Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky

Morfologická variabilita padlí čekankového (*Golovinomyces cichoracearum*) na zástupcích rodu *Lactuca*

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Bc. Martina Kozumplíková

Studijní program: N1407
Chemie pro víceoborové studium, biologie
Studijní obor: Učitelství biologie a chemie pro střední školy
Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: **doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D.**

Olomouc 2017

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem zadanou diplomovou práci vypracovala samostatně za odborného vedení a podle metodických pokynů vedoucí práce doc. RNDr. Barbory Mieslerové, Ph.D. s použitím citované literatury a konzultací.

V Olomouci dne ……

Martina Kozumplíková

Poděkování

Na tomto místě se patří poděkovat pár řádky všem lidem, kteří mě jakkoliv v mém úsilí podpořili. Těchto pár řádků však jen těžce vyjádří vděk za všechny chvíle a momenty, ve kterých jsem při psaní diplomové práce nebyla odkázána pouze a jen sama na sebe, protože mě psychicky podporovala spousta lidí. Ze všeho nejvíce bych ráda poděkovala své nejopravdovější vedoucí diplomové práce doc. RNDr. Barboře Mieslerové Ph.D., která mi vždy podala pomyslnou pomocnou ruku, motivací a optimismem pevně vedla k cíli, a v neposlední řadě lidským ale stále profesionálním přístupem vždy udala správný směr a postup práce. Nesmírně si vážím veškerých chvil, které mi při své náročné práci nabídla k diskuzím a konzultacím. Ráda bych taktéž poděkovala své nejbližší rodině a přátelům, kteří v mé schopnosti věřili i v časech, kdy já jsem víru sama v sebe ztrácela. Tato práce byla podporována i z grantu Univerzity Palackého v Olomouci IGA PřF- 2017-001, za což také moc děkuji.

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení: Bc. Martina Kozumplíková

Název práce: Morfologická variabilita padlí čekankového (*Golovinomyces cichoracearum*) na zástupcích rodu *Lactuca*

Typ práce: Diplomová

Pracoviště: Katedra botaniky

Vedoucí práce: doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2017

Abstrakt:

Předložená diplomová práce je zaměřena na studium morfologické variability padlí *Golovinomyces cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca.* V práci byla nejprve vypracována literární rešerše shrnující nejaktuálnější informace o čeledi Erysiphaceae a patogenu *Golovinomyces cichoracearum*. Morfologické charakteristiky 26 izolátů padlí na herbarizovaných položkách hostitelských rostlin, které pocházely z nejrůznějších částí světa, byly zkoumány mikroskopickým studiem, zejména Shinovou metodou. V celém souboru vzorků pak byla na základě statistických analýz v šesti morfologických charakteristikách anamorfního stádia *G. cichoracearum* prokázána variabilita. Izolátem s nejvíce odlišnými výsledky bylo vyhodnoceno padlí *G. cichoracearum* na *Lactuca serriola* f. *integrifolia* pocházející z Gruzie. Morfologické charakteristiky jednotlivých položek padlí byly srovnávány na různých hostitelských rostlinách, ale taktéž i napříč geografickým původem vzorků. Vzorky vykazovaly vysokou míru variability, a mezi těmito faktory nebyla nalezena přímá souvislost, kterou by však mohly objasnit podrobnější analýzy.

Klíčová slova: padlí, *Golovinomyces cichoracearum*, morfologická variabilita, rod *Lactuca,* konidiofor, konidie, hostitelský okruh, geografický výskyt

Počet stran: **111**

Počet příloh: **1**

Jazyk: **český**

BIBLIOGRAFICAL IDENTIFICATION

Autor´s first name and Surname: Bc. Martina Kozumplíková
Title: Morfological variability of lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum)* on the representatives of genus *Lactuca*
Type of thesis: Master thesis
Department: Department of Botany
Supervisor: doc. RNDr. Barbora Mieslerová Ph.D.
The year of presentation: 2017

Abstract:

This diploma thesis is focused on the study of morphological variability of powdery mildew *Golovinomyces cichoracearum* on the representatives of genus *Lactuca*. First of all, there was made a literature review summarizing the most recent information about the family Erysiphaceae and pathogen *Golovinomyces cichoracearum*. Morphological characteristics of 26 powdery mildews isolates on herbarised samples of host plants that originated from various parts of the world were examined by microscopic study, particularly by Shin method. Based on statistical analyses, there was demonstrated a variability in six morphological characteristics of anamorphic state of *G. cichoracearum* in all samples. The most different results were found on *G. cichoracearum* on *Lactuca serriola* f. *integrifolia* from Georgia. The morphological characteristics of the powdery mildew samples were compared on the different host plants but also even across geographical origin of samples. The samples showed a high degree of variability between these factors, however there is no causal relationship, which could be clarified by the detailed analysis.

Key words: powdery mildew, *Golovinomyces cichoracearum*, morphological variability, genus *Lactuca*, conidiophore, conidia, host range, geographical distribution

Number of pages: 111

Number of appendices: 1

Language: czech

Obsah:

1. ÚVOD 8
2. CÍLE PRÁCE 9
3. LITERÁRNÍ PŘEHLED 10
   - 3.1. Charakteristika čeledi Erysiphaceae 10
     - 3.1.1. Taxonomie 11
       - 3.1.1.1. Historie taxonomie 11
       - 3.1.1.2. Přehled aktualizované klasifikace 13
     - 3.1.2. Životní cyklus čeledi Erysiphaceae 14
       - 3.1.2.1. Infekce 16
     - 3.1.3. Morfologická charakteristika 16
       - 3.1.3.1. Morfologická charakteristika anamorfního stádia 17
         - 3.1.3.1.1. Mycelium 17
         - 3.1.3.1.2. Hyfy 18
         - 3.1.3.1.3. Apresoria a haustoria 19
         - 3.1.3.1.4. Konidiofory 20
         - 3.1.3.1.5. Variabilita konidioforů 21
         - 3.1.3.1.6. Konidie 22
           - 3.1.3.1.6.1. Klíčení konidií 24
       - 3.1.3.2. Morfologická charakteristika teleomorfního stádia 26
         - 3.1.3.2.1. Askokarp 26
         - 3.1.3.2.2. Anatomie chasmothecia 27
         - 3.1.3.2.3. Přívěsky chasmothecia 28
         - 3.1.3.2.4. Vřecka 29
         - 3.1.3.2.5. Askospory 30
     - 3.1.4. Geografické rozšíření padlí 31
   - 3.2. Charakteristika patogena *Golovinomyces cichoracecearum* 34
     - 3.2.1. Taxonomie a evoluční vztahy 34
     - 3.2.2. Morfologická charakteristika patogenu 35
       - 3.2.2.1. Stádium anamorfy 35
       - 3.2.2.2. Stádium teleomorfy 36

3.2.3. Příznaky infekce 37
3.2.4. Životní cyklus 38
3.2.5. Epidemiologie a šíření patogena 38
3.2.6. Účinky vnějšího prostředí na rozvoj patogena 39
3.2.7. Hostitelské spektrum 40
3.2.8. Geografická distribuce a výskyt patogena na *Lactuca* spp. 43
3.2.9. Variabilita interakce *Lactuca* spp. a *Golovinomyces cichoracearum* 44
3.2.10. Vývoj *Golovinomyces cichoracearum* a obranné mechanismy rodu *Lactuca* 47
3.2.11. Ochrana vůči *Golovinomyces cichoracearum* 48
4. MATERIÁL A METODY 50
4.1. Rostlinný materiál infikovaný padlím 50
4.2. Mikroskopické studium 53
4.3. Statistické zpracování 55
5. VÝSLEDKY 56
5.1. Morfologická variabilita nepohlavních stádií *Golovinomyces cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca* 56
5.1.1. Délka konidií 56
5.1.2. Šířka konidií 61
5.1.3. Shape-index 66
5.1.4. Délka konidioforu 71
5.1.5. Délka bazální buňky konidioforu 76
5.1.6. Počet distálních buněk 81
5.2. Shrnutí dat ze všech získaných morfologických charakteristik vzorků *Golovinomyces cichoracearum* 86
5.3. Jiný patogenní systém v rostlinném materiálu rodu *Lactuca* 89
6. DISKUZE 91
7. DIDAKTICKÁ ČÁST 98
8. ZÁVĚR 100
9. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY 101
10. SEZNAM OBRÁZKŮ 108
11. SEZNAM TABULEK 109
12. SEZNAM GRAFŮ 110
13. PŘÍLOHA 1 111

1. ÚVOD

Předmětem této diplomové práce bylo studium morfologické variability *Golovinomyces cichoracearum* na vybraných zástupcích rodu *Lactuca*.

Golovinomyces cichoracearum je patogenní houbou řádu Erysiphales a čeledi Erysiphaceae. Padlí čeledi Erysiphaceae přitahují pozornost botaniků a mykologů už přes dvě století. V důsledku enormního nárustu informací v posledních letech, prošla taxonomie padlí výraznými změnami a aktualizací. Studiemi morfologických charakteristik pohlavního a nepohlávního stádia padlí bylo zavedeno množství nových druhů, které byly dříve považovány za pouhé variety druhů. Tato skutečnost změnila pojetí celé čeledi Erysiphaceae.

Padlí *Golovinomyces cichoracearum* je obligátním a vysoce specializovaným parazitem s kosmopolitním rozšířením. V pojetí sensu stricto se jedná o patogen s hostitelským okruhem vymezeným na čeleď Asteraceae a podčeleď Cichorioideae. Na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca* je původcem fytopatologických změn – zejména tvorbou bílých až šedavých povlaků mycelia na semenáčcích, listech a stoncích, kterými rostlinu oslabuje. Malformacemi na kulturních plodinách (salát, endivie) může ovlivnit jejich kvalitu a znamenat i ekonomické ztráty pro pěstitele. Jelikož stále existuje omezené množství znalostí o interakci salátu a tohoto patogena, směřují současné studie k získání detailnějších informací, které by napomohly k odhalení genetického mechanismu rezistence a tím i k nalezení jejich efektivnějších zdrojů vůči *G. cichoracearum.*

2. CÍLE PRÁCE

Cílem této diplomové práce bylo v první řadě zpracovat literární přehled, skládající se ze dvou dílčích částí. První část práce se zabývá charakteristikou čeledi Erysiphaceae, druhá část charakterizuje padlí *Golovinomyces cichoracearum.*

Cílem experimentální části práce byla příprava vzorků a mikroskopické studium *Golovinomyces cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca*. V této části bylo zpracováno 26 herbarizovaných položek padlí na různých hostitelských rostlinách rodu *Lactuca* a byla pro ně vytvořena morfologická charakteristika nepohlavního stádia. Vzorky byly ve svých znacích následně statisticky porovnávány. Součástí této části byla i diskuze získaných dat.

3. LITERÁRNÍ PŘEHLED

3.1. Charakteristika čeledi Erysiphaceae

Erysiphaceae (padlí) je název pro čeleď hub, která spadá v taxonomickém systému pod oddělení Ascomycota (vřeckovýtrusé houby). Jedná se o nejpočetnější oddělení říše hub, soustřeďující více než 64 000 druhů. Určujícím rysem této skupiny je přítomnost vřecka (ascus). Tento termín pochází z řeckého ascos, a znamená doslova pytel, či měch. Jedná se o mikroskopickou strukturu, v níž vznikají nepohyblivé spory- askospory (Ravichandra, 2013). Jako padlí se označuje skupina hub náležící právě do řádu Erysiphales (Braun a Cook, 2012).

Podle nejaktuálnějšího členění je padlí nadále řazeno do pododdělení Pezizomycotina, do nějž spadají jak makroskopické, tak i mikroskopické třídy hub. Jedná se o největší pododdělení vřeckovýtrusých hub, který až na rod *Neolecta* vytváří askokarpy (Cavalier–Smith, 1998).

Čeleď Erysiphaceae spadá taxonomicky do řádu Erysiphales. Řád Erysiphales je jasně definovanou monofyletickou skupinou obligátních biotrofických ektoparazitů rostlin, z čehož vyplývá, že zástupci tohoto řádu nemůžou být uchováváni v axenické kultuře (Webster, 1980). V současné době je podle Brauna klasifikováno až 850 druhů hub řádu Erysiphales (Braun a Cook, 2012).

Symptomem myceliární kolonizace jsou malformace na listech, stoncích (i plodech), jež se projevují sníženou vitalitou hostitelské rostliny (Braun, 1995). Většina těchto parazitů vytváří na povrchu listů kvetoucích rostlin lokalizované bílé kolonie tak, aniž by (alespoň zpočátku) ovlivnily vitalitu hostitelského druhu. Existují však i zástupci (například rod *Podosphaera*) mající na svého hostitele mnohem ničivější vliv. I když je většina zástupců padlí vysoce specializována na hostitelskou rostlinu, příznivé klima způsobí, že celá řada různých druhů se může vyskytovat současně. Zvláště v teplém a suchém období pozdního léta se mohou široce rozšířit po rostlinných porostech a způsobit následné ekonomické ztáty (Alexopolous et al., 2004).

V nedávné minulosti prošla taxonomie padlí rozsáhlou aktualizací na základě dat ze sekvenování DNA. Dříve byla identifikace druhů založena zejména na pohlavní (teleomorfní) fázi rozmnožování a morfologii chasmothecií a jejich apendixů. Pro identifikaci nových druhů padlí je dnes však vyžadována analýza charakteristických znaků i nepohlavní (anamorfní) fáze rozmnožování (Ravichandra, 2013).

Jednoduché zařazení čeledi Erysiphaceae do taxonomického systému zobrazuje *Tabulka 1*.

Tabulka 1: Taxonomické zařazení čeledi Erysiphaceae (Braun a Cook, 2012)

Soustava	Vitae
Doména	Eukaryota
Nadříše	Unikonta
Soustava	Opisthokonta
Říše	Fungi
Oddělení	Ascomycota
Pododdělení	Pezizomycotina
Třída	Leotiomycetes
Podtřída	Leotiomycetidae
Řád	Erysiphales
Čeleď	Erysiphaceae

3.1.1. Taxonomie

3.1.1.1. Historie taxonomie

Prvním binomicky pojmenovaným druhem padlí byl podle Linnaeuse (1753 in Braun a Cook 2012) druh *Mucor erysiphe*, dnes již známý jako *Phyllactinia guttata*. V následujících téměř sto letech se v bádání a pozorování druhů padlí odrazila zejména technická omezení mikroskopického výzkumu. Mezitím v roce 1815 sjednotil Fries všechna padlí pod binomický název *Erysiphe varium*, avšak o 14 let později rozlišil již 16 druhů (1829 in Braun a Cook, 2012). Při studiích se opíral o první publikace zabývající se popisem rozmanitých druhů padlí autorů de Candollea (1815), Schlechtendala (1819) a Wallrotha (1819 in Braun and Cook, 2012).

V počátcích studia řádu Erysiphales v roce 1829 Fries přiřadil tuto skupinu hub ještě k taxonu Perisporieae (in Braun a Cook, 2012). Milníkem pro moderní taxonomii této skupiny hub se stal rok 1851, kdy Leveillé (1851) představuje novou základní klasifikaci založenou na počtu vřecek a stavbě askokarpu s apendixy, v níž opomíjí důležitost přítomnosti anamorfních stádií (in Braun a Cook, 2012).

První oficiální zavedení čeledi Erysiphaceae se datuje do roku 1861 bratry Tulasne, kteří souběžně poukázali na možné souvislosti mezi anamorfním a teleomorfním stádiem, což později objasnil de Bary (1863, 1870 in Braun a Cook, 2012). Pozdější autoři také v souladu s objevy apresorií a haustorií na myceliu poukázali na jejich důležitost při morfologické

determinaci druhů. Lindau (1897 in Braun a Cook, 2012) začlenil čeleď Erysiphaceae vedle čeledí Perisporiaceae a Microthyriaceae do řádu Perisporiales, v němž se vyskytovali zástupci s povrchovým myceliem a plodnicemi, postrádající ostioly a schopnost zavírání vřecka. Proto Gwynne-Vaughan a Barnes v roce 1927 provedli změnu názvu řádu Perisporiales na Erysiphales a o devět let později pak ze stejného důvodu přejmenoval Bessey (1935) třídu Perisporiaceae na Meliolaceae (in Braun a Cook, 2012).

Rok po prvním návrhu na rozčlenění čeledi Erysiphaceae o podčeleď Phyllactinioideae v práci Palla (1899), publikuje Salmon (Salmon, 1900) monografii o řádu Erysiphales, zahrnující informace o 6 rodech, 49 druzích a 11 poddruzích. Tento koncept, který neobsáhl biologickou specializaci a taxonomickou hodnotu anamorfních stádií, byl výhradně založen jen na morfologických znacích askokarpů (in Braun and Cook, 2012).

Avšak Neger (1901, 1902 in Braun a Cook, 2012) svými inokulačními experimenty, zabývajícími se výzkumy klíčení konidií a anatomií askokarpů, zpochybnil validitu navrhované taxonomie čeledi Erysiphaceae dle Salmona (1900), čemuž nasvědčují i současné výzkumy morfologie a fylogeneze. Tyto výsledky potvrzují Negerovy (1901, 1902) názory, že druhy padlí nejsou všeobecně polyfágní a také, že anamorfní stádia poskytují velmi důležité taxonomické charakteristiky (in Braun a Cook, 2012).

První pokusy o sumarizaci všech do té doby známých zástupců čeledi Erysiphaceae provedl Jaczewski (1927), který rozčlenil obrovské množství druhů do početných forem pro každý hostitelský druh. Rozlišil 9 rodů a navrhl jednoduchou systematiku dané skupiny. Blumer (1933, 1967) ve své obsáhlé publikaci o evropských druzích padlí předložil však ještě užší koncept, který silně ovlivnil následující vývoj taxonomie této skupiny hub. Později Braun (1987), který se přikláněl k tomuto užšímu konceptu, vydal obsáhlou publikaci o řádu Erysiphales, v níž přepracoval klasifikaci čeledi Erysiphaceae, která se pak nadále zdokonalila v evropských publikacích (in Braun a Cook, 2012).

Lutrell (1951) v publikaci, která zahrnovala komplexní diskuzi o taxonomii čeledi Erysiphaceae, navrhl tuto čeleď jako jednu ze dvou čeledí řádu Erysiphales vedle čeledi Meliolaceae. Mezi Lindaovým a Lutrellovým systémem byly patrné dva možné způsoby taxonomického zařazení řádu, kterému Lutrell (1951) přiřadil název Perisporiales, a Braun (1987, 1995) Erysiphales. Mnoho pozdějších autorů, jako byl například Yarwood (1978) či Webster (1983), inklinovalo k Lutrellovi, což znamenalo redukci řádu Erysiphales na jednu čeleď s názvem Erysiphaceae. Tato redukce je dnes široce uznávaná (in Braun a Cook, 2012)

S přihlédnutím k dřívějším konceptům, vydal Braun (1987) publikaci, která byla komplexním studiem a světovou monografií řádu Erysiphales, a která pojednávala a

přepracovávala klasifikaci čeledi Erysiphaceae. V této monografii Braun navrhl členění skupiny do podčeledí, tribů a rodů, což zpochybnil ve svých pracích Heluta (1988) se svým návrhem o rozdělení této čeledi na 3 menší čeledi (in Braun a Cook, 2012). Tento systém byl však zamítnut, a výsledky molekulárních studií, SEM mikroskopií konidií a morfologií klíčních vláken potvrdili Braunův návrh klasifikace (Braun, 1995).

3.1.1.2. Přehled aktualizované klasifikace

Dříve se za podstatné pro determinaci dle Levillého (1851) považovalo studium teleomorfního stádia, avšak nový systém klasifikace je založen spíše na charakteristice stádia anamorfního, které bylo dříve opomíjeno (in Braun a Cook, 2012). Rozčlenění čeledi Erysiphaceae do pěti tribů bylo potvrzeno zejména molekulárními analýzami (Takamatsu, 2004).

Erysiphaceae Tul. & C. Tul.

1. Tribus Erysipheae
[jeden rod: ***Erysiphe* emend.** (obsahuje původní rody *Bulbomicrosphaera, Bulbouncinula, Furcouncinula, Medusosphaera, Microsphaera, Setoerysiphe, Typhulochaeta, Uncinula, Uncinuliella*)].
Odpovídá anamorfnímu rodu *Oidium* subg. *Pseudooidium*.

2. Tribus Golovinomyceteae (U. Braun) U. Braun & S. Takam. (Braun & Takamatsu, 2000)
1. Subtribus Neoerysiphinae (U. Braun) U. Braun & S. Takam. (Braun & Takamatsu, 2000) [jeden rod: ***Neoerysiphe***].
Odpovídá anamorfnímu rodu *Oidium* subg. *Striatoidum.*

2. Subtribus Golovinomycetinae
[jeden rod: ***Golovinomyces***].
Odpovídá anamorfnímu rodu *Oidium* subg. *Reticuloidum.*

3. Subtribus Arthrocladiellinae (R.T.A. Cook et al.) U. Braun & S. Takam. (Braun a Takamatsu, 2000)
[jeden rod: ***Arthrocladiella***].
Odpovídá anamorfnímu rodu *Oidium* subg. *Graciloidium.*

3. Tribus Cystotheceae (Katumoto) U. Braun (Braun, 1987)
1. Subtribus Cystothecinae
[dva rody: ***Cystotheca***, ***Podosphaera* emend**. včetně *Sphaerotheca*].
Odpovídá anamorfnímu rodu *Oidium* subg. *Fibroidium* (rod *Podosphaera*), *Oidium* subg. *Setoidium* (rod *Cystotheca*).

2. Subtribus Sawadaeinae (U. Braun) U. Braun & S. Takam. (Braun & Takamatsu, 2000)
[jeden rod: ***Sawadaea***].
Odpovídá anamorfnímu druhu *Oidium* subg. *Octagoidium.*

4. Tribus Phyllactinieae (Palla) R.T.A. Cook et al. (in Braun, 1999)
[čtyři rody: ***Leveillula***, ***Phyllactinia, Pleochaeta, Queirozia].***
Odpovídá anamorfnímu rodu *Oidiopsis* (rod *Leveillula*), rodu *Ovulariopsis* (rod *Phyllactinia*), rodu *Streptopodium* (rod *Pleochaeta*), *Streptopodium* – jako *Queirozia.*

5. Tribus Blumerieae R.T.A. Cook et al. (Cook et al., 1997)
[jeden rod: ***Blumeria***].
Odpovídá anamorfnímu rodu *Oidium* subg. *Oidium.*

6. Tribus Unnamed [zahrnujici anamorfni rod *Oidium* subgen. *Microidium* (To-anun et al., 2005 in Braun a Cook, 2012).

Pro vědecké účely jsou současně využívány morfologické znaky, které dříve byly opomíjeny. Jedná se o polohu konidioforů na mateřské buňce (Shin a Zheng, 1998 in Braun a Cook, 2012), odlišné schopnosti tvorby konidií (Shin a La, 1993 in Braun a Cook, 2012), velikost a tvar penicillátních buněk v horní polovině chasmothecia u rodu *Phyllactinia* (Shin a Lee, 2002 in Braun a Cook, 2012), rozdíly ve velikosti a struktuře terminalnich okulů (Braun et al., 2002), rozdíly v povrchovych strukturách konidií sledovaných pomoci SEM (Cook et al., 1997), ale i detaily ve způsobech klíčení konidií (Cook a Braun, 2009).

Při identifikaci a zařazování nových druhů se čím dál více přihlíží k molekulárním analýzám, které pomáhají taktéž přiřadit anamorfní stádia ke svým teleomorfním fázím vývoje, ale také původně identické druhy rozlišuje na druhy zcela nové. Můžeme tedy předpokládat, že zjištěný počet druhů není počtem konečným (Glawe, 2008).

3.1.2. Životní cyklus čeledi Erysiphaceae

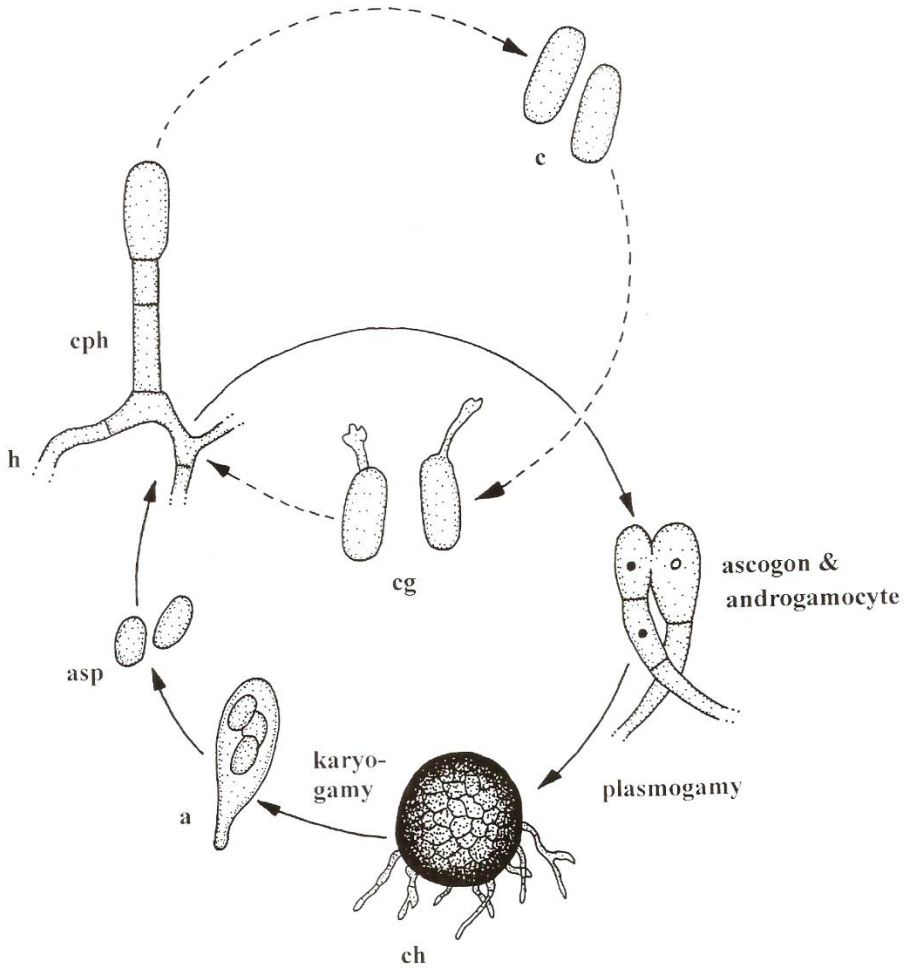
Parazitický způsob života se u celého řádu padlí vyskytuje zejména u krytosemenných dvouděložných rostlin, zasaženy jsou však i hospodářsky významné druhy jednoděložných rostlin. Hostitelský okruh je striktně omezen na krytosemenné rostliny, z čehož vyplývá, že nahosemenné rostliny nebývají nikdy infikovány (Takamatsu, 2004). Vývoj a vztah padlí k infikované rostlině zkoumal například Hirata (1976), který druhy padlí rozčlenil podle toho, zda napadají stromovou, či bylinnou vegetaci. Předpokládal totiž, že původně byli padlí sice parazité bylin ale později expandovali i do stromového patra (Takamatsu, 2004).

Životní cyklus hostitele je silně propojen a závislý na životním cyklu zástupců řádu Erysiphales (Glawe, 2008).

Životní cyklus a vývoj zástupců čeledi Erysiphaceae je řízen pohlavním a nepohlavním rozmnožováním. Nepohlavnímu rozmnožování je přiřazován termín anamorfní stádium,

kdežto pro pohlavní rozmnožování termín teleomorfní stádium. Pro druhy, žijící v našich podmínkách je typický plně vyvinutý cyklus, který zahrnuje střídání obou fází rozmnožování. Nejprve dochází ve vegetačním období k vývoji anamorfního stádia, pomocí něhož jsou produkovány konidie, které pro hostitele znamenají počátek infekce. Konec vegetačního období je spojen s počátkem tvorby teleomorfního stádia na myceliu, při němž dochází ke tvorbě chasmothecií, které uvnitř skrývají vřecka s askosporami schopnými iniciovat další infekci (Glawe, 2008).

Na obrázku 1 je zobrazen životní cyklus zástupce *Blumeria graminis*. Jedná se o druh napadající nejčastěji obiloviny, a proto je volen jako modelový organismus pro popis životního cyklu padlí (Braun et al., 2002).



Obrázek 1: Životní cyklus padlí: a = vřecko, asp = askospory, c = konidie, cg = konidie s klíčními vlákny, ch = chasmothecium, cph = konidiofory, h = hyfa (Braun a Cook, 2012).

3.1.2.1. Infekce

Podnětem pro vyvolání infekce je vždy moment, při němž konidie či askospora dopadne na povrch hostitelské rostliny, kde dojde pomocí kutináz a esteráz velice rychle (může i do 60 sekund) k jejich uchycení. Následuje proces klíčení, prodlužování klíční hyfy a produkce apresoria. Tyto krátké boční výrustky jsou vytvořeny asi 10 hodin po počátku infekce. K infekci dochází pomocí penetračních hrotů, které jsou vytvářeny z apresorií. Prostřednictvím turgoru a částečně i enzymové aktivity totiž dojde k jejich proniknutí do hostitelských buněk. Parazitující organismus je pak vyživován pomocí haustorií, která jsou tvořena ze zvětšujícího se infekčního vlákna uvnitř buňky hostitele po jeho průniku buněčnou stěnou a cytoplazmatickou membránou (Glawe, 2008).

Parazitující organismus je proti ochranným hostitelským mechanismům chráněn extrahaustoriální matrix, která obklopuje haustorium. Úzký parazitický vztah je detekovatelný právě díky přenosu živin a reakcím hostitelské rostliny (Glawe, 2008).

Po průniku do hostitelské rostliny se hyfy postupně prodlužují a větví, čímž vytváří kruhovité kolonie. Podle zbarvení hyf můžeme posuzovat jejich zralost. Nezralé, mladé hyfy jsou totiž průhledné až bělavé, a postupem času mění svoji barvu do červených, hnědých až šedých odstínů (Braun et al., 2002).

Pro některé druhy jsou typické dokonce diferencované sekundární hyfy. Existence asimilačních (somatických) hyf u druhů predikuje vznik reprodukčních orgánů (konidiofory, chasmothecia). Na konidioforech, které vznikají z vegetačních hyf, se vytváří konidie, z nichž se poté vytváří klíční vlákno a cyklus nepohlavního rozmnožování se opakuje (Glawe, 2008).

V následujícím textu je uvedena podrobná morfologická charakteristika anamorfního a teleomorfního stádia, které jsou velmi důležitými aspekty pro splnění účelu této diplomové práce.

3.1.3. Morfologická charakteristika

Narozdíl od dřívějšího všeobecného přesvědčení existuje bohatá škála morfologických charakteristik pro padlí i v jejich anamorfním (asexuálním) stádiu. Protože se dříve předpokládalo, že padlí nemohou být rozlišena podle apresorií, haustorií, konidioforů, konidií, fibrosinových tělísek a klíčních vláken konidií, jejich morfologie upoutala jen málo pozornosti, a několik starších publikací proto upadlo v zapomnění. Existuje jen několik

druhů, k jejichž identifikaci postačí jen analýza teleomorfního (sexuálního) stádia či jedna charakteristika anamorfního stádia, naopak, mnoho druhů je určováno pomocí kombinace několika charakteristik. Důležitými determinačními znaky jsou například mycelium, tvorba jednotlivých konidií nebo jejich výskyt v řetízcích, přítomnost nebo absence fibrosinových tělísek. Dále jsou to také apresoria, velikost a tvar konidií, a v neposlední řadě pozice a typ klíčních vláken konidií (Boesewinkel, 1980). Vztah mezi anamorfním a telomorfním stádiem byl poprvé zaznamenán bratry Tulasne a Tulasne (1861).

3.1.3.1. Morfologická charakteristika anamorfního stádia

Výzkum taxonomie padlí na základě anamorfních stádií se vyvíjel zcela nezávisle od studií teleomorfního stádia. Existuje jen málo dřívějších popisů a ilustrací anamorfních stádií, příkladem může být *Acrosporium monilionides*, dnes už determinované jako anamorfní stádium *Blumeria graminis* (Nees von Esenback, 1817 in Braun a Cook, 2012). Prvním autorem, který si uvědomil důležitou úlohu anamorfních struktur (konidioforů) pro taxonomii byl pravděpodobně Fresenius (1852 in Braun a Cook, 2012).

3.1.3.1.1. Mycelium

Mycelium padlí je až na výjimky v rodech *Leveillula, Phyllactinia, Pleochaeta, Queirozia* a jednoho zástupce *Cystothec*a zcela epifytické. Právě v rodech jako *Phyllactinia* a *Pleochaeta* se setkáváme s tzv. hemiendofytickým myceliem. Pokud u těchto rodů dojde k proniknutí povrchových hyf přes stomata do listu, vytvoří se vnitřní mycelium. Narušení epidermis, nebo také vliv teploty, může mít u některých druhů (např. *Erysiphe* emend.) za následek penetraci vnějšího mycelia do listu. U padlí se setkáváme jak s primárním, tak i se sekundárním myceliem (Braun a Cook, 2012).

Primární, tenkostěnné mycelium u zástupců čeledi Erysiphaceae je charakteristické přítomností sept a hyalinní strukturou. Většina zástupců této čeledi si po dobu vegetačního období zachovává pouze bílou barvu. Zbarvení primárního mycelia může někdy přecházet také do žlutého či šedého odstínu. Se postupujícím stářím se u některých taxonů, jako např. *Podosphaera* (*Podosphaera fusca, Podosphaera aphanis* aj.) setkáváme až s hnědým zabarvením primárního mycelia, které je však jinak velmi vzácné (Braun a Cook, 2012).

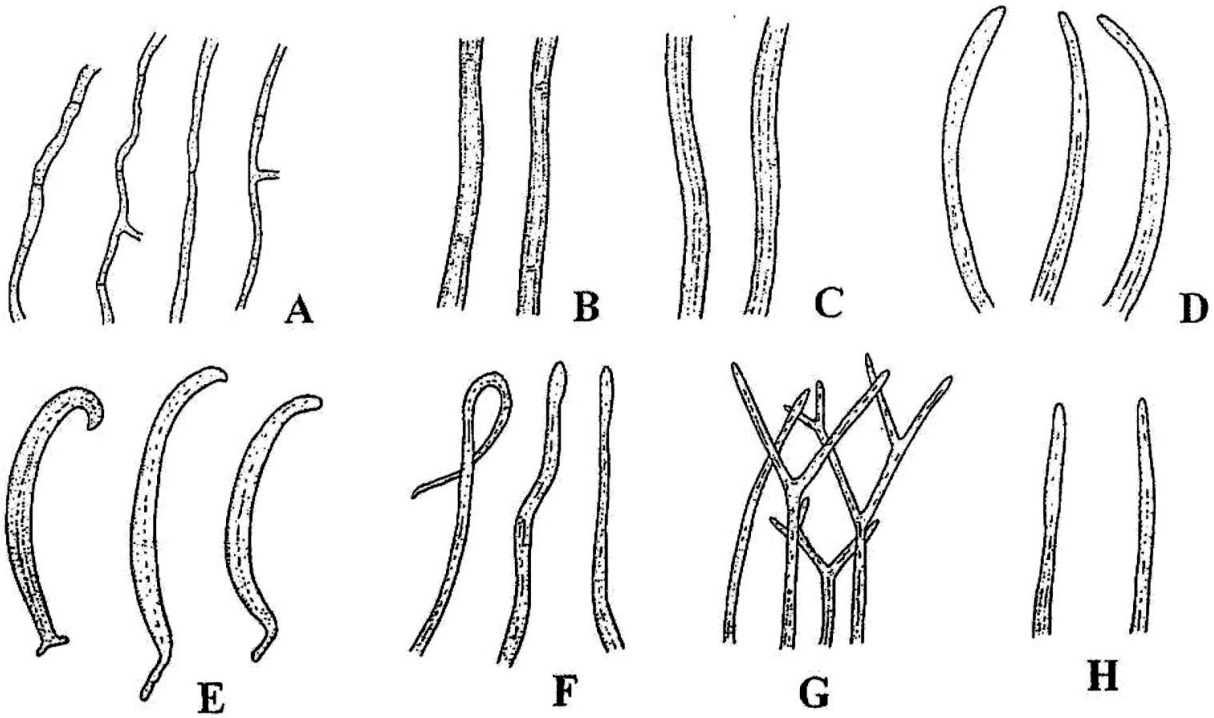
U některých druhů se můžeme setkat s více či méně pigmentovaným sekundárním silnostěnným myceliem. Příkladem může být *Blumeria* s šedým zabarvením mycelia, majícím

srpovité vousky. Sporadicky se však můžeme setkat i s okrovým či červeným nádechem barvy mycelia (Braun a Cook, 2012).

3.1.3.1.2. Hyfy

Hyfy, vytvářející primární mycelium, jsou jednojaderné a vakuolizované. Buňky hyf mají různé proporce, které se pohybují v intervalech od 2-10 µm pro šířku, a 20-150 µm pro délku hyfy. Jejich buněčné stěny se zdají být uniformní s buněčnými stěnami konidií, avšak pomocí elektronového mikroskopu TEM byly na povrchu konidií determinovány navíc i určité struktury (Plumb a Turner 1972, Mims et al. 1995 in Braun a Cook, 2012).

Rozmanitost je patrná i ve tvaru, který může být rovný, zvlněný, či dokonce vytvářet uzly. Jejich větvení je téměř pravoúhlé. U většiny druhů se setkáváme s hyfami na různém stupni přechodu mezi primárním pigmentovaným myceliem a silnostěnným sekundárním myceliem (Braun a Cook, 2012). Níže uvedený obrázek 2 ilustruje typy hyf u primárního a sekundárního mycelia.



Obrázek 2: Typy hyf: **A** - primární mycelium, **B**-**H** - přetrvávající sekundární mycelium, **B** - *Podosphaera mors-uvae*, **C** - *P. euphorbiae*, **D** - *Blumeria graminis*, **E** - *Cystotheca wrightii*, **F** - *Cystotheca lanestris*, **G** - *Querozia turbinata*, **H** – *Cystotheca tjibodensis* (Braun a Cook, 2012)

3.1.3.1.3 Apresoria a haustoria

Laločnaté výrustky hyf, produkující struktury, jež poutají mycelium k povrchu hostitele, se nazývají apresoria. Jedná se o části hyf, které zahajují tvorbu haustorií. Mohou být situovány i na končících vláknech konidií, avšak jako takové se liší svým tvarem. Typy tvarů apresorií ukazuje obrázek 3. Dle Brauna a Cooka (2012) jsou apresoria determinována a dělena dle tvaru do následujících kategorií:

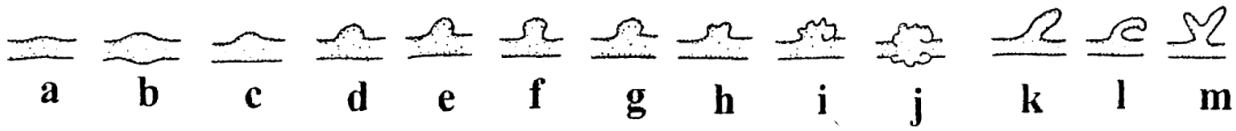
a) apresoria zřetelná, bradavkovitá: absence laloků, zoubkovaný povrch, výskyt u čeledi Erysiphaceae a jejich rodů, např. *Golovinomyces, Podosphaera, Arthrocladiella*

b) apresoria zřetelná, laločnatá: proměnlivý tvar i pravidelnost laloků, variabilita v počtu laloků, známé jsou i přechody. Výskyt u *Erysiphe* emend. (včetně bývalých rodů *Microsphaera, Uncinula*), *Neoerysiphe (Erysiphe* sect. *Galeopsidis),* občas taktéž u *Golovinomyces cichoracearum* a *Caespithotheca*

c) apresoria zřetelná, větvená, korálovitá: determinována pouze u rodu *Leveillula*

d) apresoria zřetelná zahnutá či protáhlá, přísavkovitá: speciální typ známý u některých druhů rodu *Phyllactinia*

e) apresoria nezřetelná: hyfy rozšířené, výskyt na různých druzích rodu *Podosphaera*, např. *P. epilobii, P. fugax*



Obrázek 3: Typy apresorií, a – nezřetelné, b a c – lehce bradavkovité, d až f – bradavkovité, g – bradavkovité se zoubkovaným povrchem, h – lehce laločnaté, i – laločnaté, j – laločnaté v protilehlých párech, k – prodloužené, l – prodloužené zahnuté, m – vidličnaté (Braun a Cook, 2012)

Orgány, jež zajišťují houbě výživu, se nazývají haustoria. Poprvé byla jejich přítomnost detekována de Barym (1870) a široce zkoumána Smithem (1900). Jedná se o speciální struktury, které se u ektofytických zástupců padlí vytváří ze středové oblasti myceliálního apresoria. Hyfy, jež jsou umístněny na spodní straně apresoria narušují epidermální buňku ve dvou krocích. První fází je enzymatické narušení kutikuly a buněčné stěny, což je v další fázi následováno samotným mechanickým průnikem. Haustorium se poté formuje v epidermální povrchové buňce, ale i v buňkách lokalizovaných v hlubších vrstvách, narozdíl od haustorií u endofytických padlí. U těchto zástupců haustoria vyrůstají jen ve vnitřních vrstvách jako je mezofyl nebo palisádový parenchym (Braun a Cook, 2012).

Výzkumy prováděné pomocí TEM ukázaly, že všechna haustoria vykazují více či méně laločnatou strukturu, zatímco u tribu *Phyllactinieae* jsou u většiny druhů spíše kulovitá či hruškovitá. Existují však i jedinečná rozvětvená haustoria, která mají prstovitý charakter, jako je tomu například u druhu *Blumeria graminis* (Braun a Cook, 2012).

3.1.3.1.4. Konidiofory

Jedná se o struktury nepohlavního anamorfního stádia, jejíž speciální tzv. konidiogenní buňky jsou zodpovědné za tvorbu spor, kterými se padlí rozšiřují v prostředí (Braun et al., 2002). Konidiofory druhů padlí jsou reprodukční struktury vyrůstající z povrchových hyf, avšak u anamorfy rodu *Leveillula* vznikají průnikem hyfy přes stomata (Braun a Cook, 2012).

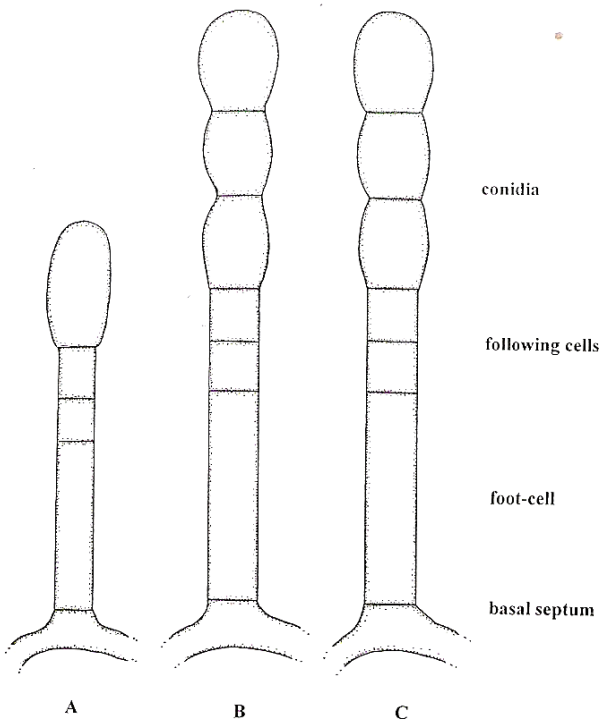
Občas se konidiofory mohou vytvářet prostřednictvím mikrocyklické konidiogeneze, což je proces okamžité tvorby konidioforu skrze klíčící konidii. Tento způsob poprvé zaznamenal Kiss et.al. (2008) u *Oidium longipes*. Pozorování byla učiněna taktéž například i u *Golovinomyces cichoracearum* (Braun a Cook, 2012).

Prvním krokem při konidiogenezi je prodloužení bazální buňky. Následně dochází k jejímu rozdělení na svrchní část, vytvářející distální buňky a spodní, prodlouženou část, které zůstává generativní funkce. Proces se může opakovat, což znamená, že počet distálních buněk může vzrůstat. Konidiofor se tedy skládá z bazální buňky, která je následována několika distálními buňkami, včetně buňky generativní (Braun a Cook, 2012).

Počet distálních buněk je však proměnlivý, zpravidla se vyskytuje jedna až tři distální buňky, existují však případy, kde se nachází těchto buněk více, ale taktéž i žádné (Glawe, 2008).

3.1.3.1.5. Variabilita konidioforů

Rozeznáváme dva hlavní typy konidioforů, a sice typ *Pseudoidium* a typ *Euoidium*, jež je v současné terminologii nahrazováno pojmem catenescentní. Liší se ve způsobu dozrávání konidií. Zatímco u typu *Pseudoidium* konidie dozrávají jednotlivě, u druhého typu konidioforů koncové konidie zůstavají společně, a to tak že nejdistálnější buňka je ta nejstarší (Braun a Cook, 2012). Hlavní typy konidioforů, včetně jejich popsaných dílčích částí jsou zobrazeny na obrázku 4.

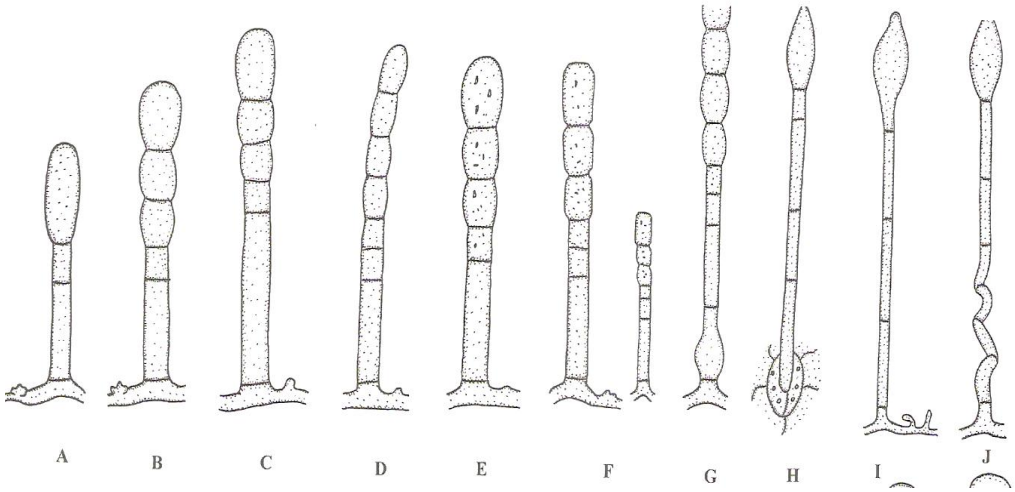


Obrázek 4: Typy konidioforů a jejich popis: A- konidie tvořeny jednotlivě (typ *Pseudoidium*), B- konidie catenescentní (typ *Euoidium*)-(koncové linie zvlněné), C- konidie catenescentní (typ *Euoidium*)-(koncové linie zoubkované) (Braun a Cook, 2012)

Mezi jednotlivými druhy padlí jsou znatelné rozdíly. Koncové linie vykazují u *Golovinomyces* či *Cystotheca* zvlněný charakter, oproti druhům např. *Podosphaera* emend., *Arthrocladiella* a *Sawadaea*, kde jsou koncové linie spíše zoubkované. Obojí charakteristika se vztahuje k tvaru jednotlivých konidií (Braun a Cook, 2012).

K identifikaci slouží i jiné typické rysy konidioforů. Distální buňky (following cells) mohou být buď stejnoměrné s bazální buňkou konidioforu, ale někdy v porovnání s ní i kratší

či delší. Může se vyskytnout i případ, kdy delší buňky konidioforu jsou následovány buňkami kratšími. Tvarem se bazální buňky (foot-cells) mohou vyskytovat jako rovné či cylindrické, a taktéž se mohou lišit v šířce i zakřivení. Od báze k vrcholu mohou nabývat zvlněného ("flexuous"), klikatého ("sinuous") a dokonce šroubovitě stočeného ("helically twisted") tvaru. Důvodem pro změnu tvaru mohou být vnější podmínky. Tak jako Yarwood a Gardner (1970), i Schmidt a Scholler (2006) objevili například zřejmé rozdíly v délce konidioforů ve svrchních a spodních částech povrchu listu, kde prvně zmíněné byly prokazatelně delší. Zamýšleli se dokonce nad možností, že tento fenomén může být ekologickou strategií a pro konidie znamená usnadnění jejich disperze větrem (Braun a Cook, 2012). Obrázek 5 zobrazuje růstové typy konidioforů, na nichž jsou patrné morfologické rozdíly.



Obrázek 5: Růstové typy konidioforů, **A** – typ *Pseudoidium* (produkce konidií jednotlivě), **B** – typ *Euoidium* (konidie produkovány v řetízcích) [*Neoerysiphe*, *Striatoidium*], **C** – typ *Euoidium* [*Golovinomyces*], **D** – typ *Euoidium* [*Arthrocladiella*, *Graciloidium*], **E** – typ *Euoidium* [*Podosphaera*, *Cystotheca*, *Fibroidium*], **F** – typ *Euoidium* [*Sawadaea*], **G** – typ *Oidium* [*Blumeria*], **H** – typ *Oidiopsis* [*Leveillula*], **I** – typ *Ovulariopsis* [*Phyllactinia*, *Pleochaeta*], **J** – typ *Ovulariopsis* (konidiofory se zahnutou bazální buňkou [*Phyllactinia* a *Pleochaeta*, původně nazývané *Streptopodium*] (Braun a Cook, 2012).

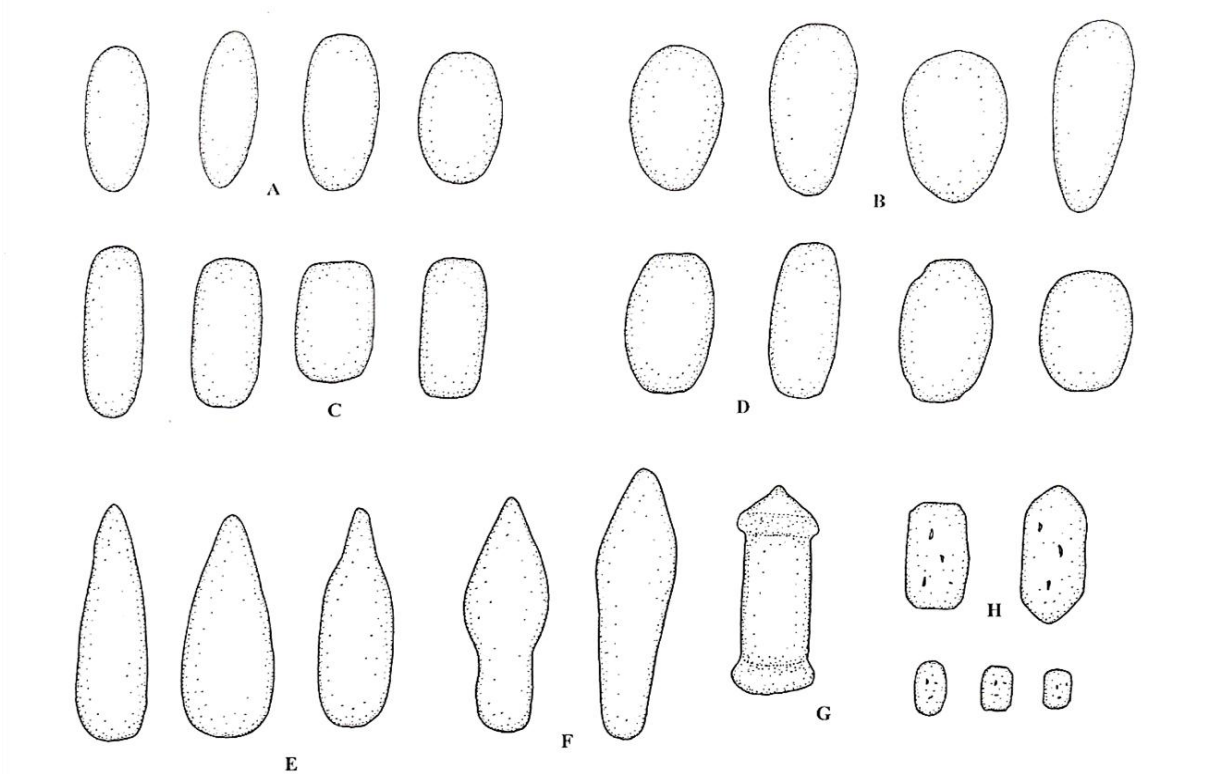
3.1.3.1.6. Konidie

Konidie čeledi Erysiphaceae jsou jednobuněčné a jednojaderné bezbarvé útvary. Jedná se o tzv. meristematické arthrospory, které vznikají při nepohlavním rozmnožování na konidioforech. Dozrávají jednotlivě (typ *Pseudoidium*) nebo v řetízcích (typ *Euoidium)* (Braun et al., 2002, Braun a Cook, 2012). Jsou to tenkostěnné a vakualizované struktury, obsahující vakuoly s tukovými kapénkami. Součástí vakuol je taktéž voda, jejíž obsah je u zástupců padlí vysoký (Yarwood, 1978). Konidie vznikají basipetálně, což znamená, že každá následující konidie vzniká při bazální části konidie předcházející (Glawe, 2008).

Variabilitu lze zaznamenat například v jejich velikosti. Obvykle jsou konidie velké útvary, jejichž délka se pohybuje od 5µm, zaznamenaných u druhu *Sawadaea*, až po 110 µm u *Oidiopsis macrospora*. Rozdíly ve velikosti konidií jsou mezi druhy individuální a zahrnují spektrum faktorů, jež je ovlivňují, jako například vlhkost a různé vlastnosti hostitelského druhu (Braun a Cook, 2012). Tvary konidií většiny anamorfních stádií padlí vykazují vysokou míru variability. Mohou být elipsoidní, vejčité i cylindrické. Jejich rozmanitost ukazuje obrázek 6.

Pro účely taxonomie je využíván poměr délky a šířky konidie. Parametry konidií se liší v porovnání mezi neherbarizovanými a herbarizovanými položkami, kde jsou konidie vysušené a kratší. Nicméně Blumer (1922, 1933, 1967) objevil konstantní faktor 1,15, kterým je možno délku herbarizované konidie vynásobit a získat tak původní délku konidie (Braun a Cook, 2012).

Rozlišujeme konidie monomorfní a dimorfní. Dimorfní konidie jsou typické pro anamorfní rod *Ovulariopsis* (*Phyllactinieae*), a teleomorfní rody *Leveillula* a *Pleochaeta*. Rozdíly existují taktéž v povrchu konidií. Pod elektronovým mikroskopem tak můžeme spatřit jejich mírně zvrásněný, bradavičnatý či šupinatý povrch. Nesmírná důležitost těchto struktur pro taxonomické účely čeledi Erysiphaceae byla potvrzena Cookem a jeho kolektivem (1997 in Braun a Cook, 2012).



Obrázek 6: Tvary konidií.: A– elipsoidní, B– vejčitý, C– cylindrický, D–sudovitý, E– kopinatý, F– kyjovitý, G– cylindrický s opaskem (na koncích prstencovitý), H– makro a mikro konidie rodu *Sawadaea* (Braun, 1995).

3.1.3.1.6.1. Klíčení konidií

Ke klíčení konidií dochází na povrchu substrátů, a jako takové je závislé na teplotě a vlhkosti prostředí. Jedná se o proces, jenž je situován na hostitelskou rostlinu, kde primární konidie vytvoří klíční vlákno, z něhož vznikne terminální apresorium. Z primárního klíčního vlákna se pak postupně vytváří mycelium, které může být druhotně přetvořeno. Průběh klíčení je výrazně ovlivněn stavem konidií. Narozdíl od konidií, které se tvoří na mladších listech, konidie produkované na listech starších jsou menší a vykazují sníženou viabilitu. V závislosti na rodu se liší doba potřebná pro plný rozvoj klíčních vláken. Klíčení konidií typu *Pseudoidium* je poměrně rychlé, narozdíl od konidií typu *Euoidium* například u *Golovinomyces*, kde se rychlost klíčení pohybuje od 8-10 hodin (Braun a Cook, 2012).

Rostoucí klíční vlákna často vykazují pozitivní nebo negativní fototropismus. Skutečnost, že světlo pozitivně stimuluje rozvoj klíčních vláken, usoudil jako první Neger (1902 in Braun a Cook, 2012). Zjistil, že klíční vlákna jsou vytvářena spíše na osvětlené

straně, a usoudil tedy, že světlo stimuluje jejich rozvoj. Tato schopnost jednak nebyla přisouzena všem druhům a navíc, s postupným stářím klíčních vláken klesá. Klíční vlákna vykazují variabilitu a specificitu v rámci rodů taktéž v tvaru a délce (Braun a Cook, 2012).

Pro jednotlivé zástupce padlí je způsob klíčení specifický. Prvním, kdo provedl diagnostiku a klasifikaci padlí podle způsobu klíčení, byl Hirata (1955), který popsal čtyři hlavní typy klíčení: typ *polygoni*, *cichoracearum*, *pannosa* a *fuliginea*, přičemž názvy těchto typů odpovídají druhovým jménům druhů, které jsou pro daný typ charakteristické. Následovaly další pokusy o roztřídění druhů podle nejrůznějších kritérií klíčení. S využitím dat od předchozích autorů vytvořil Braun (1987) podle Hiratovy terminologie komplikovaný seznam popisů druhů s ilustracemi s podmínkou, že všechny druhy padlí mohou vytvářet jednoduchá vlákna bez apresorií.

O patnáct let později Braun et al. (2002) provedl revizi této klasifikace. Byly zavedeny nové názvy pro typy klíčení dle Hiraty: typ *Pseudoidium* (dříve *polygoni*), *Reticuloidium* (dříve cichoracearum, nyní *Euoidium*), dále pak typ *Fibroidium*, a nově byl zaveden typ *Magnicelulatae* (Braun et al., 2002). Podle nových výzkumů Braun et al. (2009) odhalili, že doposud existující rozdělení adekvátně nepokrývá všechny taxony. Z tohoto důvodu byly navíc zavedeny dva nové typy klíčení. Pro *Neoerysiphe* a *Blumeria graminis* to byly typy *Striatoidium* a *Blumeria*, u nichž byl dodatečně zaveden pro každý z nich subtyp *longitubus*. Posléze se typ *Magnicellulatae* stal subtypem nazvaným *brevitubus*, který byl zařazen pod typ *Fibroidium*. O dva roky později byly objeveny důležité rozdíly v typu *Pseudoidium*, které napomáhají k rozlišení druhů *Erysiphe* emend., a figurují v identifikaci anamorfních rodů (Braun a Cook 2012).

Typy klíčení a jejich identifikace jsou důležité pro současné studie u jednotlivých druhů. Tyto charakterstiky figurují jako dodatečné rysy pro identifikaci původnějších podrodů rodu *Oidium*, kdy je umožněno lepší rozlišení pojmenování jednotlivých druhů náležejících pod jeden rod, v případě, že není známá teleomorfa (Braun a Cook, 2012).

3.1.3.2. Morfologická charakteristika teleomorfního stádia

3.1.3.2.1. Askokarp

Za příznivých podmínek dochází ke vzniku více či méně sférického, místy až zploštělého uzavřeného askokarpu (askomatu), který představuje plodnici. Původně byly tyto askokarpy označovány jako kleistothecia, což jsou primitivní plodnice plectomycetních askomycet, mající nepravidelné uspořádání nepersistentních vřecek. Vřecka jsou zde následně uvolněna rozpadem peridia. Na druhou stranu by padlí mohla být klasifikovaná jako houby mající spíše perithecium. U nich jsou vřecka však perzistentní a pravidelně uspořádané a navíc k prasknutí peridia dochází zvláštním způsobem, a to vertikálně, nebo u *Phyllactinia* i ekvatoriálně. Proto Braun (1987) navrhl speciální označení askomat pro čeleď Erysiphaceae (Braun a Cook, 2012).

Molekulární analýzy zjistili blízkou souvislost padlí s primitivními discomycety (přítomnost apothecií) a současně úzký vztah k čeledi Myxotrichiaceae. Výsledky těchto měření podporují myšlenku, že čeleď Erysiphaceae je izolovanou skupinou říše hub, pro kterou jsou typická speciální askomata, která Braun s kolektivem (2002) nazvali chasmothecia.

Dörfelt a Ali (1996 in Braun a Cook, 2012) na základě informací o pohlavním rozmnožování padlí, které byly zkoumány zpracovány předchozími autory, rozlišili tři hlavní typy vývoje askokarpu, přičemž jeden rozlišili na dva subtypy.

1. Sexuální typ

1.1. Jednovřeckový typ

Po přiblížení jednojaderného askogonia a antheridia dochází k cytogamii,a k migraci jádra anteridia do askogonia, které se stává dvojjaderné a dochází ke karyogamii. Vřecko se poté formuje přímo z oplodněného askogonia, nebo ze sekundárního askogonia obsahující sekundární buňky vzniklé dělením primárního askogonia.

Charakteristický typ pro druhy rodu *Podosphaera* (Braun a Cook, 2012).

1.2. Vícevřeckatý typ

Stejně jako u prvního typu dochází stejným způsobem až k cytogamii. Sekundární askogonium, jež se formuje dělením primárního askogonia, produkuje askogenní hyfy nebo vřecka. Askogonium zůstává taktéž dvoujaderné, jako u předchozího typu (Braun a Cook, 2012).

2. Pseudosexuální typ

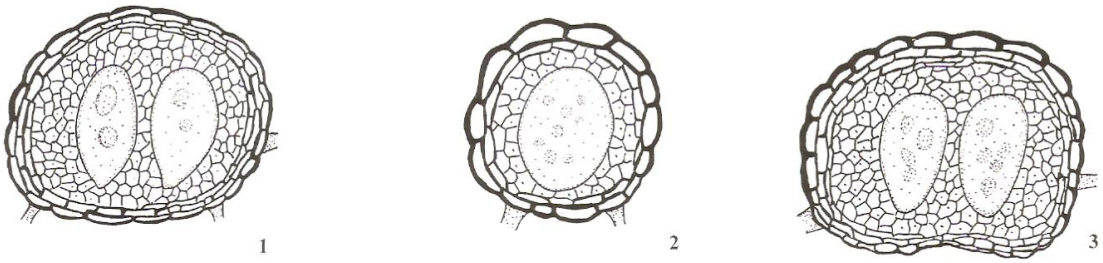
U tohoto typu může a nemusí docházet k cytogamii. Kontakt gametangií iniciuje vývoj chasmothecia, nikoliv však tvorbu vřecka. Dochází k autolýze střední části plodnice za současného vytvoření centrální dutiny. Vřecko se pak formuje sekundární dikaryotizací na bázi askomatu, a nebo pokud receptivní hyfy přijmou jádra z mycelia, což ale zaznamenal ve svých studiích pouze Gordon (1966 in Braun a Cook, 2012).

3. Nesexuální typ

V tomto případě nedochází k cytogamii mezi gametangii, a pokud se tak stane, dojde k degeneraci jádra antheridia. Další vývoj askogonia probíhá bez přijetí tohoto jádra. Vřecko se poté formuje jako jeden ze subtypů sexuálního typu vývoje (Braun a Cook, 2012).

3.1.3.2.2. Anatomie chasmothecia

U většiny rodů se stěna chasmothecia (peridium) skládá ze dvou zřetelných a spojených vrstev. Tvar a velikost buněk bazání vrstvy je jednotná téměř pro všechny druhy padlí. Tato vrstva je složena z tenkostěnných buněk majících tvar pravidelného polygonu, někdy v hrubém rysu tvaru okrouhlého. Tlustostěnné buňky vnější vrtsvy se od těchto buněk liší řidším obsahem protoplasmy, ale i svojí velikostí, a vykazují ve svém tvaru mezidruhovou variabilitu. Ta je zobrazena na obrázku 7 (Braun a Cook 2012).



Obrázek 7: Mezidruhová variabilita vnější části chasmothecia: 1- *Golovinomyces cichoracearum*- dorsiventrální, 2- *Podosphaera xanthii*- dorsiventrální, 3- *Erysiphe actinidiae*- není dorsiventrální (Braun a Cook, 2012)

Peridium některých druhů rodu *Erysiphe* je tenké, jednovrstevné a semitransparentní. Buňky peridia jsou však u většiny zástupců *Erysiphe* sect. *Erysiphe, Golovinomyces* a *Podosphaera* sect. *Sphaerotheca* téměř rovnocenné ve tvaru i velikosti, a neexistuje tak žádný zřejmý rozdíl mezi bazální a svrchní částí chasmothecia (Braun a Cook 2012).

U většiny druhů chasmothecia praskají apikálně s vertikální rupturou. Rozmanitost vykazují chasmothecia ve zbarvení, tvarech ale i rozměrech. Barva chasmothecia se mění v průběhu zrání od bezbarvých, postupně žlutých až po hnědé a černé odstíny ve fázi plné zralosti. Co se velikosti týče, v případě absence apendixů se rozměr plodnice pohybuje v interval od 50-400 μm (Glawe, 2008).

3.1.3.2.3. Přívěsky chasmothecia

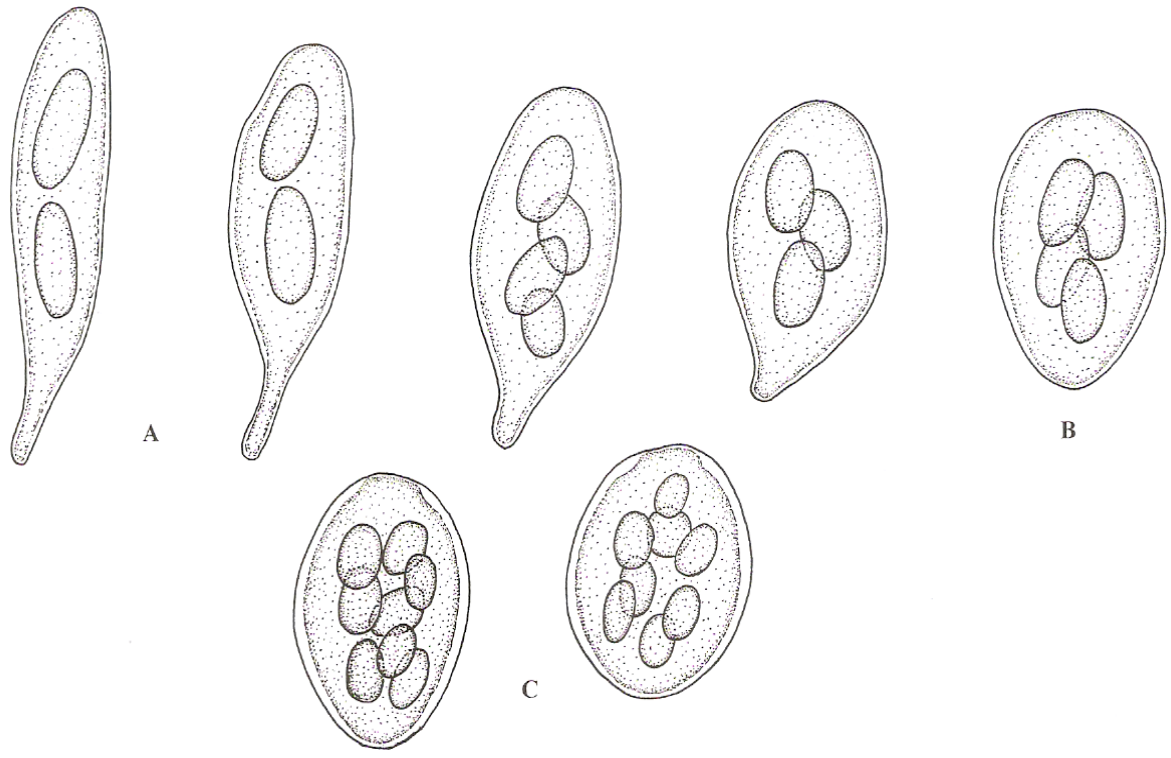
Přívěsky, neboli apendixy, jsou hyfy vyrůstající z bazální části či z obvodu chasmothecií, a jako takové slouží k uchycení na hostitelské rostlině. Blumer (1933) rozlišil tzv. primární apendixy, s vyživující funkcí pro plodnice, a sekundární, neboli tzv. pravé apendixy. Primární apendixy jsou většinou uchyceny na bazální části plodnic a mizí v okamžiku, kdy jsou chasmothecia zralá. U některých druhů rodu *Erysiphe* tyto hyfy vznikají na celém povrchu, včetně svrchních částí plodnice, a v okamžiku jejich dozrání pak nemusí dojít k jejich vymizení. Sekundární apendixy vyrůstají u mladých plodnic z vnějších buněk peridia. Oproti předcházejícím se však objevují mnohem později, a to na jakémkoli místě chasmothecia. U druhů, majících husté a trvalé mycelium, jsou apendixy propleteny s vegetativními hyfami a mohou mít taktéž i ochrannou funkci pro plodnici. U apendixů je jako u jiných morfologických charakteristik patrná také bohatá rozmanitost, a to jak ve tvaru, tak i v rozměrech délky. Mohou být tedy jednoduché ale různým způsobem take větvené, či stočené (Braun a Cook, 2012).

Pro *Erysiphe* (sect. *Erysiphe, Leveillula, Podosphaera* sect. *Sphaerotheca*) jsou typické apendixy jednoduché a nevětvené, u *Golovinomycetes* nepravidelně větvené. Spirálně stočené apendixy charakterizují například *Erysiphe* sect. *Uncinula* (Braun et al., 2002).

3.1.3.2.4. Vřecka

Vřecka čeledi Erysiphaceae jsou bitunikátní, ačkoliv jsou mnohdy označována za unitunikátní. Vřecka speciálně se vyskytující u této čeledi Lutrell (1951 in Braun a Cook, 2012) klasifikoval jako typ *Erysiphe*. Útvary tohoto typu postrádají apikální pór, a jelikož je stěna vrcholu ve skutečnosti tenčí než zbývající část vřecka, jedná se o místo, odkud mohou být askospory nejúčinněji v moment prasknutí peridia vypuzovány. S relativně tlustšími stěnami vřecek se můžeme setkat u druhu *Erysiphe sambuci* var. *crassitunicatae* či *Podosphaera euphorbiae-hirtae*, jinak jsou jejich stěny vesměs tenkého profilu (Braun a Cook, 2012).

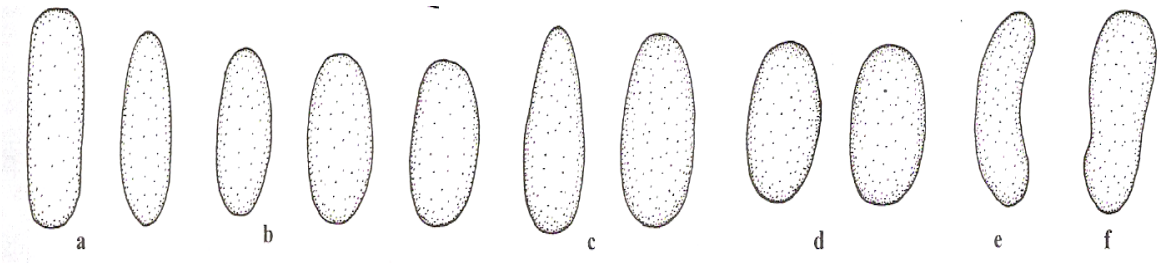
V chasmotheciu může počet vřecek kolísat od jednoho (*Cysthoteca* a *Podosphaera* emend.) až po téměř 40 (*Leveillula*, *Pleochaeta*, *Phyllactinia*). Počet vřecek je taktéž závislý na vnitřním objemu chasmothecia (Glawe, 2008). Typy a tvary vřecek jsou zobrazeny na obrázku 8.



Obrázek 8: Tvary vřecek: **A**-stopkaté (“stalked”), **B**-přisedlé (“sessile”), **C**-vřecko *Podosphaera* spp. (Braun a Cook, 2012)

3.1.3.2.5. Askospory

Askospory jsou jednobuněčné útvary, jejichž počet ve vřecku čeledi Erysiphaceae fluktuuje v počtu od dvou do osmi. V závislosti na tvaru, který může být elipsovitě-vejčitý, zvlněný, cylindrický, avšak většinou rovný, nabývají velikosti od 10-50 µm v délkovém rozměru, a na šířku hodnot v rozmezí 8-30 µm (Braun et. al., 2002). Variabilitu lze zaznamenat i v jejich barevnosti. Zbarvení se pohybuje od nažloutlé až do světle olivové, můžou být ale taktéž bezbarvé. V jejich struktuře nejsou patrné nápadné vakuoly (Braun a Cook, 2012). Typy askospor jsou zobrazeny na obrázku 9.



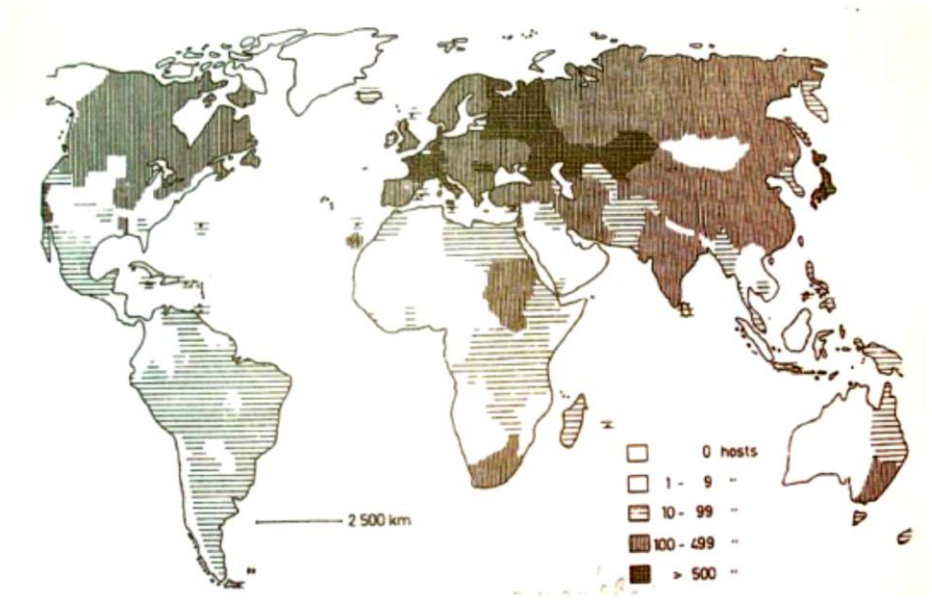
Obrázek 9: Tvary askospor: a- téměř válcovitý ("subcylindrical"), b- elipsoidní, c- vejčitý d- téměř kulovitý ("subglobose"), e- zakřivený, f- nepravidelný (Braun a Cook, 2012)

3.1.4. Geografické rozšíření padlí

Geografická distribuce padlí a jeho hostitelský okruh spolu se specializací daného zástupce padlí můžou být důležitými aspekty pro zařazení druhu v rámci taxonomie (Braun et al., 2002). Paulech (1995) uvedl, že pro padlí řádu *Erysiphales* je typické zejména rozšíření v mírném klimatickém pásu severní polokoule s tím, že směrem k rovníkové a polární oblasti klesá spolu s počtem druhů padlí i počet zástupců tvořících jejich hostitelský okruh. U těchto houbových patogenů je v rámci celkem malé oblasti areálu výskytu zjevná variabilita druhů zejména napříč spektrem nadmořských výšek. Výskyt ve vyšších zeměpisných šířkách pro hostitelskou rostlinu totiž díky adaptaci znamená možnost uniknout infekci padlím.

Významnou roli pro studium geografického rozšíření padlí hraje taktéž Hiratova (1966) publikace, ve které popsal až 162 geografických oblastí pro 12 rodů padlí s výskytem na 7000 hostitelských rostlinách. Častý výskyt v mírném klimatickém pásu severní polokoule potvrdil také Amano (1986), jehož práce se stala nejnovějším komplexním zdrojem dat v rámci geografické distribuce a hostitelského spektra padlí.

Existují rozsáhlé oblasti například v Africe, Severní a Jižní Americe, ale i Asii a Austrálii, které ještě nejsou dostatečně probádány, co se týče výskytu padlí (Glawe, 2008). Weltzien (1978) provedl dokumentaci celosvětového rozšíření padlí, které je zobrazeno na obrázku 10.



Obrázek 10: Celosvětová distribuce padlí (Weltzien, 1978)

V této publikaci jsou za centra výskytu na evropském kontinentu označeny země jako Německo, Itálie, Francie a Rumunsko. Pro asijský kontinent jsou stěžejními centry výskytu Japonsko a Kazachstán, a pro Severní Ameriku zejména Kalifornie. Pro Afriku a Austrálii zde nebyly uvedeny žádné významné centra výskytu. Důvodem pro tuto skutečnost je buď doposud minimální počet popsaných druhů padlí, a nebo ne příliš bohaté hostitelské spektrum pro padlí, což platí například pro australský kontinent. Pro africký kontinent je pak dokumentováno poměrné rozsáhlé území s nulovým výskytem padlí (Weltzien, 1978). Jedná se však o zastaralou publikaci, a bylo by zapotřebí data aktualizovat. Například Lebeda et al. (2015) uvedli, že minimálně na území Jihoafrické Republiky je doposud objeveno několik druhů padlí.

Důvodem je i fakt, že pro rostlinné patogeny, a nejen pro ně, je typické rozšiřování areálu jejich geografického výskytu. Kreisel a Scholler (1994) tento fenomén potvrdili u zástupců padlí zavlečených od roku 1750 do Německa a okolních zemí. Z celkem 16 druhů padlí doložili u 5 zástupců pravděpodobný původ ze Severní Ameriky, u dalších pěti pak původ z asijského kontinentu a jeden původem z jiné části evropského kontinentu. Zbývajících pět zástupců zůstalo neobjasněno. V jejich práci taktéž uvedli, že období po roce 1900 je nejsilnější etapou pro introdukci nových druhů do Německa. Glawe (2008) uvedl jako příklad invazivního druhu padlí *Erysiphe necator*, jehož hostitelskou rostlinou je vinná réva. Jedná se totiž o patogen pocházející původně ze Severní Ameriky, který byl v Evropě poprvé zaznamenán v roce 1845, o od roku 1852 je pak evidován areál jeho distribuce (rozšíření) po celé Evropě a Středomoří.

Díky monitorování areálu výskytu druhů padlí je až do 21. století potvrzeno rozšiřování druhů mimo jejich původní areál výskytu. Příčinou tohoto jevu mohou být například změny v klimatických podmínkách i čistotě ovzduší (Bolay, 2005 in Glawe, 2008). Huhtinen et al. (2001) tento jev, kdy rozšíření druhu je ovlivněno právě podmínkami klimatu, dokumentovali například na *Erysiphe palczewskii*. Poprvé byl tento druh popsán v roce 1927 v Rusku, avšak postupně se rozšiřuje po území celého evropského kontinentu, přičemž ve Finsku dokonce na úkor padlí *Erysiphe trifolii* obsazuje jeho hostitelskou rostlinu (Huhtinen et al. 2001).

Glawe (2008) zmínil ve své práci taktéž informaci, že padlí mají schopnost napadat hostitelské rostliny, které jsou již infikovány jiným druhem padlí. V současné době k rozšiřování patogenů přispívá dílem například i bohatá infrastruktura, a zejména letecká doprava. I ta se stala alternativou pro možnou introdukci spor na vzdálenější místa od původního areálu výskytu. Proto jsou starší publikace, zabývající se rozšířením druhů padlí,

spíše neaktuální. K odhalení původních areálů výskytu můžou v současnosti pomoci například molekulárně-genetické analýzy (Matsuda a Takamatsu, 2003).

3.2. Charakteristika patogena *Golovinomyces cichoracearum*

Golovinomyces cichoracearum (DC.) V. (P.) Gelyuta je kosmopolitně rozšířený obligátní biotrof čeledi Erysiphaceae, pro nějž je v českém jazyce přiřazován název padlí čekankové. V podmínkách České republiky primárně napadá velké množství planě rostoucích bylin, a je označováno za původce onemocnění salátu, kde v našich podmínkách napadá spíše semenné porosty salátu a snižuje jejich kvalitu (Lebeda et al., 2016).

Na základě odlišného hostitelského spektra Hammett (1977) rozdělil původní *Erysiphe cichoracearum* do dvou skupin, a sice *Erysiphe cichoracearum* sensu stricto pro patogen napadající pouze čeleď Asteraceae a *Erysiphe cichoracearum* sensu lato parazitující i na jiných čeledích (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Název dnes vztahujeme k užšímu pojetí *Golovinomyces cichoracearum* sensu stricto, který tedy parazituje na zástupcích čeledi Asteraceae, a to téměř výhradně podčeledi Cichorioideae. V širším pojetí jako *Golovinomyces cichoracearum* sensu lato (dnes *Golovinomyces orontii*) je označován druh se schopností infikovat i jiné čeledi, než je čeleď Asteraceae (Braun, 1999).

Podle informací Rydera (1999) pochází první zmínka o výskytu tohoto kosmopolitního patogena na salátu ze Salinas Valley (USA) a roku 1941 (Pryor, 1941), a přesněji na mezidruhovém kříženci mezi planým druhem (*Lactuca serriola*) a odolným křehkým salátem (crisphead lettuce). V současnosti byla detekována přítomnost tohoto druhu padlí například i v Severní Americe, Japonsku, Velké Británii, Nizozemsku, Švýcarsku, Německu, Řecku, v Izraeli ale i v dalších zemích (Blancard et al., 2006; Koike et al., 2007 in Lebeda a Mieslerová, 2011).

3.2.1. Taxonomie a evoluční vztahy

Jak již bylo zmíněno v kapitole charakterizující čeleď Erysiphaceae, taxonomie padlí doznala v posledních letech mnoha změn. Na základě poznatků ze studia molekulární fylogenetické analýzy bylo nutné klasifikaci původního polyfyletického taxonu *Erysiphe* sensu lato specifikovat. Sekce *Golovinomyces* byla spolu s *Galeopsidis* a *Erysiphe* klasifikována jako rod. Přechod k novému systému klasifikace mimo jiné také souvisel i s přejmenováním určitých druhů, což se dotklo taktéž druhu *Erysiphe cichoracearum*, který získal nový název *Golovinomyces cichoracearum* (Braun et al., 2002).

Podle analýz rDNA byl dřívější systém klasifikace tedy pozměněn, a determinace druhů podle anamorfního stádia přinesla nový systém klasifikace do pěti hlavních tribů. Jedním z tribů je i tribus *Golovinomyceteae*, do kterého spadají 3 subtriby, jmenovitě subtribus *Neoerysiphinae*, subtribus *Golovinomycetinae* a subtribus *Arthrocladiellinae*. Patogen *Golovinomyces cichoracearum* zařazujeme tedy do tribu *Golovinomyceteae*, subtribu *Golovinomycetinae* a svého rodu *Golovinomyces* (Braun a Cook, 2012).

Pro monofylii tribu *Golovinomyceteae* svědčí mnoho společných rysů a vlastností, jako euoidiální anamorfní stádium, polyaskální askomata a ektofytický parazitismus (Matsuda a Takamatsu, 2003).

Golovinomyces je rod, který je výlučně ektoparazitem bylin, s blízkým vztahem k čeledi Astereaceae. Matsuda a Takamatsu (2003) potvrdili tento jev ve svých studiích s tím, že se týká zejména brzkých stádií jejich koevoluce. Navíc, analýzy ITS a sekvenování rRNA determinují pět hlavních skupin rodu *Golovinomyces*, přičemž pro každou z nich je charakteristický jeden určitý tribus čeledi *Asteraceae*. Na základě výsledků jejich analýz nadále předpokládají, že v první fázi se stala hostitelem předka *Golovinomyces* čeleď *Asteraceae*. Očekávali, že specializaci na jiné rostlinné hostitele, než je čeleď *Asteraceae*, předcházela diferenciace na jednotlivé triby této hostitelské čeledi (Matsuda a Takamatsu, 2003).

3.2.2. Morfologická charakteristika patogena

3.2.2.1. Stádium anamorfy

Pro druh *Golovinomyces cichoracearum* je charakteristické tenkostěnné epifytické (povrchové), septální mycelium průhledného vzhledu. Hyfy mycelia mohou být rovného až lehce zakřiveného tvaru. Jsou komponovány z buněk majících šířku v intervalu 4-8 μm, a délku v intervalu mezi 40–90 μm. K uchycení na rostlinném substrátu slouží nápadně zduřelá apresoria, která jsou u tohoto druhu bezlaločnatá, mající však zvrásněný povrch (Braun, 1995).

Apresorium je kyjovitého tvaru. V současnosti je typickým pro mnoho druhů čeledi Erysiphaceae a je nazýván jako typ *Reticuloidium*, syn. *Cichoracearum* (Cook a Braun, 2009).

Konidie sloužící k nepohlavnímu rozmnožovaní jsou jednobuněčné, jednojaderné, tvarem elipsoidně vejčité až cylindrické. Pro tyto tenkostěnné konidie je typická absence

fibrosinových tělísek a poměrně velký obsah vody. Jejich délka se pohybuje v rozmezí od 25-45 μm a šířka v intervalu 14-22 μm (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Produkce konidií je typická pro anamorfy euoidiálního typu padlí, jelikož jsou konidie tvořeny v řetízcích. Pro tento typ *Euoidium* je typický poměrně dlouhý konidiofor s bazální buňkou ve spodní části poměrně deformovaného tvaru. Na tuto bazální buňku navazují obvykle tři, mnohdy i více kratších buněk. Rozměry bazální buňky se pohybují v intervalech hodnot 40 - 140 μm na délku a 9 - 15 μm na šířku (Braun, 1987).

Při klíčení druhu *Golovinomyces cichoracearum* se klíční hyfy vytváří z velké části apikálně. Jsou zakončeny již zmíněným obuškovitým apresoriem. Jak už bylo uvedeno, jedná se podle nové klasifikace Brauna o klíčení typu *Reticuloidium*, které je v starší literatuře uváděno jako *cichoracearum* (Cook a Braun, 2009).

3.2.2.2. Stádium teleomorfy

Pohlavní plodnice (askokarpy) u *Golovinomyces cichoracearum* nazýváme jako chasmothecia. Tmavě hnědé až černé téměř kulovité askokarpy jsou superficiální a vyznačují se absencí pórů. V průměru dosahují velikosti od 85-160 μm. Jsou opatřeny myceloidními apendixy, které mohou být jednoduché, ale i nepravidelně rozvětvěné s variabilní délkou (Braun et al., 2002).

V askokarpu se nachází přibližně 5-25 vřecek, která jsou buď krátce stopkatá, a nebo přisedlá. Jejich rozměr činí 50–80 μm x 25–45 μm. V jednom vřecku se nachází dvě jednobuněčné askospory, zpravidla rovného tvaru, u nichž nebyla prokázána přítomnost fibrosinových tělísek. Rozměry askospor jsou variabilní v intervalech od 18-30 x 11-20 μm (Braun, 1995).

Teleomorfní stádium *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* (*L. aculeata, L. serriola, L. saligna* a *L. sativa*) se stalo podnětem pro studium Lebedy a Buczkowskiho (1986). Výsledkem jejich studia je mimo jiné také fakt, že na různých hostitelských genotypech r. *Lactuca* jsou patrné odlišné reprodukční cykly patogena, přičemž jsou tyto rozdíly příčinou produkce či absence chasmothecií, která jsou podstatná pro sexuální rozmnožování patogena. Chasmothecia byla kulovitá s četnými 120μm dlouhými apendixy. Jejich přítomnost byla potvrzena na druhu *Lactuca serriola* i *Lactuca saligna* (méně četný výskyt).

Studium morfologické rozmanitosti 50 izolátů *G. cichoracearum* na planě rostoucí populaci *Lactuca serriola* pocházející z České republiky poukázalo na monotónní trend v anamorfních znacích. Nebyly tedy potvrzeny žádné významné odlišnosti v těchto

determinačních charakteristikách. Přítomnost teleomorfního stádia byla prokázána jen sporadicky (Mieslerová et al., 2007; Česneková, 2008).

3.2.3. Příznaky infekce

Od raného léta do začátku podzimu můžeme na povrchu hostitelské rostliny rodu *Lactuca* spp. pozorovat padlí *Golovinomyces cichoracearum* ve většině geografických lokalit České republiky. Místem infekce tohoto ektoparazita jsou jak mladé sazenice, tak i dospělé listy (oboustranně), či stonky infikovaných rostlin (Dixon, 1981; Blancard et al., 2006). Vzhled rostliny po infekci *Golovinomyces cichoracearum* ilustruje obrázek 11. Na populacích planě rostoucích locik nejsou symptomy infekce patrné u mladých listů. *Golovinomyces cichoracearum* vždy primárně napadá starší listy i rostliny (Lebeda a Mieslerová, 2011). U locik pěstovaných ve sklenících se teprve po 7-8 týdnech můžeme setkat s prvními příznaky napadení. Na listech se vytváří nejprve nápadně bílé nepravidelné pustule (ložiska) kulovitého tvaru. S postupem infekce může stále se rozšiřující mycelium překrýt celou vnější svrchní část listu, eventuelně i tu spodní. Napadení se u rostliny projeví ztrátou lesku, změnou barvy listů, ale i deformacemi. Listy nadále nekrotizují a v konečném stádiu dochází k jejich odumření. Tím, že se patogen vyskytuje na povrchu hostitele, výrazně omezuje fotosyntetický proces, zpomaluje růst rostliny a pro hostitelskou rostlinu může znamenat i úhyn (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Obrázek 11: Fotografie *Golovinomyces cichoracearum* na zástupci rodu *Lactuca*, autor: Kozumplíková M., 2016

3.2.4. Životní cyklus

Jak životní cyklus, tak i epidemiologie nejsou v současnosti dostatečně prozkoumány (Lebeda a Mieslerová, 2011). Pro tento druh padlí je typické rozmnožování pohlavní i nepohlavní.

Nepohlavní rozmnožování začíná procesem zvaným konidiogeneze, při kterém je na konidioforech spuštěna produkce konidií. Následuje jejich klíčení, pro které je typický časový interval od 8-10 hodin, během něhož dochází k tvorbě klíčícího vlákna s apresoriem. Po jeho vytvoření následuje proniknutí do hostitele (penetrace), které trvá až 17 hodin. Pro zakončení infekčního procesu je nezbytná tvorba konidioforů.

Pohlavní rozmnožování *Golovinomyces cichoracearum* je v odborné terminologii nazýváno jako gametangiogamie. V první fázi pohlavního rozmnožování v tzv. haplofázi, dochází ke kontaktu samičího pohlavního orgánu (askogonu) a samčího pohlavního orgánu (antheridia). Následně dochází při procesech jako je plasmogamie (splynutí plazem) a dikaryotizace (přechod jádra antheridia do askogonu) postupně k tvorbě mateřské buňky, tzv. dikaryonu. Po karyogamii poté dochází ke vzniku diploidní zygoty, ze které vzniká mladý askokarp. Při zrání askokarpu mají poté zralá chasmothecia v každém svém vřecku po dvou askosporách, které jsou konečným produktem karyogamie a meiózy. Pokud jsou zajištěny příznivé podmínky, dochází k jejich klíčení (Braun, 1995).

K tvorbě chasmothecia může dojít jen za podmínky, kdy dojde k splynutí hyf od fyziologicky odlišných jedinců. V odborné terminologii tento jev vyjádříme tvrzením, že *Golovinomyces cichoracearum* je heterothalickým zástupcem padlí (Lebeda a Mieslerová, 2011).

3.2.5. Epidemiologie a šíření patogena

Při šíření patogena *Golovinomyces cichoracearum* se uplatňují zejména konidie, askospory a neporušené pohlavní plodnice. K rozšiřování využívají zejména povětrnostních podmínek, typicky ve směru právě převládajícího proudění. I v současné době však není epidemiologie *Golovinomyces cichoracearum* dostatečně známa (Lebeda a Mieslerová, 2011). Studie prokázaly, že k nejintenzivnějšímu anemochorickému šíření dochází v časovém intervalu mezi 12 a 16 hodinou (Braun, 1995).

O schopnosti konidií šířit se na vzdálenosti nejméně 120 mil a sdružovat se ve 2-10ti četných formacích mluvil už Schnathorst (1959a in Lebeda a Mieslerová, 2011). Zjistil také,

že při vyšší vlhkosti drží skupiny konidií více pohromadě oproti vlhkosti nižší. Výhodnost šíření ve shlucích však pro padlí nebyla prokázána. Pro infikování hostitele je důležitá spora nejstarší (umístněná na konci řetězce konidií), i když u ostatních spor dochází k jejich klíčení, nehrají při infekci žádnou roli (Schnathorst, 1959a in Lebeda a Mieslerová, 2011).

3.2.6. Účinky vnějšího prostředí na rozvoj patogena

Pro definování optimálních podmínek pro vývoj patogena je nutné vymezit druh, pro který je budeme zkoumat. Objektem zájmu může být *Golovinomyces cichoracearum* s.s. , pro které hostitelský organismus pochází z čeledi Asteraceae, nebo *Golovinomyces cichoracearum* s.l. (nyní *Golovinomyces orontii*), pro nějž je hostitelské spektrum bohatější i o jiné rostlinné čeledi (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Ve studiích se prováděly výzkumy například ideálního teplotního rozmezí pro klíčení. Teplotní rozmezí pro klíčení konidií *Golovinomyces cichoracearum*, které pocházejí z rodu *Lactuca* spp. například odpovídá intervalu od 5-35°C, avšak při dosažení spodní hranice tohoto rozmezí nemůže patogen hostitele infikovat. Mezní teplotou pro iniciaci infekce je 10°C, a maximální teplota, při níž k infekci ještě dochází, odpovídá 27°C. Faktory jako stáří konidií, vlhkost, ale i stav hostitele taktéž hrají roli při procesu klíčení (Schnathorst, 1965 in Lebeda a Mieslerová, 2011).

Ze studií Schnathorsta (1965 in Lebeda a Mieslerová, 2011) nadále vyplývá, že optimální teplotní rozmezí pro klíčení závisí i od typu hostitele. Například pro padlí, jehož sběr byl proveden na kulturním salátu pocházejícím ze Salinas Valley v Kalifornii, je charakteristickou teplotou klíčení 18°C. Jiné výsledky jsou pozorovány u lociky *Lactuca serriola* z Imperial Valley, u které konidie *Golovinomyces cichoracearum* vykazují optimální klíčivost při 18-27°C (Schnathorst, 1965 in Lebeda a Mieslerová, 2011).

Dalším důležitým činitelem ovlivňujícím proces klíčení spor je i vlhkost. Klíčení je inhibováno při 100% vlhkosti, optimální rozmezí je definováno mezi 95-98% vlhkosti, přičemž tuto schopnost mají i v intervalu od 50-70% vlhkosti. Přítomnost abnormálních hyf signalizuje fakt, že hostitel je vystaven delšímu účinku volné vlhkosti, například přítomnosti vody na jeho povrchu (Schnathorst, 1965 in Lebeda a Mieslerová, 2011).

Obecně lze říci, že pro rozvoj patogena jsou výhodné zejména suché klimatické podmínky, mírné teplotní rozmezí a mírně osvětlené a rozvinuté vzrostlé rostliny (Yarwood, 1957 in Lebeda a Mieslerová, 2011).

3.2.7. Hostitelské spektrum

Pro každého zástupce padlí čeledi Erysiphaceae je typický určitý hostitelský okruh. Tuto vlastnost označujeme pojmem hostitelská specificita. V laboratorních podmínkách studoval hostitelskou specifitu pomocí cross-inokulačních experimentů Schnathorst et al. (1958) a pro izolát *G. chichoracearum* pocházející z kulturního salátu vymezil poměrně široký hostitelský okruh. V původních klasifikačních pracích hostitelský okruh zahrnoval kromě čeledi Asteraceae taktéž jiné čeledi (Papaveraceae, Solanaceae a Violaceae) (Braun, 1995).

Braun (1999) ve své práci stanovil 5 variet *Golovinomyces cichoracearum,* a sice: var. *cichoracearum,* var. *fischeri,* var. *latisporus,* var. *poonensis* a var. *transvaalensis,* které jsou však aktuálně nahrazeny samostatnými druhy.

Golovinomyces cichoracearum var. *latiporus* se stalo objektem zájmu Cooka a Brauna (2009). Jeho výskyt byl potvrzen na rostlinách podčeledi Heliantheae, jako jsou například slunečnice, nebo ambrózie. Pro tento druh byla zaznamenána shoda v charakteristikách s teleomorfním stádiem druhu *Golovinomyces cichoracearum* var. *cichoracearum*, avšak v anamorfních znacích jako je tvar konidií či způsob jejich klíčení, tato shoda nebyla potvrzena (Matsuda a Takamatsu, 2003). Odlišné morfologické znaky, ale také i molekulární analýzy, potvrdily nepravost označení var. *latisporus.* Cook a Braun (2009) označili tuto varietu s názvem *Golovinomyces ambrosiae* za samostatný druh s hostitelským spektrem v rodech *Ambrosia*, *Helianthus*, *Rudbeckia* a *Zinnia*.

Rozdílnost v anamorfních stádiích, které uvádí Braun (1987), se staly taktéž důvodem pro neudržení var. *fischeri,* a pro zástupce, parazitujícího na druzích rodu *Senecio,* byl tedy zaveden nový název *Golovinomyces fischeri* (Cook and Braun, 2009).

Podobně závěry molekulárních analýz a porovnání morfologických znaků vedly k ustanovení druhu *Golovinomyces sonchicola,* který byl původně považován za *Golovinomyces cichoracearum* s. stricto. Definovaným hostitelským okruhem byl pro něj rod *Sonchus* (Cook a Braun, 2009).

Pojmem *Golovinomyces cichoracearum* s. lato rozumíme soubor několika tzv. formae-speciales, tedy morfologicky stejných izolátů jednoho druhu, které se liší pouze schopností napadat hostitelské genotypy. První molekulární analýzy těchto druhů byly zaznamenány v publikaci Zeller a Levy (1995). Fakt, že bylo potřeba rozlišit *Golovinomyces cichoracearum* s. lato na menší podjednotky, dokázali Matsuda a Takamatsu (2003) tvrzením, že fylogenetický vývoj (rodu) *Golovinomyces* je závislý (úzce souvisí) s fylogenezí hostitelskýcch čeledí a tribů. Díky fylogenezi hostitelského okruhu a přezkoumání

morfologických charakteristik byl celý soubor *Golovinomyces cichoracearum* rozdělen na několik druhů. Na základě těchto výsledků Braun (2009) přehodnotil svoji původní definici *Golovinomyces cichoracearum* a zjistil, že anamorfy var. *fischeri* a var. *latiporus* jsou dostatečně odlišné od var. *cichoracearum* na to, aby byly uznány jako samostatné druhy. Výzkumy zaměřené na *Golovinomyces cichoracearum* sensu lato probíhají i nadále se zaměřením na stádium anamorfy, jelikož se ukázalo, že analýzy stádia teleomorfy nejsou dostačující pro další rozdělení druhu. Analýzou molekulárních sekvencí je dnes za druh *Golovinomyces cichoracearum* s. stricto označován patogen napadající striktně čeleď Asteraceae a podčeleď *Cichorioidae*. Nicméně, i při této nové definici musíme tento druh považovat za součást souboru rozmanitých druhů, i těch zatím neobjevených (cryptic species) (Braun a Cook, 2012).

Braun a Cook (2012) ve své práci vymezili hostitelský okruh pro *Golovinomyces cichoracearum* s. str. na čeleď Asteraceae a podčeleď Cichorioideae a na tyto abecedně řazené druhy: *Aetheoriza bulbosa, Aposeris foetida, Arnoseris pussila, Calycocorus tuberosus, Chondrilla juncea, Cicerbita (alpina, azurea, macrophylla, plumieri, prenanthoides, racemosa, thianschanica), Cichorium (endivia, intybus, pumilum), Crepis* spp.*, Dendroseris (marginata, micrantha), Hedypnois (cretica, cretica* subsp. *monspeliensis, cretica* subsp. *tubiformis, rhagadioloides), Hieracium* spp.*, Hypochaeris (ciliata, glabra, maculata, radicata, uniflora), Ixeridium (chinense, dentatum, gramineum, sonchifolium), Ixeris japonica, Lactuca* spp.*, Lagedium sibiricum, Lagoseris sancta, Lapsana communis, Leontodon (biscutelliformis (=asper), autumnalis, hispidus, maroccanus, nudicaulis, saxatilis), Mycelis muralis, Paraixeris denticulata, Picris (echioides, galilaea, hieracioides, koreana, nuristanica, pauciflora, sprengeliana, strigosa), Pterocypsela triangulata, Scorzonera (albicaulis, austriaca, cana, ensifolia, glabra, hirsuta, hispanica, humilis, inconspicua, laciniata, mongolica, parviflora, radiata, songorica, subacaulis, subintergra, tau-saghyz), Streptorhamphus tuberosus, Takhtajaniantha pusilla, Taraxacum (albidum, glaucum, grossheimii, mongolicum, montanum, officinale, serotinum, syriacum), Tragopogon (australis, buphthalmoides, coelesyriacus, dubius, floccosus, heterospermus, major, podolicus, porrifolius, pratensis, pratensis* subsp. *orientalis, ruber, serotinus), Urospermum (deleschampii, picroides)* a *Youngia japonica.*

Podle Brauna a Cooka (2012) došlo k vyčlenění nových druhů. Existují druhy parazitující pouze na jediném rodu čeledi Asteraceae, jsou to: *G. caulicola* parazitující na rostlinách rodu *Lygodesmia*, *G. fraseriae* a *G. greeneanus* parazitující na rodu *Ambrosia*. Dále pak *G.*

leuceriae je patogenem pro rod *Leuceria*, *G. prenanthis* je patogenem pro hostitelské rostliny rodu *Prenanthes*, a *G. poonaensis* infikuje rod *Coniocaulon*.

Pro druh *Golovinomyces asterum* var. *asterum* je vymezen širší hostitelský okruh, do kterého spadají tyto rody hostitelských rostlin: *Aster, Canadanthus, Dieteria, Doellingeria, Eucephalus, Eurybia, Kalimeris, Noticastrum, Symphyotrichum.*

Golovinomyces asterum var. *moroczkovskii* se vyskytuje na hostitelských rodech *Galatella* a *Symphiotrichum*, a *Golovinomyces asterum* var. s*olidaginis* na rodu *Solidago.*

Mezi nové druhy patří dále *Golovinomyces macrocarpus* s hostitelským okruhem v rodech *Achillea*, *Anthemis*, *Argyrantheum*, *Glebionis*, *Ismelia*, *Leucantheum*, *Matricaria*, *Mauranthemum*, *Tanacetum* a *Tripleurospermum*, přičemž první dva zmíněné rody jsou hostiteli i *Golovinomyces artemisiae.*

Golovinomyces depressus se vyskytuje na hostitelských rodech *Arctium*, *Centaurea*, a *Onopordum*. Dále padlí *Golovinomyces circumfusus* parazituje na rodech *Agreratina*, *Ayapana*, *Conochinium* a *Eupatorium.*

Golovinomyces inulae parazituje na rodech *Inula* a *Pulicaria*.

Hostitelský okruh na abecedně řazených rodech *Cardus* spp., *Carlina*, *Carthamus*, *Centaurea*, *Cirsium*, *Cnicus*, *Cousinia*, *Crupina*, *Cynara*, *Notobasis*, *Saussurea*, *Serratula*, *Sibylum*, *Stemmacantha*, *Synurus* a *Xerantheum* je typický pro druh *Golovinomyces montagnei.*

Padli *G. senecionis* parazituje na rodech *Adenostyles*, *Erechites*, *Senecio* a *Tussilago* a *G. pseudosepultu*s na rodech *Chrysothamus*, *Ericameria*, *Grindelia* a *Lorandersonia. G. spadiceus* je parazitem na rodech *Acanthospermum*, *Blainvillea*, *Coreopsis*, *Dahlia*, *Parthenium*, *Tithonia* spp., *Xanthium* a *Zinnia*.

Existuje ještě několik druhů, jejichž zařazení je stále nejasné. Jako příklad můžeme uvést druhy na hostitelských rostlinách tribu *Calenduleae* a *Gnaphalieae*, ale i *Golovinomyces* na *Gerbera* (*Mutisioideae*), které mohou být v současnosti označeny pouze jako *Golovinomyces cichoracearum* sensu lato (Braun a Cook, 2012).

3.2.8. Geografická distribuce a výskyt patogena na *Lactuca* spp.

Takamatsu a kolektiv autorů (Takamatsu et al. 2006) uvedli, že celý rod *Golovinomyces* pochází ze severní polokoule.

Padlí *Golovinomyces cichoracearum* je charakterizováno kosmopolitním rozšířením, typickým areálem výskytu je však mírné klima severní polokoule (Braun, 1995). Existují ale i

oblasti v zemích, jako Afrika, Amerika a Asie, kde neproběhly ještě zcela podrobné výzkumy (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Protože je salát významnou ekonomickou plodinou (Lebeda, 1994), výskyt padlí je důvodem pro značné ekonomické ztráty, jako tomu bylo například v období sklizně v pouštních částech USA (jihozápad USA a Arizona) (Koike a Saenz, 1996 in Lebeda a Mieslerová, 2011). Blancard et al. (2006) uvedli, že tento patogen spíše ovlivňuje kvalitu salátu, než aby byl původcem ekonomických ztrát.

Pryor (1941) udává, že v 40. letech 20. století bylo na americkém kontinentu v Salinas Valley padlí *Golovinomyces cichoracearum* původcem výrazné infekce na *Lactuca sativa*. Fenotyp tohoto izolátu se však neshodoval s fenotypem izolátu pocházejícího z kulturního salátu, na kterém propukla roku 1951 další infekce. Vzorek, který vykazoval patogenitu vůči odrůdám kulturního salátu, byl také senzitivní vůči vyšším teplotám. Zdá se, že z důvodu podobnosti hostitelského spektra a přítomnosti smíšených infekcí na planě rostoucích salátech, je parazit kulturního salátu zmutovaným endemickým izolátem planě rostoucího salátu pocházejícího ze Salinas Valley (Schnathorst et al., 1958 in Lebeda a Mieslerová, 2011), k čemuž mohly pomoci i zemědělské postupy a techniky. Právě ty tak mohly být původním zdrojem mutací, nebo mohly přispět ke vzniku velmi vzácných mutací spontánních (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Blumer (1933) soustředil svůj zájem na výskyt *Golovinomyces cichoracearum* na evropském kontinentu. Jeho výskyt byl potvrzen na planě rostoucím salátu a v anamorfních stádiích i na salátu kulturním. O desítky let později Hirata (1966) potvrzuje výskyt ve Francii, Řecku a Švýcarsku.

Nejfrekventovaněji napadané lociky na evropském území jsou zejména planě rostoucí druhy, mezi nimiž prvenství drží zejména *Lactuca serriola* (Lebeda, 1994). Tento druh byl často ohrožen v nížinném i v horském vegetačním stupni Rakouska (Lebeda et al., 2001). Významný stupeň infekce na tomto druhu byl zaznamenán ve švédském Stockholmu, oproti sporadickému výskytu na Slovensku (Doležalová et al., 2001). Lebeda et al. (2001) uvedli, že padlí *G.cichoracearum* nebylo často diagnostikováno v Itálii na *L. saligna,* a jeho přítomnost nebyla absolutně zaznamenána ve Francii v populacích *L. saligna* a *L. virosa*. Dalšími druhy locik, které jsou náchylné na napadení patogenem *G. cichoracearum* jsou zejména: *L. muralis, L. perennis, L. quercina, L. serriola, L. saligna, L. sibirica, L. viminea* a *L. virosa* (Braun, 1995).

Studium padlí *Golovinomyces cichoracearum* na území České republiky se stalo předmětem výzkumu profesora Lebedy již koncem minulého století. Od počátku 21. století

však výskyt *Golovinomyces cichoracearum* na planě rostoucích zástupcích rodu *Lactuca* (hlavně *Lactuca serriola*) nabyl na významu. Mieslerová et al. (2007) a Lebeda et al. (2016) uvedli, že v období mezi lety 2000-2015 byl výskyt tohoto padlí na *Lactuca serriola* zaznamenán na polovině zkoumaných lokalit. Analýzy, které na území České republiky probíhají, moniturují taktéž současně výskyt plísně salátové (*Bremia lactucae*). Zdá se, že vyšší frekvence jejího výskytu silně závisí na podmínkách prostředí, a je podporována intenzivními srážkami a nižšími teplotami v suchých prázdninových měsících. I tak se zdá být těžkým úkolem úspěšně analyzovat vztah mezi oběma patogeny a jejich výskytem v daném prostředí za určitých klimatických podmínek. Pokud se oba patogeny na rostlině, či dokonce stejném listu vyskytovaly současně, byla prokázána dominantnější akce padlí. Současně navíc došlo k vzájemné inhibici infekčních účinků obou patogenů na hostitelskou rostlinu (Mieslerová et al., 2007). Proto u rostlin, u nichž se symptomy infekce *Bremia lactucae* nevyskytují, můžeme uvažovat o potlačení účinku agresivnějším *Golovinomyces cichoracearum* (Petrželová a Lebeda, 2004).

Výskytem a interakcí obou patogenů v Salinas Valley se zabýval Schnathorst (1962). V této oblasti byly vymezeny tři lokality, v kterých byla zaznamenána přítomnost obou patogenů současně anebo každého individuálně. Záznamy potvrzují výše uvedené, a sice fakt, že příhodnější podmínkami pro výskyt *Bremia lactucae* jsou nižší hodnoty teplot (13°C) a vyšší vlhkost, oproti *Golovinomyces cichoracearum,* vyskytujícím se v oblastech s vyšší průměrnou teplotou (17-19°C) a méně vlhkým prostředním (níže než 77% vzdušné vlhkosti). Byl detekován taktéž jejich smíšený výskyt, kdy padlí přerůstalo přes část listu pokrytého plísní (Schnathorst, 1962).

3.2.9. Variabilita interakce *Lactuca* spp. a *Golovinomyces cichoracearum*

Lebeda et al. (2007) uvedli, že vztah mezi dvěma subjekty (rostlina či plodina a patogen) můžeme klasifikovat jako inkompatibilní a nebo kompatiblitní. Jako inkompatibilní projev označujeme odolnost nehostitelské rostliny nebo nespecifickou rezistenci, kompatibilním projevem rozumíme rezistenci hostitelské rostliny nebo specifickou virulenci.

Nejčastější kulturní rostlinou pro infekci *Golovinomyces cichoracearum* je kultivovaný salát *Lactuca sativa* (Lebeda, 1994). Většina studií se zabývá vztahem tohoto patogena s *Lactuca sativa* a to zejména v USA, kde se toto téma stalo předmětem studií např. pro Schnathorsta et al. (1958) nebo Matherona a Porchase (2001, 2003).

Lebeda a Mieslerová (2011) uvedli, že existuje jen málo rezistentních odrůd salátu a většina z nich je vůči patogenu *Golovinomyces cichoracearum* náchylná. Dokonce, jak uvedli Knight et al. (1986), citlivěji tomuto patogenu podléhají odrůdy kadeřavých salátů oproti tzv. máslovým salátům. Existují však i kultivary, u nichž byla zaznamenána rezistence vůči infekci *Golovinomyces cichoracearum*, a to například Arctic King, Big Boston, salát Bowl a Bath Cos; Two Star a Big Green COS; Amanda Plus a Bremex, Suttons A-1 a Maruraj; Cindy, Clarion Corelli, Sabine, Soraya a Suzan (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Experimenty, které by dokumentovaly vztah mezi planě rostoucími zástupci rodu *Lactuca* a *Golovinomyces cichoracearum*, na našem území poprvé realizoval Lebeda se svými spolupracovníky. Malý počet rezistentních odrůd vůči patogenu *Golovinomyces cichoracearum* se stal podkladem pro zájem o nalezení mechanismů rezistence. Pokusy prováděné v podmínkách přirozené infekce Lebedou (1985a) v interakci *Golovinomyces cichoracearum* a zástupců rodu *Lactuca*, se zaměřily na 29 genotypů pěti planě rostoucích druhů tohoto rodu a jednoho kříženec (*L. serriola x L. sativa*). Náchylnost k infekci byla potvrzena téměř u všech genotypů *Lactuca serriola*, včetně kříženec *L. serriola* x *L. sativa*. Rezistentní vůči infekci byly pouze 1 genotyp *L. aculeata*, 1 genotyp *L. dentata* a 2 genotypy *L. virosa* (Lebeda, 1985a).

Jelikož pro účely šlechtitelství bylo důležité najít mechanismy rezistence (Lebeda et al. 2007), rozšířily se pokusy v dalších letech o počet testovaných genotypů. Výsledky skleníkových testů, které provedl Lebeda (1994) u 99 genotypů sedmi planě rostoucích druhů rodu *Lactuca* (na *L. serriola, L. saligna, L. virosa, L. viminea, L. perennis, L. tenerrima, L. tatarica)* ukázaly, že nejvíce infekci *Golovinomyces cichoracearum* podlehly genotypy *Lactuca serriola*. U *Lactuca saligna* byla zpozorována variabilita v rezistenci, jelikož až 50% vzorků nevykazovalo příznaky infekce. U zbývajících výše uvedených vzorků rodu *Lactuca* bylo identifikováno jen několik, a nebo téměř žádné symptomy napadení (Lebeda 1994).

Na výše zmíněné studie navázaly v roce 2005 výzkumy na katedře botaniky PřF UP (Lebeda et al. 2016; Mieslerová et al., 2007, 2009), které probíhají dodnes. Během následujících šesti let proběhl na území Moravy a východních Čech sběr vzorků *Golovinomyces cichoracearum* na planě rostoucích zástupcích druhu *Lactuca serriola*. Studie měly za úkol zmapovat morfologickou a patogenní variabilitu na kulturních i planě rostoucích zástupcích rodu *Lactuca* (Lebeda et al., 2012a, 2016). Předmětem výzkumu bylo nejprve vytvořit diferenciační soubor s genotypy rodu *Lactuca* a také jeho stabilizace za účelem pozdějšího srovnávacího studia patogenní variability. V diferenciačním souboru byly v roce 2005 přítomny ale jen genotypy *Lactuca serriola*, a tudíž bylo pro jeho tvorbu využito i

diferenciačního souboru, který byl využíván k studiu variability plísně salátové (*Bremia lactucae*). V roce 2005 byla napříč diferenciačním souborem zaznamenána nízká variabilita – byla potvrzena náchylnost k infekci u většiny genotypů *Lactuca serriola*. Proto v následujícím roce došlo k zařazení dalších genotypů do diferenciačního souboru, jednalo se genotypy *Lactuca sativa* a kříženec *Lactuca sativa* x *Lactuca serriola*. V roce 2007 byl diferenciační soubor rozšířen o genotypy *L. sativa* a *L. serriola*, u kterých byla zaznamenána největší variabilita interakce s *G. cichoracearum*. Diferenciační soubor v roce 2008 obsahoval už 13 genotypů rodu *Lactuca* (šest kultivarů *L. sativa,* jeden hybrid *L.sativa* x *L. serriola,* po dvou genotypech *L. serriola, L. saligna* a *L. virosa*) (Lebeda et al., 2012a).

Takto sestavený soubor využil Lebeda et al. (2012b) v dalších letech pro výzkum zaměřený na variabilitu virulence *Golovinomyces cichoracearum.* Na oddělení fytopatologie katedry botaniky PřF UP probíhají tyto studie i v současnosti. Doposud byla u většiny izolátů *G. cichoracearum* potvrzena úplná kompatibilita (virulence) vůči studovaným genotypům rodu *Lactuca.* Byl zaznamenán i výskyt neúplné kompatibility s projevem střední virulence u patogena, ale i avirulentní reakce (nejvíce rezistentní) s nízkou frekvencí a to zejména na genotypech *L. saligna* a *L. virosa.* Experimenty prokázaly existenci patogenních ras a rasové specificity ve vztahu rostlina (hostitel) – patogen a napomáhají tak k pochopení specificity jejich interakce (Lebeda et al., 2012b).

Můžeme konstatovat, že mezi lety 2008-2010 došlo u izolátů *Golovinomyces cichoracearum* k zvýšení rezistence díky jistému kvalitativnímu posunu v její variabilitě. V tomto období bylo objeveno široké spektrum fenotypů virulence, avšak zpozorované rozdíly mezi reakčními vzorci byly malé. Fenotypy zaznamenané v průběhu těchto let, byly v populacích *Golovinomyces cichoracearum* velmi unikátní (Lebeda et al., 2012b; 2016).

Mieslerová a Lebeda (2011) uvedli, že dodnes byl v tomto pokusu použit pouze jediný izolát *G. cichoracearum*, který pocházel z kulturního salátu původem z Francie. Tento izolát byl oproti izolátům pocházejícím z *Lactuca serriola* na testovaných kultivarech více virulentní. Proměnlivost virulence znamená mimo jiné důsledky pro pěstování a také i šlechtitelství. Výsledky prokazují, že se v přírodě můžeme setkat s novými a virulentnějšími izoláty tohoto patogena (Mieslerová et al., 2007, 2009; Česneková, 2008; Lebeda et al. 2016).

Lebeda a kolektiv uvedli, že byla potvrzena velká variabilita ve virulenci a taktéž existence různých ras a jejich diferenciace (Lebeda et al., 2016). V roce 2008 bylo potvrzeno 16 virulentních fenotypů, v roce 2009 10 virulentních fenotypů, 25 virulentních fenotypů v roce 2010, 17 virulentních fenotypů v roce 2011, 6 virulentních fenotypů v roce 2012, 14

virulentních fenotypů v roce 2013 a 12 virulentních fenotypů v roce 2014. Některé z reakčních vzorců byly zaznamenány opakovaně každý rok (Lebeda et al., 2016).

Dodnes neexistuje žádný systém pro determinaci a klasifikaci patogenních ras u *G. cichoracearum*. Je zapotřebí naléhavě vytvořit mezinárodně uznávaný diferenciační soubor *Lactuca* spp., včetně systému pro determinaci ras. Širší epidemiologické a populačně-genetické studie by mohly přinést nové a užitečné informace, které by pomohly pěstitelům v boji s padlí (Lebeda a Mieslerová, 2011; Lebeda et al., 2016).

3.2.10. Vývoj *Golovinomyces cichoracearum* a obranné mechanismy rodu *Lactuca*

Problematika mechanismů rezistence rodu *Lactuca* vůči padlí *G. cichoracearum* není zdaleka tak vyřešena, jako studium rezistence salátu pro patogen *Bremia lactucae*, pro který máme větší množství informací (Lebeda a Mieslerová 2011). Zhang et al. (2009) uvedl, že rezistence některých genotypů rodu *Lactuca* je závislá na ontogenetickém stáří rostliny.

Studie, kterými se zabýval v minulém století Schnathorst (1959a,b) potvrdily, že *G. cichoracearum* napadá spíše dospělé hostitelské rostliny, přičemž intenzita infekce se zesiluje směrem k apikálnímu vrcholu rostliny. To znamená, že nejníže položené listy hostitele jsou přirozenou infekcí zasaženy nejvíce. V těchto studiích taky zprozoroval, že při současném výskytu viru salátové mozaiky na jednom hostiteli se stupeň napadení zvyšuje. Za možného činitele způsobujícího mechanickou rezistenci by mohl být označen osmotický tlak. (Schnathorst, 1959b in Lebeda a Mieslerová, 2011).

Schnathorst ve studii nadále usoudil, že rezistence některých zástupců rodu *Lactuca* je závislá na fyziologickém stavu listu rostliny. Tuto skutečnost vyvodil z pokusů, ve kterých porovnával interakce kulturního salátu s *G. cichoracearum* pocházejícího jak z kulturního salátu, tak i z planě rostoucích zástupců rodu *Lactuca* spp., a ve kterých také sledoval faktory ovlivňující tyto reakce. Bylo zřejmé, že přítomnost viru salátové mozaiky, rozdílnost v minerální výživě, teplotě a i intenzitě světla, ovlivnila rezistenci salátu vůči patogenu pocházejícímu z kulturního salátu. Oproti tomu na reakci salátu vůči izolátu, pocházejícímu z planě rostoucích zástupců rodu *Lactuca* nebylo tolik faktorů pozorováno (Schnathorst, 1959b in Lebeda a Mieslerová, 2011).

Schnathorst a Weinhold (1957 in Lebeda a Mieslerová, 2011) také uvedli, že roli v rezistenci rostliny proti padlí *Golovinomyces cichoracearum* má i tloušťka kutikuly a epidermální vrstvy.

Téma mechanismů rezistence ještě není zdaleka úplně vyřešeno, a jak uvedli Lebeda a Mieslerová (2011), bylo by potřeba této problematice věnovat daleko více pozornosti. Více faktů je známo spíše o rezistenci salátu vůči patogennímu druhu *Bremia lactucae* (Lebeda a Mieslerová, 2011). Mechanismy rezistence sledovala ve své práci taktéž Česneková (2008), zejména tzv. hypersenzitivní reakce u hostitelských rostlin rodu *Lactuca*.

3.2.11. Ochrana vůči *Golovinomyces cichoracearum*

Nejefektivnějším způsobem ochrany vůči patogenu *G. cichoracearum*, ale i vůči jiným patogenům, by měla být prevence, což ale mimo jiné znamená preferování méně náchylných odrůd proti infekci a dodržení ověřených pěstitelských postupů (Matheron a Porchas, 2003).

V posledních letech byla však veřejnosti nabídnuta možnost boje proti infekci pomocí nejrůznějších fungicidů. Aby však došlo k úspěšnému a efektivnímu potlačení infekce, je potřeba rostliny chránit ještě před samotným propuknutím choroby. Použití nově uvedených fungicidů sebou ale nese riziko vzniku postupné rezistence patogena vůči těmto přípravkům, jelikož je jejich úkolem inhibovat pouze velmi specifickou část jejich metabolismu. Pro patogen *G. cichoracearum* parazující na salátu již byly provedeny příslušné výzkumy, které doložily vysokou funkčnost fungicidních přípravků Talent (s účinnou látkou myclobutanilem), Topas 100 EC (s účinnou látkou penconazolem) a Score 250 EC (s účinnou látkou difenoconazolem) (Lebeda a Mieslerová, 2011; Bělicová, 2015).

Účinky fungicidních přípravků a jiných látek na vztah mezi *G. cichoracearum* a různých kultivarů salátu, se staly předmětem výzkumů na konci 20.století v Yuma Valley (USA). S použitím traktorového postřikovače byly v náhodných intervalech rostliny pětkrát ošetřeny QoI fungicidy (strobiluriny): azoxystrobin (Quadris), dimoxystrobin (BAS 505), chinoxyfen (Chinolin EF 1295), kresoxim-methyl (BAS 409), kresoxim- methyl (Sovran). Při porovnání s neošetřenými rostlinami byl detekován snížený počet lézí (Matheron a Porchas, 1998).

Nadále bylo potvrzeno, že pokud se na infikovaných rostlinách padlí projeví, fungicid jako například hydrogenuhličitan draselný (Kaligreen) infekci efektivně nepotlačí. Oproti tomu sirné fungicidy jako Microthiol special či 70% výtažek oleje stromu *Azadirachta* pocházejícího z Indie, jsou schopny i v počátcích infekce při častějším užití hostitelskou rostlinu ochránit (Matheron a Porchas, 1998, 1999). Mezi nejúčinější fungicidy byly v roce 1999 zařazeny následující: boscalid (Pristine), dithiokarbamát (Zoxamide, Maneb), chinolin (Chinoxyfen), mycloobutanil (Rally), pyraklostrobin, pyraklostrobin (Cabrion), síra (Microthyol Dispers) a trifloxystrobin (Flint) (Matcheron a Porchas, 1999).

Existují i nefungicidní přípravky jako acibenzolar-S-methyl (Actigard), který podporuje vznik rezistence rostliny proti patogenu, ale bez přímého účinku na něj. Tento rostlinný aktivátor potvrdil v experimentu na locikách dostatečnou ochranu pro zkoumané rostliny (Matcheron a Porchas, 1999).

Byly prováděny také například pokusy, kdy se několik fungicidů aplikovalo vůči patogenům *Bremia lactucae* a *Golovinomyces cichoracearum*. Výsledky potvrdily, že i přes skutečnost, že větší množství registrovaných fungicidů užitých na saláty potlačují projev pouze jednoho z nich, jsou nově produkované fungicidy schopné inhibovat oba patogeny současně (Matheron a Porchas, 1998). Z dalších pokusů, testujících například i přírodní látky s fungicidním účinkem (síra, sojový lecitin, kyselina salicylová) bylo dokázáno, že přípravky s obsahem síry mají efektivnější účinek proti vývoji *G. cichoracearum* na čekance, než fungicidy obsahující sojový lecitin a kyselinu salicylovou (Trdan et al., 2004).

K účinější kontrole vývoje padlí *Golovinomyces cichoracearum* na rostlinách rodu *Lactuca* do budoucna přispěje další vývoj v oblasti chemie. Pomoci by mohlo i zlepšení managmentu ochrany rostlin (Lebeda a Mieslerová, 2011).

4. MATERIÁL A METODY

4.1. Rostlinný materiál infikovaný padlím

Položky hostitelských rostlin rodu *Lactuca*, na nichž bylo parazitující padlí r. *Golovinomyces* zjištěno, byly sesbírány členy Katedry botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci v letech 2006 – 2014. Kromě České republiky pochází vzorky i z jiných evropských států jako například z Nizozemí, Maďarska, Chorvatska, nebo Slovenské republiky. Mimo Evropu byly do studia zahrnuty i vzorky pocházející ze Spojených států amerických, Izraele, Gruzie, Číny a Jižní Koreje.

Rostlinný materiál byl zpracován běžným způsobem, a sice vysušením pomocí lisování. Následující tabulka (*Tabulka 2*) shrnuje seznam herbářových položek rodu *Lactuca*, u nichž jsem analyzovala základní morfologické charakteristiky padlí *Golovinomyces cichoracearum*. Tabulka obsahuje taktéž informace o lokalizaci místa a datum sběru.

Tabulka 2: Seznam herbářových položek hostitelských rostlin rodu *Lactuca* infikovaných padlím *Golovinomyces cichoracearum*

číslo	**hostitelská rostlina**	**lokalita**	**lokalizace**		**datum sběru**	**jiný popis**
			zeměpisná délka	zeměpisná šířka		
1.	*Lactuca altaica*	Nizozemsko, Wageningen, Univerzita	5°39′0″ v. d.	51°57′0″ s. š.	836/2014 27.7.2014	ID=1
2.	*Lactuca auriculata*	Nizozemsko Wageningen, Univerzita	5°39′0″ v. d.	51°57′0″ s. š.	970/2014 27.7.2014	ID=1
3.	*Lactuca indica*	Čína, Peking	116°23′29″ v. d.	39°54′20″ s. š.	31.8. 2013	
4.	*Lactuca indica*	Nizozemsko (China 07-05) Wageningen, Univerzita	5°39′0″ v. d.	51°57′0″ s. š.	381/2011 září 2011	
5.	*Lactuca indica* var. *laciniata*	Jižní Korea, Hat-Gal, Chuncheon	127°44′0″ v. d.	37°52′0″ s. š.	2006 2	
6.	*Lactuca indica* var. *laciniata*	Jižní Korea, Pyunggang, Botanical Garden	128°24′0″ v. d.	37°22′0″ s. š.	2006	
7.	*Lactuca indica* var. *laciniata*	Jižní Korea, Seoul University Campus	126°58′ v. d.	37°34′ s. š.	Srpen 2006	
8.	*Lactuca quercina*	Slovenská republika, Turnianský hrad	20°52′27,96″ v. d.	48°36′39,78″ s. š	1.7.2011	
9.	*Lactuca saligna* var. *ruminata*	Nizozemsko Wageningen, Univerzita	5°39′0″ v. d.	51°57′0″ s. š.	411/2011 září 2011	
10.	*Lactuca sativa*	Izrael, Haifa	34°59′21″ v. d.	32°48′56″ s. š.	květen 2011	
11.	*Lactuca sativa cv.„Vista verde“*	USA, California, Salinas	121°39′21″ z. d.	36°40′39″ s. š.	2010	
12.	*Lactuca serriola*	Gruzie, Georgia	44°38'57" v. d.	41°39'11" s. š.	272/A 104 2013	

13.	*Lactuca serriola*	Maďarsko, Eger	20°22′24″ v. d.	47°54′1″ s. š.	HU 6C 4/2014	
14.	*Lactuca serriola*	Maďarsko, Eger	20°22′24″ v. d.	47°54′1″ s. š.	HU 6C 6/2014 2	
15.	*Lactuca serriola* f. *serriola*	Česká republika Olomouc - Holice	17°17′43″ v. d.	49°34′24″ s. š.	2009	
16.	*Lactuca serriola* f. *integrifolia*	Gruzie, Georgia, Kiketi	44°38'57" v. d.	41°39'11" s. š.	3.8.2013	
17.	*Lactuca serriola* f. *serriola*	Nizozemsko, Wageningen, Univerzita	5°39′0″ v. d.	51°57′0″ s. š.	667/2011 září 2011	
18.	*Lactuca serriola* f. *serriola*	Nizozemsko Wageningen, Univerzita	5°39′0″ v. d.	51°57′0″ s. š.	50/ 2014 27.7. 2014	
19.	*Lactuca serriola* f. *serriola*	Nizozemsko Wageningen, Univerzita	5°39′0″ v. d.	51°57′0″ s. š.	95/2014 27.7. 2014	
20.	*Lactuca serriola* f. *serriola*	Slovensko Horné Semerovce	18° 52´40″ v. d.	48°07′30″ s. š.	4.8. 2008	
21.	*Lactuca serriola* f. *serriola*	USA, Idaho, Idaho Falls	112°2′0″ z. d.	43°30′0″ s. š.	131/08 2008	
22.	*Lactuca serriola* f. *serriola*	USA, Colorado, Mesa Verde, Národní Park	108°29´19″ z. d.	37°11´02″ s. š.	25.9. 2008	
23.	*Lactuca serriola* f. *serriola*	USA Oregon, Salem	123°1´144″ z. d.	44°55´51″ s. š.	2008	
24.	*Lactuca serriola* f. *integrifolia*	Chorvatsko	15°28′0″ v. d.	45°15′0″ s. š.	9.9. 2014	
25.	*Lactuca serriola* var. *serriola*	Izrael, Haifa	34°59´21″ v. d.	32°48′56″ s. š.	květen 2011	
26.	*Lactuca tuberosa*	Izrael, Haifa 401-3	34°59´21″ v. d.	32°48′56″ s. š.	květen 2011	

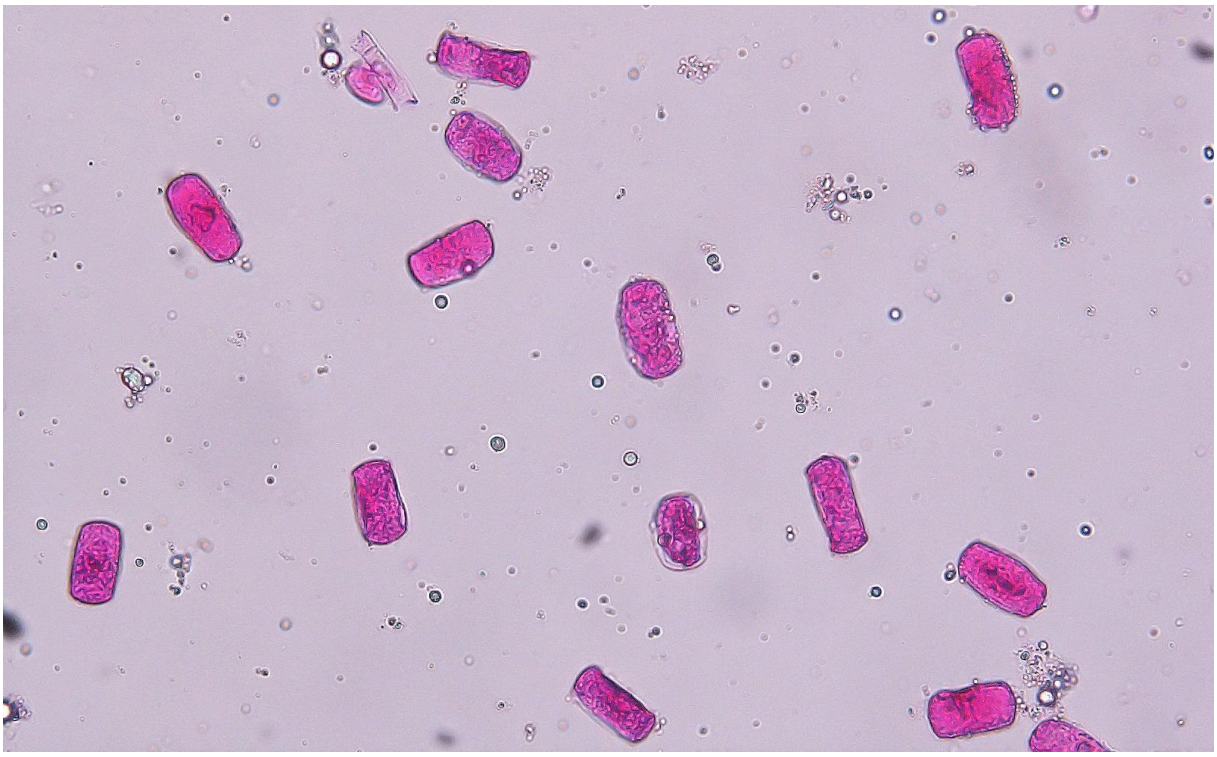
4.2. Mikroskopické studium

Přípravy rostlinného materiálu, včetně vlastní samostatné práce a mikroskopického studia proběhly na půdě oddělení fytopatologie Katedry botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého a zejména pak v laboratoři. K popisu vzorků byl k základním měřením morfologických charakteristik použit světelný mikroskop OLYMPUS CHK-2 a pro potřeby pořízení digitálních fotografických snímků bylo využito mikroskopu OLYMPUS BX60 s kamerou OLYMPUS DP70. Ke konečné úpravě fotografií bylo následně využito programu Picasa 3.9, v němž byly fotografie doostřeny. Na obr. č. 12 a č. 13 jsou pak zobrazeny finálně upravené mikrofotografie *Golovinomyces cichoracearum* na různých zástupcích rodu *Lactuca*.

Mikroskopickému studiu vždy předcházela důsledná příprava preparátu. Jelikož se jednalo jen o herbarizované rostlinné položky rodu *Lactuca*, byla pro zpracování využita tzv. Shinova metoda (Shin, 2000). Jednalo se o poměrně časově náročnou metodu, obtížnou i na drobnou motoriku. Tato metoda obnášela v první řadě nalezení místa na povrchu listu s nejpatrnější lokalitou infekce. U několika vzorků nebylo možné místo napadení patogenem nalézt. Část listu infikované rostliny byla poté obstřihnuta a pinzetou přenesena na podložní sklíčko (napadenou částí nahoru) a následně zakápnuta kapkou roztoku kyselého fuchsinu (roztok fuchsinu a kyseliny mléčné v poměru 1:1). Následně bylo provedeno krátké žíhání sklíčka se vzorkem nad plamenem kahanu. Při identifikaci lehce kyselého zápachu bylo žíhání přerušeno a opakováno na druhé straně listu. Takto obarvený a nepoškozený vzorek byl skalpelem seškrábnut na čisté podložní sklo, zakápnut destilovanou vodou a přikryt sklíčkem krycím. Mycelium bylo pozorováno světelným mikroskopem se zvětšením 400x. Zbarvení mycelia se pohybovalo od růžového až po červený barevný odstín.

U každého z 26 vzorků padlí se vyskytovalo pouze nepohlavní stádium. U těchto vzorků byla provedena analýza 6 základních morfologických charakteristik anamorfního stádia, a to délka a šířka konidie, shape-index konidie, délka konidioforu, délka bazální části konidioforu a počet distálních buněk. U každého vzorku bylo provedeno co nejvíce možných měření. Snažila jsem se docílit minimálně 30 měření, ale u několika vzorků nebylo měření konidioforů do tohoto počtu možné. U jednoho vzorku bylo možné změřit pouze konidie. U položek vybraných pro toto studium jsem nezaznamenala přítomnost pohlavního stádia.

Obrázek 12: Mikrofotografie konidioforu *G. cichoracearum* na *Lactuca serriola*, A- délka konidioforu, B- délka bazální buňky; autor fotografie: Kozumplíková M., 2016



Obrázek 13*:* Mikrofotografie konidií *Golovinomyces cichoracearum* na zástupci *Lactuca serriola* f. *serriola* pocházející z USA, Colorado,Mesa Verde; autor fotografie: Kozumplíková M., 2016

Některé ze vzorků byly dokonce poničeny. U dvou vzorků pocházejících z Jordánska byl mikroskopickým studiem odhalen jiný patogen, než *Golovinomyces cichoracearum*, a sice pravděpodobně *Leveillula lactucae-serriolae* (může být i *Leveillula lactucarum*), a proto byly tyto dva vzorky ze statistického měření vyřazeny.

4.3. Statistické zpracování

Veškeré získané hodnoty byly nejprve zpracovány v programu Microsoft Office Excel. Po vytvoření přehledných tabulek byl u každého vzorku pro jednotlivá měření spočten aritmetický průměr, směrodatná odchylka, minimální a maximální hodnota. Dále byla data přenesena do programu NCSS 10, kde byly provedeny další statistické analýzy. K vyjádření podobnosti či rozdílnosti daných charakteristik byly užita metoda jednocestné analýzy variance (ANOVA). Odlišnost vzorků mezi sebou byla zjištěna pomocí Bonnferoniho testu mnohonásobného porovnávání. Podobnost jednotlivých vzorků Golovinomyces *cichoracearum* byla na základě 6 charakteristik jejich anamofního stádia vyjádřena pomocí metody UPGMA (Unweighted Pair-Group Method of Arithmetic Averages) a znázorněna dendrogramem.

5. VÝSLEDKY

U vzorků padlí *Golovinomyces cichoracearum* parazitujících na zástupcích rodu *Lactuca* byla zjištěna tato morfologická variabilita.

5.1. Morfologická variabilita nepohlavních stádií *Golovinomyces cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca*

5.1.1. Délka konidií

První zkoumanou základní morfologickou charakteristikou byla délka konidií nepohlavního stádia patogena *G. cichoracearum* (GC) na zástupcích rodu *Lactuca*. Tuto charakteristiku, včetně statisticky zpracovaných údajů shrnuje *tabulka 3*. U uvedených 26 vzorků byly pozorovány rozdíly. Lze říci, že průměrná délka konidií činila 27,09 µm, přičemž nejnižší průměrná délka konidií s hodnotou 24,06 µm byla zjištěna u GC na *Lactuca serriola* f. *serriola* a místem původu v USA, a nejvyšší půměrná délka konidií s hodnotou 29,51 µm u GC na hostitelské rostlině *Lactuca serriola* f. *integrifolia* pocházející z Gruzie. Směrodatná odchylka pro délku konidií se pohybuje v intervalu od 1,00 µm do 2,65 µm. Nejnižší absolutní délka konidie 19,84 µm byla zjištěna u GC na *Lactuca serriola* var. *serriola* s místem původu v Izraeli. Oproti tomu nejvyšší absolutní délku konidie 37,20 µm vykazovalo padlí na *Lactuca indica* var. *laciniata* s místem původu v Jižní Koreji.

Box plot (krabicový diagram), který znázorňuje hodnoty délky konidií *Golovinomyces cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*, je uveden na grafu č. 1. *Tabulka 4* demonstruje Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání s hladinou významnosti $\alpha = 0,05$, který dokazuje odlišnost jednotlivých vzorků GC od zbývajícího souboru vzorků pro tuto morfologickou charakteristiku.

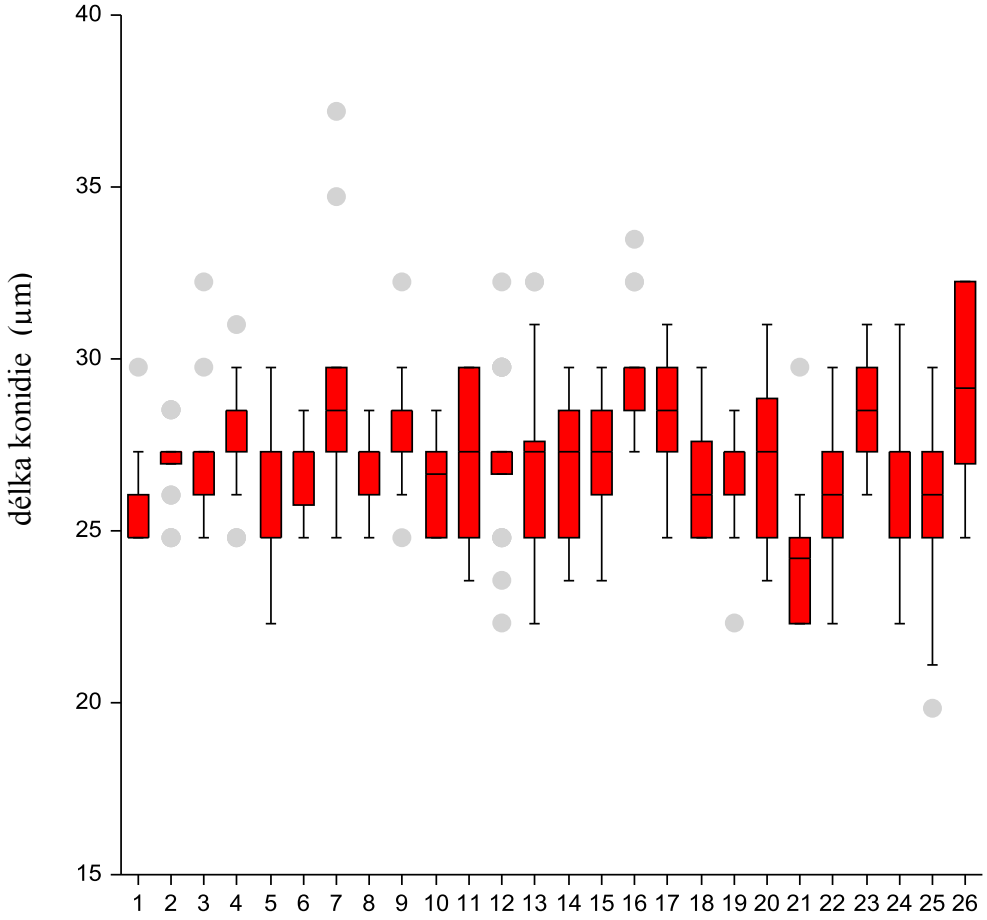
Tabulka 3: Délka konidií nepohlavního stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – délka konidií						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr (µm)	Směrodatná odchylka (µm)	Minimální hodnota (µm)	Maximální hodnota (µm)
1. Lactuca altaica	Nizozemí, Wageningen,	27.7.2014	25,67	1,16	24,80	29,76
2. Lactuca auriculata	Nizozemí, Wageningen,	27.7.2014	26,99	1,05	24,80	28,52
3. Lactuca indica	Čína, Peking	31.8. 2013	26,91	1,47	24,80	32,24
4. Lactuca indica	Nizozemí, Wagenigen, (China 07-05)	září 2011	27,98	1,38	24,80	31,00
5. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Hat-Gal Chuncheon	2006	26,04	1,75	22,32	29,76
6. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Pyunggang, Botanical Garden	2006	26,49	1,13	24,80	28,52
7. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Seoul, University Campus	srpen 2006	28,56	2,63	24,80	37,20
8. Lactuca quercina	Slovenská republika, Turňanský hrad	1.7.2011	26,58	1,00	24,80	28,52
9. Lactuca saligna* var. *ruminata	Nizozemí, Wageningen	září 2011	28,15	1,44	24,80	32,24
10. Lactuca sativa	Izrael, Haifa	květen 2011	26,58	1,35	24,80	28,52
11. Lactuca sativa cv. „Vista verde“	USA, California, Salinas Valley	2010	27,24	2,04	23,56	29,76
12. Lactuca serriola	Gruzie, Georgia	2013	27,16	2,03	22,32	32,24
13. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	4/2014	26,91	2,38	22,32	32,24
14. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	6/2014 2	26,95	1,89	23,56	29,76
15. Lactuca serriola* f. *serriola	Česká republika, Olomouc - Holice	2009	27,40	1,58	23,56	29,76
16. Lactuca serriola* f. *integrifolia	Gruzie, Georgia, Kiketi	3.8.2013	29,51	1,34	27,28	33,48
17. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	září 2011	28,02	1,71	24,80	31,00
18. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	26,62	1,72	24,80	29,76
19. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	26,83	1,13	22,32	28,52
20. Lactuca serriola* f. *serriola	Slovensko, Horné Semerovce	4.8. 2008	27,32	2,01	23,56	31,00

Pokračování *tabulky 3:*

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – délka konidií						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr (µm)	Směrodatná odchylka (µm)	Minimální hodnota (µm)	Maximální hodnota (µm)
21. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, Idaho, Idaho Falls	2008	24,06	1,59	22,32	29,76
22. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, Colorado, Mesa Verde, National Park	25.9. 2008	25,75	1,86	22,32	29,76
23. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, OR, Salem	2008	28,73	1,24	26,04	31,00
24. Lactuca serriola* f. *integrifolia	Chorvatsko	9.9. 2014	26,87	2,03	22,32	31,00
25. Lactuca serriola* var. *serriola	Izrael, Haifa	květen 2011	25,96	2,26	19,84	29,76
26. Lactuca tuberosa	Izrael,Haifa, 401-3	květen 2011	28,97	2,65	24,80	32,24
		ã	27,09	1,69	23,89	30,51
		df	25			
		F-ratio	12,7559			

Graf č.1: Box plot (krabicový diagram) pro délky konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*



vzorky padlí *G. cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca*

Tabulka 4: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro délky konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti α = 0,05

soubor	počet hodnot	průměr	odlišné od souborů
1	30	25,668	4, 7, 9, 16, 17, 23, 26
2	30	26,99067	16, 21, 26
3	30	26,908	16, 21, 23, 26
4	30	27,98267	1, 5, 21, 22, 25
5	21	26,04	4, 7, 9, 16, 17, 21, 23, 26
6	30	26,49467	7, 16, 21, 23, 26
7	30	28,56133	1, 5, 6, 8, 10, 18, 21, 22, 25
8	30	26,57733	7, 16, 21, 23, 26
9	30	28,148	1, 5, 21, 22, 25
10	30	26,57733	7, 16, 21, 23, 26
11	30	27,23867	16, 21
12	30	27,156	16, 21, 26
13	30	26,908	16, 21, 23, 26
14	30	26,94933	16, 21, 23, 26
15	30	27,404	16, 21
16	30	29,512	1, 2, 3, 5, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 18, 19, 20, 21, 22, 24, 25
17	30	28,024	1, 5, 21, 22, 25
18	30	26,61867	7, 16, 21, 23, 26
19	30	26,82533	16, 21, 23, 26
20	30	27,32133	16, 21
21	30	24,056	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 23, 24, 25, 26
22	30	25,75067	4, 7, 9, 16, 17, 23, 26
23	30	28,72667	1, 3, 5, 6, 8, 10, 13, 14, 18, 19, 21, 22, 24, 25
24	30	26,86667	16, 21, 23, 26
25	30	25,95733	4, 7, 9, 16, 17, 21, 23, 26
26	30	28,97467	1, 2, 3, 5, 6, 8, 10, 12, 13, 14, 18, 19, 21, 22, 24, 25

5.1.2. Šířka konidií

V pořadí druhou zkoumanou morfologickou charakteristikou byla šířka konidie nepohlavního stádia *G. cichoracearum* (GC) na zástupcích rodu *Lactuca*, jejíž zjištěné hodnoty jsou uvedeny v *tabulce 5*. Interval mezi nejnižší a nejvyšší hodnotou aritmetického průměru pro šířku konidie vymezuje padlí na *Lactuca serriola* f. *serriola* pocházející z Nizozemí s hodnotou 10,37 μm, a padlí na *Lactuca serriola* f. *integrifolia* z Gruzie s hodnotou 13,47 μm. Průměrná šířka všech měřených vzorků je 11,88 μm. Nejmenší hodnota absolutní šířky konidie 7,74 μm byla naměřena u padlí *G. cichoracearum* na zástupci *Lactuca indica* z Nizozemí. U 17 z celkového počtu 26 vzorků tato minimální hodnota šířky konidie odpovídala 9,92 μm. Absolutní maximální hodotu šířky konidie 19,84 jsem naměřila u GC na *Lactuca indica* var. *laciniata* pocházející z Jižní Koreje.

Také u této charakteristiky ukazuje *tabulka 6* Bonferroniho test mnohonásobného porovnání odlišnost jednotlivých vzorků, s hladinou významnosti $\alpha = 0{,}05$, a graf č. 2 zobrazuje Box plot (krabicový diagram) znázorňující hodnoty šířky konidií *Golovinomyces cichoracearum* na druzích *Lactuca.*

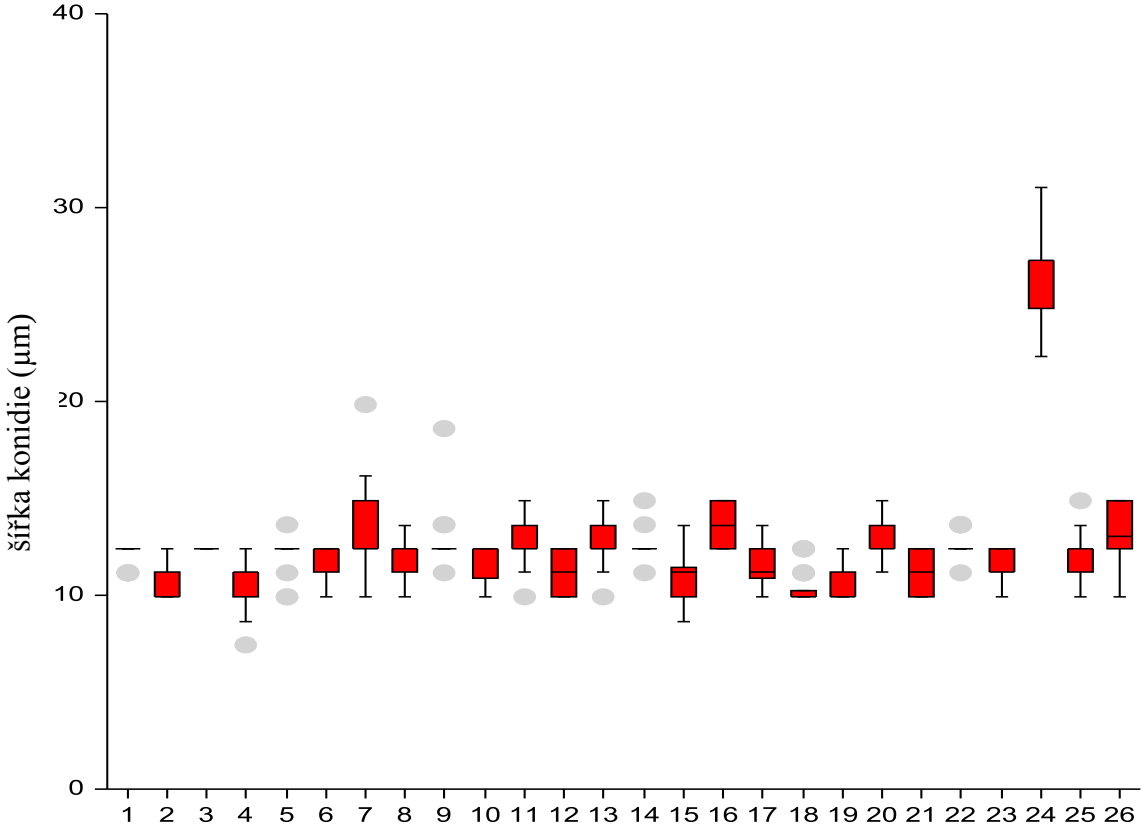
Tabulka 5: Šířka konidií nepohlavního stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – šířka konidií						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr (µm)	Směrodatná odchylka (µm)	Minimální hodnota (µm)	Maximální hodnota (µm)
1. Lactuca altaica	Nizozemí, Wageningen	27.7.2014	12,19	0,46	11,16	12,40
2. Lactuca auriculata	Nizozemí, Wageningen	27.7.2014	10,50	0,95	9,92	12,40
3. Lactuca indica	Čína, Bejing	31.8. 2013	12,40	0,00	12,40	12,40
4. Lactuca indica	Nizozemí, Wageningen (China 07-05)	září 2011	10,87	1,14	7,44	12,40
5. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Hat- Gal Chuncheon	2006	12,16	0,82	9,92	13,64
6. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Pyunggang, Botanical Garden	2006	11,99	0,74	9,92	12,40
7. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Seoul, University Campus	srpen 2006	12,94	2,21	9,92	19,84
8. Lactuca quercina	Slovenská republika Turňanský hrad	1.7.2011	12,07	0,90	9,92	13,64
9. Lactuca saligna* var. *ruminata	Nizozemí, Wageningen	září 2011	12,65	1,17	11,16	18,60
10. Lactuca sativa	Izrael, Haifa	květen 2011	11,66	1,04	9,92	12,40
11. Lactuca sativa cv. „Vista verde“	USA, California, Salinas Valley	2010	10,79	1,12	9,92	13,64
12. Lactuca serriola	Gruzie, Georgia	2013	11,28	1,08	9,92	12,40
13. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	4/2014	12,81	1,08	9,92	14,88
14. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	6/2014 2	12,48	0,55	11,16	14,88
15. Lactuca serriola* f. *serriola	Česká republika, Olomouc - Holice	2009	10,75	1,33	8,68	13,64
16. Lactuca serriola* f. *integrifolia	Gruzie, Georgia, Kiketi	3.8.2013	13,47	1,05	12,40	14,88
17. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	září 2011	11,45	1,05	9,92	13,64
18. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	10,37	0,88	9,92	12,40
19. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	10,42	0,82	9,92	12,40
20. Lactuca serriola* f. *serriola	Slovensko, Horné Semerovce	4.8. 2008	12,85	1,18	11,16	14,88

Pokračování *tabulky 5:*

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – šířka konidií						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr (µm)	Směrodatná odchylka (µm)	Minimální hodnota (µm)	Maximální hodnota (µm)
21. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, Idaho, Idaho Falls	2008	11,04	1,03	9,92	12,40
22. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, Colorado, Mesa Verde, National Park	25.9. 2008	12,57	0,53	11,16	13,64
23. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, OR, Salem	2008	11,57	0,81	9,92	12,40
24. Lactuca serriola* f. *integrifolia	Chorvatsko	9.9. 2014	12,28	0,87	9,92	14,88
25. Lactuca serriola* var. *serriola	Izrael, Haifa	květen 2011	12,07	1,20	9,92	14,88
26. Lactuca tuberosa	Izrael, Haifa, 401-3	květen 2011	13,35	1,35	9,92	14,88
		ã	11,88	0,98	10,21	13,88
		df	25			
		F-ratio	221,3677			

Graf č. 2 : Box plot (krabicový diagram) pro šířku konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*



vzorky padlí *G. cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca*

Tabulka 6: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro šířky konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti α = 0,05

soubor	počet hodnot	průměr	odlišné od souborů
1	30	12,19333	2, 4, 15, 16, 18, 19, 21, 24, 26
2	30	10,49867	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 16, 20, 22, 24, 25, 26
3	30	12,4	2, 4, 12, 15, 18, 19, 21, 24
4	30	10,87067	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 13, 14, 16, 20, 22, 24, 25, 26
5	21	12,16381	2, 4, 15, 16, 18, 19, 24
6	30	11,98667	2, 4, 15, 16, 18, 19, 24, 26
7	30	12,93733	2, 4, 10, 12, 15, 17, 18, 19, 21, 23, 24
8	30	12,06933	2, 4, 15, 16, 18, 19, 24, 26
9	30	12,648	2, 4, 12, 15, 17, 18, 19, 21, 24
10	30	11,656	2, 7, 11, 13, 16, 18, 19, 20, 24, 26
11	30	12,81333	2, 4, 10, 12, 15, 17, 18, 19, 21, 23, 24
12	30	11,284	3, 7, 9, 11, 13, 14, 16, 20, 22, 24, 26
13	30	12,81333	2, 4, 10, 12, 15, 17, 18, 19, 21, 23, 24
14	30	12,48267	2, 4, 12, 15, 18, 19, 21, 24
15	30	10,74667	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 13, 14, 16, 20, 22, 24, 25, 26
16	30	13,47467	1, 2, 4, 5, 6, 8, 10, 12, 15, 17, 18, 19, 21, 23, 24, 25
17	30	11,44933	7, 9, 11, 13, 16, 20, 22, 24, 26
18	30	10,37467	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 16, 20, 22, 23, 24, 25, 26
19	30	10,416	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 16, 20, 22, 23, 24, 25, 26
20	30	12,85467	2, 4, 10, 12, 15, 17, 18, 19, 21, 23, 24
21	30	11,036	1, 3, 7, 9, 11, 13, 14, 16, 20, 22, 24, 26
22	30	12,56533	2, 4, 12, 15, 17, 18, 19, 21, 24
23	30	11,57333	7, 11, 13, 16, 18, 19, 20, 24, 26
24	30	26,86667	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 26
25	30	12,06933	2, 4, 15, 16, 18, 19, 24, 26
26	30	13,35067	1, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 15, 17, 18, 19, 21, 23, 24, 25

5.1.3. Shape-index

Poměr hodnoty délky ku šířce konidií se odborně nazývá shape-index. Tento tzv. index tvaru byl určován pomocí výpočetní operace v MS Office Excel a je uveden v *tabulce 7*. Aritmetický průměr shape-indexu se pohyboval v intervalu od 2,05 u padlí *G. cichoracearum* (GC) na hostitelské rostlině *Lactuca serriola* f. *serriola* původem z USA a státu Colorado, a 2,59, což je hodnota určená u tří vzorků pocházejících z Nizozemí. Jednalo se o vzorky padlí z rostlin *Lactuca auriculata*, *Lactuca serriola* f. *serriola* a *Lactuca indica*. Z výpočtů lze dále konstatovat, že průměrná hodnota shape-indexu odpovídá číslu 2,31. Nejvyšší absolutní hodnota shape-indexu 3,29 byla určena u GC na hostitelské rostlině *Lactuca serriola* f. *serriola* pocházející z České republiky. Oproti tomu nejnižší absolutní hodnota shape-indexu, a sice 1,58, byla určena u GC na *Lactuca serriola* z Maďarska.

Tak jako o u předchozích vzorků, variabilitu a odlišnost jednotlivých vzorků od zbývajícího souboru ukazuje Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání, který je uveden v *tabulce 8*. Na grafu č. 3 pak můžeme shlédnout krabicový diagram (Box plot) pro tuto morfologickou charakteristiku *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*.

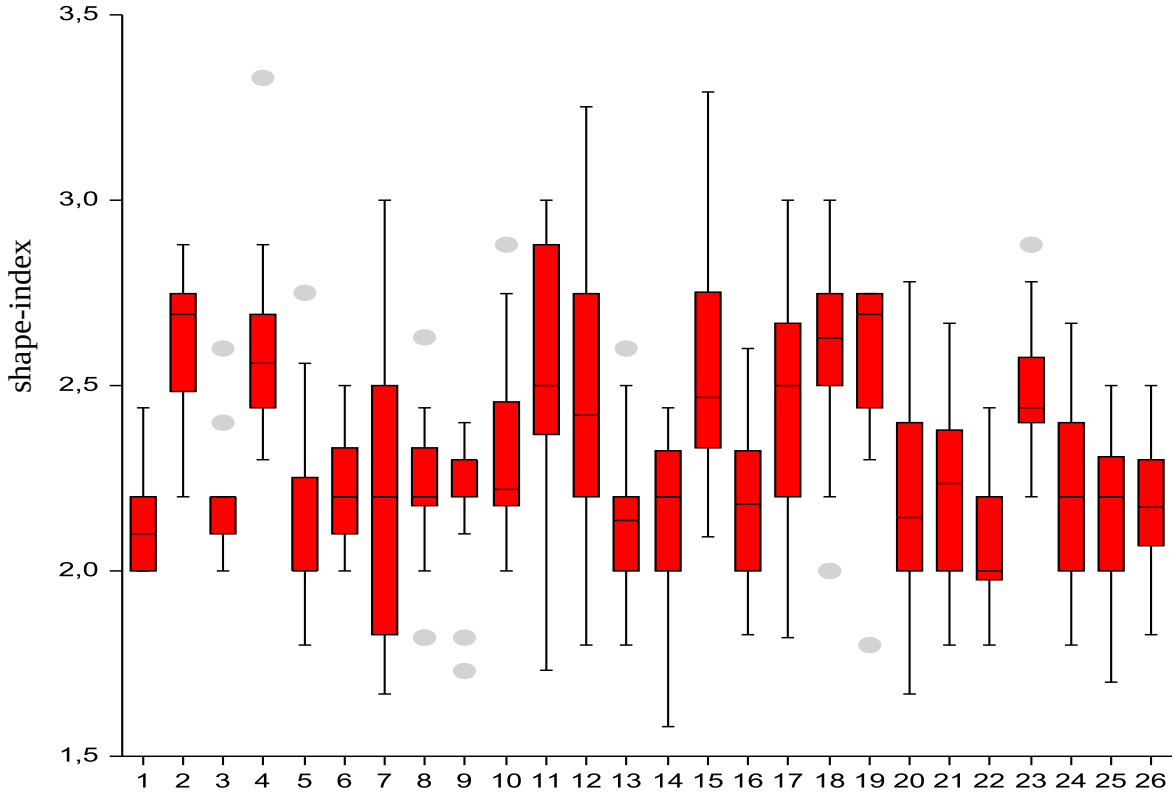
Tabulka 7: Shape-index nepohlavních stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – shape-index						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr (µm)	Směrodatná odchylka (µm)	Minimální hodnota (µm)	Maximální hodnota (µm)
1. Lactuca altaica	Nizozemí, Wageningen	27.7.2014	2,11	0,13	2,00	2,44
2. Lactuca auriculata	Nizozemí, Wageningen	27.7.2014	2,59	0,21	2,20	2,88
3. Lactuca indica	Čína, Bejing	31.8. 2013	2,17	0,12	2,00	2,60
4. Lactuca indica	Nizozemí, Wageningen (China 07-05)	září 2011	2,59	0,21	2,30	3,33
5. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Hat- Gal Chuncheon	2006	2,15	0,23	1,80	2,75
6. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea,, Pyunggang, Botanical Garden	2006	2,22	0,15	2,00	2,50
7. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Seoul, University Campus	srpen 2006	2,27	0,45	1,67	3,00
8. Lactuca quercina	Slovenská republika Turňanský hrad	1.7.2011	2,21	0,18	1,82	2,63
9. Lactuca saligna* var. *ruminata	Nizozemí, Wageningen	září 2011	2,24	0,15	1,73	2,40
10. Lactuca sativa	Izrael, Haifa	květen 2011	2,30	0,22	2,00	2,88
11. Lactuca sativa cv. „Vista verde“	USA, California, Salinas Valley	2010	2,55	0,32	1,80	3,25
12. Lactuca serriola	Gruzie, Georgia	2013	2,43	0,32	1,80	3,25
13. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	4/2014	2,11	0,19	1,80	2,60
14. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	6/2014 2	2,16	0,19	1,58	2,44
15. Lactuca serriola* f. *serriola	Česká republika, Olomouc - Holice	2009	2,58	0,31	2,09	3,29
16. Lactuca serriola* f. *integrifolia	Gruzie, Georgia, Kiketi	3.8.2013	2,20	0,19	1,83	2,60
17. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	září 2011	2,47	0,31	1,82	2,47
18. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	2,58	0,26	2,00	3,00
19. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	2,59	0,22	1,80	2,75
20. Lactuca serriola* f. *serriola	Slovensko, Horné Semerovce	4.8. 2008	2,15	0,27	1,67	2,78

Pokračování *tabulky 7:*

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – shape-index						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr (μm)	Směrodatná odchylka (μm)	Minimální hodnota (μm)	Maximální hodnota (μm)
21. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, Idaho, Idaho Falls	2008	2,30	0,23	1,80	2,67
22. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, Colorado, Mesa Verde, National Park	25.9. 2008	2,05	0,15	1,80	2,44
23. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, OR, Salem	2008	2,49	0,16	2,20	2,88
24. Lactuca serriola* f. *integrifolia	Chorvatsko	9.9. 2014	2,20	0,20	1,80	2,67
25. Lactuca serriola* var. *serriola	Izrael, Haifa	květen 2011	2,16	0,19	1,70	2,50
26. Lactuca tuberosa	Izrael, Haifa, 401-3	květen 2011	2,18	0,15	1,83	2,50
		ã	2,31	0,22	1,88	2,75
		df	25			
		F-ratio	18,4885			

Graf č. 3 : Box plot (krabicový diagram) pro shape-index konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*



vzorky padlí *G. cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca*

Tabulka 8: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro šířky konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti α = 0,05

soubor	počet hodnot	průměr	odlišné od souborů
1	30	2,108	2, 4, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 23
2	30	2,588667	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 16, 20, 21, 22, 24, 25, 26
3	30	2,17	2, 4, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 23
4	30	2,596333	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 16, 20, 21, 22, 24, 25, 26
5	21	2,152857	2, 4, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 23
6	30	2,217333	2, 4, 11, 15, 17, 18, 19, 23
7	30	2,274	2, 4, 11, 15, 18, 19
8	30	2,212	2, 4, 11, 15, 17, 18, 19, 23
9	30	2,235333	2, 4, 11, 15, 17, 18, 19, 23
10	30	2,296667	2, 4, 11, 15, 18, 19, 22
11	30	2,553	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 16, 20, 21, 22, 24, 25, 26
12	30	2,431667	1, 3, 5, 13, 14, 20, 21, 22, 24, 25, 26
13	30	2,108333	2, 4, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 23
14	30	2,164	2, 4, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 23
15	30	2,583	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 16, 20, 21, 22, 24, 25, 26
16	30	2,202	2, 4, 11, 15, 17, 18, 19, 23
17	30	2,474333	1, 3, 5, 6, 8, 9, 13, 14, 16, 20, 21, 22, 24, 25, 26
18	30	2,584	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 16, 20, 21, 22, 24, 25, 26
19	30	2,590667	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 16, 20, 21, 22, 24, 25, 26
20	30	2,145333	2, 4, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 23
21	30	2,196667	2, 4, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 23
22	30	2,051333	2, 4, 10, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 23
23	30	2,491667	1, 3, 5, 6, 8, 9, 13, 14, 16, 20, 21, 22, 24, 25, 26
24	30	2,196667	2, 4, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 23
25	30	2,161667	2, 4, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 23
26	30	2,178333	2, 4, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 23

5.1.4. Délka konidioforu

Po mikroskopickém studiu a statisickém zpracování naměřených dat pro délku konidioforů nepohlavního stádia padlí *Golovinomyces cichoracearum* (GC) byla vytvořena *tabulka 9*. Z tabulky je patrné, že průměrná délka konidioforů kolísá od hodnoty 104,44 μm u padlí na *Lactuca indica* var. *laciniata* z Jižní Koreje, až po hodnotu 162,27 μm u GC na *Lactuca serriola* f. *integrifolia* původem z Gruzie. Obecně lze však říci, že průměrné délka konidioforů dosahuje hodnoty 127,77 μm. Nejnižší absolutní délka konidioforu byla zaznamenána u padlí na hostitelské rostlině *Lactuca indica* s místem sběru v Číně v roce 2013, naopak padlí s nejvyšší absolutní hodnotou délky konidioforu 235,60 μm bylo nalezeno na *Lactuca indica* var. *laciniata* pocházející z Jižní Koreje a roku 2006. Hodnota směrodatné odchylky u této důležité morfologické charakteristiky v průměru činila 19,34 μm.

U této morfologické charakteristiky lze spatřit vysokou míru variability. Odlišnost jednotlivých vzorků GC od zbylého souboru měřných vzorků dokládá Bonferroniho test v *tabulce 10*. Numerická data této morfologické charakteristiky jsou zpracovány grafem č.3, který zobrazuje krabicový diagram (box plot) pro délku konidioforů GC na zástupcích rodu *Lactuca.*

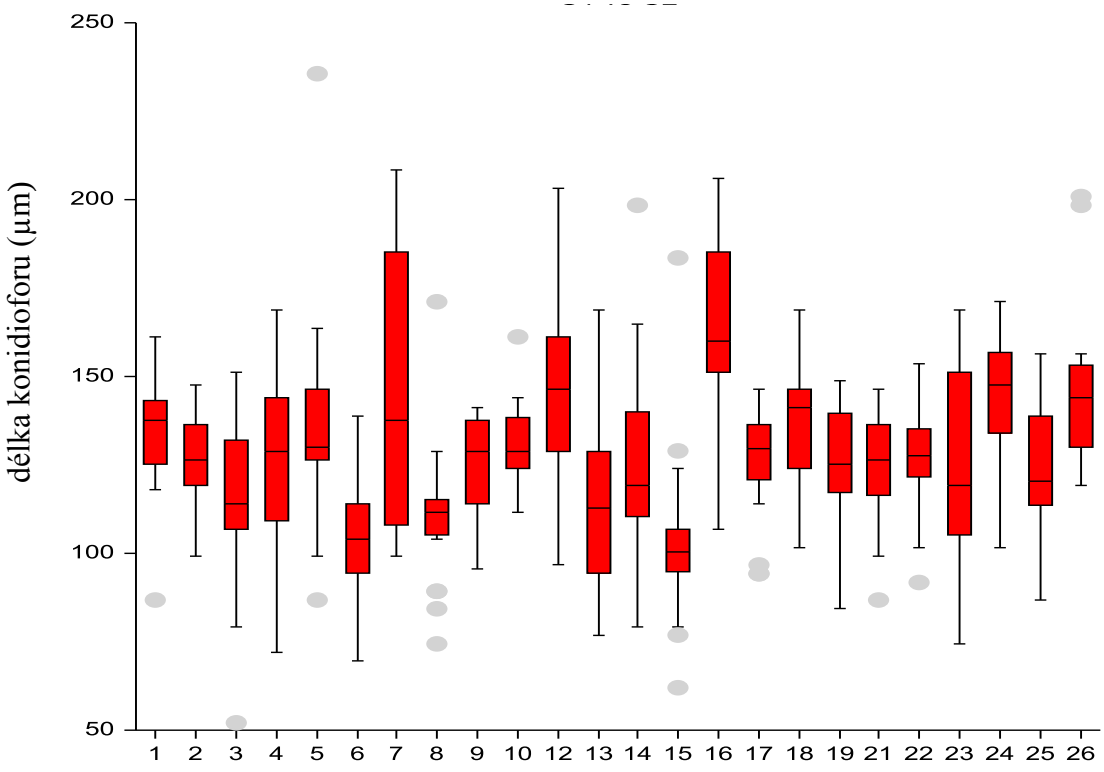
Tabulka 9: Délka konidioforů nepohlavního stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – délka konidioforů						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr (µm)	Směrodatná odchylka (µm)	Minimální hodnota (µm)	Maximální hodnota (µm)
1. Lactuca altaica	Nizozemsko	27.7.2014	133,62	14,88	86,80	161,20
2. Lactuca auriculata	Nizozemsko	27.7.2014	127,15	10,65	99,20	147,56
3. Lactuca indica	Čína, Bejing	31.8. 2013	116,48	20,48	52,08	151,28
4. Lactuca indica	Nizozemí, Wageningen (China 07-05)	září 2011	127,50	23,56	71,92	168,64
5. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Hat- Gal Chuncheon	2006	136,26	30,24	86,80	235,60
6. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Pyunggang, Botanical Garden	2006	104,44	18,05	69,44	138,88
7. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Seoul, University Campus	srpen 2006	144,58	36,63	99,20	208,32
8. Lactuca quercina	Slovenská republika, Turňanský hrad	1.7.2011	111,65	17,73	74,40	171,12
9. Lactuca saligna* var. *ruminata	Nizozemí, Wageningen	září 2011	125,37	13,65	95,48	141,36
10. Lactuca sativa	Izrael, Haifa	květen 2011	130,59	11,26	111,60	161,20
11. Lactuca sativa cv. „Vista verde“	USA, California, Salinas Valley	2010				
12. Lactuca serriola	Gruzie, Georgia	2013	146,73	25,12	96,72	203,36
13. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	4/2014	114,33	23,80	76,88	168,64
14. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	6/2014 2	125,36	24,52	79,36	198,40
15. Lactuca serriola* f. *serriola	Česká republika, Olomouc - Holice	2009	102,51	21,82	62,00	183,52
16. Lactuca serriola* f. *integrifolia	Gruzie, Georgia, Kiketi	3.8.2013	162,27	25,44	106,64	205,84
17. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	září 2011	127,47	13,70	94,24	146,32
18. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	135,86	15,87	101,68	168,64
19. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	124,70	15,35	84,32	148,80
20. Lactuca serriola* f. *serriola	Slovensko, Horné Semerovce	4.8. 2008	111,42	8,73	101,68	126,48

Pokračování *tabulky 9*:

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – délka konidioforů						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr (µm)	Směrodatná odchylka (µm)	Minimální hodnota (µm)	Maximální hodnota (µm)
21. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, Idaho, Idaho Falls	2008	125,18	14,97	86,80	146,32
22. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, Colorado, Mesa Verde, National Park	25.9. 2008	127,31	13,48	91,76	153,76
23. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, OR, Salem	2008	122,35	25,57	74,40	168,64
24. Lactuca serriola* f. *integrifolia	Chorvatsko	9.9. 2014	142,35	20,44	101,68	171,12
25. Lactuca serriola* var. *serriola	Izrael, Haifa	květen 2011	124,37	17,81	86,80	156,24
26. Lactuca tuberosa	Izrael, Haifa, 401-3	květen 2011	144,33	19,76	119,04	200,88
		ã	127,77	19,34	88,44	169,28
		df	25			
		F-ratio	10,4926			

Graf č. 4 : Box plot (krabicový diagram) pro délku konidioforů *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*



vzorky padlí *G. cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca*

Tabulka 10: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro délky konidioforů *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti α = 0,05

soubor	počet hodnot	průměr	odlišné od souborů
1	21	133,6248	15, 16
2	24	127,1517	15, 16
3	30	116,4773	7, 12, 16, 24, 26
4	17	127,5012	16
5	18	136,2622	8, 15, 16
6	9	104,4356	7, 12, 16, 18, 24, 26
7	20	144,584	3, 6, 8, 13, 15
8	25	111,6496	5, 7, 12, 16, 18, 24, 26
9	19	125,3705	16
10	22	130,5945	15, 16
12	30	146,7333	3, 6, 8, 13, 14, 15, 19, 23, 25
13	30	114,328	7, 12, 16, 24, 26
14	30	125,364	12, 15, 16
15	24	102,5067	1, 2, 5, 7, 10, 12, 14, 16, 17, 18, 19, 22, 24, 25, 26
16	30	162,2747	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 25
17	30	127,472	15, 16
18	23	135,8609	6, 8, 15, 16
19	30	124,7027	12, 15, 16
21	21	125,181	16
22	30	127,3067	15, 16
23	27	122,3467	12, 16, 26
24	30	142,352	3, 6, 8, 13, 15
25	30	124,372	12, 15, 16
26	25	145,2784	3, 6, 8, 13, 15, 23

5.1.5. Délka bazální buňky konidioforu

Tabulka 11 demonstruje souhrn dat pro další zkoumanou morfologickou charakteristiku, a sice délku bazální buňky konidioforu nepohlavního stádia padlí *Golovinomyces cichoracearum* (GC). Bylo určeno, že průměrná hodnota v tomto případě kolísá v intervalu mezi nejnižší hodnotou průměru 31,98 µm a nejvyšší hodnotou průměru 60,51 µm. Průměrná délka bazální buňky konidioforu je pro všechny vzorky určena na 45,59 µm. Pro uvedených 26 vzorků padlí z hostitelských druhů, byla v tomto znaku taktéž určena průměrná hodnota směrodatné odchylky 9,67 µm. Hostitelským druhem pro padlí s vůbec nejkratší absolutní délkou bazální buňky byla *Lactuca indica* pocházející z Číny (Pekingu). Její hodnota činila 14,88 µm. Nejvyšší absolutní délka bazální buňky byla určena u padlí GC na hostitelské rostlině *Lactuca quercina*. Její rozměr činil 96,72 µm.

Odlišnost vzorků u této charakteristiky rovněž potvrdil Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání, který je uveden v *tabulce 12*. Grafem č. 5 je pak znázorněn krabicový diagram (box plot) pro tuto morfologickou charakteristiku.

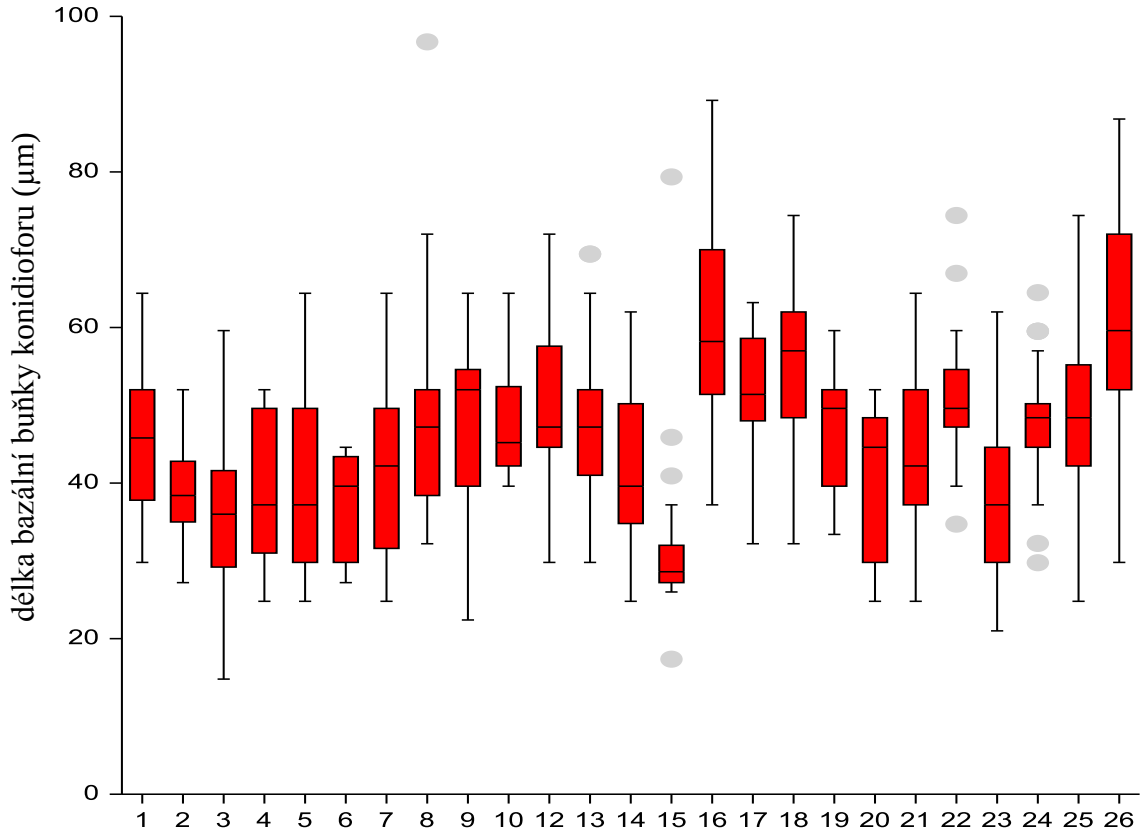
Tabulka 11: Délka bazálních buněk konidioforů nepohlavního stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – délka bazálních buněk konidioforů						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr (µm)	Směrodatná odchylka (µm)	Minimální hodnota (µm)	Maximální hodnota (µm)
1. Lactuca altaica	Nizozemsko	27.7.2014	45,11	8,67	29,76	64,48
2. Lactuca auriculata	Nizozemsko	27.7.2014	38,54	6,58	27,28	52,08
3. Lactuca indica	Čína, Bejing	31.8. 2013	36,37	9,68	14,88	59,52
4. Lactuca indica	Nizozemí, Wageningen (China 07-05)	září 2011	39,32	9,24	24,80	52,08
5. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Hat- Gal Chuncheon	2006	39,82	11,56	24,80	64,48
6. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Pyunggang, Botanical Garden	2006	36,92	6,34	27,28	44,64
7. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Seoul, University Campus	srpen 2006	43,15	11,75	24,80	64,48
8. Lactuca quercina	Slovenská republika, Turňanský hrad	1.7.2011	48,36	13,05	32,24	96,72
9. Lactuca saligna* var. *ruminata	Nizozemí, Wageningen	září 2011	48,62	10,09	22,32	64,48
10. Lactuca sativa	Izrael, Haifa	květen 2011	48,08	7,37	39,68	64,48
11. Lactuca sativa cv. „Vista verde“	USA, California, Salinas Valley	2010				
12. Lactuca serriola	Gruzie, Georgia	2013	50,43	10,31	29,76	71,92
13. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	4/2014	47,24	10,09	29,76	69,44
14. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	6/2014 2	41,62	9,76	24,80	62,00
15. Lactuca serriola* f. *serriola	Česká republika, Olomouc - Holice	2009	31,98	11,26	17,36	79,36
16. Lactuca serriola* f. *integrifolia	Gruzie, Georgia, Kiketi	3.8.2013	60,51	12,33	37,20	89,28
17. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	září 2011	52,25	6,66	32,24	63,24
18. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	54,07	9,29	32,24	74,40
19. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	46,95	7,17	33,48	59,52
20. Lactuca serriola* f. *serriola	Slovensko, Horné Semerovce	4.8. 2008	40,03	9,76	24,80	52,08

Pokračování *tabulky 11*:

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – délka bazálních buněk konidioforů						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr (µm)	Směrodatná odchylka (µm)	Minimální hodnota (µm)	Maximální hodnota (µm)
21. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, Idaho, Idaho Falls	2008	44,29	11,18	24,80	64,48
22. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, Colorado, Mesa Verde, National Park	25.9. 2008	51,34	7,53	34,72	74,40
23. Lactuca serriola* f. *serriola	USA, OR, Salem	2008	37,38	9,85	21,08	62,00
24. Lactuca serriola* f. *integrifolia	Chorvatsko	9.9. 2014	47,99	7,61	29,76	64,48
25. Lactuca serriola* var. *serriola	Izrael, Haifa	květen 2011	49,68	10,88	24,80	74,40
26. Lactuca tuberosa	Izrael, Haifa, 401-3	květen 2011	59,74	13,85	29,76	86,80
		ã	45,59	9,67	27,78	67,01
		df	25			
		F-ratio	12,5977			

Graf č. 5 : Box plot (krabicový diagram) pro délky bazálních buněk konidioforů *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*



vzorky padlí *G. cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca*

Tabulka 12: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro délky bazálních buněk konidioforů *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti $\alpha = 0,05$

soubor	počet hodnot	průměr	odlišné od souboru
1	21	45,11238	15, 16, 26
2	24	38,54333	12, 16, 17, 18, 22, 25, 26
3	30	36,37333	8, 9, 10, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 22, 24, 25,26
4	17	39,31529	16, 17, 18, 22, 26
5	18	39,81778	16, 17, 18, 22, 26
6	9	36,92445	16, 17, 18, 26
7	20	43,152	16, 26
8	25	48,36	3, 15, 16, 23, 26
9	19	48,62105	3, 15, 16, 26
10	22	48,07818	3, 15, 16, 26
12	30	50,42667	2, 3, 15, 16, 23, 26
13	30	47,244	3, 15, 16, 26
14	30	41,62267	16, 17, 18, 26
15	24	31,98167	1, 8, 9, 10, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 24, 25, 26
16	30	60,512	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 19, 20, 21, 23, 24, 25
17	30	52,24533	2, 3, 4, 5, 6, 14, 15, 23
18	23	54,07478	2, 3, 4, 5, 6, 14, 15, 23
19	30	46,95467	3, 15, 16, 26
20	7	40,03429	16, 26
21	21	44,28571	15, 16, 26
22	30	51,336	2, 3, 4, 5, 15, 23
23	27	37,38371	8, 12, 16, 17, 18, 22, 24, 25, 26
24	30	47,988	3, 15, 16, 23, 26
25	30	49,68267	2, 3, 15, 16, 23, 26
26	25	60,9088	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 19, 20, 21, 23, 24, 25

5.1.1. Počet distálních buněk

Výsledky a data poslední zkoumané charakteristiky, a sice počet distálních buněk nepohlavního stádia *G. cichoracearum* (GC) na zástupcích z rodu *Lactuca*, jsou shrnuty v *tabulce 13*. Průměrné hodnoty jsou pro tento znak v rozsahu od 2,96 do 5,05 distální buňky. Aritmetický průměr počtu distálních buněk pro všechny vzorky byl stanoven na 4,02 a směrodatná odchylka v průměru na 0,85. U hostitelské rostliny *Lactuca indica* var. *laciniata* s místem sběru v Jižní Koreji (Seoul, Pyunggang, Botanical Garden), bylo zaznamenáno i padlí GC s 1 distální buňkou. V této charakteristice nejvyšší absolutní stanovenou hodnotou 8 distálních buněk se vyznačovaly dva vzorky GC, a to na zástupci *Lactuca serriola* z Gruzie a *Lactuca indica* var. *laciniata* s místem sběru v Jižní Koreji (Seoul, University Campus).

Taktéž pro tuto charakteristiku byl proveden Bonferonniho test mnohonásobného porovnávání, který je demonstrován v *tabulce 14*. Box plot znázorňující počty distálních buněk padlí *G. cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca* je uveden v grafu č. 6.

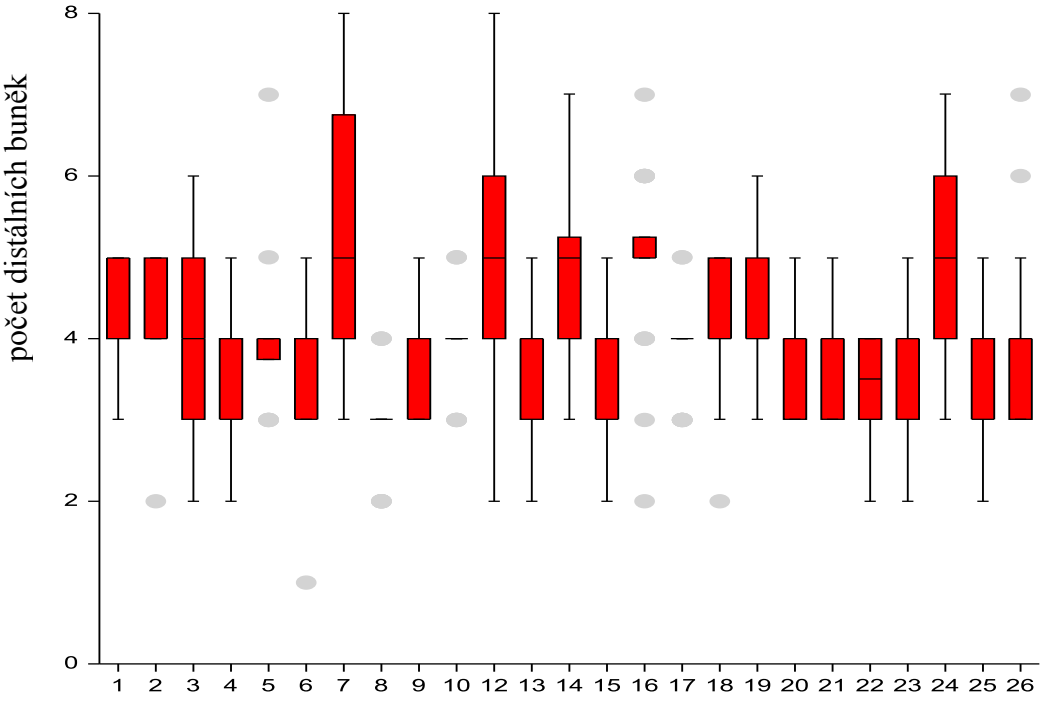
Tabulka 13: Počet distálních buněk konidioforů nepohlavního stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – počet distálních buněk						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr	Směrodatná odchylka	Minimální hodnota	Maximální hodnota
1. Lactuca altaica	Nizozemí, Wageningen	27.7.2014	4,62	0,58	3,00	5,00
2. Lactuca auriculata	Nizozemí, Wageningen	27.7.2014	4,38	0,70	2,00	5,00
3. Lactuca indica	Čína, Bejing	31.8. 2013	4,23	1,17	2,00	6,00
4. Lactuca indica	Nizozemí, Wageningen (China 07-05)	září 2011	3,29	0,82	2,00	5,00
5. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Hat-Gal, Chuncheon	2006	4,00	0,88	3,00	7,00
6. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Pyunggang, Botanical Garden	2006	3,33	1,05	1,00	5,00
7. Lactuca indica* var. *laciniata	Jižní Korea, Seoul, University Campus	srpen 2006	5,05	1,47	3,00	8,00
8. Lactuca quercina	Slovenská republika, Turňanský hrad	1.7.2011	2,96	0,53	2,00	4,00
9. Lactuca saligna* var. *ruminata	Nizozemsko	září 2011	3,53	0,60	3,00	5,00
10. Lactuca sativa	Izrael, Haifa	květen 2011	3,91	0,51	3,00	5,00
11. Lactuca sativa cv. „Vista verde“	USA, California, Salinas Valley	2010				
12. Lactuca serriola	Gruzie, Georgia	2013	5,10	1,33	2,00	8,00
13. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	4/2014	3,73	0,81	2,00	5,00
14. Lactuca serriola	Maďarsko, Eger	6/2014 2	4,83	1,13	3,00	7,00
15. Lactuca serriola* f. *serriola	Česká republika, Olomouc - Holice	2009	3,38	0,81	2,00	5,00
16. Lactuca serriola* f. *integrifolia	Gruzie, Georgia, Kiketi	3.8.2013	5,00	0,93	2,00	7,00
17. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	září 2011	3,87	0,50	3,00	5,00
18. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	4,17	0,70	2,00	5,00
19. Lactuca serriola* f. *serriola	Nizozemí, Wageningen	27.7. 2014	4,37	0,87	3,00	6,00
20. Lactuca serriola* f. *serriola	Slovensko, Horné Semerovce	4.8. 2008	3,71	0,70	3,00	5,00

Pokračování *tabulky 13*:

Vzorek padlí (*G.cichoracearum*) – počet distálních buněk						
Hostitelská rostlina	Místo sběru vzorku	Datum sběru vzorku	Aritmetický průměr	Směrodatná odchylka	Minimální hodnota	Maximální hodnota
21. Lactuca serriola f. *serriola*	USA, Idaho, Idaho Falls	2008	3,86	0,71	3,00	5,00
22. Lactuca serriola f. *serriola*	USA, Colorado, Mesa Verde, National Park	25.9. 2008	3,43	0,62	2,00	4,00
23. Lactuca serriola f. *serriola*	USA, OR, Salem	2008	3,48	0,79	2,00	5,00
24. Lactuca serriola f. *integrifolia*	Chorvatsko	9.9. 2014	5,00	1,10	3,00	7,00
25. Lactuca serriola var. *serriola*	Izrael, Haifa	květen 2011	3,60	0,88	2,00	5,00
26. Lactuca tuberosa	Izrael, 401-3	květen 2011	3,78	1,02	3,00	7,00
		ã	4,02	0,85	2,44	5,64
		df		25		
		F-ratio		11,6486		

Graf č. 6 : Box plot (krabicový diagram) pro délky konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*



vzorky padlí *G. cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca*

Tabulka 14: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro počty distáolních buněk *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti α = 0,05

soubor	počet hodnot	průměr	odlišné od souboru
1	21	4,619048	4, 8, 15, 22, 23, 25
2	24	4,375	8, 15
3	30	4,233333	8
4	17	3,294118	1, 7, 12, 14, 16, 19, 24
5	18	4	12
6	9	3,333333	7, 12, 14, 16, 24
7	20	5,05	4, 6, 8, 9, 10, 13, 15, 17, 21, 22, 23, 25, 26
8	25	2,96	1, 2, 3, 7, 12, 14, 16, 18, 19, 24
9	19	3,526316	7, 12, 14, 16, 24
10	22	3,909091	7, 12, 16, 24
12	30	5,1	4, 5, 6, 8, 9, 10, 13, 15, 17, 21, 22, 23, 25, 26
13	30	3,733333	7, 12, 14, 16, 24
14	30	4,833333	4, 6, 8, 9, 13, 15, 17, 22, 23, 25, 26
15	24	3,375	1, 2, 7, 12, 14, 16, 19, 24
16	30	5	4, 6, 8, 9, 10, 13, 15, 17, 21, 22, 23, 25, 26
17	30	3,866667	7, 12, 14, 16, 24
18	23	4,173913	8
19	30	4,366667	4, 8, 15, 22
20	7	3,714286	
21	21	3,857143	7, 12, 16, 24
22	30	3,433333	1, 7, 12, 14, 16, 19, 24
23	27	3,481482	1, 7, 12, 14, 16, 24
24	30	5	4, 6, 8, 9, 10, 13, 15, 17, 21, 22, 23, 25, 26
25	30	3,6	1, 7, 12, 14, 16, 24
26	24	3,833333	7, 12, 14, 16, 24

5.2. Shrnutí dat ze všech získaných morfologických charakteristik vzorků *Golovinomyces cichoracearum*

Pro ověření hypotézy o odlišnosti jednotlivých vzorků padlí *Golovinomyces cichoracearum* pocházejících z různých hostitelských rostlin a různých míst sběru, byla použita metoda shlukové analýzy, jejíž výsledky prezentuje dendrogram na obrázku 14. V této analýze byly dány do souvislosti aritmetické průměry všech morfologických charakteristik pro 26 vzorků padlí *G. cichoracearum* (GC) na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*. Byly zde hledány taktéž možné spojitosti mezi jednotlivými naměřenými údaji morfologických charakteristik GC a geografickým místem sběru, či hostitelským druhem.

Na základě změřených údajů můžeme usoudit na vysokou míru variability v proměřených znacích v celém souboru. Nejvíce odlišnými vzorky *G. cichoracearum* jsou dle výsledků shlukové analýzy vzorek č. 16 (na hostitelské rostlině *Lactuca serriola* f. *integrifolia* původem z Gruzie) a vzorek č. 26 (na hostitelské rostlině *Lactuca tuberosa* původem z Izraele), které tvoří nejvíce vyčleněný oddíl v grafickém vyjádření. Pro tento fakt svědčí zejména nejvyšší hodnoty obecných aritmetických průměrů u morfologických charakteristik anamorfního stádia, přičemž GC na *Lactuca serriola* f. *integrifolia* se vyznačovalo vůbec nejvyššími průměrnými hodnotami pro délku konidií, šířku konidií, délku konidioforu a délku bazální buňky.

Jako zajímavou skupinu v dendrogramu jsem shledala vzorky původem z Nizozemí. Shluková analýza potvrdila v morfologických znacích jistou podobnost GC pod čísly vzorků 17 a 18. Tady bychom mohli uvažovat o souvislosti mezi údaji morfologických charakteristik padlí a hostitelským druhem, ale i s geografickým výskytem GC. Jedná se totiž o dva totožné hostitelské druhy *Lactuca serriola* f. *serriola* na stejné lokalitě v Nizozemí, avšak datum sběru se zde liší o 3 roky. Oproti tomu pro vzorek GC pod číslem 19 na hostitelské rostlině *Lactuca serriola* f. *serriola* původem z Nizozemí a roku 2014, je uveden stejný datum i rok sběru (27.7.2014) jako pro vzorek GC č. 18, avšak ten je dán do bližší souvislosti s jiným vzorkem GC,a to na *Lactuca auriculata* taktéž z Nizozemí (vzorek č. 2).

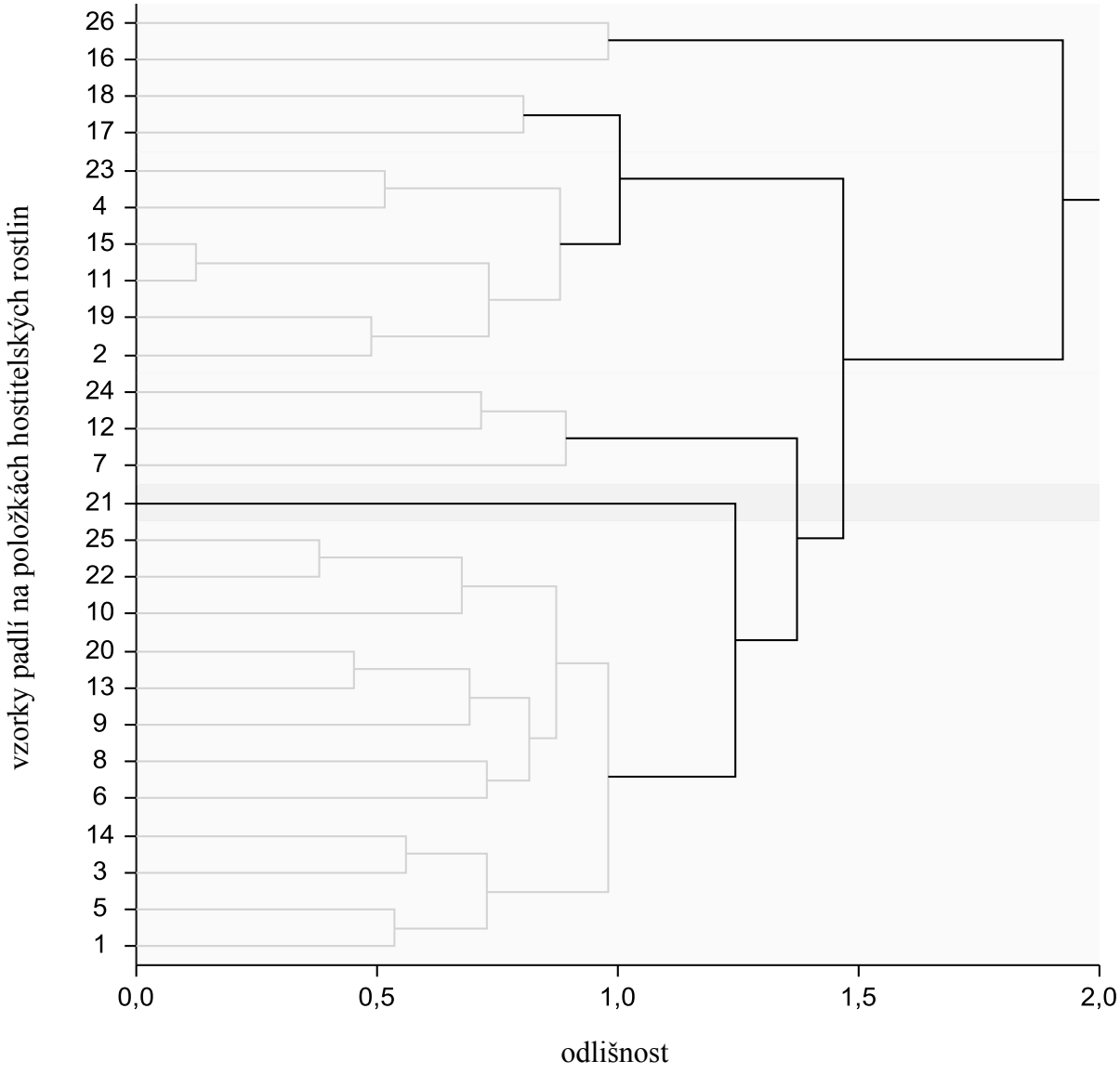
Domněnku, že *Golovinomyces cichoracearum* by mohlo vykazovat stejné, či více podobné hodnoty morfologických charakteristik na stejném hostiteli, vyvrací dle dendrogramu například vzorky GC pod čísly 5, 6 a 7. Jedná se zde o hostitelské rostliny *Lactuca indica* var. *laciniata* původem z Jižní Koreje. Shluková analýza je však vyhodnotila v odlišných oddílech dendrogramu. Taktéž vzorky GC pod čísly 13 a 14 na stejném hostiteli *Lactuca serriola* z Maďarska a roku sběru 2014, jsou na základě proměřených

morfologických charakteristik anamorfního stádia v dendrogramu řazeny do jiných, morfologicky bližších skupin.

Shluková analýza na obrázku 14 nám dle proměřených charakteristických znaků anamorfního stádia GC nadále demonstruje, že nejblíže si jsou podobny vzorky padlí GC na hostitelských rostlinách *Lactuca sativa cv. „Vista verde"* původem z USA (č. 11), a *Lactuca serriola* f. *serriola* z České republiky (č. 15). Jedná se však odlišné hostitelské zástupce, a navíc vzhledem k odlišné lokalitě výskytu (rozdílná zeměpisná šířka i délka), zde nelze mluvit v těchto faktorech o přímé souvislosti s hodnotami proměřených morfologických charakteristik, a proto pro tento jev tedy neexistuje žádné logické vysvětlení. Podobnost těchto dvou vzorků můžeme usoudit z velmi blízkých hodnot obecných aritmetických průměrů pro délku a šířku konidie (délka konidie se liší mezi sebou jen o 0,24 μm a šířka konidie o pouhých 0,04 μm), nebo také skutečnosti, že Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro shape-index vyhodnotil tyto dva vzorky GC odlišné od 17 stejných vzorků z celého souboru. U vzorku padlí č. 11 dále byly proměřeny pouze morfologické charakteristiky týkající se rozměrů konidií, jelikož i po opakované přípravě preparátu nebyly v tomto vzorku konidiofory nalezeny. V tomto shluku je tedy diskutovatelné, jestli právě tato skutečnost nemohla být faktorem ovlivňujícím zkreslení dat a výsledků shlukové analýzy. Pro délku konidioforu a délku bazální buňky konidioforu, byla určena u vzorku padlí č. 15 nejnižší hodnota obecného průměru, což určitě taktéž sehrálo roli ve skladbě dendrogramu.

Na základě shlukové analýzy a dendrogramu se mi tedy nepodařilo objasnit jakékoliv bližší souvislosti mezi naměřenými obecnými aritmetickými průměry morfologických charakteristik *Golovinomyces cichoracearum* s hostitelskou rostlinou rodu *Lactuca*, ale ani s místem sběru. Zde je na místě otázka, zdali by případné morfologické znaky teleomorfního stádia, které v tomto souboru vzorků nebyly spatřeny, mohly mít na hledání bližších souvislostí vliv.

Závěrem tohoto oddílu diplomové práce můžeme tedy jen konstatovat, že v celém souboru proměřených vzorků *G. cichoracearum* na různých hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*, byla shlukovou analýzou prokázána variabilita, a že nejvyšší hodnoty obecných aritmetických průměrů u čtyř morfologických charakteristik anamorfního stádia patogenu *G. cichoracearum*, svědčí v této práci o nejvíce odlišném zástupci GC na *Lactuca serriola* f. *integrifolia* původem z Gruzie. Výsledky jednotlivých morfologických charakteristik jsou analyzovány v části diskuze.



Obrázek 14: Dendrogram vyjadřující morfologickou podobnost vzorků padlí *Golovinomyces cichoracearum* na jednotlivých zástupcích rodu *Lactuca*

5.2. Jiný patogenní systém v rostlinném materiálu rodu *Lactuca*

Při mikroskopickém studiu morfologických charakteristik anamorfního stádia *G. cichoracearum* jsem z původních 28 herbarizovaných položek hostitelských rostlin vyřadila z dalších analýz 2 vzorky padlí na rostlinách *Lactuca saligna* a *Lactuca aculeata* původem z Jordánska z výzkumu. Prvním podnětem pro jejich vyřazení byl odlišný vizuální tvar mikroskopicky pozorovaných konidií vzhledem k již proměřeným konidiím u předchozích vzorků padlí *G. cichoracearum* na rodu *Lactuca*. Konidie vykazovaly morfologické odchylky nejen ve vzhledu, ale i v rozměrech délky a šířky. Mikrofotografie padlí na *Lactuca aculeata* je zobrazena na obrázku 14. Odlišnost od konidií *Golovinomyces cichoracearum* potvrdily taktéž statistické analýzy a zejména index tvaru (shape-index) konidií.

Při pokusech o určení jiného patogenního zástupce jsem se tedy zaměřila zejména na shape index konidií a hostitelský okruh. Na základě studia monografie Braun a Cook (2012), je zřejmé, že zejména naměřené morfologické hodnoty anamorfního stádia, svědčí spíše pro druh *Lactuca lactucae-serriolae*, než pro druhou alternativu *Lactuca lactucarum*. Druhé hostitelské rostlině dle mého měření neodpovídaly hodnoty zmíněného shape-indexu. Dle hostitelského okruhu však pro ani jeden druh není zmíněno místo výskytu Jordánsko, pouze oblast Blízkého Východu, a to spíše u první zmíněné. Jelikož se v preparátu nevyskytovaly žádné jiné charakteristické struktury anamorfního stádia, neměla jsem k dispozici žádné další indicie k určení druhu. Bylo by tedy zapotřebí dalšího výzkumu, zejména molekulárních analýz, k odhalení pravého patogenu.

Obrázek 15: Mikrofotografie konidií zástupce *Leveillula lactucae- serriolae* na hostiteli *Lactuca saligna* pocházející z Jordánska, autor fotografie: Kozumplíková M., 2016

6. DISKUZE

Ve své diplomové práci se zabývám porovnáváním morfologických charakteristik anamorfních stádií padlí *Golovinomyces cichoracearum* (GC) na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca.* Mikroskopické studium a následné statistické analýzy prokázaly vysokou míru variability jmenovaného padlí na jednotlivých herbarizovaných rostlinných položkách. Bylo zkoumáno celkem šest morfologických charakteristik anamorfního stádia.

Morfologie anamorfních a teleomorfních stádií *Golovinomyces cichoracearum* se stala předmětem studia již řady autorů (Crute a Burns, 1983; Lebeda, 1985b; Lebeda a Buczkowski, 1986; Braun, 1987, Lebeda et al., 2002; Lebeda a Mieslerová, 2003; Česneková, 2008), za nejaktuálnější můžeme však považovat informace uvedené v monografii Braun a Cook (2012). Jelikož jsem ve své práci zkoumala pouze přítomnost morfologických charakteristik anamorfního stádia, věnuje se diskuze šesti jejich znakům, jmenovitě délce a šířce konidií, indexu tvaru, délce konidioforů, délce bazální buňky a počtu distálních buněk. Je zcela namístě zde poznamenat, že pravděpodobně historicky prvním autorem, který publikoval první nákresy anamorfního stádia (přesněji konidiofory), a ocenil tak význam těchto struktur, byl Fresenius (1852).

Braun (1987) uvedl, že konidie druhu *G. cichoracearum* jsou bezbarvé a jednobuněčné struktury, které se odškrcují z konidioforu, a tvoří se v řetízcích. Nabývají délky v rozmezí hodnot 25-42 μm a šířky v rozmezí 14-22 μm. Poměr délky ku šířce konidie a tedy index tvaru (shape-index) nabývá hodnoty kolem 2. Podle Brauna (1987) je pro GC typický také poměrně dlouhý konidiofor s bazální buňkou v průměru o rozměrech 40-140 μm na délku. Dále uvedl, že pro tento typ padlí jsou typické 1-3 distální buňky.

Existují i studie, v nichž se Lebeda a Mieslerová (2000 in Lebeda a Mieslerová, 2003), a Mieslerová et al. (2001 in Lebeda a Mieslerová, 2003) zabývali morfologií *G. cichoracearum* na *Lactuca serriola*. Z jejich analýz pochází následující hodnoty pro tyto morfologické charakteristiky: délka konidií 27,52 μm ± 2,08 μm, šířka konidií 12,78 μm ± 1,02 μm, hodnota shape-indexu 2,25 μm ± 0,27 μm, délka konidioforu 132,60 μm ± 13,69 μm, délka bazální buňky 50,06 μm ± 10,09 μm, počet distálních buněk 5 ± 0,59.

Srovnávacím morfologickým studiem izolátů *G. cichoracearum* především na *Lactuca serriola* sbíraných v letech 2005-2007, se zabývala i Česneková (2008). Z výsledků jejich analýz vyplývá, že mezi všemi izoláty GC se nevyskytovaly žádné výrazné odchylky v morfologických charakteristikách. Průměrná délka konidií u testovaných izolátů

G. cichoracearum za rok 2005 – 2007 byla stanovena na 25,95 ± 0,38 μm, šířka konidií na 11,50 ± 0,12 μm a index tvaru 2,30 ± 0,05 μm.

Braun a Cook (2012) ve své monografii pro druh *Golovinomyces cichoracearum* uvedli taktéž pro tento druh střední hodnoty. Čerstvé a nevysušené elipsoidně ovoidní až (doliiform)-cylindrické konidie nabývají rozměrů 25-42 μm x 14-23 μm a pro parametr indexu tvaru jsou typické hodnoty (1,3-)1,6–2,4(-2,7). Z výsledků mé práce vyplývá pro soubor 26 herbarizovaných vzorků padlí GC obecné průměry 27,09 μm ± 1,69 μm pro délku konidie, 11,88 μm ± 0,98 μm pro šířku konidie. Pro hodnotu délky konidie je zde definován celkem široké rozmezí, což je základem pro výskyt variability v této morfologické charakteristice. V porovnání s předchozími studiemi lze však říci, že parametr šířky konidie v mém souboru vzorků nabývá o něco menších hodnot. Shape- index byl v mém souboru vzorků stanoven na 2,31 ± 0,22, čímž taktéž splňuje interval stanovený Braunem a Cookem (2012). Pro porovnání všech uvedených hodnot slouží následující tabulka 15.

Tabulka 15: Charakteristiky anamorfního stádia *G. cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca* (upraveno dle Lebeda a Mieslerová, 2003)

	Hostitelská rostlina		*Bez vymezené hostitelské rostliny*		
Charakteristika ($\bar{x}$ ± SD) (min-max)	*L. serriola* (Lebeda a Mieslerová, 2000; Mieslerová et al., 2001)	Plané *Lactuca* spp. (Lebeda, 1985b)	Popis *G. cichoracearum* var. *cichoracearum* (Braun, 1987)	Popis *G. cichoracearum* (Braun a Cook, 2012)	Popis *G. cichoracearum* Kozumplíková DP
Délka konidií (μm)	27,52 ± 2,08 (21,28-35,36)	28,72	(25-42)	(25-42)	27,09 ± 1,69 (23,89-30,51)
Šířka konidií (μm)	12,78 ± 1,02 (10,02-14,68)	13,70	(14-22)	(14-23)	11,88 ± 0,98 (10,21-13,88)
Shape- index	2,25 ± 0,27 (1,88-2,5)	2,09	okolo 2	(1,3-)1,6 –2,4 (- 2,7)	2,31 ± 0,22 (1,88-2,75)

Nejprve ve všech preparátech byly proměřeny konidie. Délka konidií v souboru zkoumaných 26 rostlinných položek nevykazovala velké rozdíly. Obecně nejnižší hodnotou aritmetického průměru 24,06 μm u padlí na hostitelské rostlině *Lactuca serriola* f. *seriola* původem z USA a státu Colorado, se stal tento vzorek nejmarkantnější, v ostatních charakteristikách však vykazoval jen malé odchylky od hodnot aritmetického průměru jednotlivých charakteristik. Z mnou naměřených údajů nelze jednoznačně říci, že by zde mohl

být při porovnání hodnot zjištěn vztah k zeměpisným šířkám i délkám. Je zde patrná velká variabilita.

Je zajímavé, že z celého souboru padlí na hostitelských rostlinách celkově šest nedosáhlo pomyslné hranice aritmetického průměru 11 μm pro šířku konidie, a právě 4 byly původem z Nizozemí a roku 2014. Jednalo se jmenovitě o padlí na hostitelských rostlinách *Lactuca auriculata, Lactuca indica,* a na dvou hostitelských rostlinách *Lactuca serriola* f. *serriola*. Obecná hodnota aritmetického průměru pro tuto charakteristiku byla stanovena na 11,88 μm. Dále jsem taktéž zjistila, že vzorek č. 16, a sice padlí na hostitelské rostlině *Lactuca serriola* f. *integrifolia* pocházející z Gruzie, vykazoval nejvyšší hodnoty obecného aritmetického průměru v obou znacích pro konidii. Na základě shlukové analýzy byl tento vzorek v podobnosti přiřazen k padlí na hostitelské rostlině *Lactuca tuberosa* původem z Izraele.

Pokud bychom chtěli blíže prohlédnout výsledky pro tvz. index tvaru (neboli shape-index), jsou výraznými opět vzorky padlí pocházející z Nizozemí, protože opět celkem 3 vzorky (č. 2, 4, 19) s hodnotou 2,59 a jeden (č. 18) s hodnotou 2,58 dosáhly nejvyšších obecných aritmetických průměrů pro tuto charakteristiku. Do popředí se v tomto znaku s průměrnou hodnotou 2,58 dostává i jeden zástupce z České republiky, a sice padlí *G. cichoracearum* na *Lactuca serriola* f. *serriola*. S podivem však vzorek č. 16, pocházející z Gruzie, který vévodil předchozím dvěma charakteristikám, nedosahuje ani průměrné hodnoty aritmetických průměrů pro tento znak.

Variabilita ve velikosti konidií pro celou čeleď Erysiphaceae je dle Brauna a Cooka (2012) přisouzena vlhkosti a vlastnostem hostitelského druhu, tudíž i pro náš soubor vzorků zde existuje možné opodstatnění. Parametry konidií se taktéž liší mezi herbarizovanými a neherbarizovanými položkami, které postrádají vodu a jsou tedy menší. Dle práce Blumera (1922, 1933, 1967) však lze délku herbarizované konidie vynásobit konstantním faktorem 1,15 pro zjištění původních rozměrů konidie (Braun a Cook, 20012). Pokud bychom postupovali podle této hypotézy, splnil by i parametr pro šířku konidie Braunem a Cookem (2012) stanovené hodnoty.

Dalšími analyzovanými morfologickými strukturami byly délka konidioforu, délka bazální buňky konidioforu a počet distálních buněk. Braun (1987) uvedl, že *G. cichoracearum* se vyznačuje poměrně dlouhým konidioforem, u něhož se rozměry bazální buňky pohybují v intervalu 40-140 μm na délku. Na bazální buňku konidioforu navazují zpravidla 1-3, či více buněk distálních (Braun, 1987)

Braun a Cook (2012) uvedli, že bazální buňky konidioforu u GC mohou být rovného tvaru, v bazální části i mírně pokrouceného s rozměry (30-)40-80 μm na délku. Bazální buňka je u tohoto druhu taktéž následována 1-3 kratšími buňkami distálními.

Tabulka 16 uvádí naměřené hodnoty morfologických charakteristik pro výzkumy, které provedli opět Lebeda (1985b), Lebeda a Mieslerová, (2000 in Lebeda a Mieslerová, 2003), Mieslerová et al. (2001 in Lebeda a Mieslerová, 2003). Pro srovnání jsou zde uvedeny morfologické charakteristiky GC (délky konidioforu, délky bazální buňky konidioforu a počtu distálních buněk), které uvedl Braun (1987) a Braun a Cook (2012).

Tabulka 16: Charakteristiky anamorfního stádia *G. cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca* (upraveno dle Lebeda a Mieslerová, 2003)

Charakteristika ($\bar{x}$ ± SD) (min-max)	*Hostitelská rostlina*		*Bez vymezené hostitelské rostliny*		
	L. serriola (Lebeda a Mieslerová, 2000; Mieslerová et al., 2001)	Plané *Lactuca* spp. (Lebeda, 1985b)	Popis *G. cichoracearum* var. *cichoracearum* (Braun, 1987)	Popis *G. cichoracearum* (Braun a Cook, 2012)	Popis *G. cichoracearum* Kozumplíková DP
Délka konidioforu (μm)	132,60 ± 13,69 (102,48-153,72)	-	(25-42)	-	127,77 ±19,34 (88,44-169,28)
Délka bazální buňky konidioforu (μm)	50,06 ± 10,09 (35,36-68,52)	-	(40-140) většinou 50-80	(30-)40-80	45,59 ±9,67 (27,78-67,01)
Počet distálních buněk	5,00 ± 0,59 (4-6)	-	(1-3)	1-3	4,02 ± 0,85 (2,44-5,64)

Morfologickou studií těchto struktur se zabývala taktéž Česneková (2008). Z jejich analýz na izolátech GC sbíraných v letech 2005-2007 vyplývají následující výsledky. Délka konidioforů byla stanovena na 136,87 ± 6,24 μm, délka bazální buňky na 48,36 ± 5,49 μm a průměrný počet buněk konidioforu byl 5,92 ± 0,25. Ani v těchto morfologických charakteristikách anamorfního stádia, nebyly zjištěny výrazné odchylky mezi jednotlivými izoláty.

V porovnání s výsledky, které stanovily Lebeda a Mieslerová (2000 Lebeda a Mieslerová, 2003), Mieslerová et al. (2001 in Lebeda a Mieslerová, 2003) a Česneková (2008), jsem pro délku konidioforu, ale i pro počet distálních buněk naměřila hodnoty nižší.

Výrazně odlišným vzorkem pro morfologickou charakteristiku délky konidioforu GC je opět vzorek padlí č. 16 pocházející z Gruzie, s vůbec nejvyšší obecnou hodnotou průměru, který byl určen na 162, 27 μm, čímž až o 34,5 μm překračuje hodnotu aritmetického průměru pro celý analyzovaný soubor. Velmi podobné hodnoty mezi sebou, nelišící se více jak o 5 μm vykazují pro tuto charakteristiku všechny vzorky *Golovinomyces cichoracearum* na rostlinách *Lactuca serriola* f. *serriola* z USA (č. 21, 22, 23), u nichž byly konidiofory nalezeny. Tuto hypotézu nemůžeme vztáhnout i na vzorek padlí na hostitelské rostlině *Lactuca sativa cv. „Vista verde"* taktéž pocházející z USA, jelikož u ní i po vícero opakovaných měření nebyly konidiofory objeveny. Velmi blízké hodnoty aritmetického průměru pro délku konidioforu lze spatřit i mezi 2 zástupci padlí původem ze Slovenské republiky, jímž bylo *G. cichoracearum* na infikovaných rostlinách *Lactuca quercina* (č. 8) s aritmetickým průměrem konidioforu 111,65 μm, na *Lactuca serriola* f. *serriola* (č. 20) s aritmetickým průměrem konidioforu 111,42. Můžeme zde však spatřit vysoký rozdíl mezi vůbec nejnižšími a nejvyššími naměřenými hodnotami délky konidioforu, přičemž u prvně zmíněného padlí je tento rozdíl větší. Podobné jsou i výsledky v rozmezí všech vzorků padlí pocházejících z Nizozemí, a to na rozdílných hostitelských rostlinách. Myslím, že i zde by bylo zajímavou studií hledání hlubší souvislosti mezi lokalizací a morfologickou charakteristikou padlí *Golovinomyces cichoracearum.* Pro nás by taky mohlo být zajímavou informací, že z celého souboru byly průměrně nejkratší (nejmenší) konidiofory *Golovinomyces cichoracearum* na *Lactuca serriola* f. *serriola* z České republiky a konkrétně Olomouc.

Co se týče morfologické charakteristiky délky bazální části konidioforu, i zde vzorek č. 16, a tedy *Golovinomyces cichoracearum* na infikované rostlině *Lactuca serriola* f. *integrifolia*, v obecném aritmetickém průměru vykazoval nejvyšší hodnotu 60,51 μm. V této charakteristice lze zaznamenat v mnou proměřeném souboru vzorků vysokou míru variability a nelze zde najít bližší souvislosti mezi zástupci ze stejného území, či na stejných rostlinných zástupcích. Tak jako u minulé charakteristiky, i u této je však nejnižší hodnota obecného aritmetického průměru délky bazální části konidioforu přisouzena *G. cichoracearum* na rostlině *Lactuca serriola* f. *serriola* z České republiky.

Poslední zkoumanou morfologickou charakteristikou byl počet distálních buněk. Tato charakteristika byla mnohdy důvodem opakování zpracování mikroskopického preparátu, jelikož ne vždy byly distální buňky signifikantně obarveny k odlišení jejich počtu. Také zde můžeme usoudit na odlišnost padlí *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelské rostlině *Lactuca serriola* f. *integrifolia* pocházející z Gruzie. Průměrnou hodnotou 5,00 distálních buněk však nebylo druhem s největší hodnotou aritmetického průměru v této charakteristice.

Prim zde patřil druhému ze dvou vzorků padlí *Golovinomyces cichoracearum* pocházející z Gruzie, a sice vzorku na hostitelské rostlině *Lactuca serriola* s průměrnou hodnotou 5,10 distální buňky. Jinak ani pro tuto charakteristiku nelze najít přímou souvislost mezi geografickým výskytem padlí *Golovinomyces cichoracearum* či hostitelskou rostlinou. Za zmínku tedy stojí jen nejnižší průměrá hodnota pro počet distálních buněk patogena na hostitelské rostlině *Lactuca quercin*a pocházejícího ze Slovenské republiky.

Shluková analýza na základě všech šesti proměřených morfologických charakteristik potvrdila výše zmíněné tvrzení, že nejodlišnějšími od zbylého souboru vzorků jsou vzorky *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách *Lactuca serriola* f. *integrifolia* z Gruzie a *Lactuca tuberosa* z Izraele. U zbylých 24 vzorků nelze pomocí dendrogramu nalézt žádné zjevné a logické souvislosti. Souhrnem tedy můžu konstatovat, že napříč morfologickými charakteristikami anamorfního stádia jsem zaznamenala variabilitu pro *Golovinomyces cichoracearum* na vybraných hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*.

Mikroskopickým studiem stanoveného souboru vzorků *G. cichoracerum* na zástupcích rodu *Lactuca*, nebyla zaznamenána přítomnost struktur teleomorfního stádia, a proto nebyla jejich morfologie v experimentální části práce analyzována. V minulosti se však jejich morfologií na planě rostoucích zástupcích rodu *Lactuca* zabývali například Lebeda a Buczkowskii (1986). U druhů jako *L. saligna, L. serriola, L. aculeata* a kříženec *L. serriola* × *L. sativa,* byly nalezeny plodnice (chasmothecia), u nichž byl stanoven morfologický průměr na 125,5 μm. V plodnicích se nacházelo 13-14 vřecek, o průměrech 55,0 × 26,1 μm, přičemž každé vřecko obsahovalo v průměru 2 askospory o rozměrech 17,4 × 10,6 μm. Česneková (2008) u některých izolátů GC pocházejících z roku 2007 taktéž potvrdila výskyt chasmothecií. Jejich průměrnou velikost stanovila na 106,28 ± 0,99 μm, což je v porovnání s hodnotou, kterou stanovili Lebeda a Buczkowsii (1986), hodnota nižší. U vybraných izolátů určila a stanovila počet vřecek. Ten se však také značně lišil od hodnot stanovených Lebedou a Buczkowskiim (1986).

Lze zde také poznamenat, že některé ze starších vzorků již byly poničeny, či dokonce neobsahovaly ložiska s infekcí, a nebyly proto zahrnuty do mikroskopického studia. Naopak, mikroskopické studium u dvou hostitelských rostlin pocházejících z Jordánska, jmenovitě *Lactuca aculeata* a *Lactuca saligna* potvrdilo přítomnost jiného patogenního zástupce, a sice pravděpodobně *Leveillula lactucae-serriolae.*

U vzorků padlí na *Lactuca aculeata* i *Lactuca saligna* pocházejících z Jordánska bylo původně usouzeno na možnou přítomnost dvou patogenů, jmenovitě *Leveillula lactucae-serriolae* a *Leveillula lactucarum*. Braun a Cook (2012) pro *Leveillula lactucae-serriolae*

stanovili pro hostitelskou čeleď Asteraceae a rod *Lactuca* (*azerbaijanica, scarioloides, serriola*) geografický výskyt v Asii (Irán, Izrael, Libanon, Turkmenistán) a na Kavkazu (Arménie). Pro druh *Leveillula lactucarum* byl výskyt potvrzen na více lokalitách, a to v Asii (Afgánistán, Irán, Čína, Kazachstán, Kyrgyzstán, Turecko, Turkmenistán), na Kavkaze (Arménie, Azerbajdžán), a v Evropě (Bulharsko, Česká republika, Francie, Německo, Řecko, Maďarsko, Makedonie, Portugalsko, Rumunsko, Španělsko a Ukrajina). Hostitelský okruh je pro tento patogen definován pro druhy rodu *Chondrilla* (*ambigua, juncea, lejosperma*, sp.), *Hexinia polydichotoma*, *Lactuca* (*orientalis, tatarica, viminea*) a čeleď Asteraceae. Ani pro jednoho patogena zde tedy striktně není určena možnost výskytu v Jordánsku a ani přímý hostitel *Lactuca aculeata* či *Lactuca saligna*. Nadále jsem se tedy zabývala analýzou morfologických struktur.

Braun a Cook (2012) ve své monografii uvedli pro oba patogeny morfologické hodnoty pro délku primárních a sekundárních konidií. Pro *Leveillula lactucae-serriolae* stanovili pro oba druhy konidií rozměry 50-75(-85) μm x 13-18 μm a shape-index na 3,1-5, většinou však 4-4,5. Pro *druh Leveillula lactucarum* jsou stanoveny rozměry konidií (35-)-40-55(-60) μm x (11-)13-18(-20) μm, a pro shape index hodnota 2,5-3,6. Pro rozměry konidie padlí na zástupci *Lactuca aculeata* byla mikroskopickým studiem určena průměrná hodnota 57,29 μm x 15,18 μm a shape index 4,32. U konidií padlí, vyskytujícího se na *Lactuca saligna*, byly naměřeny pro tento morfologický znak hodnoty 52,16 μm x 14,18 μm pro rozměr a 3,70 pro shape index. Po srovnání naměřených hodnot s informacemi od Brauna a Cooka (2012), můžeme tedy usoudit na pravděpodobný výskyt patogena *Leveillula lactucae-serriolae*. K potvrzení tohoto druhu by mohla pomoci například analýza struktur teleomorfního stádia, které však nebyly v preparátu nalezeny. I proto by bylo zapotřebí vzorek zahrnout do podrobnějších studií, například molekulárních analýz.

Mikroskopické studium zaměřené na morfologii padlí *Golovinomyces cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca* odhalilo vysokou míru variability v 6 znacích anamorfního stádia. Jelikož je variabilita ve strukturách anamorfního i teleomorfního stádia ovlivněna více faktory (například teplotou či vlhkostí), je toto téma stále otevřené k dalšímu studiu a mohlo by se stát námětem pro další práce.

7. DIDAKTICKÁ ČÁST

Předpokladem pro tvorbu kvalitní diplomové práce je kromě literárního zpracování tématu i určitá experimentální studie, která je zaměřena na práci v laboratoři. Jelikož je svět mikroskopických zástupců říše Fungi v oblasti středoškolského vzdělávání zařazeno jen minimálně, bylo by pro studenty budoucího přírodovědného zaměření jistě motivujícím prvkem jakékoliv laboratorní cvičení (biologické praktikum) zaměřeno na mikroskopickou studii určitého zástupce. Vhodným vzorkem by mohlo být i padlí *G. cichoracearum* (GC) na zástupci rodu *Lactuca*, jelikož se jedná o hostitelskou rostlinu, která je v městských i příměstských oblastech poměrně rozšířená, a navíc jsou místa infekce tímto patogenem při sběru poměrně snadno pozorovatelná a identifikovatelná. Myslím, že by tedy téma mé diplomové práce mohlo být využito v hodinách biologie, a to zejména na gymnáziích. Zařazení je uvedeno v následující *tabulce 17.*

Tabulka 17: Zařazení tématu diplomové práce do vyučovací hodiny na gymnáziu

Rámcový vzdělávací program:	**RVP-G (pro gymnázia)**
Tématický celek:	**Říše hub**
Téma vyučovací hodiny:	**Biologie a význam zástupců říše hub**
Doporučená organizační forma:	**Frontální výuka** (možná i projektová výuka) kombinovaná výuka, která bude mít za cíl opakování a osvojování vědomostí a vytváření dovedností
Doporučená metoda výuky:	dle Lernera (1986): Produktivní metoda: heuristická výuka dle Maňáka (2003): Metoda dovednostně-praktická : **žákovské laborování** spojeno s klasickými výukovými metodami: **metody slovní, rozhovor**
Rozbor učiva:	dílčí část celého vyučovacího bloku, zaměřena pouze na *Golovinomyces cichoracearum*
Očekávané cíle a výstupy:	Žák: • vysvětlí, pro které zástupce z říše hub užíváme název padlí • lehce charakterizuje zástupce *Golovinomyces cichoracearum* GC

	• objasní vztah mezi padlí-hostitelskou rostlinou • zhodnotí pozitivní a negativní vliv patogena na hostitelskou rostlinu • posoudí hospodářský význam GC • vyjmenuje jiné známé zástupce padlí
Rozvíjené kompetence:	kompetence k učení kompetence k řešení problému kompetence komunikativní kompetence pracovní

Myslím, že téma vztahu *Golovinomyces cichoracearum* – rod *Lactuca*, se může stát díčím tématem vyučovací hodiny (bloku) přibližující žákům zástupce říše hub. Sběr tohoto patogenu by mohl být vyřešen pomocí terénního výzkumu a prozkoumávání blízkých lokalit. Využity by také mohly být herbarizované položky, které by mohly být i součástí učitelského portfolia. Žáci pomocí laboratorního cvičení pořídí mikroskopické vzorky padlí, a vytvoří makroskopický i mikroskopický nákres. Účelem vyučovací hodiny (vyučovacího bloku) by tedy nebylo jen osvojení učiva, ale i příprava mikroskopických preparátů, což by mohlo podpořit manuální zručnost studenů. Navrhuji taktéž vyhotovení laboratorních protokolů, a nebo pracovních listů. Námět pracovního listu je vložen v sekci přílohy. K plnění úkolů by bylo vhodné využít odborné literatury, různých atlasů hub, encyklopedií, či ověřených internetových zdrojů. Na závěr výukové části, pojednávající o tomto patogenu, navrhuji diskuzi se žáky, kteří by mohli demonstrovat své znalosti a zkušenosti na téma padlí (př. padlí révové, atd.).

8. ZÁVĚR

Teoretická část mé diplomové práce měla za úkol shrnout literární rešerší aktuální informace o čeledi Erysiphaceae spolu s nejaktuálnější charakterizací padlí *Golovinomyces cichoracearum*. Cílem praktické části bylo na různých hostitelských herbarizovaných položkách rodu *Lactuca* pocházejících z odlišných částí světa prozkoumat morfologické charakteristiky tohoto patogena a prozkoumat, zdali mezí jednotlivými charakteristikami padlí a ve zkoumaném souboru vzorků *Golovinomyces cichoracearum*, existuje variabilita či dokonce souvislosti mezi morfologickými charakteristikami anamorfního stádia a hostitelským okruhem či geografickým původem vzorku padlí.

Mikroskopické studium a následné statistické analýzy prokázaly vysokou míru variability jmenovaného padlí na jednotlivých herbarizovaných rostlinných položkách rodu *Lactuca*. Pro totožné hostitelské rostliny nebyla v analyzovaných morfologických znacích nalezena přímá souvislost, a to ani s původním geografickým výskytem rostliny. Nadále bylo prokázáno, že naměřenýmihodnotami v těchto znacích se nejvíce od zbylých vzorků odlišovalo padlí *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelské rostlině *Lactuca serriola* f. *integrifolia* pocházející z Gruzie, které vykazovalo nejvyšší hodnoty v aritmetickém průměru pro čtyři ze všech šesti zkoumaných morfologických charakteristik, a sice v délce a šířce konidií, délce konidioforu a délce bazální části konidioforu. U některých morfologických charakteristik byly zaznamenány velmi podobné hodnoty pro *Golovinomyces cichoracearum* na různých hostitelských rostlinách pocházejících ze stejného státu, u nichž by bylo potřeba podrobnějších výzkumů pro určení souvislosti s geografickým výskytem.

Z původního předloženého souboru vzorků byly na základě mikroskopického studia vyřazeny dva původem z Jordánska, u nichž se pravděpodobně jednalo o zástupce *Leveillula lactucae-serriolae*. K potvrzení, zdali se jedná o toho patogena by bylo potřeba dalších výzkumů, zejména pak molekulárních analýz.

9. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

ALEXOPOLOUS C.J., MIMS CH. W., BLACKWELL M. (2004): Introductory Mycology, 4th ed. (John Wiley and Sons, Hoboken NJ, 2004).

AMANO, K. (1986): Host range and geographical distribution of the powdery mildew fungi. Japan. Scientific. Societies. Press, Tokyo, Japan. 741 s.

BARY DE A. (1863): Über die Fruchtkörperentwicklung der Ascomyceten. W. Engellman, Leipzig1.

BARY DE A (1870): Eurotium, Erysiphe, Cicnnobolus nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane des Ascomyceten. Abhandlugen herausgegeben von der Senkenbergischen Naturforschenden Gesselschaft 7: 361-455.

BESSAY, E. A. (1935): A Text-Book of Mycology. P. Blakiston´s Son, Philadephia.

BĚLICOVÁ, I. (2014): Studium účinků fungicidů vůči padlí čekankovému (Golovinomyces cichoracearum). Olomouc, Czech Republic, Palacký University, bachelor thesis.

BLANCARD, D., LOT, H., MAISONNEUVE, B. (2006): A Color Atlas of Diseases of Lettuce and Related Salad Crops. Observation, Biology and Control. Burlington, VT, USA, Academic Press.

BLUMER, S. (1922): Spezialisation der Erysiphe horridula Lév. auf Boraginaceen. Centrablatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, 2. Abheilung, 65: 45-60.

BLUMER, S. (1933): Die Erysiphaceen Mitteleuropas unter besonderer Berücksichtigung der Schweiz. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz 7, pp. 1–483.

BLUMER, S. (1967): EchteMehltaupilze (Erysiphaceae). Gustav Fischer, Stuttgart, Germany.

BOESWINKEL, H. J. (1980): The morphology of the imperfect states of powdery mildews (Erysiphaceae). Botanical Revue 46: 167- 224.

BOLAY, A. (2005): Les Oidiums de Suisse (Erysipacees). Cryptogam, Helvet. 20:1-176.

BRAUN, U. (1987): A Monograph of the Erysiphales (Powdery Mildews). Stuttgart, Germany: E. Schweizerbart, Beiheft zur Nova Hedwigia vol. 89.

BRAUN, U. (1995): The Powdery Mildews (Erysiphales) of Europe. Stuttgart, Germany, Gustav Fischer.

BRAUN, U. (1999): Some critical notes on the classification and the generic concept of the Erysiphaceae. Schlechtendalia 3: 48–54.

BRAUN, U., COOK, R. T. A. (2012): Taxonomic Manual of the Erysiphales (Powdery Mildews). CBS Biodiversity Series No. 11: 1-707.

BRAUN, U., COOK, R.T.A., INMAN, A. J., SHIN, H. D. (2002): The taxonomy of the powdery mildew fungi. In: Belanger, R. R., Bushnell, W.R., Dik, A. J., Carver, T.L.W. (eds.): The Powdery Mildews. A Comprehensive Treatise. St Paul, MN, USA, APS Press, pp. 13–55.

BRAUN, U., TAKAMATSU, S. (2000): Phylogeny of Erysiphe, Microsphaera, Uncinula (Erysipheae) and Cystotheca, Podosphaera, Sphaerotheca (Cystotheceae) inferred from rDNA ITS sequences - some taxonomic consequences. Schlechtendalia 4:1–33.

CAVALIER-SMITH, T. (1998): A revised six-kingdom system of lfe. Biological reviews. 73: 203-266.

COOK, R.T.A., BRAUN, U. (2009): Conidial germination patterns in powdery mildews. Mycological Research 113: 616–36.

COOK, R.T.A., INMAN, A.J., BILLINGS, C. (1997): Identification and classification of powdery mildew anamorphs using light and scanning electron microscopy and host range data. Mycological Research 101: 975–1002.

CRUTE, I.R., BURNS, G. (1983): Powdery mildew of lettuce (*Lactuca sativa*). Plant Pathol. 83: 455-457.

ČESNEKOVÁ, E. (2008): Variabilita interakcí mezi zástupci rodu *Lactuca* spp. a padlím čekankovým (*Golovinomyces cichoracearum*). Olomouc, Czech Republic, Palacký University, MSc thesis.

DE CANDOLLE, A. P. (1815): Flore Francaise 6. JB Garnery, Paris. 137.

DIXON, G. R. (1981): Vegetable Crop Diseases. AVI Publishing, Westport, CT.

DOLEŽALOVÁ I., LEBEDA, A., KŘÍSTKOVÁ, E. (2001): Prickly lettuce (*Lactuca serriola* L.) germplasm collecting and distribution study in Slovenia and Sweden. Plant Genetic Resources Newsletter 128: 41–4.

DÖRFELT, H., ALI, N. (1996): Studien zur sexuellen Fortpflanzung und FruchtKörperentwicklung echter Mehtaupilze (Erysiphales). Flora 191:201-220.

FRESENIUS, G. (1852): Beiträge zur Mykologie. Heft 2. HL Brönner, Frankfurt.

FRIES, E. M. (1829): Systema mycologicum 3 (1). E. Mauritii, Greifswald.

GLAWE D. A. (2008): The powdery mildews: A review of the world's most familiar (yet poorly known) plant pathogens. Annual Review of Phytopathology 46: 27-51.

GORDON, C. C. (1966): A reinterpretation of the ontogeny of the ascocarps of species of the *Erysiphaceae*. American Journal of Botany 53: 652- 662.

GWYNNE-VAUGHAN, HCI. BARNES, B. (1927): The Structure and Development of the Fungi. Cambridge.

HAMMETT, K.R.W. (1977): Taxonomy of Erysiphaceae of New Zealand. New Zealand Journal of Botany 15: 687–711.

HELUTA, V.P. (1988): Filogeneticheskie vzaimosvyazi mezhdu rodami erizifal´ nykh gribov i nekotorye voprosy sistematika poryadka *Erysiphales*. Biologicheskii Zhurnal Armenii 41 (5): 351-358.

HIRATA, K. (1955): On the shape of the germ tubes of Erysipheae (II). Bulletin of the Faculty Agriculture, Niigata University 7: 24 – 36.

HIRATA, K. (1966): Host range and geographical distribution of the powdery mildews. Fac. Agr. Niigata Univ, Niigata.

HIRATA, K. (1976): Notes on host range and geographical distribution of the powdery mildew fungi VI. Distribution on hosts of powdery mildew fungi in the families of angiosperms. Transactions of the Mycological Society of Japan 17: 35-62.

HUHTINEN, S., ALANKO, P., MÄKINEN, Y. (2001): The invasion history of *Microsphaera palczewskii* (Erysiphales) in Findland. Karstenia 41: 31-36.

JACZEWSKI, A. (1927): Karmannyj opredelitel' gribov, II. Mučnisto-rosjanye griby. Mikol. Lab. Im. Prof. A. A. Jaczewski, Gos. Inst. Opyt. Agron., Leningrad.

KISS, L., JANKOVICS T., KOVÁCS G.M., DAUGHTREY M.L. (2008): Oidium longipes, a new powdery mildew fungus on *Petunia* in the USA: a potential threat to ornamental and vegetable solanaceous crops. Plant Disease 92(5): 818-825.

KNIGHT, C., HOLLAND, R.W.K., WRIGHT, I.R. (1986): Resistance of lettuce varieties to powdery mildew. Tests of Agrochemicals and Cultivars 7: 150–1.

KOIKE, S.T., GLADDERS, P., PAULUS, A.O. (2007): Vegetable Diseases. A Color Handbook. San Diego, CA, USA, Academic Press.

KOIKE, S.T., SAENZ, G.S. (1996): Occurrence of powdery mildew, caused by *Erysiphe cichoracearum*, on endive and radicchio in California. Plant Disease 80: 1080.

KREISEL, H. SCHOLLER, M. (1994): Chronology of phytoparasitic fungi introduced to Germany and adjacent countries. Botanica Acta 107:387-92.

LEBEDA, A. (1985a): Differences in resistance of wild *Lactuca* species to natural infection of lettuce powdery mildew (*Erysiphe cichoracearum*). Euphytica 34: 521–3.

LEBEDA, A. (1985b): Susceptibility of some lettuce cultivars to natural infection by powdery mildew. Tests of Agroch. & Cult. No. 6 (Ann. Appl. Biol. 106, Suppl.), 158-159.

LEBEDA, A. (1994): Evaluation of wild *Lactuca* species for resistance of natural infection of powdery mildew (*Erysiphe cichoracearum*). Genetic Resources and Crop Evolution 41: 55–7.

LEBEDA, A., BUCZKOWSKI, J. (1986): Occurence of *Erysiphe cichoracearum* perithecia on wild *Lactuca* species. J. Phytopathol. 115: 21-28.

LEBEDA, A., DOLEŽALOVÁ, I., KŘÍSTKOVÁ, E., MIESLEROVÁ, B. (2001): Biodiversity and ecogeography of wild *Lactuca* spp. in some European countries. Genetic Resources and Crop Evolution 48: 153–64.

LEBEDA, A., MIESLEROVÁ, B. (2003): Lettuce powdery mildew - an unknown disease of lettuce. In: Hintum, Th.J.L., Lebeda, A., Pink, D.A., Schut, J.W. (Eds.): Eucarpia Leafy Vegetables 2003, Proceedings of the Eucarpia Meeting on Leafy Vegetables Genetics and Breeding. Noordwijkerhout, The Netherlands (CGN), Wageninen, The Netherlands, p. 164.

LEBEDA, A., MIESLEROVÁ, B. (2011): Taxonomy, distribution and biology of lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum* sensu stricto). Plant Pathol. 60/3: 400-415.

LEBEDA, A., MIESLEROVÁ, B., DOLEŽALOVÁ, I., KŘÍSTKOVÁ, E. (2002): Occurence of powdery mildew on *Lactuca viminea* subsp. *Chondrilliflora* in south France. Mycotaxon 84: 83-87.

LEBEDA, A., MIESLEROVÁ, B., JANKOVICS, T., KISS, L., VAN DER LINDE, E. J. (2015): First detection of tomato powdery mildew caused by Oidium neolycopersici in South Africa. South African Journal of Botany 99: 153-157.

LEBEDA, A., MIESLEROVÁ, B., PETRŽELOVÁ, I., KORBELOVÁ, P. (2012b): Host specificity and virulence variation in populations of lettuce powdery mildew pathogen (*Golovinomyces cichoracearum* s. str.) from prickly lettuce (*Lactuca serriola*). Mycological Progress: 1-13.

LEBEDA, A., MIESLEROVÁ, B., PETRŽELOVÁ, I., KORBELOVÁ, P., ČESNEKOVÁ, E. (2012a): Patterns of virulence variation in the interaction between *Lactuca* spp. and lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*). Fungal Ecology 5/6: 670-682.

LEBEDA, A., MIESLEROVÁ, B., PETRŽELOVÁ, I., KŘÍSTKOVÁ, E. (2016): Interactions between wild *Lactuca* species and *Golovinomyces cichoracearum* – complex view. 2nd Conference Wild Plant Pathosystems 2016, Helsinki, Finland 29-31 August 2016, Book of Abstracts, pp. 33. (abstract)

LEBEDA, A., REININK, K. (1994): Histological charakterization of rezistence in Lactuca saligna to lettuce downy mildew (Bremia lactucae). Physiological and Molecular Plant Pathology 44: 125-139.

LEBEDA, A., RYDER, E. J., GRUBE, R., DOLEŽALOVÁ, I., KŘÍSTKOVÁ, E. (2007): Lettuce (*Asteraceae*; *Lactuca* spp.), Chapter 9, pp. 377 – 472. – In: Singh, R. (Eds.): Genetic resources, chromosome engineering, and crop improvement series, Volume 3 -Vegetable crops. CRC Press, Boca raton, FL, USA.

LERNER, I. J.(1986): Didaktické základy metod výuky. Praha : SPN.

LEVEILLÉ, J.H. (1851): Organisation et disposition methodique des especes qui composent le genre Erysiphe. Annales des Sciences Naturelles; Botanique. (ser. 3) 15: 109-179.

LINNAEUS, C. (1753): Species plantarum. Tomus I. Impensis Laurentii Salvii, Holmiae.

LUTRELL, E.S. (1951): Taxonomy of the Pyrenomycetes. The University of Missouri Studies 24: 1-120.

MAŇÁK, J., ŠVEC, V.(2003): Výukové metody. Brno : PdF MU. ISNB 80-7315-039-5.

MATHERON, M.E., PORCHAS, M. (1998): Evaluation of new fungicides for management of downy and powdery mildew of lettuce in 1998. In: Oebker, N.F. (ed.): Vegetable: A College of Agriculture Report for 1998. Tucson, AZ, USA, College of Agriculture, University of Arizona: 90–3.

MATHERON, M.E., PORCHAS, M. (1999): Assessment of fungicide performance of powdery mildew of lettuce in 1999. In: Byrne, D.N., Baciewicz, P. (eds.): Vegetable: A College of Agriculture Report for 1999. Tucson, AZ, USA, College of Agriculture, University of Arizona: 15–7.

MATHERON, M.E., PORCHAS, M. (2001): Reaction of different cultivars of lettuce to development of powdery mildew on lettuce in 2001. In: Byrne, D.N., Baciewicz, P. (eds.): 2001 Vegetable Report. Tucson, AZ, USA, College of Agriculture & Life Sciences, University of Arizona: 89–90.

MATHERON, M.E., PORCHAS, M. (2003): Evaluation of lettuce cultivar susceptibility to powdery mildew in 2003. In: Byrne, D.N., Baciewicz, P. (eds.): 2003 Vegetable Report. Tucson, AZ, USA, College of Agriculture & Life Sciences, University of Arizona: 112–3.

MATSUDA, S., TAKAMATSU, S. (2003): Evolution of host–parasite relationship of *Golovinomyces* (Ascomycete: Erysiphales) inferred from nuclear rDNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 27: 314–27.

MIESLEROVÁ, B., LEBEDA, A., ČESNEKOVÁ, E. (2009): Study of interactions of *Lactuca* spp. (lettuce) and lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*). In: Šafránková, I., Šefrová, H. (eds.): XVIII. Czech and Slovak Plant Protection Conference, Brno, 2–4 September 2009: 98.

MIESLEROVÁ, B., LEBEDA, A., ČESNEKOVÁ, E., PETRŽELOVÁ, I. (2007): Interactions between wild *Lactuca* spp. and lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*). In: EUCARPIA Leafy Vegetables 2007, Conference Abstracts, 18–20 April 2007, Warwick, UK: 19.

MIMS, C.W., LILJEBJELKE, K.A., RICHARDSON, E.A. (1995): Surface morphology, wall structure, and initial adhesion of conidia of the powdery mildew *Uncinuliella australiana*. Phytopathology 85:352-358.

NEES VON ESENBACK, C.G. (1817): Das System der Pilze und Schwämme. Stahelsche Buchhandlung, Würzburg.

NEGER, F.W. (1901): Beiträge zur Biologie der Erysipheen. Mittheilung. Flora 88: 333-370.

NEGER, F.W. (1902): Beiträge zur Biologie der Erysipheen. 2. Mittheilung. Flora 90: 221-272.

PALLA, E. (1899): Ueber die Gattung Phyllactinia. Berichte der Deutschen Botanishen Gesellschaft 17: 64-72.

PAULECH, C. (1995): Flora Slovenska X/1. Mycota (Huby), Ascomycetes (Vreckate), Erysiphales (Mučnatkotvare). Veda, Publishing of Slovak Academy of Sciences, Bratislava.

PETRŽELOVÁ, I., LEBEDA, A. (2004): Occurrence of *Bremia lactucae* in natural populations of *Lactuca serriola*. Journal of Phytopathology 152: 391–8.

PLUMB, R., TURNER, R. H. (1972). Scanning electron microscopy of *Erysiphe graminis.* Transactions of the British Mycological Society 59: 149- 150.

PRYOR, D.E. (1941): A unique case of powdery mildew on lettuce in the field. Plant Disease Reporter 25: 74.

RAVICHANDRA N. G. (2013): Fundamentals of plant pathology, PHI Learning Pvt. Ltd., 652 pp.

RYDER, E.J. (1999): Lettuce, Endive and Chicory.Wallingford, UK, CABI Publishing.

SALMON, E.S. (1900): Monograph of the Erysiphaceae. Bulletin Torrey Botanical Club 9.

SHIN H.D., (2000): Erysiphaceae of Korea. Suwon, Korea: Nat. Inst. Agric. Scie. Tech.

SHIN, H.D., LA, Y.J. (1993): Morphology of edge lines of chained immature conidia on conidiophores in powdery mildew fungi and their taxonomic significance. Mycotaxon 46: 445– 451.

SHIN, H.D., LEE, H.J. (2002): Morphology of penicillate cells in the genus Phyllactinia and its taxonomic application. Mycotaxon 83: 301–325.

SHIN, H.D., ZHENG, R.Y. (1998): Anamorphic morphology of Uncinula and allied genera (I). Mycotaxon 66: 243–266.

SCHLECHTENDAL, D. F. L. von (1819): Anhang zu der Abhandlung des Herrn Dr. Wallroth uber das Genus alphitomorpha. Verhandlungen der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin 1:46-51.

SCHMIDT, A., SCHOLLER, M. (2006): Studies in Erysiphales anamorphs (III): Conidiophore variability in Oidium carpini. Carolinea 64: 119-122.

SCHNATHORST, W. C. (1959a): Spread and life cycle of the lettuce powdery mildew fungus. Phytopathology 49:464–468.

SCHNATHORST, W. C. (1959b): Resistance in lettuce to powdery mildew related to osmotic value. Phytopathology 49:562–571.

SCHNATHORST, W. C. (1962): Comparative ecology of downy and powdery mildews of lettuce. Phytopathology 52: 41–6.

SCHNATHORST, W. C. (1965): Environmental relationships in the powdery mildews. Annual Review of Phytopathology 3:343–366.

SCHNATHOÍRST, W.C., BARDIN, R. (1958): Susceptibility of lettuce varieties and hybrids to powdery mildew (*Erysiphe cichoracearum*). Plant Dis. Rep. 42(11): 1273-1274.

SCHNATHORST, W.C., GROGAN, R.G., BARDIN, R. (1958): Distribution, host range, and origin of lettuce powdery mildew. Phytopathology 48: 538–43.

SCHNATHORST, W.C., WEINHOLD, A.R. (1957): An osmotic mechanism for resistance to powdery mildew in lettuce and peach. Phytopathology 47: 533.

SMITH, G. (1900): The haustoria of the Erysiphaceae. Botanical Gazette 29: 153-184.

TAKAMATSU, S. (2004): Phylogeny and evolution of the powdery mildew fungi (Erysiphales, Ascomycota) inferred from nuclear ribosomal DNA sequences. Mycoscience 45: 147–157.

TAKAMATSU, S., MATSUDA, S., NINOMI, S., HAVRYLENKO, M. (2006): Molecular phylogeny supports a Northern Hemisphere origin of *Golovinomyces* (Ascomycota, Erysiphales). Mycological Research 110: 1093–101.

TRDAN, S., VALIČ, N., JERMAN, J., BAN, D., ŽNIDARČIČ, D. (2004): Efficacy of three natural chemicals to reduce damage of *Erysiphe cichoracearum* on chicory in two meteorologically different growing seasons. Journal of Phytopathology 152: 567–74.

TULASNE, L. R., TULASNE, C.C. (1861): Selecta fungorum carpologia 1. Paris.

WEBSTER, J. (1980): Introduction to fungi (2nd ed.), Cambridge University Press, Cambridge.

WEBSTER, J. (1983): Pilze. Eine Einführung. Springer, Berlin.

WELTZIEN, H. C. (1978): Geographical distribution of powdery mildews. In: SPENCER, D. M: The powdery mildews. Academic press, London, s. 39-48.

YARWOOD, C.E. (1957): Powdery Mildews. Botanical Review 13:235-301.

YARWOOD, C.E. (1978): History and taxonomy of powdery mildews. In: SPENCER, D.M. (Ed.): The Powdery Mildews. Academic Press, London, pp. 1-37.

YARWOOD, C.A., GARDNER, MW. (1970): Leaf surface and leaf hairs affect lenght of conidiophores of Erysiphaceae. Mycologia 62: 707-713.

ZELLER, K.A., LEVY, M. (1995): Intraspecific differentation in the powdery mildew Erysiphe cichoracearum determined with rDNA, RFLPs. Molecular Ecology 4: 277-283.

ZHANG, N.V. , LINDHOUT, P., NIKS, R.E. , JEUKEN, M.J.W. (2009): Genetic dissection of *Lactuca saligna* nonhost resistance to downy mildew at various lettuce evelopmental stages. Plant Pathology 58: 923–32.

10. SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1: Životní cyklus padlí

Obrázek 2: Typy hyf

Obrázek 3: Typy apresorií

Obrázek 4: Typy konidioforů a jejich popis

Obrázek 5: Růstové typy konidioforů

Obrázek 6: Tvary konidií

Obrázek 7: Mezidruhová variabilita vnější části chasmothecia

Obrázek 8: Tvary vřecek

Obrázek 9: Tvary askospor

Obrázek 10: Celosvětová distribuce padlí

Obrázek 11: Fotografie *Golovinomyces cichoracearum* na zástupci rodu Lactuca

Obrázek 12: Mikrofotografie konidioforu padlí na *Lactuca serriola*

Obrázek 13: Mikrofotografie konidií *Golovinomyces cichoracearum* na zástupci *Lactuca serriola f. serriola* pocházející z USA, Colorado,Mesa Verde

Obrázek 14: Dendrogram vyjadřující morfologickou podobnost padlí *Golovinomyces cichoracearum* na jednotlivých zástupcích rodu *Lactuca*

Obrázek 15: Mikrofotografie konidií zástupce *Leveillula lactucae- serriolae* na hostiteli *Lactuca saligna* pocházející z Jordánska, fotografie: Kozumplíková M., 2016

11. SEZNAM TABULEK

Tabulka 1: Taxonomické zařazení čeledi Erysiphaceae

Tabulka 2: Seznam herbářových položek hostitelských rostlin rodu *Lactuca* infikovaných padlím *Golovinomyces cichoracearum*

Tabulka 3: Délka konidie nepohlavního stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelské rostlině rodu *Lactuca*

Tabulka 4: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro délky konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti α = 0,05

Tabulka 5: Šířka konidií nepohlavního stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*

Tabulka 6: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro šířky konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti α = 0,05

Tabulka 7: Shape-index nepohlavního stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*

Tabulka 8: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro shape-index konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti α = 0,05

Tabulka 9: Délky konidioforů nepohlavního stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*

Tabulka 10: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro délky konidioforů *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti α = 0,05

Tabulka 11: Délky bazálních buněk konidioforů nepohlavního stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*

Tabulka 12: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro délky bazálních buněk konidioforů *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti α = 0,05

Tabulka 13: Počet distálních buněk konidioforů nepohlavního stádia *Golovinomyces cichoracearum* na hostitelských rostlinách rodu *Lactuca*

Tabulka 14: Bonferroniho test mnohonásobného porovnávání pro počty distálních buněk *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca* s hladinou významnosti α = 0,05

Tabulka 15: Charakteristiky anamorfního stádia *G. cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca*

Tabulka 16: Charakteristiky anamorfního stádia *G. cichoracearum* na zástupcích rodu *Lactuca*

Tabulka 17: Zařazení tématu diplomové práce do vyučovací hodiny na gymnáziu

12. SEZNAM GRAFŮ

Graf č. 1: Box plot (krabicový diagram) pro délky konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*

Graf č. 2: Box plot (krabicový diagram) pro šířky konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*

Graf č. 3: Box plot (krabicový diagram) pro shape-index konidií *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*

Graf č. 4: Box plot (krabicový diagram) pro délky konidioforů *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*

Graf č. 5: Box plot (krabicový diagram) pro délky bazálních buněk konidioforů *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*

Graf č. 6: Box plot (krabicový diagram) pro počty distálních buněk *G. cichoracearum* na druzích rodu *Lactuca*

..

13. PŘÍLOHA 1

Pracovní list – padlí

Jméno a příjmení:

1. Přiřaď správnou odpověď.

Houby tvoří samostatnou říši _____**Fungi**_____.

Jako padlí označujeme skupinu hub čeledi _____**Erysiphaceae**_____

Čeleď _ **Erysiphaceae** ___ řadíme taxonomicky pod řád __**Erysiphales**_____

Erysiphales
Fungi
Erysiphaceae
Erysiphaceae

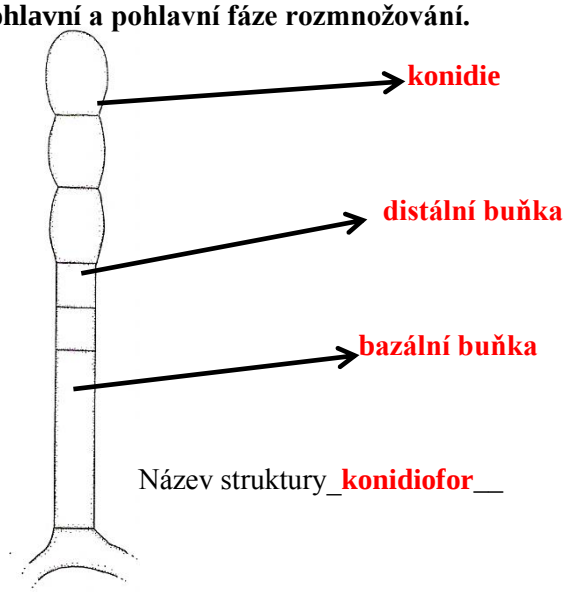
---

2. Zařaď správně jmenované struktury do nepohlavní a pohlavní fáze rozmnožování.

Pohlavní fáze rozmnožování	Nepohlavní fáze rozmnožování
chasmothecium **vřecko** **askospory**	**konidie** **konidiofor**

vřecko, konidie, chasmothecium, hyfy, askospory, konidiofor

3. Napiš název této struktury a popiš její části.



Název struktury_**konidiofor**__

4. Vlastními slovy popiš, jak se na rostlině může projevit infekce některého zástupce padlí.

Přítomnost a infekce padlí se na rostlině projevuje tvorbou bílých až šedavých povlaků mycelia. Rostlina může být zasažena na stonku, listech ale i plodech, dochází k změnám barvy a někdy i tvaru zmíněných částí.

5. Vysvětli, co je to konidie a popiš její tvar.

Konidie jsou útvary vznikající při nepohlavním rozmnožování na konidioforech Jejich tvar může být velmi rozmanitý, např. oválný, cylindrický a nebo vejčitý.