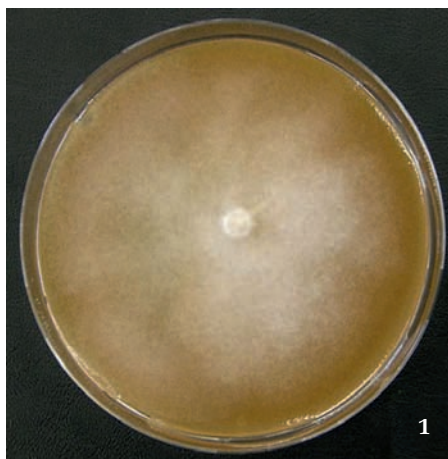


Invazní patogen ohrožuje lužní a mokřadní olšiny

V naší přírodě se v posledních desetiletích objevuje stále větší množství nepůvodních patogenů. Jedním z nich je plíseň olšová (*Phytophthora alni*). Šíří se pomaleji a zpočátku má méně razantní projevy než některé jiné invazní patogeny, např. voskovička jasanová (*Hymenoscyphus fraxineus*). Přesto výrazně zasáhla populace olše šedé (*Alnus incana*) a o. lepkavé (*A. glutinosa*) na velké části území České republiky a její šíření stále pokračuje. Zásadním způsobem ovlivňuje stanoviště a strukturu břehových porostů, jasanovo-olšových luhů, mokřadních a prameništích olšin, tedy biotopů, kde jsou olše jedinou, nebo jednou z mála stromových dominant. Invaze plísně olšové proto může mít závažné důsledky pro tato společenstva, významná z hlediska biodiverzity a vodního režimu v krajině.

Plíseň olšová patří mezi oomycety neboli řasovky (Peronosporomycota, dříve také Oomycota), k jedné z vývojových větví náležejících do rozsáhlé říše Stramenopila. Ta je dnes považována spolu se zástupci říší Rhizaria a Alveolata za jednu linii označovanou zkratkou SAR, v jejímž rámci můžeme nalézt také rozsivky (Diatomae) i hnědé řasy (Phaeophyceae). Dříve byly oomycety na základě vnější podobnosti mylně řazeny mezi houby (Fungi). Zahrnují celou řadu rostlinných patogenů, přičemž k nejnebezpečnějším patří právě rod *Phytophthora*, mimo jiné s proslulou plísní bramborovou (*P. infestans*). K tomuto celosvětově rozšířenému rodu náleží také velké množství v větší části ještě nepopsaných taxonů, které jsou přirozenou součástí lesních ekosystémů a ve svých původních areálech nepůsobí závažné škody. S rostlinným materiálem a substráty se však dostávají do nových oblastí a tam se stávají hrozbou pro celé ekosystémy. Takovým příkladem je patogen *P. ramorum* – v domovských východoasijských lesích nezpůsobuje žádné výrazné škody, zato v druhotném areálu v Severní Americe napadá několik desítek až stovek druhů rostlin a je příčinou masivního odumírání několika druhů dubů (*Quercus* spp.), známého jako Sudden Oak Death (Jung a kol. 2021).

V případě plísně olšové je situace složitější. Druh sice vznikl na území Evropy a v tomto smyslu je zde „původní“, avšak minimálně jeden z jeho rodičů je prokazatelně nepůvodním druhem. Plíseň olšová byla poprvé izolována v r. 1993 z chřadnoucích porostů olše lepkavé v jižní Anglii. Později se ukázalo, že jde o hybridogenní roj sestávající ze tří taxonů popsanych na úrovni poddruhu (Husson a kol. 2015). První, diploidní taxon *Phytophthora alni* subsp. *uniformis* (rovněž známý pod jménem *P. uniformis*) byl do Evropy zavlečen ze západního pobřeží severoamerického kontinentu. Druhý taxon, tetraploidní



1 až 3 Kolonie plísně olšové (*Phytophthora alni*) v laboratorních podmínkách na Petriho misce (obr. 1), zoosporangium (2) a pohlavní orgány (3). Blíže v textu 4 Exsudáty pigmentů na borce napadené olše lepkavé (*Alnus glutinosa*) jsou typickým symptomem působení plísně olšové.

P. a. subsp. *multiformis* (syn. *P. xmultiformis*), je hybridního původu, rodiče zůstávají neznámí a jeho výskyt máme doposud doložen pouze z Evropy. Potomkem obou taxonů, který vznikl opakovanou hybridizací pravděpodobně v lesních školkách v západní Evropě, je triploid *P. a.* subsp. *alni* (syn. *P. xalni*). Poslední taxon je dnes ve volné přírodě nejrozšířenější. U nás se podílí asi z 90 % na populaci celého komplexu a drtivá většina škod je připisována na jeho účet. České jméno plíseň olšová tak můžeme nejlépe vztáhnout k tomuto taxonu.

V populaci poddruhu *P. alni* subsp. *alni* dominuje genotyp označovaný jako Pxa-1. Tento genotyp se na základě našich dosavadních pokusů jeví jako nejvíce patogenní. V důsledku jeho hybridního původu





a nestability meiózy se však vyštěpují genotypy další a zdá se, že běžně dochází ke ztrátě variability (heterozygoty) a snížení fitness; evoluce tohoto taxonu je tak zřejmě velmi bouřlivá.

Mycelium plísňe olšové tvoří homogenní, někdy laločnaté kolonie s nízkým vzdušným myceliem (obr. 1). Pohlavními orgány jsou kulovitá oogonia s ornamentovanou stěnou a válcovitá jedno- i dvou-buněčná anteridia. Pohlavní spory (oospory) má tlustostěnné, kulovité, jejich značná část bývá abortovaná, tedy nefunkční, nejspíše kvůli komplikacím při meióze. Zoosporangia nepohlavního stadia bývají elipsoidní či vejčitá. Po dozrání uvolňují do vodního prostředí dvoubuněčité zoospory (obr. 2–3), které se aktivně pohybují a za pomoci chemotaxe, pohybu ve směru gradientu určité látky, vyhledávají a napadají pletiva hostitele – obvykle drobné kořínky a čočinky (lenticely), tedy místa, která představují jen chabou bariéru proti proniknutí do pletiv.

Výskyt a ekologie

První výskyt napadených olší v břehových a lesních porostech jsou udávány z 90. let 20. století ze zemí západní Evropy – z Anglie, Skotska, Francie, Německa a Nizozemska. Předpokládá se však, že v některých oblastech (Francie, Německo) se tato choroba objevila dříve. Dnes je rozšířena ve velké části Evropy – areál se táhne od Irsku na západě až po linii spojující Pobaltí a Slovinsko na východě. Nejvýznamnější škody byly zaznamenány v Anglii, Švédsku, Norsku, Francii, na Pyrenejském poloostrově, v Itálii, Německu a České republice. U nás byla plíseň olšová potvrzena poprvé v r. 2001 na Karlovarsku, typické symptomy nákazy z různých částí Čech a chřadnutí olší na Jindřichohradecku však byly pozorovány již v 80. a 90. letech minulého století (Jančařík 1993). V dnešní době v ČR zdomácněla, na její projevy běžně narazíme kolem drobnějších vodních toků v západní polovině území.

U nás je dosud známa jen z olše lepkavé a o. sedé, může se však objevit i na dalších druzích olší – v Evropě je udáván výskyt ještě na olši srdčité (*A. cordata*) a o. zelené (*A. alnobetula*). Tento oligofágny patogen je výrazně vázaný na vodní prostředí (vodní toky, místa s vysokou hladinou podzemní vody), v němž probíhá jeho rozmnožování a šíření. Vyskytuje se zejména v břehových a vlhkomilných lesních porostech od nížin do hor (maximum

leží ve zhruba 900 m n. m. na Šumavě), napadá ale i semenáčky ve školkách a vysazené olše v okrasné zeleni a parcích. Je mezofilním organismem s optimem růstu mezi 22 a 25 °C (minimum má kolem 0 °C, maximum 29 °C). Prostředí temperátního pásu tedy plísní olšové dobře vyhovuje. Vzhledem k tomu, že nevytváří trvalé spory (chlamydospory) a oospory jsou často málo životaschopné, je v našich podmínkách pro její úspěšné přežívání rozhodující teplota v zimě. Hluboké mrazy není schopna přežít a při teplotách –10 °C odumírá již během dvou dnů, což významně limituje výskyt v přírodním prostředí. Za současných mírných zim však přežívá v nadzemních pletivech zhruba třiapůlkrát úspěšněji. Oteplování klimatu a přežívání v nadzemních pletivech hostitelů vede pravděpodobně k rozsáhlejšímu poškození a rychlejšímu odumírání hostitelů. Poškození se nejrychleji rozvíjí v létě a na podzim a k následnému odumírání může dojít už několik let po infekci. U napadených vzrostlých jedinců bývá časté chronické poškození a postupné odumírání.

Typické symptomy napadení

Plíseň olšová způsobuje tzv. fytoftorovou hnilobu kořenů a kořenových krčků hostitele. Napadá buď přímo drobné kořínky ve vodním prostředí, nebo i silnější kořeny a krček skrz lenticely nebo mechanická poranění. Drobné kořeny černají a při vyšších vodních stavech se rychle odlamují a jsou odnášeny podél břehu vodním proudem. Velmi nebezpečné je napadení hlavních kořenů a především krčku, často doprovázené výtoky oranžových až inkoustově zbarvených pigmentů v prasklinách borky (obr. 4). Takto napadené stromy mohou odumřít během několika let. Jedinci, kteří onemocněli nepodlehnu, však mají otevřené rány na bázích kmenů (obr. 5), jež pak bývají kolonizovány ranovými patogeny, např. klanolístkou obecnou (*Schizophyllum commune*). Odhalené dřevo prakticky vždy napadá běžný rezavec lesknávný (*Inonotus radiatus*). Rozvojem hniloby dřeva pak dochází ke zlomům a pádům kmenů (obr. 6). Onemocnění kořenů a krčku je doprovázeno žloutnutím, vadnutím a řídnutím olistění a postupným chřadnutím napadených jedinců. Tyto projevy se v porostech objevují ohniskovitě a jsou z dálky nápadné (obr. 7).

Na stanovištích, která jsou pro patogen velmi vhodná, tedy v břehových a doprovodných porostech a na podmáčených

5 Otevřené rány na bázích napadených stromů způsobené plísní olšovou (označeno šipkou) bývají kolonizovány dalšími patogeny nebo dřevokaznými houbami.

6 Napadení rezavcem lesknávným (*Inonotus radiatus*) vede ke zlomům a pádům stromů, kterým se podařilo infekci plísní olšovou přežít.

7 a 8 Ohniskovitě prosychání porostu již na dálku prozrazující přítomnost patogenu (obr. 7). V dlouhodobém vývoji jsou pak v břehových porostech olše nahrazovány rychle se šířícími vrbami (*Salix* spp., 8). Lomnice, Mirovice (2023). Snímky K. Černého, není-li uvedeno jinak

9 Graf zobrazuje podíl námi zkoumaných lokalit v jižních Čechách podle stupně napadení plísní olšovou. Zcela zdravé jsou olše na zhruba 40 % lokalit, naopak na téměř 8 % míst byly všechny olše napadené.

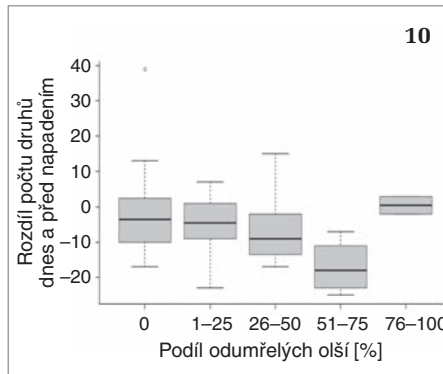
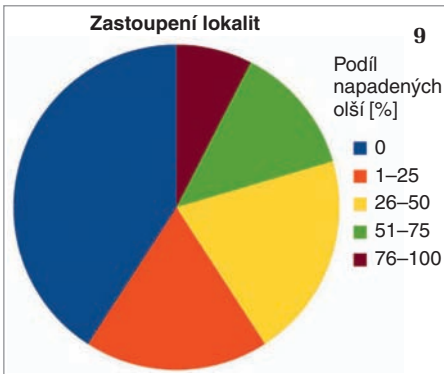
10 Rozdíl počtu druhů bylinného patra na lokalitách olšin v letech 2004–06 a v současnosti (2022). Porosty jsou rozděleny do kategorií podle podílu odumřelých olší. Orig. J. Vojta (obr. 9 a 10)

11 V některých případech umožnil úplný zánik stromového patra obnovení druhově bohatých mokřadních společenstev. Nový Rybník u Mirotic. Foto J. Vojta

místech, dochází ke značnému poškození porostů (někdy za přispění dalších organismů – zejména zmíněného rezavce lesknávného), a případně až k jejich rozpadu.

Šíření a výskyt v ČR

Plíseň olšová se snadno šíří vodními toky a obecně povrchovou vodou. Cyklus nepohlavního rozmnožování může proběhnout v řádu několika dnů, a během roku tak může za sebou následovat i velké množství těchto cyklů. Uvolněné zoospory se pasivně šíří vodou na dlouhé vzdálenosti (přičemž mohou tvořit cysty). Aktivní šíření probíhá pravděpodobně pouze na vzdálenosti desítek centimetrů a zoospory jsou přítomny schopny vyhledat pletiva hostitele chemotaxí, což jim přináší velkou ekologickou výhodu. Na delší vzdálenosti je patogen zavlékán spolu se školkařským materiálem a patrně také s násadou ryb. Šířit se může též při převozu kontaminovaného materiálu (vytěžené kmeny), je přenášen hospodářskými zvířaty a snad i zvěří. Podobně jako u plísně skořicovníkové (*P. cinnamomi*) nelze vyloučit šíření na



kontaminované pracovní technice a nářadí, na podrážkách obuvi apod.

V České republice se plíseň olšová úspěšně šířila v hustých populacích olší podél klidných vodních toků v obvykle mírně členitém reliéfu Českého masivu. K jejímu intenzivnímu rozšíření, především v západní části našeho území, významně přispěly povodně v r. 2002, které vedly k velmi rychlé kolonizaci extrémně dlouhých úseků vodních toků. Následné chřadnutí olší bylo mylně připisováno na vrub povodni, ale zaplavení často jen zvýraznilo škody způsobené plísní na stresovaných hostitelích. Dnes je více či méně osídlena většina naší republiky. Nejpostiženější oblastí se stalo povodí Vltavy a lze odhadnout, že je dnes tímto patogenem koloni-

zováno přes 80 % délky tamních toků. Všechny větší toky nebo alespoň jejich dolní úseky jsou obsazeny již téměř sto procentně a podíl olší se u nich podstatně snížil – na některých tocích až na zhruba desetinu původního stavu. Olše lepkavá a o. šedá přitom v povodí Vltavy tvořily před začátkem invaze plísně olšové více než polovinu všech stromů. Z břehových porostů Lužnice či Berounky a některých jejich přítoků esteticky působivé porosty olší rychle mizí nebo již prakticky vymizely a olše jsou zde spontánně nahrazovány různými druhy vrb (obr. 8). Pokud jsou vodní toky či nádrže součástí krajinnářských parků, může i tam plíseň způsobit významné škody – jako se to děje např. v Blatné a Dolní Lukavici.

Na tocích plíseň nejčastěji osídluje úseky s pomalejším prouděním vody, nadmostí i nadjezí, porosty na proudnějších úsecích napadá méně. Olše vzdálenější od vodního toku jsou postiženy méně často, naopak ohrožené jsou stromy blízko břehu, s obnaženými pletivými kořenů a krčků v omočeném profilu koryta toku. Zajímavá je souvislost mezi výskytem navracejícího se bobra evropského (*Castor fiber*) a plísně olšové na drobnějších tocích. V povodí Berounky byl potvrzen vyšší výskyt plísně olšové a napadených olší v tůňkách vytvořených bobřími hrázi než na hydrologicky nezměněných částech vodních toků. Olše, jedna z mála dřevin, kterou bobr téměř ignoruje (v jeho potravě představuje jen malý podíl), v těchto biotopech odumírá kvůli efektivnějšímu šíření patogenu.

Plíseň olšová kolonizovala již více než polovinu lesních porostů ČR (obr. 9), přičemž vliv na její výskyt má např. přítomnost vodního toku a plocha porostu. Častěji jsou napadeny porosty v nejmenších nadmořských výškách, ale někdy se úspěšně šíří i ve vyšších polohách méně členitých pohoří. V současnosti se začíná objevovat např. na Šumavě a v Českém lese. Mimo přímý dosah toku bývá rozsah poškození zatím obvykle malý, šíření zoospor v půdní vodě je totiž poměrně pomalé, lze ho odhadnout nejčastěji na desítky až nejvýše stovky metrů ročně. Izolované drobné porosty olší kolem pramenů jsou napadány nejméně často právě kvůli obtížné kolonizaci patogenem.

Význam a dopady

Ve společenstvu, kde invazní patogen zasáhne významnou dominantu, může způsobit zásadní a často nevratnou změnu prostředí, ovlivnit mezidruhové interakce, a tím narušit fungování celého ekosystému. Ve světě najdeme takových příkladů hned několik. Již zmíněná *P. ramorum* zcela mění podobu lesů v Kalifornii, mimo jiné jejich požárovou dynamiku. Podobně vřecovýtrusná houba *Bretziella fagacearum* způsobuje chřadnutí dubů v Minnesotě, kde přispívá k rychlé přeměně lesů na savany. Olše lepkavá je jedinou stromovou dominantou v mokřadních olšinách a v potočnických luzích ji doprovází především jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), který je ale decimován jiným invazním patogenem, voskovičkou jasanovou (blíže Živa 2014, 1: 7–10). Mokřadní olšiny a potoční jasanovo-olšové luhy se tak v současnosti staly v ČR biotopy, které jsou patogeny



nejvíce ohroženy. V této vegetaci skutečně došlo za posledních 20 let k poměrně zásadním změnám, v bylinném patře se snížil celkový počet druhů a vzrostla pokryvnost některých konkurenčně silných, zejména klonálních druhů (viz dále). Tyto změny se projeví i v porostech nenapadených plísňí olšovou, a lze je tedy do značné míry přičíst obecným změnám v krajině – snížení dostupnosti vody a oteplování klimatu, odlesnění okolí po kůrovcové kalamitě, pokračujícímu vstupu živin ze zemědělství, vysokým stavům zvěře a sukcesi. Ale invaze plísňí olšové k těmto změnám pravděpodobně podstatně přispívá. Snížená vitalita stromů a nižší pokryvnost korun umožňuje expanzi konkurenčně silných druhů, např. třtiny šedavé (*Calamagrostis canescens*) nebo invazní netýkavky žláznaté (*Impatiens glandulifera*), a přispívá i k úbytku počtu druhů bylinného patra (obr. 10 a na 2. str. obálky). Nelze však říci, že by vliv plísňí olšové na biodiverzitu byl vždy negativní, v některých případech došlo k úplnému zániku stromového patra a místo olšin vznikly druhově bohaté mokřadní biotopy (obr. 10), např. v litorálu rybníků (obr. 11). Je tedy možné, že na krajinné úrovni povede invaze plísňí olšové ke zvýšení rozmanitosti vegetace.

V mokřadních olšinách nepozorujeme přirozenou náhradu zasažených olší jinou stromovou nebo křovinnou dominantou. Někdy lze najít jen keřové patro sestávající z vegetativně zmlazujících olší, které však vzhledem k přítomnosti patogenu nebudou mít šanci dorůst stromového patra. Na méně vlhkých stanovištích olší nahrazují některé křoviny, zejména střemcha obecná (*Prunus padus*). Ta však tvoří velmi stinné porosty nepřátelské bylinnému patru, jak můžeme pozorovat např. v silně zasaženém území národní přírodní památky Peklo na Českolipsku. V břehových porostech a někdy i v bývalých olšových luzích nahrazují olší výše zmíněné vrby, zvláště vrba křehká (*Salix euxina*). Ovšem na úsecích vodních toků v nezpevněných aluviích může být spontánní obnova břehových porostů dřevin zpomalena také v důsledku poměrně rychlé eroze (obr. 12).

Režimová opatření

Plíseň olšová se stala neoddelitelnou součástí naší přírody. Jde o mikroskopický organismus, jehož vymýcení je nemožné a pokusy o eradikaci by mohly mít pro naši přírodu závažnější následky než patogen sám (např. nahrazování olší nepůvodními nebo stanovištně nevhodnými druhy dřevin). Přítomnost patogenu lze v praxi rozpoznat až ve chvíli, kdy je konkrétní lokalita obsazena, a zavádění razantních opatření většinou nedává smysl. Vhodný je v tomto případě spíše diferencovaný přístup uplatňující se u široce rozšířených invazních organismů, který kombinuje preventivní opatření účinně bránící zavlečení patogenu do dosud neobsazených oblastí s dlouhodobou strategií omezující populaci patogenu na již obsazených územích a předcházení možným škodám. Významným způsobem zavlečení do nových oblastí je šíření s asymptomatickým výsadbovým materiálem. Proto je všude, kde riziko zavlečení a škod hrozí, především



12 Typickým příkladem intenzivní eroze břehů vyvolané odumřením břehových porostů jsou některé úseky Chodovského potoka u Jenišova (Karlovy Vary), kde jsou dobře patrné vznikající tůně v erodujících místech po chybějících olších. Ortofoto České republiky z r. 2022. Zdroj: Český úřad zeměměřický a katastrální

v povodích dosud prostých infekce, velmi důležité využívat přirozenou obnovu nebo obnovu z lokálně sbíraných semen.

V oblastech, kde se plíseň olšová již vyskytuje, lze efektivně omezit její populaci odpovídáním managementem břehových, doprovodných, případně i dalších olšových porostů. Pokud v březích toků vysazujeme olše, měli bychom je umísťovat tak, aby krčky jedinců byly mimo dosah vody. Těmito opatřeními v dlouhodobé perspektivě nejen snižíme možné škody, k nimž by došlo v důsledku budoucích vln infekcí, ale rovněž omezíme množství inokula patogenu, které se šíří vodními toky a jehož jsou břehové porosty olší hlavním zdrojem. V lesnický obhospodařovaných porostech je vhodné podíl napadených olší omezovat, ale musíme se držet několika zásad. Odstraňování dřevin a další technické práce bychom měli provádět mimo období hlavní aktivity patogenu, nejlépe až po zámrazu. Při dokončení prací je nutná dezinfekce pracovních nástrojů, obuvi a omytí techniky. Část vytěženého materiálu, zejména báze kmenů, lze považovat za infekční a můžeme je ponechat nebo zlikvidovat na lokalitě (spálit), případně odvézt, uložit a zpracovat na bezpečném místě mimo porosty olší a vodoteče. Dlouhodobě pomůže, když v napadených porostech omezíme provoz, hlavně pojezdy těžkou technikou a další činnosti většího rozsahu, které by výrazně poškozovaly půdní povrch a kořeny, zhušťovaly půdu či zanechávaly vyjeté koleje, a mohly tak přispět k lokálnímu šíření patogenu. Ve vytěžených porostech by měla být obnova olší po několik let (nejméně tři roky) vyloučena, poté lze provést výsev, nebo nejlépe využít přirozenou obnovu pomocí přeživších jedinců.

Zároveň je dobré si uvědomit, že potoční olšiny bývají poměrně mladé lesy bez

historické kontinuity – 75 % jihočeských lužních lesů vzniklo až v průběhu posledních 200 let na místech nivních luk a mokřadů. Od středověku až do poloviny 20. století v nivách zcela převažovaly vlhké louky (Douda 2010). Zbytky potočních a prameništích olšin byly v minulosti využívány jako pařeziny a běžně se v nich páslo. Novodobá expanze olše v nivách pravděpodobně přispěla ke snížení druhové bohatosti rostlin, ale i dalších světlo-milných organismů (blíže také Živa 2009, 2: 56–59). Obnova nivních luk a otevřených mokřadů tak může být vhodným přístupem z hlediska obnovy diverzity, adaptivním opatřením proti šíření patogenu zejména v chráněných územích. Může zároveň vytvářet účinné bariéry proti šíření plísňí olšové.

Závěrem

Plíseň olšová je nedávno zdomácnělou součástí přírodního prostředí a její význam neustále stoupá. Největší změny lze očekávat v ekologickém optimu patogenu – ve společenstvech s dostatečně početnou populací hostitele a dostatkem vody v prostředí – u nás především v mokřadních olšinách, jasanovo-olšových luzích a v břehových porostech. Probíhající změny můžeme pozorovat v nejrůznějších oblastech působení patogenu, změnami v geomorfologii vodních koryt drobných toků počínaje a proměnou složení a struktury lesních společenstev konče. Přesto však jsme teprve na začátku sledování, výzkumu a hodnocení těchto změn, nepochybně velmi významných, které budou zavlečení nepůvodních patogenů dřevin a jejich zdomácnění následovat.

Spoluautoři: Jaroslav Vojta, Štěpán Pecka, Eva Chumanová, Ondřej Koukol, Jan Douda, Karel Boublík, Jana Doudová, Alena Havrdová a Přemysl Král

Článek vznikl s podporou projektu Technologické agentury ČR (SS05010191).

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živy.