

Kaj se dogaja z jesenom pri nas? – peto nadaljevanje

What is happening with ash trees in Slovenia region? - Part five

Tine HAUPTMAN^{1,2}

Izvleček:

Hauptman, T.: Kaj se dogaja z jesenom pri nas? – peto nadaljevanje; Gozdarski vestnik, 78/2020, št. 2. V slovenščini z izvlečkom in povzetkom v angleščini, cit. lit. 65. Prevod Breda Misja, jezikovni pregled slovenskega besedila Marjetka Šivic.

Jesenov ožig je bolezen, ki jo povzroča tujerodna invazivna gliva *Hymenoscyphus fraxineus*, ki izvira iz vzhodne Azije. V Evropi so se prvi simptomi bolezní pojavili v začetku 90. let prejšnjega stoletja, gliva pa se je hitro razširila na večji del Evrope, kjer ogroža predvsem populacije velikega jesena (*Fraxinus excelsior*) in poljskega jesena (*F. angustifolia*). Gliva povzroča različne simptome, okuži lahko praktično vsa tkiva svojih gostiteljev, končni rezultat okužbe pa je odmiranje krošnje in zelo pogosto odmrtnje celotnih dreves. Intenzivnost bolezní je večja na rastiščih z višjo relativno vlago in nižjimi temperaturami, odmiranje jesenov pa zelo pospešijo sekundarni škodljivi organizmi. Učinkovitih ukrepov za zatiranje glive *H. fraxineus* ne poznamo, rešitev za ohranitev jesenov v evropskih gozdovih pa bi bila lahko ugotovljena odpornost posameznih jesenov. V prispevku povzemamo najpomembnejše ugotovitve številnih dosedanjih raziskav in predlagamo usmeritve za gospodarjenje z jesenom v prihodnje.

Ključne besede: varstvo gozdov, jesenov ožig, *Hymenoscyphus fraxineus*, invazivna vrsta, jesen, *Fraxinus* spp., individualna odpornost

Abstract:

Hauptman, T.: What is happening with ash trees in Slovenia region? - Part five; Gozdarski vestnik (Professional Journal of Forestry), 78/2020, vol 2. In Slovenian, abstract and summary in English, lit. quot. 65. Translated by Breda Misja, proofreading of the Slovenian text Marjetka Šivic.

Causal agent of the ash dieback disease is an alien invasive fungus *Hymenoscyphus fraxineus*, which was introduced to Europe from East Asia. The first symptoms of the disease appeared in Europe in the early 1990s, and the pathogen quickly spread over the large part of the continent, where it represents a serious threat to the common ash (*Fraxinus excelsior*) and narrow-leaved ash (*F. angustifolia*) populations. The fungus causes different symptoms, it can colonise practically all host tissues, and the end result of the infection is dieback of crowns and often whole trees. Disease intensity appears to be higher in sites with higher relative air humidity and relatively lower temperatures, and the ash decline is greatly accelerated by secondary pests. Effective measures to control *H. fraxineus* are not known, and the found resistance of individual ash trees is the solution for the conservation of ash trees in European forests. This paper summarizes the most important findings of many of the studies conducted so far and provides suggested guidelines for the future management of ash.

Key words: forest health, ash dieback, *Hymenoscyphus fraxineus*, invasive species, ash, *Fraxinus* spp., individual resistance

1 UVOD

1 INTRODUCTION

V zadnjih desetletjih je obsežno odmiranje jesenov (*Fraxinus* spp.) zajelo praktično celotno Evropo. Bolezen, ki smo jo pri nas poimenovali jesenov ožig, se je namreč že razširila na večino območja, kjer v Evropi uspevajo jeseni (Enderle in sod. 2019). Povzročiteljica bolezní je invazivna tujerodna gliva *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya (anamorf: *Chalara fraxinea* T. Kowalski), ki izvira iz vzhodne

Azije, kjer velja za saprofita oziroma šibkega parazita listja tamkajšnjih vrst jesena (Zhao in sod. 2012; Drenkhan in sod. 2017). V Evropi so se prvi simptomi bolezní pojavili v začetku 90. let prejšnjega stoletja na Poljskem (Kowalski 2006). Nedavne genetske raziskave pa kažejo, da je bila gliva v Evropo najverjetneje vnesena že vsaj desetletje prej (Sønstebo in sod. 2017), jesenov ožig pa je posledica vnosa dveh različnih genotipov glive (McMullan in sod., 2018). V Sloveniji smo prve simptome bolezní opazili jeseni leta 2006 v

¹ Doc. dr. T. H., univ. dipl. inž. gozd., Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Večna pot 83, SI-1000 Ljubljana, Slovenija, tine.hauptman@bf.uni-lj.si

² Gozdarski inštitut Slovenije, Oddelek za varstvo gozdov, Večna pot 2, SI-1000 Ljubljana, Slovenija

Prekmurju, do leta 2008 pa so o bolezni poročali že z vseh gozdnogospodarskih območij (Ogris in sod., 2009).

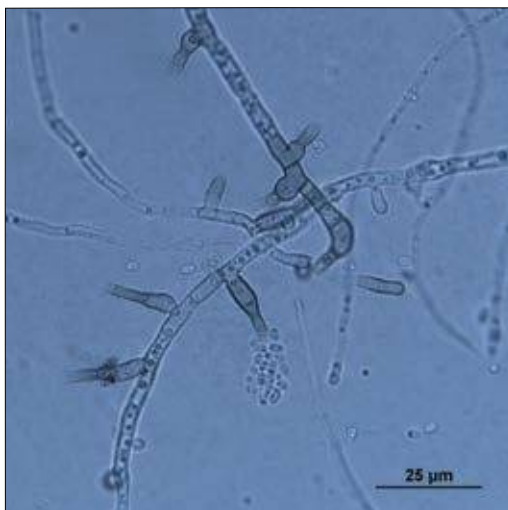
Ob odkritju teleomorfa leta 2008 (Kowalski in Holdenrieder, 2009b) je sprva kazalo, da bolezen povzroča gliva *Hymenosyphus albidus* (Roberge ex Desm.) W. Philips, vendar so molekularne analize pozneje pokazale, da gre za novo vrsto glive, ki so jo poimenovali *Hymenosyphus pseudoalbidus* V. Queloz, C. R. Grünig, R. Berndt, T. Kowalski, T. N. Sieber & O. Holdenrieder (2011). Pozneje so jo na podlagi pravil za poimenovanje gliv preimenovali v *H. fraxineus* (Baral in sod., 2014). V Sloveniji smo teleomorf prvič odkrili maja 2009, glivo pa v slovenščini poimenovali neprava pecljevka (Ogris, 2009; Piškur, 2010).

Epifitocija jesenovega ožiga je sprožila številne raziskave v Evropi in tudi v Sloveniji. V letih po pojavu bolezni v Sloveniji smo o novostih v povezavi z jesenovim ožigom poročali tudi v Gozdarskem vestniku, in sicer v petih prispevkih (Jurc in Ogris, 2008; Jurc, 2009; Ogris, 2009; Hauptman in sod., 2010; Piškur, 2010) z naslovom Kaj se dogaja z jesenom pri nas? Po daljšem premoru nadaljujemo začetno serijo in v tem prispevku povzemamo najpomembnejše dosedanje ugotovitve številnih tujih in domačih raziskav v povezavi z jesenovim ožigom.

2 GLIVA, POVZROČITELJICA JESENOVEGA OŽIGA

2 FUNGUS, THE CAUSAL AGENT OF ASH DIEBACK

Povzročiteljica jesenovega ožiga se pojavlja v nespolni (anamorf) in spolni (teleomorf) obliki. Nespolna oblika, imenovana *Chalara fraxinea* T. Kowalski, oblikuje fialide, v katerih se oblikujejo konidiji, ki se izločajo v obliki verige ali pa sluzastih kapljic (slika 1). V naravi se omenjene konidiogene celice (fialide) oblikujejo pri nižjih temperaturah v jeseni, in sicer najpogosteje na odpadlih listnih pecljih (Kowalski in Bartnik, 2010), redkeje pa na vejicah in deblih okuženih jesenov (Husson in sod., 2012; Kowalski in Holdenrieder, 2009a). Cleary in sod. (2013) so ugotovili, da gliva oblikuje konidije takoj po uspešni okužbi listja. Sprva so predvidevali, da so konidiji nekaljivi in ne povzročajo novih okužb (Kirisits in sod., 2009), da pa pomembno sodelujejo pri razvoju teleomorfa glive, in sicer kot spermaciji (Gross in sod. 2012). Pozneje pa so Fones in sod. (2016) dokazali, da konidiji so kaljivi (stopnja kaljivosti je bila nizka, le okoli 6 %) tako na gostiteljih kot tudi v listnem opadu in da lahko povzročajo okužbe listja. Lepljivi in sluzasti konidiji naj bi se težje



Slika 1: Fialide in konidiji nespolnega stadija, imenovane *Chalara fraxinea*

Figure 1: Phialides and conidia of the asexual stage, called *Chalara fraxinea*



Slika 2: Apotecija glive *H. fraxineus* na odpadlem jesenovem listnem peclju

Figure 2: Apothecia of the *H. fraxineus* fungus on the fallen ash leaf petiole

prenašali z vetrom (Jurc, 2009), čeprav nekatere raziskave kažejo, da bi bil mogoč tudi prenos z njim (Dvorak in sod., 2016; Fones in sod., 2016). Konidiji so sicer primernejši za širjenje z vektorji (npr. žuželkami), po sestoji pa bi se lahko širili tudi z dežnimi kapljicami.

Spolna trosišča glive *H. fraxineus* so apoteciji (slika 2), v katerih se oblikujejo aski, ki vsebujejo po osem askospor. Apoteciji se večinoma oblikujejo na odpadlih jesenovih listnih pecljih prejšnjega leta, redkeje pa se pojavijo na poganjkih in tanjših vejah. Trosišča so sprva bela, pozneje smetanasta v starosti pa cimetasta. Bet je spodaj temnejši. Na mestih, kjer se tvorijo apoteciji, je pogosto oblikovana tudi črna psevdosklerocijska plošča, v obliki katere gliva prezimi (Jurc, 2009; Kowalski in Holdenrieder, 2009b). V ugodnih razmerah (vlaga) gliva aktivno sprošča askospore, ki jih nato veter lahko prenese na daljše razdalje. Na okuženih območjih se lahko razvije veliko apotecijev, tako da je infekcijski potencial glive izredno velik. Hietala in sod. (2013) so npr. na Norveškem julija na kvadratni meter površine tal našli tudi do 8300 trosišč. Razvoj in pojav apotecijev je sicer odvisen od vremenskih razmer, v Sloveniji se pojavljajo nekje od maja pa vse do oktobra (Ogris, 2009; Hauptman, 2014).

3 SIMPTOMI BOLEZNI

3 SYMPTOMS OF THE DISEASE

Mesto primarnih okužb je največkrat jesenovo listje. Okužbe se kažejo v nekrozah listja in listnih pecljev, okuženo listje pogosto tudi predčasno odpade. Iz listja se gliva lahko razširi v veje in poganjke, kjer povzroči nekroze skorje in obarvanost lesa, vse skupaj pa se kaže v odmiranju krošnje (slika 3). Pogosto se na vejah in poganjkih razvijejo rakave rane. Gostitelj se na okužbe in odmiranje krošnje pogosto odzove z oblikovanjem adventivnih poganjkov, s čimer se vizualna ocena poškodovanosti drevesa navidežno izboljša, vendar je skoraj vedno izboljšanje le začasno. Zaradi vsakoletnih novih okužb drevo hira, postane dovzetno za druge škodljive organizme in sčasoma propade. Gliva povzroča tudi nekroze na koreničniku dreves (slika 4). V tem primeru naj bi patogen gostitelja okužil skozi lenticele v skorji (Husson in sod., 2012), Fones in sod. (2016) pa te okužbe povezujejo z micelijem, s katerim se gliva lahko razrašča po zemlji in opadu ter okuži gostiteljeve korenine. Koreninski sistem hirajočih jesenov zelo pogosto napadejo mraznice (*Armillaria* spp.) (slika 5), ki propad jesenov zelo pospešijo, zmanjšana pa je tudi stabilnost dreves



Slika 3: Odmiranje krošnje velikega jesena zaradi okužbe z glivo *H. fraxineus*

Figure 3: Crown dieback of the common ash due to the infection with *H. fraxineus*



Slika 4: Gliva *H. fraxineus* povzroča tudi nekroze na koreničniku jesenov.

Figure 4: Fungus *H. fraxineus* also causes root collar necroses on ash trees

(slika 6). Vse omenjene simptome bolezni lahko najdemo na velikem jesenu (*Fraxinus excelsior* L.) in tudi na poljskem (*F. angustifolia* Vahl.), saj sta obe vrsti jesena zelo občutljivi. Tretja domorodna vrsta jesena v Sloveniji, mali jesen (*F. ornus* L.), je proti bolezni precej odporna. Kirisits in sod. (2017) so dokazali, da gliva *H. fraxineus* sicer lahko okuži listje malega jesena, na njem razvije apotecije in tako sklene razvojni krog. Čeprav tudi na malem jesenu lahko opazimo poškodbe krošnje, podobne odmiranju poganjkov in vej zaradi jesenovega ožiga, v lesnih tkivih malega jesena prisotnost glive *H. fraxineus* še ni bila potrjena. Nekroze listja malega jesena se pojavijo dokaj redko in bolj proti koncu vegetacijske dobe, kar nakazuje na endofiten način življenja glive v tem gostitelju.

4 ŠIRJENJE IN INTENZIVNOST BOLEZNI

4 SPREAD AND INTENSITY OF THE DISEASE

Prvi simptomi bolezni so bili odkriti v začetku 90. let prejšnjega stoletja na Poljskem, od tam pa se je bolezen širila bolj ali manj pravilno koncentrično v druge predele Evrope (McKinney in sod. 2014). Ta vzorec kaže na naravno širjenje glive oziroma

njenih askospor z vetrom, ki lahko prenese askospore tudi na daljše razdalje. Raziskave so namreč pokazale, da so bile v Angliji najverjetneje vir okužb jesenov tudi številne askospore, ki jih je veter prenesel iz celinskega dela Evrope (Orton in sod., 2018). V Evropi je bila hitrost širjenja bolezni ocenjena na 30–70 km na leto (Enderle in sod., 2019). Na nekaterih območjih je bilo mogoče opaziti tudi t.i. »nepravilen« vzorec širjenja, ki pa kaže na širjenje bolezni zaradi trgovanja z okuženim rastlinskim materialom. Bolezen se je tako razširila na velik del Evrope, še preden je bila znana njena povzročiteljica (leta 2006), in na še večji del, preden sta bili primerno raziskani biologija in ekologija patogena. Prav zato v celinski Evropi nikoli ni bilo uradnih ukrepov za preprečitev širjenja bolezni. Gliva je bila sicer med letoma 2007 in 2014 uvrščena na opozorilni seznam EPPO, vendar nikoli ni bila uvrščana na listo A1 oziroma A2 reguliranih organizmov Direktive sveta 2000/29/ES (Enderle in sod., 2019). Določene ukrepe za preprečitev vnosa in širjenja bolezni so uvedli v Veliki Britaniji in na Irskem (Clark in sod., 2017; McCracken in sod., 2017), vendar se je kmalu izkazalo, da ni nobenih možnosti za izkoreninjenje glive *H. fraxineus* (Enderle in sod. 2019). Kot je značilno za mnoge patogene organizme, ki so bili vneseni



Slika 5: Micelijske pahljače in rizomorfi mraznice pod skorjo odmrlega jesena

Figure 5: Mycelia fans and rhizomorphs of honey fungi under the bark of dead ash tree



Slika 6: Koreninski sistemi v vetrolomu podrlih jesenov so kazali znake okužbe z glivo *H. fraxineus* in glivami iz rodu *Armillaria*.

Figure 6: Root systems of ash trees, overthrown in a windthrow, showed signs of infection with *H. fraxineus* and fungi of the *Armillaria* genus.

na nova območja, tudi v primeru jesenovega ožiga ne poznamo učinkovitih ukrepov za zatiranje patogenov v naravnem okolju (Skovsgaard in sod., 2017). Naše raziskave so sicer pokazale, da možnosti toplotnega in kemičnega zatiranja glive *H. fraxineus* obstajajo (Hauptman in sod. 2013; Hauptman in sod., 2014), vendar je uporabnost zatiralnih metod zelo omejena. Toplotno bi bilo na primer smiselno tretirati jesenove sadike pred premeščanjem na neokužena območja ali pa kemično tretirati posamezna pomembna (zavarovana) drevesa v urbanem okolju. Raziskave potekajo tudi v smeri razvoja biokontrole. Čeprav je bilo prepoznanih že precej gliv (predvsem endofitnih), ki so povezane s tkivi jesenov in kažejo izrazit antagonizem do patogenov *H. fraxineus* v laboratorijskih razmerah (Hauptman 2014; Schulz in sod., 2015; Schlegel in sod., 2016; Hanačkova in sod., 2017; Kosawang in sod. 2018), njihov vpliv na zdravje jesenov oziroma razvoj bolezni v naravi še ni bil dokazan (Schlegel in sod., 2018; Enderle in sod., 2019).

Opazovanja na terenu in tudi številne raziskave so pokazale, da podnebni in rastiščni dejavniki pomembno vplivajo na pojav in napredovanje bolezni (Skovsgaard in sod. 2017). V povezavi z intenzivnostjo bolezni se največkrat omenja vlaga tal in ozračja ter temperaturo zraka. Jeseni,

ki rastejo na bolj vlažnih tleh, imajo v povprečju bolj poškodovano krošnjo kot jeseni, ki rastejo na bolj suhih tleh. Na vlažnejših rastiščih se pogostejše pojavijo nekroze koreninika (Husson in sod., 2012; Enderle in sod. 2013; Marçais in sod., 2016). Glavni razlog je, da se na vlažnih tleh bolj množično razvijejo apoteciji, infekcijski pritisk patogenov je zato večji, posledično pa je več tudi okužb z mraznicami (*Armillaria* spp.). V prihodnje naj bi bila za rast jesena najprimernejša suha rastišča na apnenčastih tleh (Skovsgaard in sod., 2017). Tudi v Sloveniji so kmalu po odkritju bolezni opazovanja na terenu pokazala, da je intenzivnost bolezni večja na zasenčenih mestih z relativno nižjimi temperaturami (Ogris, 2008). Z različnimi raziskavami smo dokazali, da je gliva *H. fraxineus* občutljiva za temperature nad 30 °C in da je v vročih poletnih obdobjih v naših podnebnih razmerah razvoj jesenovega ožiga precej oviran (Hauptman in sod., 2013; Hauptman, 2014). V skladu z našimi ugotovitvami so tudi rezultati nedavne raziskave v Franciji (Grosdidier in sod., 2018). Še nekoliko bolj neustrezna za razvoj jesenovega ožiga bi bila lahko sušna obdobja, ki pa pogosto sovpadajo z obdobji vročega vremena. To so potrdila tudi opazovanja v različnih državah srednje Evrope, in sicer poleti leta 2015, ko je bil zaradi izredno vročega in sušnega vremena zelo



Slika 7: Predčasno odpadalo listje, okuženo z glivo *H. fraxineus* (fotografija posneta 11. avgusta 2011).
Figure 7: Prematurely fallen leaves, infected with *H. fraxineus* (photo shot on August 11, 2011).



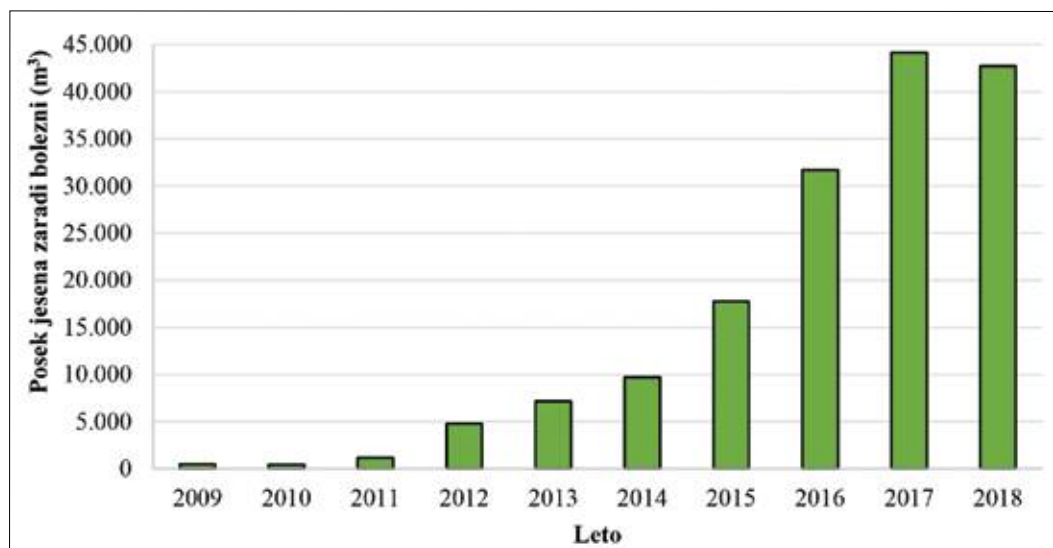
Slika 8: Zelo poškodovan sestojev velikega jesena na lokaciji Željne (fotografija posneta 16. avgusta 2011).
Figure 8: Highly damaged common ash stand at location Željne (photo shot on August 16, 2011).

oviran razvoj apotecijev (Skovsgaard in sod., 2017). Novih okužb tistega leta skoraj ni bilo opaziti, prav tako ni bilo zaznanega predčasnega odpadanja okuženega listja (slika 7), ki se sicer po navadi pojavi v avgustu. Nekoliko toplejše podnebje v južnem delu Evrope torej glivi *H. fraxineus*, kot kaže, ne ustreza tako zelo kot hladnejše podnebje severnega dela celine. Zato predvidevamo, da pri nas jesenov ožig ne bo povzročil tolikšne škode, kot jo je povzročal in jo še povzroča v nekaterih državah severnega dela Evrope (Hauptman in sod. 2013; Hauptman, 2014). Podobno lahko predvidevamo, da bo predvideno globalno segrevanje negativno vplivalo na razvoj in intenzivnost jesenovega ožiga (Grosdidier in sod., 2018; Enderle in sod. 2019).

Kot smo že omenili, v procesu propadanja jesena sodelujejo tudi drugi organizmi, predvsem so pomembne glive iz rodu *Armillaria*. V številnih raziskavah jesenovega ožiga so iz obolelih jesenovih tkiv uspešno izolirali mnogo vrst gliv, med katerimi so se nekatere, npr. iz rodov *Cytospora*, *Diaporthe*, *Diplodia* in *Fusarium*, izkazale za patogene (Kowalski in sod., 2017; Vemić in sod., 2019). Večina od njih je sicer šibkih parazitov, ki domnevno povzročajo okužbe na jesenih, primarno oslabljenih zaradi jesenovega ožiga (Kowalski in sod., 2017). Izpostaviti velja rod

Diplodia, in sicer vrsto *D. mutila*, ki se je v testih patogenosti poleg glive *H. fraxineus* izkazala za najbolj patogeno. Nedavne raziskave so pokazale, da je vrsta *D. mutila* pravzaprav kompleks več kriptičnih vrst (Alves in sod., 2014), ena od njih je tudi vrsta *D. fraxini*, za katero je bilo ugotovljeno, da povzroča odmiranje poljskega jesena (*F. angustifolia*) v Italiji, Španiji in na Portugalskem (Alves in sod., 2014; Elena in sod., 2018). V nasprotju z glivo *H. fraxineus* glive iz rodu *Diplodia* bolje uspevajo pri višjih temperaturah, zato lahko pričakujemo, da bo segrevanje ozračja pozitivno vplivalo na okužbe jesenov s patogeni iz tega rodu (Kowalski in sod., 2016; Kowalski in sod., 2017).

Za namene spremljanja jesenovega ožiga smo leta 2011 v Sloveniji postavili stalne raziskovalne ploskve (Hauptman, 2014; Hauptman in sod., 2016a). Prvi popis poškodovanosti jesenov smo opravili avgusta 2011, drugega pa avgusta 2014. Leta 2011 je bil povprečni delež odmrle krošnje ocenjen na 15,5 %, lokalno pa so bile poškodbe že precej izrazitejše (slika 8). V letu 2014 se je delež povečal na 33,9 %. Mortalitet je leta 2011 znašala 2,2 %, tri leta pozneje pa že 7,7 %. Pozneje žal nismo več izvedli popisov poškodovanosti. Zaradi sanitarnih sečenj, ki so posledica jesenovega ožiga, se je ponekod v Evropi površina jesenovih sestojev že zmanjšala za več kot 50 % (Pliura in



Slika 9: Posek velikega in ozkolistnega jesena zaradi bolezni (ZGS, 2019a)

Figure 9: Felling of the common and narrow-leaved ash due to the disease (ZGS, 2019a)

sod., 2017). Opazanja kažejo, da se obseg sanitarne sečnje občutno poveča približno 5–8 let po pojavu bolezni (Enderle in sod., 2017). Podobno opazamo tudi v Sloveniji, kjer se je obseg sanitarne sečnje zaradi bolezni začel občutno povečevati v letu 2012 (slika 9), torej šest let po pojavu prvih simptomov bolezni, in dosegel vrhunec v letu 2017, ko je znašal približno 44.000 m³ (ZGS, 2019a).

5 INDIVIDUALNA ODPORNOST

5 INDIVIDUAL RESISTANCE

V okuženih jesenovih sestojih med množico zelo poškodovanih dreves skoraj vedno opazimo tudi nekaj občutno manj poškodovanih dreves. Taka opazovanja so sprožila številne raziskave (McKinney in sod., 2011; Pliura in sod., 2011; Kjær in sod., 2012; Stener in sod., 2013; Lobo in sod., 2014; Enderle in sod., 2015), ki so pokazale, da so razlike v odpornosti med posameznimi genotipi velikega jesena (*F. excelsior*). Naše raziskave pa so potrdile individualno odpornost tudi na primeru poljskega jesena (*F. angustifolia*) (Hauptman in sod., 2016b). Gliva *H. fraxineus* »odporne« jesene sicer okuži, vendar so poškodbe precej manj izrazite oziroma taki jeseni okužbo s patogenom bolje tolerirajo, zato Skovsgaard in sod. (2017) predlagajo, da je v takem primeru primerneje govoriti o jesenih, tolerantnih na jesenov ožig. V veliki meri naj bi šlo za gensko pogojeno odpornost, ocenjuje pa se, da je približno 1–5 % populacije jesenov omenjenih dveh vrst odpornih oziroma tolerantnih na jesenov ožig (Skovsgaard in sod., 2017). Določen del variabilnosti v poškodovanosti jesenov bi sicer lahko pripisali t.i. fenološki neusklajenosti. Nekatere raziskave so namreč pokazale, da so jeseni, ki se spomladi prej olistajo in jeseni prej odvržejo listje, odpornejši proti bolezni. To bi si lahko razlagali tako, da je mlajše manj razvito listje bolj občutljivo za okužbo, in da ima gliva v primeru zgodnjega odpadanja listja manj časa, da se iz okuženega listja razširi v poganjke in veje gostitelja (Enderle in sod. 2019). Nasprotno pa trdijo v Avstriji, kjer med odporne osebkke štejejo nepoškodovane jesene, ki ostanejo olistani še dolgo v jesen (Kirisits in Freinschlag, 2012; Skovsgaard in sod., 2017). Tudi mi smo pri našem raziskovalnem delu v klonskem nasadu v Hraščici (Hauptman in sod., 2016b) opazili, da

so drevesa nekaterih klonov, ki so imeli v povprečju najmanj poškodovane krošnje, še v oktobru popolnoma olistana, na listju pa ni bilo videti nikakršnih nekroz. To nakazuje, da bi lahko kloni imeli obrambne mehanizme na listju oziroma v njem, ki bi preprečevali začetne okužbe z glivo *H. fraxineus*. Nadalje naj bi se odpornost večala z vitalnostjo gostitelja, odvisna pa je tudi od starosti oziroma velikosti drevja (bolezen počasneje napreduje na starejšem drevju in večjem drevju z bolj razvito krošnjo). Mehanizmi odpornosti torej še niso povsem pojasnjeni, so pa poskusi z inokulacijami patogena v jesene jasno pokazali, da je vključena tudi aktivna obramba jesenov – odpornejši jeseni so bolj zavirali rast patogena v svojih tkivih (McKinney in sod., 2012; Enderle in sod., 2019). Odpornost oziroma toleranca na bolezen naj bi se dedovala (Kjær in sod., 2012; Lobo in sod., 2014), vendar pa v naravnih razmerah povezava med zdravjem starševskih dreves in njihovimi potomci še ni bila dokazana, kar kaže na velik vpliv rastiščnih dejavnikov in interakcije med različnimi genotipi jesena (Wohlmuth in sod., 2018; Enderle in sod., 2019).

6 GOSPODARJENJE Z JESENO

6 ASH MANAGEMENT

Odpornost oziroma toleranca posameznih osebkov na bolezen je ključna za obstoj jesenov v naših gozdovih, kar moramo nujno upoštevati tudi pri gospodarjenju z njimi. Gospodarjenje v jesenovih sestojih mora biti usmerjeno v ohranjanje odpornih oziroma tolerantnih osebkov v vseh razvojnih fazah gozda (Skovsgaard in sod., 2017; Enderle in sod. 2019). Pri iskanju takih osebkov moramo biti pozorni tako na poškodbe krošnje kot tudi na nekroze korenčnikov (Hauptman in sod., 2016; Skovsgaard in sod., 2017). Pozorni moramo biti tudi na adventivne poganjke, ki se pogosto razvijejo na okuženem drevju (in izboljšajo vizualno oceno posameznega jesena), medtem ko se na zdravih jesenih pojavijo le redko. V nekaterih državah najbolj zdrave jesene označujejo, da jih pri redčenju ne bi po pomoti izločili iz sestojev, nato pa jih redno pregledujejo in spremljajo (Clarey in sod., 2017; Enderle in sod., 2017). Tudi v Sloveniji so delavci ZGS v letu 2019 začeli z označevanjem in beleženjem podatkov o odpornih oziroma

tolerantnih osebkih jesena. Do konca novembra 2019 je bilo v evidenci programa Varstvo gozdov zavedenih 88 takšnih dreves (ZGS, 2019b). Izbranim jesenom se v sestojih odstranjujejo tekmece, tako ta drevesa postanejo vitalnejša, imajo bolj razvito krošnjo in koreninski sistem ter posledično odpornejša na okužbe z jesenovim ožigom. Zelo poškodovane jesene odstranjujemo iz sestojev z namenom zmanjševanja infekcijskega potenciala glive *H. fraxineus*. Zaradi majhnega števila odpornih jesenov je pomembno, da ohranimo čim več zadovoljivo zdravih jesenov v sestoju.

Bolezen že zelo vpliva na številčnost populacije jesenov v Evropi. Zaradi razdrobljenosti populacij in velike razdalje med odpornimi jeseni bo treba *in situ* ukrepe ohranjanja jesenov podpreti tudi z *ex-situ* ohranitvijo odpornih genotipov in vzgojo odpornega sadilnega materiala (Skovsgaard in sod., 2017). Predlagano je snovanje klonskih semenskih plantaž s cepiči, ki bi jih pridobili z odpornih dreves, v procesu snovanja pa bi bila lahko v pomoč tudi nedavno razvita molekularno genetska orodja (Harper in sod., 2016; Sollars in sod., 2017), s katerimi je mogoče razlikovati odporne osebkke od občutljivih. Sejanje semena, nabranega z zdravih jesenov v gozdnih sestojih, ni priporočljivo, saj so občutljiva drevesa še vedno lahko dominantna pri naravnem oprasovanju. V večini evropskih držav sajenje jesenovih sadik ni priporočljivo (Enderle in sod., 2017), dokler se ne vzgoji odpornih sadik. Nasprotno pa v nekaterih državah še vedno sadijo velike količine jesena (npr. na Slovaškem na leto posadijo 150000–175000 sadik), predvsem z namenom povečanja genske raznolikosti jesenovih populacij. Tudi pri snovanju klonskih nasadov moramo zagotoviti čim večjo genetsko pestrost jesena (Munoz in sod., 2016), da bi zmanjšali možnost izgube odpornosti oziroma tolerance, npr. zaradi prilagoditve glive *H. fraxinea* (razvoj novih patogenih osebkov) ter da se bo ohranjena populacija jesena lažje spopadala s škodljivimi organizmi, ki jo bodo ogrožali v prihodnosti (npr. jesenov krasnik, *Agrilus planipennis*).

7 ZAKLJUČEK

7 CONCLUSION

Globalni transport in mednarodna trgovina zelo ogrožata gozdne ekosisteme po vsem svetu. V zadnjih desetletjih se je zelo povečal (Santini in sod., 2013) vnos različnih tujerodnih škodljivih organizmov v Evropo in nič ne kaže, da bi se trend ustavil. Bresti (*Ulmus* spp.) so skoraj izumrli zaradi holandske brestove bolezni, pravi kostanj (*Castanea sativa*) je zelo prizadel kostanjev rak, zaradi jesenovega ožiga so trenutno najbolj ogroženi jeseni (*Fraxinus* spp.). Katera drevesna vrsta bo na vrsti naslednja, ne vemo, kljub slabim obetom pa moramo še naprej izvajati oziroma še okrepiti vse mogoče ukrepe za preprečevanje vnosa in širjenja tujerodnih (škodljivih) organizmov. Preprečiti je treba tudi vnos novih osebkov glive *H. fraxineus* v Evropo, saj z vnosom novih genotipov te glive lahko povečamo genetsko pestrost patogena in s tem možnosti za razvoj bolj patogenih osebkov (Sønstebo in sod. 2017; McMullan in sod., 2018; Hamelin in Roe, 2020). Sonaravno gospodarjenje z gozdom oziroma snovanje rastišču primernih, vrstno in genetsko čimbolj pestrih gozdnih sestojev je pomemben preventivni ukrep, s katerim bodo naši gozdovi bolje pripravljeni na grožnje, ki jih čakajo v prihodnje.

V Evropi se bodo v prihodnje populacije velikega in poljskega jesena še zmanjševale. Odpornost oziroma tolerance posameznih osebkov je rešitev, ki jo ponuja narava, da vsaj delno omilimo katastrofalne vplive, ki so posledica vnosa tujerodnih organizmov. Glavno vodilo, da zagotovimo obstoj jesenov v naših gozdovih, je ohranjanje vitalnih in proti boleznim odpornih jesenov v naših gozdovih. Ker so deleži populacij, ki kažejo trenutno odpornost na jesenov ožig, izredno majhni, je nujno, da *in situ* ukrepe ohranjanja jesenov podpremo tudi z *ex-situ* ohranitvijo odpornih genotipov in vzgojo odpornega sadilnega materiala. Pri tem bi bilo smiselno preverjati odpornost sadilnega materiala tudi s testi patogenosti različnih sevov glive *H. fraxineus*. Delno se taki ukrepi pri nas že izvajajo, vsekakor pa bo v prihodnje za ohranitev jesenov treba narediti več!

8 POVZETEK

Jesenov ožig je bolezen, ki ogroža populacije velikega jesena (*F. excelsior*) in poljskega jesena (*F. angustifolia*) v Evropi. Povzročiteljica bolezni je tujerodna invazivna gliva *Hymenoscyphus fraxineus*, ki izvira iz vzhodne Azije. Prvi simptomi bolezni so se pojavili v začetku 90. let prejšnjega stoletja na Poljskem, leta 2006 smo prve simptome bolezni opazili tudi v Sloveniji, danes pa je bolezen prisotna na večini območja, kjer v Evropi uspevajo jeseni.

Gliva povzročiteljica jesenovega ožiga se pojavlja v nespolni (anamorf) in spolni (teleomorf) obliki. Nespolna oblika, imenovana *Chalara fraxinea* T. Kowalski, oblikuje fialide, ki se najpogosteje razvijajo jeseni na odpadlih jesenovih listnih pecljih. V fialidah se oblikujejo konidiji, ki so sprva veljali za nekaljive, zadnje raziskave pa so pokazale, da tudi ti trosi lahko povzročajo okužbe gostitelja. Gliva na odpadlem listju prezimi v obliki črnih psedosklerocijskih plošč. Spomladi se na odpadlih listnih pecljih oblikujejo apoteciji (spolna trosišča), iz katerih gliva v ugodnih razmerah aktivno sprošča askospore. Lepljivi in sluzasti konidiji naj bi se težje prenašali z vetrom, medtem ko askospore veter raznaša na daljše razdalje, zato naj bi bile slednje bolj pomembne za širjenje patogena.

Mesto primarnih okužb je največkrat jesenovo listje, iz listja se gliva pogosto razširi v veje in poganjke in tako povzroči odmiranje krošnje. Gostitelj se na odmiranje krošnje pogosto odzove z oblikovanjem adventivnih poganjkov. Gliva *H. fraxineus* povzroča tudi nekroze na koreninikih jesenov in okužbe korenin. Hiraajoče jesene pogosto okužijo sekundarni organizmi, najpogosteje mraznice (*Armillaria* spp.), ki propad jesenov zelo pospešijo. Vlažna rastišča z relativno nižjimi temperaturami so bolj primerna za razvoj bolezni, v sušnih obdobjih z visokimi temperaturami pa je razvoj jesenovega ožiga zelo oviran. Na podlagi teh ugotovitev predvidevamo, da bi lahko globalno segrevanje negativno vplivalo na razvoj in intenzivnost jesenovega ožiga, po drugi strani pa v tem primeru lahko pričakujemo okužbe z drugimi patogeni, ki jim višje temperature bolj ustrezajo (npr. glive iz rodu *Diplodia*).

Zaradi sanitarnih sečenj, ki so posledica jesenovega ožiga, se je ponekod v Evropi površina jesenovih sestojev že zmanjšala za več kot 50 %. V Sloveniji se je obseg sanitarne sečnje zaradi bolezni začel občutno povečevati v letu 2012 in dosegel vrhunec v letu 2017, ko je znašal približno 44.000 m³. Kot je značilno za mnoge patogene organizme, ki so bili vneseni na nova območja, tudi v primeru jesenovega ožiga ne poznamo učinkovitih ukrepov za zatiranje patogena v naravnem okolju. Raziskave so sicer pokazale, da možnosti zatiranja glive *H. fraxineus* sicer obstajajo, vendar je uporabnost zatiralnih metod zelo omejena. Ključna za obstoj jesenov v naših gozdovih je ugotovljena individualna odpornost posameznih osebkov. V veliki meri naj bi šlo za gensko pogojeno odpornost, ki naj bi se dedovala iz starševskih dreves na potomce.

Gospodarjenje v jesenovih sestojih mora biti usmerjeno v ohranjanje odpornih oziroma tolerantnih osebkov v vseh razvojnih fazah gozda. Izbranim jesenom se v sestojih odstranjujejo tekmece, tako ta drevesa postanejo vitalnejša, imajo bolj razvito krošnjo in koreninski sistem ter posledično odpornejša na okužbe z jesenovim ožigom. Zelo poškodovane jesene odstranjujemo iz sestojev z namenom zmanjševanja infekcijskega potenciala glive *H. fraxineus*. Ocenjeno je, da je le približno 1–5 % populacije velikega in poljskega jesena odporne na bolezen, zato je nujno, da *in situ* ukrepe ohranjanja jesenov podpremo tudi z *ex-situ* ohranitvijo odpornih genotipov in vzgojo odpornega sadilnega materiala. Preprečiti je treba tudi vnos novih osebkov glive *H. fraxineus* v Evropo, saj z vnosom novih genotipov te glive lahko povečamo genetsko pestrost patogena in s tem možnosti za razvoj bolj patogenih osebkov.

8 SUMMARY

Ash dieback is a disease which endangers common ash (*F. excelsior*) and narrow-leaved ash (*F. angustifolia*) populations in Europe. Causal agent of the disease is an alien invasive fungus *Hymenoscyphus fraxineus*, which originates in the East Asia. The first symptoms of the disease appeared at the beginning of the 1990s in Poland, in 2006 we noticed the first symptoms also in Slovenia and

the disease is nowadays present on the majority of the area in Europe where ash trees grow.

The causal agent of ash dieback occurs in asexual (anamorph) and sexual (teleomorph) form. The asexual form, called *Chalara fraxinea* T. Kowalski, forms phialides developing most often in the fall on the fallen ash leaf petioles. In the phialides, conidia are formed; at first, they had been considered non-germinable, but the researches proved, that also these spores can cause infections of the host. The fungus spends the winter on the fallen leaves in the form of black pseudosclerotial plates. In the spring, apothecia are formed, out of which the fungus actively releases ascospores in favorable conditions. Sticky and slimy conidia are supposedly more difficult to be transported by the wind, while ascospores are carried by the wind on larger distances, therefore the latter should be more important for the spreading of the pathogen.

The site of the primary infections is most often on ash leaves; the fungus often spreads from the leaves into the branches and sprouts and thus causes tree crown dieback. The host often reacts to the crown dieback by forming adventitious sprouts. The *H. fraxineus* fungus also causes necroses on root collars and root infections. Withering ash trees are often infected by secondary organisms, most often by honey fungi (*Armillaria* spp.), which accelerate the dying of the ash trees. Moist sites with relatively lower temperatures are more appropriate for the development of the disease, and the development of the ash dieback is hindered to a great extent during dry periods with high temperatures. On the basis of these findings, we expect global warming could negatively affect the development and intensity of ash dieback; on the other hand, in this case, we can expect infections with other pathogens preferring higher temperatures (e.g. fungi from *Diplodia* genus).

Due to sanitation fellings following the ash dieback, the ash stands' surface already decreased for over 50 % in some parts of Europe. In Slovenia, the sanitary felling size began to increase considerably in 2012 and reached its peak in 2017, when it amounted to 44,000 m³. As typical for many new pathogen organisms introduced into new areas, effective measures for suppressing the

pathogen in the natural environment in the case of ash dieback are not known. The researches have shown that the possibilities for suppressing the *H. fraxineus* exist, but the usefulness of the suppressive methods is very limited. Essentially for the existence of ash in our forests is the stated individual resistance of the individual ash trees. To a great extent, it supposedly concerns genetically conditioned resistance, hereditary to descendants from parent trees.

Management in ash stands must be focused on conserving the resistant or, respectively, tolerant specimen in all forest development phases. The competitors to the selected ash trees in the stand are removed, thus these trees become more vital, have a more developed crown and root system and are, as a consequence, more resistant to the ash dieback infections. Very damaged ash trees are removed from the stands to decrease infectious potential of the *H. fraxineus* fungus. It is estimated, that only 1 – 5 % of the common and narrow-leaved ash is resistant to the disease, therefore it is necessary for us to support the *in situ* measures for conserving the ash trees also with the *ex situ* conservation of the resistant genotypes and growing the resistant plant material. The introduction of the new specimens of the *H. fraxineus* fungus into Europe must also be prevented, since by introducing new genotypes of this fungus, we can increase genetic diversity of the pathogen and thus also increase the possibilities for the development of more pathogenic specimens.

9 ZAHVALA

9 ACKNOWLEDGEMENT

Prispevek je nastal v okviru projekta LIFE ARTEMIS (LIFE15 GIE/SI/000770), ki ga financirajo Evropska komisija v okviru finančnega mehanizma LIFE, Ministrstvo za okolje in prostor, Mestna občina Ljubljana in Javna agencija za raziskovalno dejavnost Republike Slovenije ter programske skupine Gozd, gozdarstvo in obnovljivi gozdni viri (P4-0059). Recenzentu/recenzentki se zahvaljujemo za pregled in predloge izboljšav prispevka.

10 LITERATURA

10 REFERENCES

- Alves A., Linaldeddu B. T., Deidda A., Scanu B., Phillips A. J. L. 2014. The complex of *Diplodia* species associated with *Fraxinus* and some other woody hosts in Italy and Portugal Fungal Diversity, 67: 143–156
- Baral H. O., Queloz V. K., Hosoya, T. S. 2014. *Hymenoscyphus fraxineus*, the correct scientific name for the fungus causing ash dieback in Europe. I.M.A. Fungus 5: 79–80
- Cleary M., Nguyen D., Stener D. G., Stenlid J., Skovsgaard J.P. 2017. Ash and ash dieback in Sweden: A review of disease history, current status, pathogen and host dynamics, host tolerance and management options in forests and landscapes. V: Vasaitis R., Enderle R. (ur.). Dieback of European ash (*Fraxinus* spp.) – Consequences and Guidelines for Sustainable Management. Uppsala, Sweden: Swedish University of Agricultural Sciences: 195–208
- Clark J., Webber J. 2017. The ash resource and the response to ash dieback in Great Britain. In: Vasaitis R., Enderle R., editors. Dieback of European ash (*Fraxinus* spp.) – Consequences and Guidelines for Sustainable Management. Uppsala, Sweden: Swedish University of Agricultural Sciences: 228–237
- Cleary M. R., Daniel G., Stenlid J. 2013. Light and scanning electron microscopy studies of the early infection stages of *Hymenoscyphus pseudoalbidus* on . Plant Pathology, 62, 6: 1294–1301
- Drenkhan R., Solheim H., Bogacheva A., Riit T., Adamson K., Drenkhan T., et al. 2017 *Hymenoscyphus fraxineus* is a leaf pathogen of local *Fraxinus* species in the Russian Far East. Plant Pathology, 66: 490–500.
- Dvorak, M., Rotkova, G. and Botella, L. 2016 Detection of airborne inoculum of *Hymenoscyphus fraxineus* and *H. albidus* during seasonal fluctuations associated with absence of apothecia. Forests 7, 1: 1–13
- Elena G., León M., Abad-Campos P., Armengol J., Mateu-Andrés I., Güemes-Heras J. 2018. First report of *Diplodia fraxini* causing dieback of *Fraxinus angustifolia* in Spain. Plant Disease, 102, 12: 2645
- Enderle R., Nakou A., Thomas K., Metzler B. 2015. Susceptibility of autochthonous German *Fraxinus excelsior* clones to *Hymenoscyphus pseudoalbidus* is genetically determined. Annals of Forest Science, 72, 2: 183–193
- Enderle R., Peters F., Nakou A., Metzler B. 2013. Temporal development of ash dieback symptoms and spatial distribution of collar rots in a provenance trial of *Fraxinus excelsior*. European Journal of Forest Research, 2013, 132, 5–6: 865–876
- Enderle R., Stenlid J., Vasaitis R. 2019. An overview of ash (*Fraxinus* spp.) and the ash dieback disease in Europe. CAB Reviews, 14, 25: 12 str.
- Fones, H. N., Mardon, C., Gurr, S. J. 2016. A role for the asexual spores in infection of *Fraxinus excelsior* by the ash-dieback fungus *Hymenoscyphus fraxineus*. Scientific Reports, 6, 34638: 10 str.
- Grosdidier M., Ioos R., Marçais B. 2018. Do higher summer temperatures restrict the dissemination of *Hymenoscyphus fraxineus* in France? Forest Pathology, 48, 4: e12426
- Gross A., Zaffarano P. L., Duo A., Grünig C. R. 2012. Reproductive mode and life cycle of the ash dieback pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. Fungal Genetics and Biology, 49: 977–986
- Hamelin R. C., Roe A. D. 2020. Genomic biosurveillance of forest invasive alien enemies: A story written in code. Evolutionary Applications, 13: 95–115.
- Haňáčková Z., Havrdová L., Černý K., Zahradník D., Koukol O. 2017. Fungal endophytes in ash shoots – diversity and inhibition of *Hymenoscyphus fraxineus*. Baltic Forestry, 23, 1: 89–106
- Harper A. L., McKinney L.V., Nielsen L. R., Havlickova L., Li Y., Trick M., et al. 2016. Molecular markers for tolerance of European ash (*Fraxinus excelsior*) to dieback disease identified using Associative Transcriptomics. Scientific Reports, 6: 19335
- Hauptman T. 2014. Značilnosti glive *Chalara fraxinea* in možnosti zatiranja jesenovega ožiga. Doktorska disertacija. Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta: 121 str.
- Hauptman T., Piškur B., de Groot M., Ogris N., Ferlan M., Jurc, D. 2013. Temperature effect on *Chalara fraxinea*: heat treatment of saplings as a possible disease control method. Forest Pathology, 43: 360–370
- Hauptman T., Celar F. A., de Groot M., Jurc D. 2014. Application of fungicides and urea for control of ash dieback. iForest, 8: 165–171
- Hauptman T., Ogris N., de Groot M., Piškur B., Jurc D. 2016b. Individual resistance of *Fraxinus angustifolia* clones to ash dieback. Forest Pathology, 46: 269–280
- Hauptman T., Ogris N., Jurc D. 2010. Kaj se dogaja z jesenom pri nas? – Tretje nadaljevanje. Gozdarski vestnik, 68, 2: 71–73
- Hauptman T., Žlogar J., Jurc D. 2016a. Gliva *Hymenoscyphus fraxineus*, povzročiteljica jesenovega ožiga: propadanje jesenov v izbranih sestojih po Sloveniji. V: Jurc M. (ur.). Invazivne tujerodne vrste v gozdovih ter njihov vpliv na trajnostno rabo gozdnih virov: zbornik prispevkov posvetovanja z mednarodno udeležbo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 205–213

- Hietala A. M., Timmermann V., Børja I., Solheim H. 2013. The invasive ash dieback pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus* exerts maximal infection pressure prior to the onset of host leaf senescence. *Fungal Ecology*, 6: 302–308
- Husson C., Caël O., Grandjean J. P., Nageleisen L. M., Marçais B. 2012. Occurrence of *Hymenoscyphus pseudoalbidus* on infected ash logs. *Plant Pathology*, 61: 889–895
- Jurc D. 2009. Kaj se dogaja z jesenom pri nas? - Prvo nadaljevanje. *Gozdarski vestnik*, 67, 2: 66–67
- Jurc D., Ogris N. 2008. Kaj se dogaja z jesenom pri nas? *Gozdarski vestnik*, 66, 4: 211–211
- Kirisits T., Matlakova M., Mottinger-Kroupa S., Cech T. L., Halmeschlager E. 2009. The current situation of ash dieback caused by *Chalara fraxinea* in Austria. *SDU Faculty of Forestry Journal, Special Issue*: 97–119
- Kirisits T. 2017. Further Observations on the association of *Hymenoscyphus fraxineus* with *Fraxinus ornus*. *Baltic Forestry*, 23, 1: 60–67
- Kjær E. D., McKinney L. V., Nielsen L. R., Hansen L. N., Hansen J. K. 2012. Adaptive potential of ash (*Fraxinus excelsior*) populations against the novel emerging pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. *Evolutionary Applications*, 5: 219–228
- Kosawang C., Amby D. B., Bussaban B., McKinney L. V., Xu J., Kjær E. D., et al. 2018. Fungal communities associated with species of *Fraxinus* tolerant to ash dieback, and their potential for biological control. *Fungal Biology*, 122, 2–3: 110–120
- Kowalski T. 2006. *Chalara fraxinea* sp nov associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. *Forest Pathology*, 36: 264–270
- Kowalski T., Bartnik C. 2010. Morphological variation in colonies of *Chalara fraxinea* isolated from ash (*Fraxinus excelsior* L.) stems with symptoms of dieback and effects of temperature on colony growth and structure. *Acta Agrobotanica*, 63: 99–106
- Kowalski T., Bilański P., & Kraj W. 2017. Pathogenicity of fungi associated with ash dieback towards *Fraxinus excelsior*. *Plant Pathology*, 66, 8: 1228–1238
- Kowalski T., Holdenrieder O. 2009a. Pathogenicity of *Chalara fraxinea*. *Forest Pathology*, 39: 1–7
- Kowalski T., Holdenrieder O. 2009b. The teleomorph of *Chalara fraxinea*, the causal agent of ash dieback. *Forest Pathology*, 39: 304–308
- Kowalski T., Kraj W., Bednarz, B. 2016. Fungi on stems and twigs in initial and advanced stages of dieback of European ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. *Eur J Forest Res*, 135: 565
- Lobo A., Hansen J.K., McKinney L. V., Nielsen L. R., Kjær E. D. 2015. Genetic variation in dieback resistance: growth and survival of *Fraxinus excelsior* under the influence of *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 29, 6: 519–526
- Marçais B., Husson C., Godart L., Caël O. 2016. Influence of site and stand factors on *Hymenoscyphus fraxineus*-induced basal lesions. *Plant Pathology*, 65, 9: 1452–1461
- McCracken A. R., Douglas G. C., Ryan C., Destefanis M., Cooke L. R. 2017. Ash dieback on the island of Ireland. In: Vasaitis R., Enderle R., editors. *Dieback of European ash (Fraxinus spp.) – Consequences and Guidelines for Sustainable Management*. Uppsala, Sweden: Swedish University of Agricultural Sciences: 125–139.
- McKinney L. V., Nielsen L. R., Collinge D. B., Thomsen I. M., Hansen J. K., Kjær E. D. 2014. The ash dieback crisis: genetic variation in resistance can prove a long-term solution. *Plant Pathology*, 63, 3: 485–99
- McKinney L. V., Nielsen L. R., Hansen J. K., Kjær E. D. 2011. Presence of natural genetic resistance in *Fraxinus excelsior* (Oleraceae) to *Chalara fraxinea* (Ascomycota): an emerging infectious disease. *Heredity*, 106: 788–797
- McKinney L. V., Thomsen I. M., Kjær E. D., Nielsen L. R. 2012b. Genetic resistance to *Hymenoscyphus pseudoalbidus* limits fungal growth and symptom occurrence in *Fraxinus excelsior*. *Forest Pathology*, 42: 69–74
- McMullan in sod. 2018. The ash dieback invasion of Europe was founded by two genetically divergent individuals. *Nature Ecology & Evolution*, 2: 1000–1008
- Muñoz F, Marçais B, Dufour J, Dowkiw A. 2016. Rising out of the ashes: additive genetic variation for crown and collar resistance to *Hymenoscyphus fraxineus* in *Fraxinus excelsior*. *Phytopathology*, 106, 12: 1535–1543
- Ogris N. 2008. Jesenov ožig, *Chalara fraxinea*. V: *Novice iz varstva gozdov*. Ljubljana, Gozdarski inštitut Slovenije, 1: 1–1
- Ogris N., Hauptman T., Jurc D. 2009. *Chalara fraxinea* causing common ash dieback newly reported in Slovenia. *Plant Pathology*, 58: 1173–1173
- Ogris N. 2009. Kaj se dogaja z jesenom pri nas? - Drugo nadaljevanje. *Gozdarski vestnik*, 67, 5/6: 251–252
- Orton E. S., Brasier C. M., Bilham L. J., Bansal A., Webber J. F., Brown J. K. M. 2018. Population structure of the ash dieback pathogen, *Hymenoscyphus fraxineus*, in relation to its mode of arrival in the UK. *Plant Pathology*, 67, 2: 255–264
- Piškur B. 2010. Kaj se dogaja z jesenom pri nas? - Četrto nadaljevanje. *Gozdarski vestnik*, 68, 5/6: 340–344
- Pliura A., Bakys R., Suchockas V., Marčiulyrienė D., Gustienė A., Verbyla V., et al. 2017. Ash dieback in Lithuania: disease history, research on impact and

- genetic variation in disease resistance, tree breeding and options for forest management. V: Vasaitis R., Enderle R., (ur.). Dieback of European ash (*Fraxinus* spp.) – Consequences and Guidelines for Sustainable Management. Uppsala, Sweden: Swedish University of Agricultural Sciences: 150–166
- Pliura A., Lygis V., Suchockas V., Bartkevicius E. 2011. Performance of Twenty Four European *Fraxinus* excelsior Populations in Three Lithuanian Progeny Trials with a Special Emphasis on Resistance to *Chalara Fraxinea*. *Baltic Forestry*, 17: 17–34
- Queloz V., Grunig C. R., Berndt R., Kowalski T., Sieber T. N., Holdenrieder O. 2011. Cryptic speciation in *Hymenoscyphus albidus*. *Forest Pathology*, 41: 133–142
- Santini A., Ghelardini L., De Pace C., Desprez-Loustau M. L., Capretti P., et al. 2013. Biogeographical patterns and determinants of invasion by forest pathogens in Europe. *New Phytologist*, 197: 238–250
- Schulz B., Haas S., Junker C., Andrée N., Schobert M. 2015. Fungal endophytes are involved in multiple balanced antagonisms. *Current Science*, 109, 1: 39–45
- Schlegel M., Dubach V., von Buol L., Sieber T. N. 2016. Effects of endophytic fungi on the ash dieback pathogen. *FEMS Microbiology Ecology*, 92, 9: 1–8
- Schlegel M., Queloz V., Sieber T. N. 2018. The endophytic mycobiome of European ash and sycamore maple leaves – geographic patterns, host specificity and influence of ash dieback. *Frontiers in Microbiology*, 9: 2345
- Skovsgaard J. P., Wilhelm G. J., Thomsen I. M., Metzler B., Kirisits T., Havrdová L., et al. Silvicultural strategies for *Fraxinus excelsior* in response to dieback caused by *Hymenoscyphus fraxineus*. *Forestry*, 90, 4: 455–472
- Sollars E. S. A., Harper A. L., Kelly L. J., Sambles C. M., Ramirez-Gonzalez R. H., Swarbreck D., et al. 2017. Genome sequence and genetic diversity of European ash trees. *Nature*, 541, 7636: 212–216
- Sønstebo JH, Vivian-Smith A., Adamson K., Drenkhan R., Solheim H., Hietala A. Genome-wide population diversity in *Hymenoscyphus fraxineus* points to an eastern Russian origin of European ash dieback. *bioRxiv* 2017: 154492
- Stener L. G. 2013. Clonal differences in susceptibility to the dieback of *Fraxinus excelsior* in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 28, 3: 205–216
- Wohlmuth A., Essl F., Heinze B. 2018. Genetic analysis of inherited reduced susceptibility of *Fraxinus excelsior* L. seedlings in Austria to ash dieback. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 91, 4: 514–525
- Zhao Y. J., Hosoya T., Baral H. O., Hosaka K., Kakishima M. 2012. *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, the correct name for *Lambertella albida* reported from Japan. *Mycotaxon*, 122: 25–41
- ZGS. 2019a. Timber - Podatkovna zbirka o poseku gozdnega drevja, Zavod za gozdove Slovenije.
- ZGS. 2019b. Podatki o izbranih odpornih jesenih. V: Računalniški program Varstvo gozdov, N. Ogris (ur.). Ljubljana, Gozdarski inštitut Slovenije in Zavod za gozdove Slovenije.