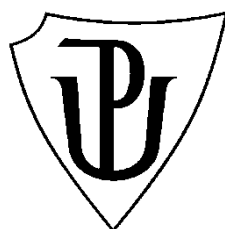


UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



**Studium vývoje padlí (*Golovinomyces cichoracearum*)
na vybraných zástupcích rodu *Lactuca* a čeledi *Asteraceae***

DIPLOMOVÁ PRÁCE

| | |
|-------------------------|---|
| Autor: | Bc. Daniela FILOVÁ |
| Studijní program: | N1501 Biologie |
| Studijní obory: | Učitelství Biologie pro střední školy Učitelství Geografie pro střední školy |
| Forma studia: | Prezenční |
| Vedoucí práce: | doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D. |
| Termín odevzdání práce: | 11. srpna 2014 |

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem předloženou diplomovou práci vypracovala samostatně pod odborným vedením doc. RNDr. Barbory Mieslerové, Ph.D. a s použitím uvedených zdrojů.

V Olomouci 11. srpna 2014

.....

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat paní doc. RNDr. Barboře Mieslerové, Ph.D. za odborné vedení, cenné rady a konzultace. Dále děkuji celému fytopatologickému oddělení Katedry botaniky PřF za ochotu a vstřícnost během experimentů.

Bibliografická identifikace:

Jméno a příjmení autora: Daniela Filová

Název práce: Studium vývoje padlí (*Golovinomyces cichoracearum*) na vybraných zástupcích rodu *Lactuca* a čeledi *Asteraceae*

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra botaniky, PřF UP Olomouc
Šlechtitelů 11, 783 71 Olomouc – Holice

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

Rok obhajoby práce: 2014

Abstrakt:

Předložená diplomová práce je zaměřena na studium vývoje padlí *Golovinomyces cichoracearum* na vybraných zástupcích rodu *Lactuca* a čeledi *Asteraceae*. V průběhu této práce byl studován vývoj *G. cichoracearum* na souboru šesti genotypů rodu *Lactuca* a čtyřech genotypech zástupců z čeledi *Asteraceae*. Dále se studie zaměřila na srovnání vývoje *G. cichoracearum* v jednotlivých fenologických fázích vybraného genotypu *L. serriola* (LSE/57/15).

Na základě mikroskopického pozorování byla na vybraných genotypech rodu *Lactuca* zjištěna odlišná intenzita vývoje *G. cichoracearum*. Největší procento klíčivosti bylo zaznamenáno u genotypu *L. virosa* (09-H58-998) a nejméně klíčily konidie u genotypu *L. saligna* (09-H58-1013). Nejrychlejší růst klíčících vláken *G. cichoracearum* byl pozorová u genotypu *L. sativa* cv. Cobham Green, naopak nejpomalejší růst klíčících vláken byl u genotypu *L. saligna* (09-H58-1013). Intenzita sporulace byla 168 hpi nejvyšší u genotypů *L. sativa* cv. Sabine a *L. sativa* cv. UCDM2. Intenzita hypersenzitivní reakce byla nejvyšší u genotypu *L. virosa* (09-H58-998). Vysoký počet nekrotických buněk však neměl žádný omezující vliv na vývoj patogenu.

Při sledování vývoje *G. cichoracearum* u vybraných genotypů *Aster novi-belgii*, *Calendula officinalis*, *Hieracium murorum* a *Solidago gigantea* z čeledi *Asteraceae* byla potvrzena úzká hostitelská specializace *G. cichoracearum*, vzhledem k tomu, že patogen na těchto genotypech ukončil svůj vývoj ve fázi jednoho klíčícího vlákna.

Vývoj *G. cichoracearum* byl u vysoce náchylného genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) sledován ve fenologických fázích 4, 8 a 12 týdnů. Procento klíčivosti bylo největší u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 8 týdnů a u genotypu ve stáří 4 týdnů konidie vůbec neklíčily. Nejrychlejší růst klíčících vláken *G. cichoracearum* byl u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 8 týdnů. 168 hodin po inokulaci byla nejvyšší intenzita sporulace u genotypů ve stáří 4 a 8 týdnů. Počet nekrotických buněk byl nejvyšší u genotypů ve stáří 8 a 12 týdnů. Vývoj *G. cichoracearum* byl ve svých prvních fázích nejvíce omezen na velmi mladých rostlinách vysoce náchylného genotypu *L. serriola* (LSE/57/15).

Klíčová slova: *Golovinomyces cichoracearum*, *Lactuca* L., *Asteraceae*, *L. serriola*, vývoj patogenu, mechanismy rezistence

Počet stran: 127

Počet příloh: 1

Jazyk: Český

Bibliographical identification:

Author's first name and surname: Daniela Filová
Title: Study of development of powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*) on representatives of genus *Lactuca* and family *Asteraceae*
Type of thesis: Master thesis
Workplace: Department of Botany, Faculty of Science, Palacký University in Olomouc
Šlechtitelů 11, 783 71 Olomouc – Holic
Supervisor: doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D.
The year of presentation: 2014

Abstract:

The presented thesis is focused on the study of development of powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*) on representatives of genus *Lactuca* and family *Asteraceae*. In this work the development of *G. cichoracearum* was studied on the set of six representatives of genus *Lactuca* and four representatives of family *Asteraceae*. Further the study was focused on the comparison of development of pathogen *G. cichoracearum* in various phenological stages on genotype *L. serriola* (LSE/57/15).

Based on microscopic observation there was found different intensity of development of *G. cichoracearum*. The highest percentage of *G. cichoracearum* germination was observed on genotype *L. virosa* (09-H58-998), whereas the lowest percentage was on genotype *L. saligna* (09-H58-1013). The fastest growth of powdery mildew germ tubes was registered on genotype *L. sativa* cv. Cobham Green, however the slowest growth was found on genotype *L. saligna* (09-H58-1013). The highest intensity of sporulation of *G. cichoracearum* was on genotypes *L. sativa* cv. Sabine a *L. sativa* cv. UCDM2. The highest intensity of hypersensitive (necrotic) response was observed on genotype *L. virosa* (09-H58-998). However the development of pathogen on these genotypes was not negatively influenced by a large number of necrotic cells.

During the observation of development of *G. cichoracearum* on representatives *Aster novi-belgii*, *Calendula officinalis*, *Hieracium murorum* and *Solidago gigantea* of family *Asteraceae* was confirmed close host specialization of *G. cichoracearum*, whereas the development of pathogen on these genotypes was stopped in stage of the first germ tube.

The development of *G. cichoracearum* was observed on very susceptible genotype *L. serriola* (LSE/57/15) in phenological stage of 4, 8 and 12 weeks. The highest percentage of *G. cichoracearum* germination was recorded on genotype *L. serriola* (LSE/57/15) 8 weeks old and no germination of conidia was registered on genotype 4 weeks old. The fastest growth of germ tubes was on genotype *L. serriola* (LSE/57/15) 8 weeks old. The highest intensity of sporulation was 168 hpi on genotypes 4 and 8 weeks old. The highest intensity of hypersensitive response was on genotypes 8 and 12 weeks old. The development of *G. cichoracearum* in their first stages was limited on the youngest plants of genotype *L. serriola* (LSE/57/15).

Keywords: *Golovinomyces cichoracearum*, *Lactuca* L., *Asteraceae*, *L. serriola*, development of pathogen, mechanisms of resistance

Number of pages: 127

Number of appendices: 1

Language: Czech

OBSAH

| | |
|---|----|
| 1 ÚVOD..... | 9 |
| 2 CÍLE..... | 10 |
| 3 LITERÁRNÍ PŘEHLED | 11 |
| 3.1 Hostitel – zástupci čeledi <i>Asteraceae</i> a rod <i>Lactuca</i> L. | 11 |
| 3.1.1 Čeď <i>Asteraceae</i> – taxonomie a evoluční vztahy..... | 11 |
| 3.1.2 Obecná charakteristika a rozšíření studovaných zástupců čeledi <i>Asteraceae</i> .. | 12 |
| 3.1.2.1 <i>Aster novi-belgii</i> L. – hvězdnice novobelgická | 12 |
| 3.1.2.2 <i>Calendula officinalis</i> L. – měsíček lékařský..... | 13 |
| 3.1.2.3 <i>Hieracium murorum</i> L. – jestřábník zední..... | 14 |
| 3.1.2.4 <i>Solidago gigantea</i> AIT. – zlatobýl obrovský..... | 15 |
| 3.1.3 Rod locika (<i>Lactuca</i> L.) – historie a význam..... | 17 |
| 3.1.4 Obecná charakteristika rodu <i>Lactuca</i> | 18 |
| 3.1.5 Taxonomie rodu locika (<i>Lactuca</i> L.) | 19 |
| 3.1.6 Geografické rozšíření druhů rodu <i>Lactuca</i> | 23 |
| 3.1.7 Výskyt a rozšíření planě rostoucích zástupců <i>Lactuca</i> L. na území ČR..... | 24 |
| 3.1.7.1 <i>Lactuca perennis</i> L. – locika vytrvalá | 24 |
| 3.1.7.2 <i>Lactuca quercina</i> L. – locika dubová | 24 |
| 3.1.7.3 <i>Lactuca saligna</i> L. – locika vrbová | 25 |
| 3.1.7.4 <i>Lactuca sativa</i> L. – locika setá, salát | 25 |
| 3.1.7.5 <i>Lactuca serriola</i> L. – locika kompasová | 26 |
| 3.1.7.6 <i>Lactuca tatarica</i> (L.) C. A. Meyer – locika tatarská..... | 27 |
| 3.1.7.7 <i>Lactuca viminea</i> (L.) J. et C. Presl – locika prutnatá..... | 28 |
| 3.1.7.8 <i>Lactuca virosa</i> L. – locika jízlivá | 28 |
| 3.2 Padlí – <i>Golovinomyces cichoracearum</i> (DC.) | 29 |
| 3.2.1 Taxonomie a evoluční vztahy | 29 |
| 3.2.2 Morfologická charakteristika | 32 |

| | |
|--|----|
| 3.2.3 Příznaky napadení padlím..... | 34 |
| 3.2.4 Životní cyklus a rozšíření patogenu <i>G. cichoracearum</i> | 34 |
| 3.2.5 Vliv přírodních podmínek..... | 36 |
| 3.2.6 Hostitelský okruh <i>G. cichoracearum</i> | 37 |
| 3.2.7 Výskyt a geografické rozšíření <i>G. cichoracearum</i> na rodu <i>Lactuca</i> sp..... | 40 |
| 3.2.8 Chemická ochrana..... | 44 |
| 3.2.9 Variabilita interakcí mezi zástupci rodu <i>Lactuca</i> L. a <i>G. cichoracearum</i> | 46 |
| 3.3. Vývoj padlí a studium obranných mechanismů rostlin..... | 49 |
| 3.3.1 Úvod..... | 49 |
| 3.3.2 Události přecházející klíčení..... | 49 |
| 3.3.3 Klíčení konidií a vznik apresoria | 51 |
| 3.3.4 Úloha primárního klíčného vlákna konidií <i>B. graminis</i> | 53 |
| 3.3.5 Penetrace hostitelské buňky a vznik haustoria | 54 |
| 3.3.6 Obranné mechanismy rostlin vůči padlí | 57 |
| 3.3.7 Tvorba papily | 58 |
| 3.3.8 Hypersenzitivní reakce | 59 |
| 3.3.9 Studium obranných mechanismů u interakce <i>Lactuca</i> – <i>G. cichoracearum</i> | 60 |
| 4 MATERIÁL A METODY | 62 |
| 4.1 Rostlinný materiál | 62 |
| 4.2 Izolát <i>G. cichoracearum</i> | 63 |
| 4.3 Inokulace a inkubace..... | 63 |
| 4.4 Odběr vzorků a hodnocení | 64 |
| 5 VÝSLEDKY | 65 |
| 5.1 Mikroskopické sledování vývoje patogenu <i>G. cichoracearum</i> na vybraných..... | 65 |
| genotypech rodu <i>Lactuca</i> | 65 |
| 5.1.1 Klíčivost..... | 65 |
| 5.1.2 Počet klíčných vláken na konidii <i>G. cichoracearum</i> | 67 |

| | |
|---|-----|
| 5.1.3 Délka klíčních vláken u konidií <i>G. cichoracearum</i> | 71 |
| 5.1.4 Sporulace | 74 |
| 5.1.5 Nekrotická reakce | 75 |
| 5.2 Mikroskopické sledování vývoje patogenu <i>G. cichoracearum</i> na vybraných genotypech čeledi <i>Asteraceae</i> | 76 |
| 5.2.1 Klíčivost konidií <i>G. cichoracearum</i> u vybraných genotypů čeledi <i>Asteraceae</i> | 76 |
| 5.2.2 Počet klíčních vláken na konidii | 78 |
| 5.2.3 Délka klíčních vláken na konidiích <i>G. cichoracearum</i> | 80 |
| 5.2.4 Sporulace | 83 |
| 5.2.5 Nekrotická reakce | 84 |
| 5.3 Vývoj <i>G. cichoracearum</i> ve vybraných fenologických fázích genotypu <i>L. serriola</i> (LSE/57/15)..... | 85 |
| 5.3.1 Klíčivost..... | 85 |
| 5.3.2 Počet klíčních vláken na konidiích <i>G. cichoracearum</i> | 87 |
| 5.3.3 Délka klíčních vláken konidií <i>G. cichoracearum</i> | 90 |
| 5.3.4 Sporulace | 93 |
| 5.3.5 Nekrotická reakce | 94 |
| 6 DISKUZE | 95 |
| 6.1 Vývoj padlí (<i>G. cichoracearum</i>) na diferenčním souboru rodu <i>Lactuca</i> | 95 |
| 6.2 Vývoj padlí (<i>G. cichoracearum</i>) na vybraných zástupcích čeledi <i>Asteraceae</i> | 99 |
| 6.3 Vývoj padlí (<i>G. cichoracearum</i>) na náchylném genotypu <i>L. serriola</i> v různých fenologických fázích | 101 |
| 7 ZÁVĚR..... | 103 |
| 8 ZDROJE..... | 106 |
| 9 INTERNETOVÉ ODKAZY | 118 |
| 10 PŘÍLOHY | 119 |

1 ÚVOD

Předložená práce navazuje na moji bakalářskou práci „Studium vývoje padlí na vybraných zástupcích rodu *Lactuca*“. Předmětem této diplomové práce je zhodnotit vývoj padlí čekankového *Golovinomyces cichoracearum* na vybraných genotypech rodu *Lactuca* L. a čeledi *Asteraceae*. Dále jsem se soustředila na srovnání vývoje *G. cichoracearum* v jednotlivých fenologických fázích vybraného genotypu *L. serriola*.

Padlí *Golovinomyces cichoracearum* (DC.) V. P. Gelyuta, dříve *Erysiphe cichoracearum* patří do řádu *Erysiphales*. Řadí se mezi obligátní vysoce specializované ektoparazity s kosmopolitním rozšířením. Ve svém užším pojetí *G. cichoracearum* s. str. bývá překládáno jako padlí čekankové a jeho hostitelský okruh tvoří zástupci čeledi *Asteraceae*.

Čeď *Asteraceae* je jedna z nejpočetnějších čeledí vyšších rostlin. Zahrnuje přibližně 1 535 rodů a 23 000 druhů mnoha významných rostlin. Rod *Lactuca* L. se řadí mezi zástupce z čeledi *Asteraceae*. Poslední průzkumy dokazují, že se po celém světě vyskytuje nejméně 98 planých zástupců z rodu *Lactuca* sp., přičemž v Evropě je zastoupeno 17 druhů, 51 v Asii, 3 v Austrálii, 43 v Africe a 12 v Americe (nejvíce v Severní Americe; Lebeda et al. 2004). Mezi nejznámější a nejrozšířenější plané druhy patří *L. serriola*, *L. saligna* a *L. virosa*. Z kulturních zástupců je známá pouze *Lactuca sativa* L. Tato ekonomicky významná plodina je častým hostitelem padlí *G. cichoracearum* (Lebeda, 1994).

Pro rostliny napadené padlím *Golovinomyces cichoracearum* (DC.) jsou charakteristické bílé prachové skvrny na svrchní i spodní straně listů. *G. cichoracearum* parazituje jak na druhu *Lactuca sativa*, tak na planě rostoucích zástupcích rodu *Lactuca* sp. Napadení hostitele padlím *Golovinomyces cichoracearum* (DC.) začíná v okamžiku, kdy větrem rozšiřovaná konidie dopadne na nadzemní část vhodné rostliny. Poté dochází ke klíčení konidií a postupnému vzniku specializovaných hyf. Na povrchu pletiv hostitele se dále vytváří přehrádkované mycelium v podobě bílých povlaků, které vysílá do epidermálních buněk haustoria. Pokud haustorium pronikne přes plazmatickou membránu, začíná parazit čerpat veškeré živiny ze svého hostitele. Charakteristickými příznaky obranných reakcí napadených rostlin jsou jednak tvorba papil a hypersenzitivní reakce.

Rozpoznání průběhu infekčního cyklu a seznámení se se způsoby, jak rostlina na napadení reaguje, nám může pomoci při šlechtění rostlin s cílem zvýšit jejich rezistenci.

2 CÍLE

Cílem této diplomové práce je v první řadě vypracování literárního přehledu. První část literárního přehledu charakterizuje rod *Lactuca* L. a studované zástupce čeledi *Asteraceae*, druhá část padlí čekankové (*Golovinomyces cichoracearum* (DC.)) a poslední část se věnuje vývoji padlí a studiu obranných mechanismů rostlin.

V experimentální části se práce zaměřuje na sledování vývoje patogenu *G. cichoracearum* na šesti vybraných zástupcích rodu *Lactuca* a čtyřech genotypech zástupců z čeledi *Asteraceae*. V průběhu experimentu jsem se konkrétně zabývala udržováním padlí, odběrem vzorků a mikroskopickým pozorováním vývoje *G. cichoracearum* na vybraných genotypech rodu *Lactuca* a čeledi *Asteraceae* stejného stáří. Experiment dále zahrnoval sledování vývoje *G. cichoracearum* na vybraném genotypu rodu *Lactuca* v rozdílných fenologických fázích.

Posledním cílem mé diplomové práce bylo zpracování získaných dat z mikroskopického pozorování, sestavení tabulek, grafů a diskuze.

3 LITERÁRNÍ PŘEHLED

3.1 Hostitel – zástupci čeledi *Asteraceae* a rod *Lactuca* L.

3.1.1 Čeleď *Asteraceae* – taxonomie a evoluční vztahy

Do čeledi *Asteraceae* náleží každá desátá kvetoucí rostlina, jedná se o jednu z nejpočetnějších čeledí vyšších rostlin (Funk et al., 2005). Čeleď *Asteraceae* zahrnuje přibližně 1 535 rodů a 23 000 druhů mnoha významných plodin se značnou morfologickou rozmanitostí, od stromů až 30 m vysokých po malé bylinky vysoké stěží 1 cm (Judd et al., 1999).

Zástupci čeledi *Asteraceae* pochází z jižních oblastí Jižní Ameriky, a díky úspěšné radiaci v Africe vznikla většina existujících tribů. Africká radiace zahrnuje klady z Asie, Eurasie a Austrálie. Ke vzniku a diverzifikaci *Heliantheae* s. l. pravděpodobně došlo v Severní Americe, a to oddělením Ameriky od Gondwany (Funk et al., 2005).

Druhy čeledi *Asteraceae* byly často uspořádány do tří podčeledí: Asteroideae, Barnadesioideae a Cichorioideae celkově zastoupených v sedmnácti tribech (Bremer et al., 1994). Bremer (1996) současně pozměnil klasifikaci a zařadil čtvrtou podčeleď *Carduoideae* Cass. ex Sweet, dříve považovanou za tribus *Cardueae*. Tribus *Lactuceae* z podčeledi *Cichorioideae*, dříve známé jako *Cichorieae*, je pravděpodobně nejznámější a nejsnáze rozpoznatelný tribus čeledi *Asteraceae* (Tomb, 1977). Tribus *Lactuceae* je rozdělen do deseti monofyletických podtribů zahrnujících *Lactucinae* s.s. s téměř 100 rody a přes 1500 druhy (Gemeinholzer a Kilian, 2005). Podtribus *Lactucinae* obsahuje 17 rodů, zahrnujících rod *Lactuca*, a asi 270 druhů (Bremer et al., 1994). Současné fylogenetické studie potvrzují, že původ tribu *Lactuceae* je v Eurasii (Gemeinholzer a Kilian, 2005).

3.1.2 Obecná charakteristika a rozšíření studovaných zástupců čeledi *Asteraceae*

3.1.2.1 *Aster novi-belgii* L. – hvězdnice novobelgická

Hvězdnice novobelgická je vytrvalá bylina tvořící podzemní výběžky. Lodyhy jsou přímé, 0,4–1,2(–1,4) m vysoké a lysé. Listy jsou střídavé, obkopynaté až eliptické. Květenství se rozvětňuje v horní polovině lodyhy, je početné, latovité až chocholičnaté. Úbory mají až 3 cm v průměru. Zákrov je 3–4 řadý, tvořený souborem lysých, téměř stejně dlouhých listenů, z nichž vnější jsou kopistovitě, náhle zašpičatělé až tupé, vnitřní kopinaté a špičaté. Jazykovitých květů bývá 20–50, jsou modré, řidčeji až bělavé. Terč je žlutý. Plody jsou chlupaté, nažky asi 2 mm dlouhé, s bělavým, 5–6 mm dlouhým chmýrem (Grulich, 2013 in Botany.cz).

Původní areál tohoto druhu se táhne na atlantickém pobřeží Severní Ameriky od Jižní Karolíny po kanadský poloostrov Labrador a ostrov Newfoundland. V 18. století byl druh dovezen do Evropy a zde se rozšířil především v její střední části, na sever do Skandinávie, na východ do Rumunska a evropské části Ruska. V České republice i na Slovensku patří v současné době k nejčastějším zplaňujícím druhům amerických hvězdic (Grulich, 2013 in Botany.cz).

V domovině provází písčité nebo štěrkovitá místa na mořském pobřeží nebo světlé borové lesy v zázemí dun. V Evropě se vyskytuje nejčastěji poblíž lidských sídel, v ruderalizovaných trávnících, na rumišťích, v lemech stromové vegetace podél vodních toků apod. (Grulich, 2013 in Botany.cz).

3.1.2.2 *Calendula officinalis* L. – měsíček lékařský

Měsíček lékařský je jednoletá bylina s charakteristickou vůní, někdy ozimá až vytrvalá. Hlavní kořen je vřetenovitý s mnoha tenkými postranními kořeny. Lodyha přímá, většinou v horní polovině větvená, hranatá, velmi jemně řídce chlupatá. Nejspodnější listy jsou kopist'ovité, zúžené v křídlatý řapík, za květu již zaschlé. Dolní lodyžní listy eliptické, výše vyrůstající listy podlouhlé až kopinaté, celokrajné nebo velmi oddáleně a velmi mělce zubaté, na vrcholu většinou zašpičatělé nebo zaokrouhlené, se zvlněnými okraji. Úbory i za plodu vzpřímené, zákrov dvouřadý, zákrovní listeny stejně dlouhé, pýřitě chlupaté, osinkatě špičaté. Jazykovité květy oranžové nebo sytě žluté, trubkovité květy žluté, oranžové nebo hnědavé, morfologicky oboupohlavné, ale funkčně samčí, s malou hlavatou bliznou, nedozrávající v nažky; někdy všechny květy jazykovité. Kvete od června do října, často až do zámrazu (Slavík a Štěpánková, 2004).

Druh je znám jen z kultury. Je možné, že jde o kulturní odrůdu neznámého planého druhu z oblasti mezi Kanárskými ostrovy a Íránem nebo o druh odvozený od *C. suffruticosa* VAHL anebo o alopolyloidní druh hybridogenního původu. Dnes se pěstuje na všech kontinentech a mnohde také zplaňuje (Slavík a Štěpánková, 2004).

Jako stará léčivá a okrasná rostlina se pěstuje na celém území České republiky od nížin až po zahrádky horských chat. Je nenáročný na pěstování, roste na suchých i vlhkých půdách chudých na živiny. Vysévá se přímo na záhony, na lokalitě se samovolně udržuje řadu let, nažky mají vysoký stupeň klíčivosti. Úbory se otvírají kolem deváté hodiny a pozdě odpoledne se zavírají. Často zplaňuje na skládkách, rumišťích, v okolí zahrad a hřbitovů. Jako okrasná rostlina se často pěstuje na zahrádkách a hřbitovech, neboť vydrží dlouho bez zálivky a má velmi dlouhou dobu kvetení (Slavík a Štěpánková, 2004).

Calendula officinalis je pěstována již více než 800 let. Používá se v lidovém léčitelství, v lékařství a v kosmetice. Obsahuje silice (bez azulenu), sérii karotenoidů (flavochrom, flavoxanthin, citroxanthin), kyseliny (např. jablečnou, laurovou, palmitovou) myristo-amyryny, lupeol, taraxasterol a jejich glykosidy a saponiny a také další důležité obsahové látky jako jsou glykosidy flavanolů (např. glukosid nebo rutinosid isorhamnetinu) (Slavík a Štěpánková, 2004).

3.1.2.3 *Hieracium murorum* L. – jestřábník zední

Jedná se o vytrvalou rostlinu s přízemní růžicí listů a obvykle jedním lodyžním listem. Lodyha přímá, obvykle 20–50 cm dlouhá, v dolní části ojediněle až hojně porostlá jednoduchými chlupy. Listy tmavě až trávově zelené, 4–10 cm dlouhé, 2,5–4 cm široké, na rubu světlejší, často fialově naběhlé, měkké, na rubu na střední žilce a na řapíku s měkkými jednoduchými chlupy. Listy v přízemní růžici dlouze řapíkaté, s čepelí vejčitou, kopinatou nebo až téměř okrouhlou. Čepel na vrcholu špičatá. Úbory středně velké až menší, v počtu 4–15, skládající stažené vrcholíky. Stopky úborů s četnými černými stopkatými žlázkami. Zákrov vejcovitý až válcovitě vejcovitý, zákrovní listeny málo četné, pouze nevýrazně střechovitě se kryjící, čárkovitě kopinaté, s četnými stopkatými žlázkami. Květy jazykovité s plochou ligulou, až 19 mm dlouhé. Čnělka a bliznová ramena jsou šedožluté až černožluté. Nažky hnědočerné až černé. Kvete od dubna do září (Slavík a Štěpánková, 2004).

V Evropě je *Hieracium murorum* rozšířeno od Islandu, Britského souostroví a severovýchodní části Pyrenejského poloostrova, na východu po Ural, okolí Moskvy, západní a střední Ukrajinu (izolovaně na Krymu), na sever až za polární kruh, na jih do jižní Itálie (sporné údaje jsou ze Sicílie a severní části Řecka); Kavkaz, severní část Malé Asie; synantropně v Severní Americe a na Novém Zélandu (Slavík a Štěpánková, 2004).

Roste na půdách čerstvě vlhkých až sušších, hlinitých, kyselých až neutrálních, živinami chudších, humóznějších. Je znám především ze společenstev tříd *Quercio-Fagetea* a *Quercetea robori-petraeae*, méně často třídy *Vaccinio-Piceetea* a svazu *Trifolion medii*. V České republice je hojně rozšířen od planárního do supramontánního stupně, roztroušeně i ve stupni subalpínském (max.: Sněžka, 1450 m). Listnaté i jehličnaté lesy a jejich lemy, lesní světliny a paseky, zářezy komunikací, travnaté, kamenité i křovinaté stráně (Slavík a Štěpánková, 2004).

3.1.2.4 *Solidago gigantea* AIT. – zlatobýl obrovský

Zlatobýl obrovský je vytrvalá bylina, dosahuje výšky nejčastěji 80–200 cm, na některých stanovištích mohou být rostliny i o něco nižší či vyšší (50–230 cm). Oddenek rostliny je bohatě větvený. Lodyhy jsou přímé, jednoduché, lysé, pouze v květenství na větvení laty krátce chlupaté, zelené nebo nachově naběhlé. Lodyžní listy jsou střídavé, kopinaté, 7–18 cm dlouhé, 1,2–3 cm široké, zašpičatělé, pilovité, jen na okraji a žilkách na rubu chlupaté. Úbory jsou cca 4 mm dlouhé, přisedlé skoro v jednostranné 10–20 cm dlouhé latě, jazykovité květy jsou zřetelně delší než trubkovité. Plodem je ochmýřená nažka. Kvete od července do září (Slavík a Štěpánková, 2004).

Vyskytuje se na březích vodních toků, v lužních lesích a křovinách, akátových porostech, rumišťích, podél cest, železničních náspů a nádraží. Světlomilná až mírné zastínění snášející rostlina, ale s vyššími požadavky na živiny, přednostně na vlhkých půdách. Roste nejčastěji v přirozených nitrofilních společenstvech řádu *Convolvuletalia sepium* na březích vodních toků i světlinách v lužních lesích a křovinách, často bývá i v ruderálních, nitrofilních společenstvech třídy *Artemisietea vulgaris* a svazů *Arction lappae* a *Aegopodion podagrariae*. Je diagnostickým druhem nitrofilních akátových porostů svazu *Chelidonio-Robinion* na vlhkých půdách. Roste též v porostech řádu *Salicetalia purpureae*, řidčeji podsvazu *Ulmenion* (Slavík a Štěpánková, 2004).

Rozšířena na celém území České republiky, ale zatím značně nerovnoměrně. Ke zplaňování, místy již i k zdomácnování, začalo docházet ve 2. polovině 19. století (např. Poohří, Děčín, Mimoň, Jičín, Branná, Rychnov nad Kněžnou, Praha, Vyšší Brod, Mikulovice ve Slezsku, Kroměříž, Brno, Podyjí). Do 30. let 20. století vytvořil druh porosty především na březích některých řek, jako Labe, Jizera, Orlice, Vltava, Berounka, Ohře, Morava, Svratka, Dyje, Bečva, Odra, ale začal se šířit i na zdevastovaných územích, např. haldách Ostravska. Dnes je hojný kromě poříčí jmenovaných řek především v severovýchodních, severních a středních Čechách a ve východní polovině Moravy. Absence nebo řídký výskyt je ve vyšších horských polohách, v západních, jihozápadních a jižních Čechách, na moravském předpolí Českomoravské vrchoviny, v pruhu východně od řeky Svitavy a v území mezi Litovlí, Krnovem a Osoblahou. Je dokonce několik oblastí, z nichž zatím chybějí údaje. Většina lokalit zaujímá území od planárního po submontánní stupeň (max.: Krkonoše, Černý Důl, ca 835 m) (Slavík a Štěpánková, 2004).

Původní areál zlatobýlu obrovského je v jižní Kanadě (Newfoundland až jižní Bristská Kolumbie) a v USA (na jih po Georgii, Texas, Utah). Synantropní rozšíření je především v temperátním a meridionálním pásu Evropy (introdukce r. 1758 do Londýna), vzácně ve východní Asii a od r. 1953 na Novém Zélandu. V Coloradu dosahuje *S. gigantea* výškového maxima při 2 100 m n. m., v druhotném areálu ve Francii při 1100 m n. m. (Slavík a Štěpánková, 2004).

Jedná se o důležitou včelařskou rostlinu, vylepšující pozdně letní a podzimní snůšku pylu u včel. Patří však také mezi alergologicky významné rostliny, jejichž pylové alergeny se již staly součástí pozdně letních desenzibilačních směsí. Často pěstována v zahradách a parcích jako okrasná rostlina. Pro velké množství větrem snadno přenosných nažek a vegetativní odnožování se může stát nepříjemným plevelem ve velkých zahradách, v lužních lesích a lesních školkách. Obsahuje strukturně podobné látky jako *S. virgaurea*, ovšem asi o 50 % více saponinů a sérii tzv. solidago-diterpenoidů (s typickým alkylfuranovým substituentem) (Slavík a Štěpánková, 2004).

3.1.3 Rod locika (*Lactuca L.*) – historie a význam

(část následujícího textu pochází z mé bakalářské práce)

Salát je jedním z nejdříve domestikovaných druhů zeleniny pocházející z doby 8 000 až 4 000 let př. n. l. Nejstarší známé důkazy o tom, že byl salát používán jako potravina, jsou malby na hrobkách ze starověkého Egypta. Za nejpravděpodobnější centrum rozšíření druhů rodu *Lactuca* se považuje oblast řek Eufratu a Tigridu v jihozápadní Asii, kde se salát stal rostlinou určenou k potravě. Odtud se pak rozšířil do údolí Nilu, o čemž rovněž svědčí vyobrazené malby na hrobkách z roku 4 500 př. n. l. (Lebeda et al., 2007).

Na počátku 15. století se v jižní Francii začal pěstovat římský salát, introdukovaný z Itálie, kde jej používali již Římané. První zmínky o hlávkovém salátu pocházejí z 16. století. Také v Americe se salát objevil poměrně brzy, a to během druhé námořní plavby Kryštofa Kolumba v roce 1494 (Ryder, 1999). Stonkový typ salátu se rozšířil z Persie do Číny v průběhu let 600 a 900 (Lebeda et al, 2007).

Význam hlávkového salátu (*L. sativa L.*) spočívá v tom, že je nejoblíbenější listovou zeleninou používanou do salátů v mnoha částech světa. Do pokrmů se výhradně používají čerstvé a nevařené listy. Vyskytuje se v několika formách, všechny formy kromě dvou, jsou konzumovány jako syrová zelenina. V prvním případě, v Číně, se stonek salátu používá jako vařená zelenina. V Egyptě se zase z rozdrčených semen vyrábí olej, který se dále používá na vaření (Ryder, 1999).

V Asii, Evropě, Severní a Střední Americe se salát pěstuje pro komerční účely. Tradičně se sklízí celé hlávky. Největšími producenty na světě jsou Čína, Spojené státy, Španělsko, Itálie, Indie a Japonsko. Přičemž nejintenzivnější produkci na světě mají Spojené státy americké. Většina této produkce je situována v Kalifornii a Arizoně (Lebeda et al., 2007).

3.1.4 Obecná charakteristika rodu *Lactuca*

Rod *Lactuca* L. – locika

Tento rod zahrnuje asi 100 druhů (Lebeda et al., 2004), ale pouze druhy *L. serriola*, *L. saligna* a *L. virosa* jsou příbuzné s kulturním salátem. V současnosti je *L. serriola* považována za přímého předka *L. sativa* (Lebeda et al., 2007).

Rod locika je zastoupen jednoletými, dvouletými nebo vytrvalými, silně mléčícími bylinami. Kořeny mají vřetenovitý až řepovitě ztlustlý tvar. Lodyhy jsou přímé nebo vystoupavé, jednoduché nebo v horní polovině větvené. Na povrchu mohou být lysé, chlupaté, štětinaté nebo ostnité. Listy jsou střídavé, členěné, jednoduché, řidčeji celistvé, na žilnatině a na okrajích ostnité. Nejspodnější listy jsou často v růžici. Úbory bývají početné, zpravidla drobné, 4-25(-50) květe, skládající vrcholičnaté, latovité, hroznovité nebo klasovité květenství. Pro rod *Lactuca* L. jsou typické jazykovité květy se žlutou, na vnější straně někdy načervenalou, modrou, vzácně bílou lingulou. Nažky jsou stlačené, zobánkaté, obvykle žebernaté a na okraji úzce křídlaté. Chmýr je jednořadý, 2-7 mm dlouhý, bílý nebo nažloutlý (Gulich, 2004).

Asi 70 druhů tohoto rodu je rozšířeno v oblastech od mírného po tropické pásmo severní polokoule (od Evropy, severní Asie a Severní Ameriky po tropickou Afriku a Indonésii). Těžištěm je Středozeří a přilehlé oblasti Blízkého východu a jihovýchodní Čína. V Jižní Americe a Austrálii mnohé druhy zplaněly. V České republice se nachází 5 původních druhů, 2 druhy zplaňují a jeden se velmi často pěstuje (Gulich, 2004).

3.1.5 Taxonomie rodu locika (*Lactuca* L.)

Doposud neexistuje jednotné vymezení rodu *Lactuca*, proto byly podle Stebbinse (1937), Tuisla (1968) a Ferákové (1977) vypracovány tři hlavní koncepty o zařazení rodu *Lactuca* (Lebeda et al., 2007).

Stebbins (1937) pojal rod v širším slova smyslu a zahrnul zde *Mulgedium* Cass., *Lactuopsis* Schultz-Bip. Ex Vis et Panč., *Phaenixopus* Cass., *Mycelis* Cass., a část z *Cicerbita* Wallr.

Tuisl (1968) rozdělil rod *Lactuca* do 6 následujících rodů podle morfologických a anatomických znaků plodu, květu, plodových obalů a kalichu: *Mulgedium* Cass., *Scariola* F. W. Schmidt (= *Phaenixopus* Cass.), *Cicerbita* Wallr., *Cephalorrhynchus* Boiss., *Steptorhamphus* Bunge a *Lactuca* L.

Feráková (1977) navrhla klasifikaci pro evropské druhy rodu *Lactuca*, složenou z částí *Mulgedium* (Cass.) C. B. Clarke, *Lactuopsis* (Schultz-Bip. Ex Vis et Panč.) Rouy a *Phaenixopus* (Cass.) Benth., přičemž vyčleňuje skupiny *Mycelis*, *Steptorhamphus*, *Cicerbita* a *Cephalorrhynchus* jako samostatné rody.

Vzhledem k tomu, že druhy rodu *Lactuca* pocházející z ostatních kontinentů nejsou z taxonomického hlediska správně objasněny, vypracoval Lebeda (1998) klasifikaci na základě taxonomických a geografických podkladů. Rod *Lactuca* je v tomto případě rozdělen do 7 sekcí a 2 geografických skupin (africká a severoamerická, Tab. 1).

Tab. 1. Taxonomie rodu *Lactuca* L.: Rozdělení do sekcí a subsekcí (Lebeda, 1998)

| The Taxonomy of <i>Lactuca</i> L.: Differentiation to Sections and Groups, Respectively |
|--|
| Sections (Groups) and Subsections of the Genus <i>Lactuca</i> L. |
| <i>Lactuca</i> L. subsect. <i>Lactuca</i> L. subsect. <i>Cyanicae</i> DC. <i>Phaenixopus</i> (Cass.) Bentham <i>Mulgedium</i> (Cass.) C.B. Clarke <i>Lactuopsis</i> (Schultz Bip. ex Vis. et Pančić) Rouy <i>Tuberosae</i> Boiss. <i>Micranthae</i> Boiss. <i>Sororiae</i> Franchet North American Group African Group |

Následující zjednodušené rozdělení rodu *Lactuca* L. do sekcí se týká převážně druhů z Asie. Evropské druhy jsou zahrnuty v sekci *Lactuca*, *Phaenixopus*, *Mulgedium* a *Lactucopsis* (Feráková, 1977).

1. Sekce *Lactuca*

Tato sekce se dělí do dvou subsekcí, subsekcce *Lactuca* a *Cyanicae*, na základě životního cyklu a počtu chromozomů u jednotlivých zástupců těchto subsekcí (Feráková, 1977).

Subsekcce *Lactuca* zahrnuje ozimé, jednoleté a dvouleté rostliny s bohatým květenstvím. Úbor je složen z 10 až 30 žlutých květů. Tato subsekcce zahrnuje nejznámější a nejrozšířenější plané druhy: *L. serriola*, *L. saligna* a *L. virosa*. Součástí této subsekcce je i kulturní salát (*L. sativa*) a jeho příbuzné druhy z jihozápadní Asie jako: *L. aculeata*, *L. azerbaijanica*, *L. georgica*, *L. scarioloides* a *L. altaica* (Lebeda et al., 2007).

Druhy, které patří do subsekcce *Cyanicae* jsou vytrvalé rostliny, jejichž úbor se skládá nanejvýš z 22 modrých nebo fialových květů a z 1 až 3 žebrovaných nažek (Lebeda et al., 2007).

2. Sekce *Phaenixopus*

Převažující většinu tohoto oddílu tvoří druhy z oblasti Středomoří, vyskytující se zvláště na Krétě, Pyrenejském poloostrově, v Řecku a Sardinii. *L. longidentata*, *L. viminea* subsp. *alpestris* jsou druhy endemické. Tyto dva druhy jsou zároveň dvouleté, kdežto *L. acanthifolia* a asijské druhy (např. *L. orientalis*) jsou trvalky (Lebeda, 1998).

Úbory jsou složeny z 5 až 6 květů, tvořících hustě větvenou latu. Nažka je podlouhle eliptická, přecházející ve stejnobarevný zobánek, který není delší než tělo (Lebeda et al., 2007).

3. Sekce *Mulgedium*

Mezi hlavní zástupce skupiny *Mulgedium* lze zahrnout druhy *L. tatarica* a *L. sibirica*, které jsou svým výskytem vázány na severské oblasti Evropy a Asie, a také nově popsaný druh *Lactuca taraxacifolia* z pohoří Altaje a Pamiru ve střední Asii. U těchto zástupců se květenství skládá z několika úborů vzestupně postavených na větvích. Květy jsou početné a mají modrou, fialovou, vzácně bílou barvu. Nažky s velmi krátkým zobánkem jsou mírně stlačené (Lebeda et al., 2007).

4. Sekce *Lactucopsis*

Do této skupiny se řadí dvouletý druh *L. quercina* a trvalka *L. aurea*. Zmíněné druhy najdeme v lesích a křovinách Evropy a Asie. Dále se zde řadí endemický druh *L. watsoniana*, rostoucí na vulkanických kráterech v oblasti Azor. Květenstvím těchto druhů je nejčastěji chocholík s úborem tvořeným 6–15 květy (Lebeda et al., 2007).

5. Skupina asijských druhů

Na území Asie je zaznamenáno 51 druhů, které tvoří přibližně 52 % z celkového počtu všech druhů zahrnutých v rodu *Lactuca*. Největší druhová rozmanitost je v Íránu (15), Indii (18) a Pákistánu (23 druhů), přičemž v ostatních zemích (Mongolsko, Izrael, Libanon a Sýrie) se nachází pouze několik málo (3–7) druhů (Lebeda et al., 2004). Tato skupina se dělí na sekci *Tuberosae*, *Micranthae* a *Sororiae* (Lebeda, 1998).

5.1. Sekce *Tuberosae*

Do této sekce se řadí jednoleté a dvouleté druhy s modrými, fialovými a žlutými květy (Lebeda et al., 2007). Mezi nejběžnější druhy skupiny *Tuberosae* patří *L. indica*, *L. raddeana* a *L. triangulata* (Lebeda, 1998).

5.2. Sekce *Micranthae*

Hlavní zástupci sekce *Micranthae* jsou druhy *L. auriculata*, *L. dissecta*, *L. glauciifolia* a *L. undulata* (Lebeda, 1998).

5.3. Sekce *Sororiae*

Tato sekce je reprezentována planě rostoucím druhem *Lactuca sororia*, který roste v opadavých lesích Japonska a Číny, a také na loukách v nižších polohách severní části Taiwanu (Lebeda et al., 2007).

6. Skupina afrických druhů

Lebeda et al. (2004) provedli poslední průzkum druhů rodu *Lactuca* pocházejících z afrického kontinentu a determinovali 43 druhů tohoto rodu. Z geografického hlediska tvoří druhou největší skupinu. Asi 75 % zástupců rodu *Lactuca* je v Africe vázáno na určitou oblast výskytu. Druh *L. schulzeana* se vyskytuje v oblasti Kamerunu, Konga a Ugandy. *L. homblei* v Kongu a Zambii. *L. dregeana* a *L. tysonii* v Jižní Africe. Další druhy jako *L. capensis*, *L. glandulifera* a *L. lasiorhiza* mají širší oblast rozšíření. Na severu Afriky je zastoupeno pouze 8 druhů, na východě (15), západě (10) a největší druhová rozmanitost je ve střední a jižní Africe (23).

7. Skupina amerických druhů

Tato skupina zahrnuje druhy rozšířené především v Severní Americe, přičemž poslední průzkumy ukazují, že na celém americkém kontinentu se vyskytuje 12 druhů rodu *Lactuca*. V Severní Americe bylo zaznamenáno několik autochtonních druhů, které se vyznačují zcela rozdílným obsahem DNA (Lebeda et al., 2007).

Lactuca canadensis se vyskytuje všude na severu a severovýchodu Spojených států. Na jihu Kanady ji lze nalézt v houštích, na okrajích lesů a na pasekách (Lebeda et al., 2007).

Lactuca graminifolia je rozšířena v písčitých oblastech, otevřených lesích a na pasekách v Severní a Jižní Karolíně, Arizoně, Texasu, Floridě a v Mexiku (Lebeda et al., 2007).

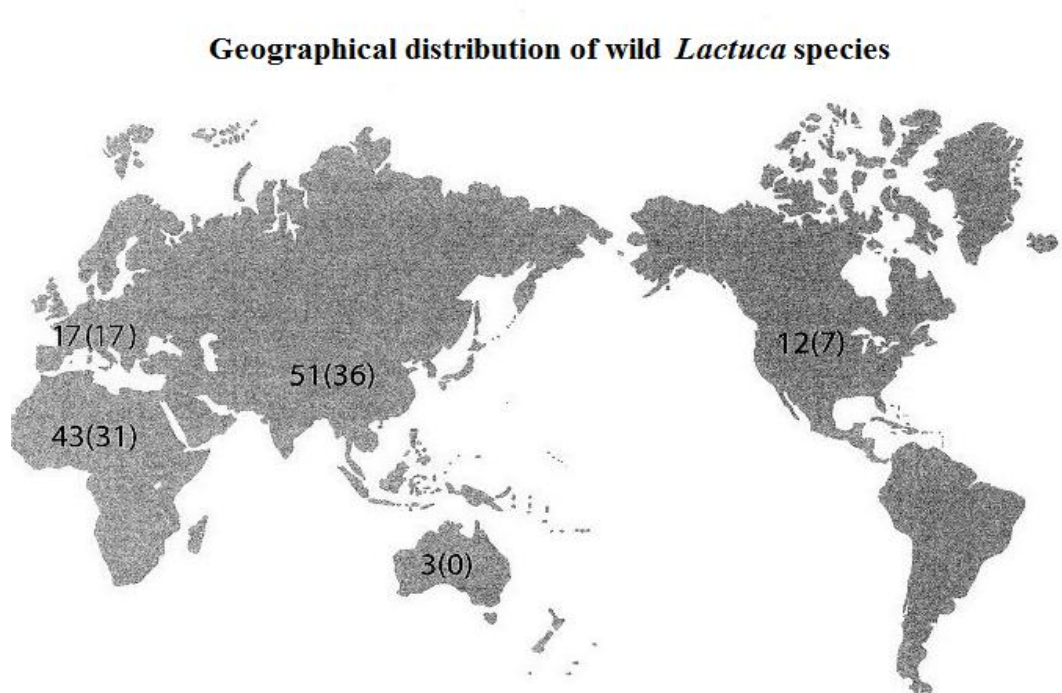
Lactuca biennis roste podél potoků a na březích jezer v oblasti Great Plains (Lebeda et al., 2007).

Lactuca intybacea je typickým druhem Střední Ameriky, především na Bahamách, a také v oblasti Belize, Guatemaly a Kuby a severních částí Jižní Ameriky (Venezuela, Peru) (Lebeda et al., 2007). Druhy *L. serriola* a *L. saligna* jsou v Jižní Americe zaznamenány na území Argentiny (Lebeda et al., 2004).

3.1.6 Geografické rozšíření druhů rodu *Lactuca*

Srovnávací studie o přírodním rozšíření planě rostoucích druhů rodu *Lactuca*, které jsou ve světové genové bance (World Genebank Collection), je shrnuta v „International *Lactuca* database“ (ILDB). V této databázi je zaznamenáno celkem 27 planě rostoucích druhů rodu *Lactuca*. Nicméně, v důsledku nesprávného taxonomického určení je skutečný počet druhů nižší (kolem 20 druhů). Přes 90 % sbírek je zastoupeno pouze třemi druhy (*L. serriola*, *L. saligna*, *L. virosa*), které jsou z geografického hlediska evropského původu. Autochtonní druhy pocházející z Asie, Afriky a Ameriky, tvořící 83 % z celkového bohatství druhů rodu *Lactuca*, jsou ve sbírkách jen slabě zastoupeny (Lebeda et al., 2007).

Po celém světě se vyskytuje nejméně 98 planě rostoucích druhů rodu *Lactuca* spp., přičemž 17 druhů je v Evropě, 51 v Asii, 3 v Austrálii, 43 v Africe a 12 druhů v Americe, převážně v Severní (Lebeda et al., 2004; Obr. 1)



Obr. 1. Geografické rozšíření planě rostoucích zástupců rodu *Lactuca* na jednotlivých kontinentech, v závorkách jsou uvedeny počty autochtonních druhů (Lebeda et al., 2004)

3.1.7 Výskyt a rozšíření planě rostoucích zástupců *Lactuca L.* na území ČR

3.1.7.1 *Lactuca perennis L.* – locika vytrvalá

Na území České republiky roste pouze v severních a středních Čechách nejčastěji ve společenstvech skalních stepí. Hojným místem výskytu jsou skalní štěrbiny a terásky, velmi často také skalní výchozy v údolích řek. Daří se jí na bazických podkladech na vápenci, čediči, spilitu, vzácně i na slínovcích, na znělci a dioritu. Preferuje mělké, výhřevné sušší kamenité půdy na osluněných místech s jižní a jihozápadní expozicí. Od ostatních druhů locik se liší modrofialovými květy. Ostrůvkovitý areál zahrnují hory severního Španělska, Francii, severní a střední Itálii, Švýcarsko, Belgie, jižní a střední Německo, ČR a Rakousko. Druh dále roste na Slovensku, v Maďarsku, Rumunsku, na Balkáně a na Zakarpatské Ukrajině. Druhotný výskyt byl zaznamenán v Nizozemsku, Polsku a Bělorusku. Patří mezi C3 rostliny (Grulich, 2004).

3.1.7.2 *Lactuca quercina L.* – locika dubová

Lactuca quercina je svým výskytem vázána na polostinná místa humózních hlinitých půd dostatečně zásobených dusíkem a často i vápníkem. Roste v podrostu listnatých lesů, pobřežních křovin a na antropogenních stanovištích. Areál rozšíření zabírá střední a jihovýchodní Evropu a zasahuje do západní Asie. Doposud byl druh zaznamenán v jihovýchodní Francii, severní Itálii, Německu, Rakousku, ČR, na Slovensku, v Maďarsku, Rumunsku, státech bývalé Jugoslávie, Albánii, Řecku, Turecku, dále na Ukrajině, v jihovýchodní části Ruska, na Krymu a na Kavkaze. Ojedinelé lokality se nacházejí v severovýchodním Turecku a severním Íránu. V jihovýchodní části areálu se vyskytují rostliny s prodlouženým zobánkem nažek, nazvané jako subsp. *wilhelmsiana* (DC.). V České republice je těžištěm rozšíření tohoto druhu Panonské termofytikum na jižní Moravě. V Čechách je výskyt omezenější, zde má pouze ojedinelé lokality výskytu u Chomutova a v Českém středohoří. Na území ČR se vyskytují dva výrazně morfologicky odlišné typy. Častější je typ s lodyžními listy peřenoklanými, který odpovídá subsp. *quercina* (syn.: *Lactuca stricta* W. et K.). Méně často se objevují rostliny s listy celistvými, celokrajnými, označované jako var. *integrifolia* (Bogenh.) Bischoff (Grulich, 2004).

3.1.7.3 *Lactuca saligna* L. – locika vrbová

L. saligna je především středomořský druh vyskytující se v Evropě, severní Africe a na Blízkém východě (Lebeda et al., 2004). Její příbuznost s druhem *L. sativa* je menší než u druhu *L. serriola*. Při křížení se *L. saligna* využívá jako mateřský komponent (Lebeda et al., 2007).

Druh vyskytující se převážně na ruderalních stanovištích, na okrajích lesů, podél komunikací, na antropicky ovlivněných loukách a pastvinách. Preferuje suchá až střídavě vlhká místa na těžších půdách s dostatkem dusíku i minerálních solí. Roste zpravidla na slunci nebo nanejvýš v mírném polostínu. Na území ČR se *L. saligna* vyskytovala poblíž severní areálové hranice. Poslední nálezy pocházejí z 50. let 20. stol. V současné době se považuje za nezvěstný druh květeny ČR. Celkové rozšíření je v jižní a střední Evropě, od Portugalska a Španělska na sever po velkou Británii, Nizozemsko, střední Německo a jižní Polsko, na východ po Ukrajinu, jižní Rusko a Kavkaz. Dále se vyskytuje v severní Africe, na Blízkém východě na Kypru, v Turecku, Sýrii, Libanonu, Iráku, Izraeli a Saudské Arábii (Grulich, 2004).

3.1.7.4 *Lactuca sativa* L. – locika setá, salát

Salát (*Lactuca sativa* L.) je kulturní a velmi zdomácnělý druh. V přírodě se přirozeně nevyskytuje a nemá konkrétní oblast rozšíření. Tento druh se vyznačuje značnými morfologickými rozdíly a širokou škálou odlišných znaků (Lebeda et al., 2007).

Jedná se o jednu z nejvýznamnějších, široce rozšířených a oblíbených listových zelenin (salát). Běžně se pěstuje pro domácí spotřebu i ve velkovýrobních podmínkách. Je známo asi 130 kultivarů, které se dělí do 4 skupin (Grulich, 2004).

Do první skupiny se řadí hlávkové saláty (skupina odrůd *Capitata*), které tvoří pevně zavínuté hlávky křehkých listů. U nás se pěstují jako ozimy nebo jsou vysévány na jaře (sklízí se na přelomu jara a léta). Jarní kultivary se někdy též vysévají v létě pro podzimní sklizeň. Kultivary této skupiny jsou u nás nejoblíbenější, většina z nich se však nehodí pro pěstování v letním období, kdy vybíhají do květu (Grulich, 2004).

Druhou skupinou jsou římské saláty (skupina odrůd *Longifolia*), které se vyznačují pevně zavínutými, tužšími podlouhlými až obkopynatými listy,

tvořícími pevné hlávky. Protože jsou odolnější vůči vybíhání do květu, hodí se pro pěstování v letním období. Jsou dosti teplomilné a na území ČR se zatím pěstují spíše výjimečně (Grulich, 2004).

Méně často se pěstují listové saláty, které vytvářejí nezavinuté hlávky kracovitých, zkadeřavěných listů. Tyto kultivary náleží do skupiny odrůd Crispa. U nás jsou občas pěstovány pro domácí spotřebu (Grulich, 2004).

Poslední skupinou kultivarů je skupina Angustana, z nichž se využívá zdužnatělá lodyha (konzumuje se zpravidla tepelně upravovaná). V České republice je pěstování těchto kultivarů na úrovni pokusů (Grulich, 2004).

L. sativa se v ČR hojně pěstuje na zahrádkách a na polích a občas zplaňuje na rumišťích a skládkách zemědělského odpadu. Vyžaduje hluboké, kypré humózní půdy s dostatečnou zásobou draslíku a fosforu. Kulturní rostlina blízce příbuzná druhu *Lactuca serriola*. Druh vznikl buď mutací z druhu *Lactuca serriola*, nebo jeho hybridizací s dalšími příbuznými druhy locik. Ač jsou převážně autogamické, mezi *L. sativa* a *L. serriola* byla pozorována příležitostná spontánní hybridizace, později potvrzena experimentálně (Grulich, 2004).

3.1.7.5 *Lactuca serriola* L. – locika kompasová (Obr. 2.)

L. serriola (locika kompasová, pichlavá locika, obecně planě rostoucí druh) se vyskytuje po celém světě (Lebeda et al., 2004). Tento druh je považován za přímého předka kulturního salátu (Lebeda et al., 2007).

Patří mezi běžné plevely rostlin a je častým hostitelem padlí (Lebeda a Mieslerová, 2011). Roste podél okrajů komunikací, v kamenolomech, na ruderalizovaných okrajích polních kultur a rumišťích. Preferuje substráty s dostatkem vápníku a dusíku, zpravidla sušší hlinité půdy na výslunných nebo jen částečně zastíněných místech. Vyskytuje se téměř v celé Evropě a v severní Africe. Široce rozšířena je i na Blízkém východě a ve střední Asii, až po Afghánistán a Indii, v Kazachstánu až po pohoří Altaj. Postupně byla zavlečena do Severní Ameriky, Argentiny a do jižní Afriky (Grulich, 2004).

V rámci druhu jsou vyčleněny subsp. *L. serriola* var. *coariacea* a *L. serriola* var. *serriola* s peřenolaločnatými a peřenosečnými listy a *L. serriola* var. *integrata* s listy celistvými (Feráková, 1977).



Obr. 2. *Lactuca serriola* (locika kompasová) (foto: Filová D., 2014)

3.1.7.6 *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Meyer – locika tatarská

Navážky zeminy, skládky odpadového materiálu a okraje komunikací v teplých oblastech na nezastíněných místech tvoří zázemí výskytu tohoto druhu. Jsou to rostliny sušších, hlinitých až písčitých půd, dobře zásobených dusíkem a minerálními živinami (dobře snáší částečné zasolení). Na vhodných místech se snadno vegetativně množí a je schopna šíření úlomky oddenků při transportu zeminy. Na našem území většinou nevytváří klíčivá semena. V ČR se jedná o zavlečený druh, který se zde dostal se sovětským obilím. Vzácně se vyskytuje v termofytiku a nižším mezofytiku. Většina lokalit byla nalezena v sídlech, zejména na železničních stanicích nebo jejich okolí. Těžiště primárního areálu leží v jihovýchodní a východní Evropě a zasahuje do střední Asie. Původní je na pobřeží Černého moře v Bulharsku, Turecku, Rumunsku a na Ukrajině, dále je široce rozšířen v Rusku, Zakavkazí, středoasijských republikách, nejdále na jihovýchod zasahuje do Tibetu. Sekundární výskyt byl podchycen na Slovensku, v ČR, Rakousku, Švýcarsku, ve Skandinávii, Velké Británii. Ve východní Asii a Severní Americe od Aljašky se vyskytuje velmi blízce příbuzný taxon *L. pulchella*, někdy oddělovaný pouze na úrovni poddruhu *L. tatarica* subsp. *pulchella* (Grulich, 2004).

3.1.7.7 *Lactuca viminea* (L.) J. et C. Presl – locika prutnatá

Tento druh se vyskytuje na mělkých skeletovitých půdách, převážně na vápencích nebo jiných bazických (amfibolity) i kyselých horninách (žula). Preferuje slunná místa, skalnaté a travnaté svahy. V České republice má dvě oblasti výskytu, a to ve středních Čechách a na jihozápadu Moravy. Celkově je rozšířena ve střední a jižní Evropě od Portugalska, ve Španělsku, Francii, Itálii, Švýcarsku, Německu, ČR, na Slovensku, v Rakousku, Maďarsku, Rumunsku a na Balkánském poloostrově. Zasahuje i do severní Afriky a na Blízký východ do Turecka, Sýrie, Izraele, Iráku, zakavkazských republik, Íránu a Turkmenistánu. V jižní části areálu vytváří více poddruhů; subsp. *alpestris* (Gand.) Feráková na Krétě, subsp. *chondrillaeflora* (Boreau) Bonnier v jihozápadní části areálu a subsp. *ramosissima* (All.) Bonnier od Španělska po Řecko (Grulich, 2004).

3.1.7.8 *Lactuca virosa* L. – locika jízlivá

Tento středomořský druh je oproti *L. saligna* situován více na jih a na západ Evropy (Lebeda et al., 2004). Křížení s kulturní locikou je velmi náročné a rostliny F1 populace jsou vysoce sterilní (Lebeda et al., 2007).

V minulosti byla pěstována jako léčivá rostlina (jako droga se využíval sušený latex). V místech pěstování příležitostně přechodně zplaňovala. Těžiště výskytu leží v jihozápadní a západní Evropě, západní části Středozeří. Nejdále na sever zasahuje do Skotska a na východ do Řecka. Většina lokalit ve střední a jihovýchodní Evropě má sekundární charakter. To se týká výskytů ve středním a jižním Německu, Polsku, ČR, Maďarsku, Rumunsku, Turecku, ale i v Libanonu. V severní Africe a zřejmě i v jižním Španělsku se vyskytuje odlišný poddruh subsp. *cornigera* (Grulich, 2004).

Lactuca virosa obsahuje sérii analog seskviterpenického laktonu laktucinu, známých z rodu *Cichorium*. Jsou to většinou glykosidy dihydrolaktucinu. Mimo ně byly identifikovány také glykosidy dalšího typu dihydrokostunolidu. Z fenylypropanoidů zde byl popsán výskyt glykosylovaných neolignanů (Grulich, 2004).

Mezi další druhy, blíže příbuzné druhům *L. sativa* nebo *L. serriola* patří: *L. aculeata*, *L. altaica*, *L. augustana*, *L. georgica*, *L. dregeana* a *L. azerbaijanica*. Některé z těchto příbuzných taxonomických skupin se úspěšně kříží s druhy *L. sativa* nebo *L. serriola* (Lebeda et al., 2007).

3.2 Padlí – *Golovinomyces cichoracearum* (DC.)

(část následujícího textu pochází z mé bakalářské práce; byla doplněna o nové informace)

3.2.1 Taxonomie a evoluční vztahy

V původním pojetí skupiny Erysiphaceae byly z taxonomického hlediska významné znaky teleomorfního stádia padlí, jimiž jsou tvar apendixu u chasmothecia nebo počet vršek v askokarpu (Braun, 1995). Podle metody SEM (skenovací elektronová mikroskopie) a molekulárních analýz se ukázalo, že tvar apendixů u chasmothecií má až druhotný význam, kdežto charakteristiky anamorfního stádia mají z taxonomického hlediska mnohem důležitější roli (Braun a Cook, 2012).

Rozlišují se rody s typem konidioforu Pseudoidium, což znamená, že konidie dozrávají jedna po druhé a rody s typem Euoidium, kdy konidie dozrávají v řetězcích (Braun et al., 2002). Blumer (1933) a Gelyuta (1988) označili euoidní typ jako primitivní a pseudoidní jako odvozený, na rozdíl od Brauna (1987), který toto označení pojal obráceně.

Cook a Braun (2009) identifikovali u vzorků padlí nejméně sedm různých druhů klíčení a další dva typy jim pomohly určit podrod u anamorfního (nepohlavního) rodu *Oidium*.

Jak ukázaly fylogenetické analýzy nukleotidových sekvencí jaderné ribozomální DNA, čeleď *Erysiphaceae* lze rozdělit do 5 hlavních skupin. Tyto skupiny přesně odpovídají morfologickým charakteristikám konidií (nepohlavní stádia) (Takamatsu, 2004). Braun et al. (2002) proto navrhli novou klasifikaci čeledi *Erysiphaceae*, složenou z pěti tribů: *Erysipheae*, *Golovinomyceteae*, *Cystotheceae*, *Phyllactinieae* a *Blumerieae*, ve které je velký důraz kladen právě na charakter nepohlavního stádia.

Na základě změn pohledu na taxonomii celé čeledi došlo i ke změnám v pojetí jednotlivých rodů. Rod *Erysiphe sensu lato* (s.l.) byl již dříve pokládán za polyfyletickou skupinu (Braun, 1995). Původně Braun (1995) rozdělil rod *Erysiphe* do tří sekcí *Erysiphe*, *Golovinomyces* a *Galeopsidis*. Na základě výše zmíněných molekulárních analýz a morfologických znaků byly Braunem (1999) vytvořeny v rámci tribu *Erysipheae* podtribus *Golovinomycetinae* U. Braun a podtribus *Neoerysiphinae* U. Braun, oba s typem konidioforu Euoidium. Rod *Neoerysiphe* U. Braun je odvozen od bazionymu *Erysiphe* sect. *Galeopsidis* U. Braun. Následně byly názvy sekcí *Golovinomyces* a *Neoerysiphe* ustanoveny jako platná rodová jména a tyto rody zahrnuty do odlišných tribů než původní rod *Erysiphe* (Braun, 1999).

Na druhou stranu bývalé rody *Erysiphe* sect. *Erysiphe*, *Microsphaera* (zahrnující *Bulbomicrosphaera* a *Medusosphaera*) a *Uncinula* (zahrnující *Bulbouncinula*, *Furnouncinula* a *Uncinuliella*), u nichž se vyskytují anamorfní stádia s pseudoidním uspořádáním konidií (konidiofory typu *Pseudoidium*), byly sloučeny a zařazeny do rodu *Erysiphe* emend., a podle morfologických znaků rozděleny do tří nefylogenetických sekcí: *Microsphaera*, *Uncinula* a *Erysiphe* (Braun a Takamatsu, 2000).

Rod *Golovinomyces* nyní patří do tribu Golovinomyceteae, jež je považován za monofyletickou skupinu, s mnoha typickými vlastnostmi jako je ektoparazitismus, polyaskální askomata a euoidní anamorfní stádia. Do tohoto tribu se rovněž řadí rody *Arthrocladiella* a *Neoerysiphe* (Braun a Cook, 2012).

Hostitelský okruh rodu *Arthrocladiella* zahrnuje pouze jediný druh *Lycium*, náležející do čeledi *Solanaceae* (Braun, 1999).

Neoerysiphe je poměrně malý rod, obsahující šest zástupců, kteří infikují asi 300 rostlinných druhů (Braun, 1999).

Více než 50 % hostitelů rodu *Golovinomyces* tvoří zástupci čeledi *Asteraceae*, po ní následuje čeleď *Boraginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Cucurbitaceae* a *Lamiaceae*. Matsuda a Takamatsu (2003) zjistili blízký koevoluční vztah mezi rodem *Golovinomyces* a čeledí *Asteraceae*, zejména v raných stádiích jejich evoluce. Rovněž naznačili, že předek rodu *Golovinomyces* začal nejdříve parazitovat na čeledi *Asteraceae* a postupně se rozšířil na zástupce dalších čeledí (Matsuda a Takamatsu, 2003).

Golovinomyces cichoracearum s. l. zahrnuje komplex četných *formae speciales* a neznámých druhů. Z toho důvodu bylo na základě přezkoumání a přehodnocení morfologických znaků a molekulárních údajů, hostitelského okruhu a hostitelské fylogeneze rozděleno *G. cichoracearum* do menších přirozenějších skupin na několik druhů (Braun a Cook, 2012).

G. cichoracearum s. str. je omezeno na hostitele čeledi *Asteraceae*, konkrétně na tribus *Cichorioideae*. Přesto musí být tento druh nově vymezené oblasti stále považován za sloučený, komplexní druh, zahrnující alespoň různé specializované druhy (*formae speciales*) nebo možná dokonce i neznámé druhy. Z původního druhu *G. cichoracearum* byly vyčleněny další druhy, konkrétně: *G. ambrosiae*, *G. asterum*, který se dále dělí na var. *asterum*, var. *moroczkovskii* a var. *solidaginis*; *G. cichoracearum*, *G. depressus*, *G. fischeri*, *G. macrocarpus*, *G. montagnei*, *G. prenanthis* a *G. sonchiola* (Braun a Cook, 2012).

Další druhy, které parazitují na čeledi *Asteraceae*, jsou *Golovinomyces artemisiae*, *G. caulicola*, *G. circumfusus*, *G. echinopis*, *G. fraseriae*, *G. greeneanus*, *G. inulae*, *G. leuceriae*, *G. orontii*, *G. poonaensis*, *G. pseudosepultus*, *G. senecio* a *G. spadiceus* (Braun a Cook, 2012).

3.2.2 Morfologická charakteristika

Epifytické mycelium druhu *Golovinomyces cichoracearum*, které vytváří charakteristický pomoučněný vzhled, je průhledné, tenkostěnné a oddělené septy (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Tvar hyf je víceméně rovný až zakřivený. Buňky hyf jsou jednojaderné a vakuolizované. Šířka buněk se pohybuje v rozmezí od 4 do 8 μm , délka buněk je mezi 40 a 90 μm (Braun a Cook, 2012).

Na hyfách jsou zřetelná obuškovitá apresoria zduřeného tvaru, která slouží k uchycení na rostlinném povrchu. U *Golovinomyces cichoracearum* je apresorium bezlaločné, se zvrásněným povrchem. Celý vývoj apresoria trvá 8-10 hodin (Braun, 1995).

Konidiofory jsou docela dlouhé, délka buněk je 40-140 μm a šířka 9-15 μm . Od konidioforů se v řetězcích odškrucují konidie, které slouží k nepohlavnímu rozmnožování patogenu. Zmíněný způsob tvorby konidií je typický pro anamorfní stádium padlí typu *Euodium*. Konidie jsou bezbarvé, jednobuněčné, bezjaderné a tenkostěnné. Tvar konidií je elipsoidně-vejčitý až cylindrický. Bazální buňka konidioforu je často ve spodní části zakřivená. Délka konidií je 25-45 μm a šířka 14-22 μm . Tento typ konidií neobsahuje fibrosinová tělíška (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Askokarpy (pohlavní plodnice) jsou uzavřené a podobají se kleistotheci. Vzhledem k tomu, že se tento typ plodnic liší od pravých kleistothecií tím, že má vytrvalá, pravidelně uspořádaná vřecka a puká vertikální nebo horizontální štěrbinou, nazývá se chasmothecium. Askokarpy jsou víceméně kulovité, na povrchu tmavě hnědé až černé. Střední průměr askokarpu je 85–160 μm . Buňky uvnitř askokarpu mají stejnou velikost a tvar. Zpravidla na spodní straně plodnic se nachází apendixy. Délka apendixů se různí, jsou dobře vyvinuté, myceliální a jednoduše nebo nepravidelně větvené (Braun et al., 2002).

Vřecka druhu *G. cichoracearum* jsou přisedlá nebo krátce stopkatá, s rozměry 50-80×25-45 μm . V askokarpu je jich 5-25. Ve vřecku se tvoří 2 relativně velké, bezbarvé askospory, které jsou většinou rovné, jednobuněčné a bez fibrosinových tělíšek. Velikost askospor je 18-30×11-20 μm (Braun, 1995).

Lebeda a Buczkowski (1986) se zabývali studiem teleomorfního stádia padlí rodu *G. cichoracearum* na různých zástupcích rodu *Lactuca* sp. Konkrétně na *L. serriola*, *L. saligna*, *L. sativa*, *L. aculeata* a křížencích *L. serriola* × *L. sativa*.

Během těchto studií zaznamenali rozdíly ve výskytu chasmothecií, která byla kulovitá a měla mnoho apendixů s průměrnou délkou 125,5 μm . Závěrem autoři shrnuli, že rozmnožovací cyklus patogenu se lišil v závislosti na různých hostitelských genotypích a tyto rozdíly mohou být zodpovědné za vznik nebo nedostatečnou tvorbu chasmothecií (Lebeda a Buczkowski, 1986).

Při studiu morfologické a patogenní variability izolátů padlí *G. cichoracearum*, které pocházely z planě rostoucích populací druhu *L. serriola* z České republiky, se mezi více než 50 izoláty *G. cichoracearum* neprokázaly žádné podstatné rozdíly v hlavních znacích anamorfního stádia (Česneková, 2008). A zřídka kdy se vyskytlo teleomorfní stádium (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Další druh padlí byl popsán na druhu *Lactuca viminea* subsp. *chondrilliflora* v jižní Francii. Patogen výše uvedeného zástupce rodu *Lactuca* se liší od *G. cichoracearum* délkou a tvarem konidií, počtem vznikajících buněk na konidii. Byl označen jako padlí typu Pseudoidium. Je tedy velmi pravděpodobné, že se jedná o nový druh patřící do rodu *Erysiphe* (Lebeda et al., 2002).

Ostatní druhy rodu *Golovinomyces* vyskytující se na čeledi *Asteraceae* se liší v různých morfologických znacích, kterými jsou např. šířka konidií, zakřivení bazálních buněk konidioforů, rozměry chasmothecia a délka apendixů u chasmothecií. Poměrně široké konidie se vyskytují u druhu *Golovinomyces ambrosiae*, kdežto *G. prenanthis* má konidie užší. U *G. asterum* a *G. sonchiola* jsou zřetelné zakřivené bazální buňky konidioforů. Relativně krátké apendixy mají chasmothecia u *G. macrocarpus* a *G. artemisiae*. *G. sonchiola* se liší od *G. cichoracearum* jednak tvorbou lalokovitých apresorií, která jsou u *G. cichoracearum* bezlaločná, a jednak rozvětvenými klíčními vlákny (Braun a Cook, 2012).

3.2.3 Příznaky napadení padlím

Ve většině geografických lokalit se padlí *G. cichoracearum* vyskytuje na zástupcích rodu *Lactuca* od počátku léta do začátku podzimu. Tento patogen rostoucí ektofytický (na povrchu rostlin) napadá sazenice, svrchní i spodní strany starších listů a stonky postižených rostlin (Lebeda a Mieslerová, 2011; Braun a Cook, 2012). Jako první jsou vždy napadeny starší listy a stárnoucí rostliny. V planých populacích, např. u druhu *L. serriola* se na mladých listech neprojevují příznaky napadení. Na mladých salátech pěstovaných ve sklenících, jsou první příznaky infekce pozorovatelné na rostlinkách ve stáří 7-8 týdnů. Mycelium může splývat a pokrývat celý povrch listů. U napadených listů se projevují chlorózy, deformace a listy nekrotizují. U rostlin infikovaných padlím se zpomaluje růst a postupně může dojít k úhynu celé rostliny (Lebeda a Mieslerová, 2011).

3.2.4 Životní cyklus a rozšíření patogenu *G. cichoracearum*

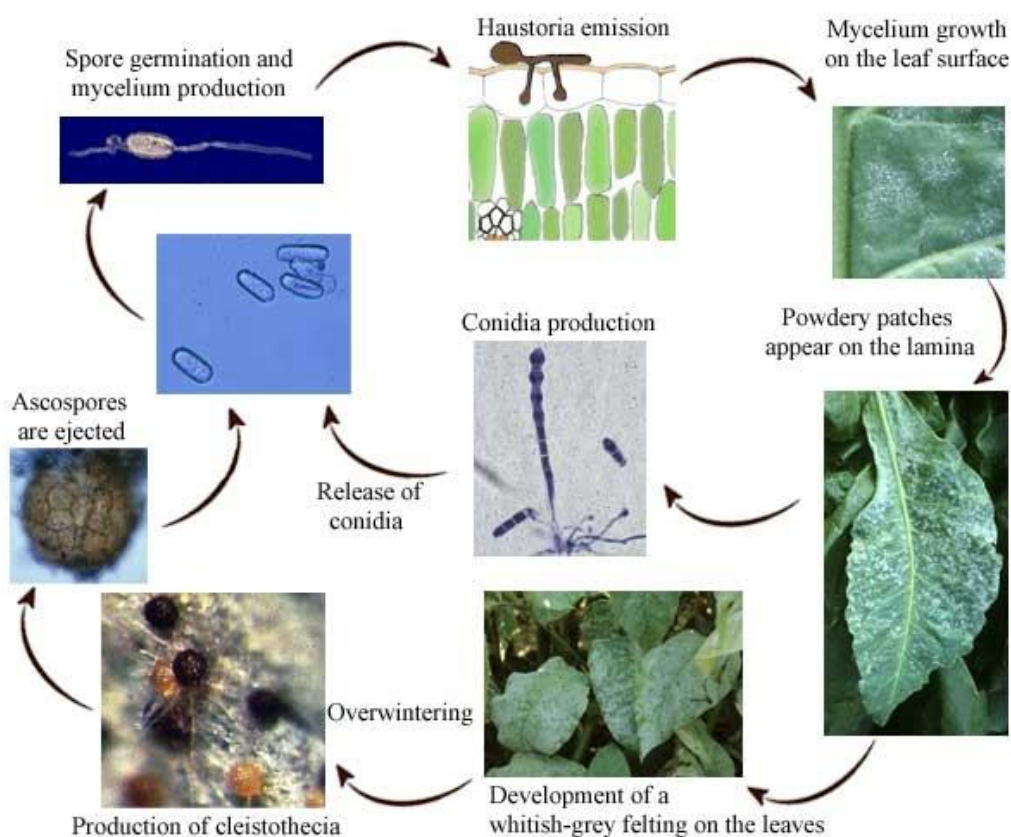
Životní cyklus patogenu *Golovinomyces cichoracearum* zahrnuje pohlavní i nepohlavní způsob rozmnožování (Obr. 3).

K nepohlavnímu rozmnožování, které je velmi běžné, dochází na povrchu hostitele. Je uskutečňováno pomocí konidií, které se vytvářejí na konidioforech. Klíčení konidií u *G. cichoracearum* na povrchu rostlin trvá 8-10 hodin. Během tohoto klíčení se vytvářejí klíčící vlákna a apresoria. Po vyklíčení začíná další fáze – penetrace, s délkou trvání 10-17 hodin. Celý infekční cyklus trvá přibližně 120 hodin (Schnathorst, 1959d).

Pohlavní rozmnožování nastává po splynutí samčího orgánu antheridia se samičím orgánem askogoniem. Askogonium je jednobuněčné, jednojaderné, bez trichogynu, rovněž anteridium je jednojaderné. Současně s oplozením vyrůstají z nosné buňky askogonia hyfy, které zcela obalí gametangia a postupně se přemění ve stěnu askomatu (Braun a Cook, 2012). Jádro antheridia se přibližuje k askogoniu, dochází k plazmogamii, a poté nastává dikaryofáze. Začíná se vyvíjet nový askokarp. V plně vyvinutém askokarpu (chasmotheciu) se utváří krátce stopkaté vřecko. Po ukončení karyogamie a meiózy se uvnitř každého vřeka vytvoří dvě askospory (Braun, 1995).

G. cichoracearum je heterothalický druh. Chasmothecia se utvářejí pouze při spojení dvou odlišných párovacích typů (mating types) (Schnathorst, 1959a).

Druh *G. cichoracearum* se z epidemiologického hlediska šíří hlavně pomocí konidií, neporušených plodnic a volných askospor. Tyto rozmnožovací struktury jsou rozšiřovány větrem (Lebeda a Mieslerová, 2011). Konidie se šíří do vzdálenosti 120 kilometrů ve skupinách po dvou a více. Vzhledem k tomu, že schopnost infikovat hostitele má pouze nejstarší (konečná) konidie v řetízku, nemá rozšiřování po třech a více konidiích (v řetízcích) pro *G. cichoracearum* žádnou speciální výhodu. V teplé oblasti Salinas Valley v Kalifornii (USA) padlí přezimuje v konidiálním (nepohlavním) stádiu, avšak primární infekce je zahájena askosporami, uvolněnými z chasmothecií, které se vyvíjely během předešlého vegetačního období. Také bylo zaznamenáno, že chasmothecia praskala, poté co byla ponořena do vody o teplotě 15-22°C a jejich askospory byly životaschopné a infikovaly oba druhy salátu (*L. sativa* a *L. serriola*). Chasmothecia na zelených listech byla většinou nefunkční a jejich askospory nebyly životaschopné. Naopak askospory na odumřelých listech byly životaschopné (Schnathorst, 1959c).



Obr. 3. Pohlavní a nepohlavní fáze životního cyklu padlí *Golovinomyces cichoracearum* (podle Blancard, 2013)

3.2.5 Vliv přírodních podmínek

V průběhu posledních desetiletí bylo provedeno několik podrobných výzkumů, které se zabývaly studiem nároků *G. cichoracearum* na přírodní podmínky (Schnathorst, 1965; Nagy, 1972; Zlochová, 1990; Sogelová, 2007; Česneková, 2008). Avšak nejvíce se touto problematikou v oblasti biologie a ekologie *G. cichoracearum* zabýval Schnathorst (1957, 1959a,b,c, 1960a,b).

Schnathorst (1965) prokázal, že konidie *G. cichoracearum* odebrané z rodu *Lactuca* spp. klíčí v rozmezí 5 až 33°C. Avšak patogen byl schopen infikovat listy až poté, co se teplota přiblížila 10°C, takže při teplotě 5°C nebyl schopen infekce. Podobná situace nastala při horní hranici teplot, kdy byly konidie schopny klíčit při teplotě 33°C, ale maximální teplota, při které byly listy infikovány je 27°C. Rychlost klíčení byla znatelně nižší při 6°C, kdy ani během pěti dnů klíčení nedosáhlo maxima. Procento klíčivosti bylo nejnižší při 30°C, kdežto při této teplotě konidie klíčily rychleji než při 6°C. Rovněž byla u *Golovinomyces cichoracearum* dokázána schopnost tolerovat nízké teploty, a to poté, kdy teplota -10°C po dobu 24 hodin neměla žádný vliv na klíčivost konidií (Deslandes, 1954) a 3 % konidií byla životaschopná i poté, co byla vystavena po dobu 168 hodin teplotě -5°C (Schnathorst, 1960a). Sogelová ve své studii z roku 2007 uvádí, že optimální teplota pro vývoj *G. cichoracearum* (izolát pocházející z *L. serriola*) byla v rozsahu 18-25°C a při teplotě 10-15 °C a nad 30°C byl vývoj mycelia zbrzděn. Kromě teploty je klíčivost konidií *G. cichoracearum* ovlivněna několika dalšími faktory, např. vlhkostí, intenzitou světla, stářím konidií a fyziologickými podmínkami listu hostitele, na kterém byly konidie vyprodukovány (Schnathorst, 1960a). Podstatný vliv na klíčení konidií má vlhkost. Optimální vlhkost je 95-98 % RH, konidie však klíčí i při nižší vlhkosti 50-75 % RH, ale při 100 % RH dochází k inhibici klíčení (Schnathorst, 1965). Jestliže už jednou k infekci došlo, na další růst a sporulaci *G. cichoracearum* nemá vlhkost vliv. Delší vystavení volné vlhkosti (voda na povrchu rostlin) potlačuje růst a má za následek vznik abnormálních hyf (Schnathorst, 1965).

3.2.6 Hostitelský okruh *G. cichoracearum*

Zástupci čeledi *Erysiphaceae* mají velmi vysokou hostitelskou specificitu, každý druh se vyznačuje úzkým hostitelským okruhem. Dlouhou dobu byl považován hostitelský okruh *G. cichoracearum* za relativně široký. Ve starších klasifikacích jeho hostitelský okruh zahrnoval zástupce čeledi *Asteraceae* i dalších čeledí (*Papaveraceae*, *Solanaceae*, *Violaceae*, *Apocynaceae*, *Malvaceaceae*) (Braun, 1995). Hammett (1977) rozdělil *Erysiphe* (nyní *Golovinomyces*) *cichoracearum* do dvou skupin: *Erysiphe cichoracearum sensu stricto* (s.str.) (parazit čeledi *Asteraceae*) a *Erysiphe cichoracearum sensu lato* (s.l.) (parazit ostatních rostlin). Braun (1995) pojmenoval tuto skupinu starším názvem *Erysiphe orontii* (nyní *Golovinomyces orontii*). Mezi pěstiteli a zahrádkáři se však pojmenování *Golovinomyces cichoracearum* často používá v širším pojetí, tzn. i pro padlí, vyskytující se na širokém okruhu hostitelských rostlin (*Cucurbitaceae*, *Nicotinia* spp., *Arabidopsis* spp.) (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Podle Brauna (1995) má *G. cichoracearum* hostitelský okruh pouze v rámci čeledi *Asteraceae*. Již v dřívějších kapitolách je však zmíněno, že původní druh *G. cichoracearum* byl rozdělen do několika nových druhů, jejichž morfologie a hostitelské okruhy se odlišují (Braun a Cook, 2012). Braun (1999) ve své dřívější práci popisuje 5 variet *G. cichoracearum*: var. *cichoracearum*, var. *fischeri*, var. *latisporus*, var. *poonensis* a var. *transvaalensis*.

V současnosti byly tyto variety nahrazeny samostatnými druhy. Cook a Braun (2009) se detailněji zabývali padlím *G. cichoracearum* var. *latisporus*, které se vyskytuje na zástupcích podčeledi *Heliantheae* (např. ambrózie, slunečnice a třapatka). *G. cichoracearum* var. *latisporus* se v teleomorfních znacích shoduje s var. *cichoracearum*, kdežto znaky anamorfního stádia (tvar konidií a způsob klíčení) se liší. Na základě molekulárních dat a morfologických znaků se potvrdilo, že var. *latisporus* nemůže být varietou *G. cichoracearum*, a proto Cook a Braun (2009) ustanovili pro var. *latisporus* nový název *Golovinomyces ambrosiae*, který parazituje na hostitelských rodech *Ambrosia*, *Helianthus*, *Rudbeckia* a *Zinnia*.

Podobná situace nastala u *G. cichoracearum* var. *fischeri*, které je svým výskytem omezeno na jednoleté zástupce rodu *Senecio*. Poté Cook a Braun (2009) navrhli na základě rozdílů anamorfních stádií ustanovení nového druhu *Golovinomyces fischeri*.

Padlí na hostitelském rodu *Sonchus* bylo považováno za *G. cichoracearum* s.s., ale podle molekulárních analýz a morfologických měření (charakteristika chasmothecií a konidioforů) byl přejmenován a oddělen nový druh *Golovinomyces sonchicola* (Cook a Braun, 2009).

V současnosti hostitelský okruh *G. cichoracearum* tvoří rody *Aetheorhiza*, *Aposeris*, *Arnosericis*, *Calycocorus*, *Chondrilla*, *Cicerbita*, *Cichorium*, *Crepis* spp., *Dendrosericis*, *Hedypnois*, *Hieracium* spp., *Hypochaeris*, *Ixeridium*, *Ixeris*, *Lactuca* spp., *Lagedium*, *Lagoseris*, *Lapsana*, *Leontodon*, *Mycelis*, *Paraixeris*, *Picris*, *Pterocypsela*, *Scorzoneria*, *Streptorhamphus*, *Takhtajaniantha*, *Taraxacum*, *Tragopogon*, *Urospermum*, a *Youngia* (Braun a Cook, 2012).

Z nově vydělených druhů, *Golovinomyces asterum* var. *asterum* má hostitelský okruh v rámci rodů *Canadanthus*, *Dieteria*, *Doellingeria*, *Eucephalus*, *Eurybia*, *Kalimeris*, *Noticastrum*, *Symphyotrichum*. *G. asterum* var. *moroczkovskii* parazituje na rodech *Galatella* a *Symphyotrichum*. Poslední varieta *G. asterum* var. *solidaginis* se vyskytuje na hostitelském rodu *Solidago* (Braun a Cook, 2012).

Dále podle Brauna a Cooka (2012): Rody *Arctium*, *Centaurea* a *Onopordum* jsou hostiteli padlí *G. depressus*.

Hostitelské rody *Achillea* a *Anthemis* jsou společné pro *G. artemisiae* a *G. macrocarpus*. Hostitelský okruh *G. macrocarpus* dále tvoří rody *Argyranthemum*, *Glebionis*, *Ismelia*, *Leucantheum*, *Matricaria*, *Mauranthemum*, *Tanacetum* a *Tripleurospermum*.

G. montagnei má hostitelský okruh na rodech *Cardus* spp., *Carlina*, *Carthamus*, *Centaurea*, *Cirsium*, *Cnicus*, *Cousinia*, *Crupina*, *Cynara*, *Notobasis*, *Saussurea*, *Serratula*, *Sibylum*, *Stemmacantha*, *Synurus* a *Xeranthemum*.

Hostitelskými rody padlí *G. circumfusus* jsou *Aggeratina*, *Ayapana*, *Conochinium* a *Eupatorium*.

Padlí *G. inulae* parazituje na hostitelských rodech *Inula* a *Pulicaria*.

G. pseudosepultus na rodech *Chrysothamnus*, *Ericameria*, *Grindelia* a *Lorandersonia*.

G. senecio na rodech *Adenostyles*, *Erechites*, *Senecio* a *Tussilago*.

G. spadiceus na *Acanthospermum*, *Blainvillea*, *Coreopsis*, *Dahlia*, *Parthenium*, *Tithonia* sp., *Xanthium* a *Zinnia*.

Níže uvedené druhy mají hostitelký okruh v rámci jediného rodu čeledi *Asteraceae*: *G. prenanthis* - *Prenanthes*, *G. caulicola* - *Lygodesmia*, *G. fraseriae* a *G. greeneanus* - *Ambrosia*. *G. leuceriae* – *Leuceria*, *G. poonaensis* – *Coniocaulon* (Braun a Cook, 2012).

Problematiku týkající se hostitelské specifity *G. cichoracearum* lze řešit na základě cros-inokulačních experimentů. Tyto experimenty prováděli v laboratorních podmínkách Schnathorst et al. (1958) na izolátu *G. cichoracearum*, získaného z kulturního salátu. Na základě těchto pokusů zjistili, že jeho hostitelský okruh je dosti široký a patří do něj rovněž rody *Calendula*, *Dahlia*, *Senecio*, *Helianthus*, *Zinnia* a také *Delphinium* (čeleď *Ranunculaceae*). Ve formě listových disků byly náchylné i druhy čeledi *Cucurbitaceae*, a to konkrétně *Cucumis melo* a *Cucumis sativus*. V opačném případě, jak popisuje Deslandes (1954), izolát sbíraný poblíž Davis v Kalifornii (USA) nebyl schopen infikovat kulturní salát. Cros-inokulační testy provedli i Koike a Saenz (1996) a zaznamenali, že izolát *G. cichoracearum* získaný z *Cichorium intybus*, inokulovaný na rostliny kulturního salátu nebyl schopen tyto rostliny infikovat.

V laboratořích na Katedře botaniky PřF UP v Olomouci byly prováděny podobné experimenty na souboru genotypů rodu *Lactuca*, konkrétně tento soubor zahrnoval druhy *L. serriola*, *L. sativa*, *L. virosa* a *L. saligna*. K inokulaci byly použity izoláty *G. cichoracearum* pocházející ze zástupců čeledi *Asteraceae* (např. *Cirsium*, *Taraxacum*). Na základě těchto pokusů bylo zjištěno, že zástupci výše uvedeného souboru nevykazovaly žádné známky infekce.

3.2.7 Výskyt a geografické rozšíření *G. cichoracearum* na rodu *Lactuca* sp.

Padlí *Golovinomyces cichoracearum* má kosmopolitní rozšíření a vyskytuje se především v oblastech mírného klimatu na severní polokouli (Braun, 1995). Přesto je mnoho oblastí (Afrika, Severní a Jižní Amerika, Asie) z hlediska výskytu padlí neprozkoumáno. Podle analýzy rDNA bylo potvrzeno, že rod *Golovinomyces* pochází ze severní polokoule (Takamatsu et al., 2006). V pobřežních oblastech USA má padlí malý ekonomický význam, kdežto v pouštních oblastech (jihozápadní část USA a Arizona) způsobuje v březnu a dubnu (měsíce sklizně) četné ekonomické ztráty (Koike a Saenz, 1996).

První záznamy o výskytu padlí na druhu *Lactuca* sp. pochází z USA, kde byl v první polovině 20. stol. (1940) zaznamenán vysoký stupeň infekce na druhu *L. sativa* v oblasti Salinas Valley (Kalifornie) (Pryor, 1941). Infekce se projevila na šlechtitelské linii, odvozené od křížení mezi *L. serriola* (PI 41858) s rezistentním genotypem *L. sativa*. V roce 1951 se infekce znovu objevila na kulturním salátu a izolát odpovědný za vypuknutí infekce měl odlišný fenotyp než izolát na planě rostoucím salátu v Salinas Valley. Tento nový izolát byl patogenní pro odrůdy kulturního salátu a citlivější vůči vysokým teplotám. Podobný hostitelský okruh (čeleď *Asteraceae*) a smíšené infekce dvou izolátů na planě rostoucích salátech v oblasti naznačují, že izolát padlí na kulturním salátu je mutantem endemického izolátu na planě rostoucích zástupcích rodu *Lactuca* v Salinas Valley (Schnathorst et al., 1958). Mohlo by se tedy zdát, že zemědělské praktiky v Salinas Valley přispěly k mutacím nebo vznikly mutace spontánní a velmi vzácné. Výskyt padlí *G. cichoracearum* na hlávkovém salátu byl v pozdějších letech zaznamenán i v Ontariu v Kanadě (Dhanvantari a Jarvis, 1985).

V Evropě se *G. cichoracearum* objevilo na planě rostoucích a kulturních salátech, ale na kulturním salátu byla pouze oidiální fáze (anamorfa) (Blumer, 1933).

Hirata (1966) popsal výskyt padlí na rodu *Lactuca* ve Francii, Řecku, Švýcarsku a na území bývalého SSSR. V roce 1981 se ve Velké Británii objevilo vegetativní stádium padlí na genotypu *L. sativa* cv. Great Lake, pěstovaném v polních podmínkách ve stejné míře jako na genotypech pěstovaných ve skleníku. Zdrojem inokula byla pravděpodobně semena z genotypu cv. Great Lake z Kalifornie, kde se tato nemoc původně vyskytovala na kulturním salátu (Crute a Burns, 1983).

Až donedávna byly ve všech zemích EU ekonomické dopady tohoto onemocnění nepatrné. Současné změny klimatu mohou být jedním z faktorů, ovlivňujících výskyt tohoto onemocnění a mohou mít narůstající vliv na výskyt *G. cichoracearum* na kulturním salátu (Garett et al., 2006).

Zástupci padlí obecně upřednostňují relativně suché atmosférické podmínky, mírné teploty, menší osvětlení a dostatečně vzrostlé (rozvinuté) rostliny (Yarwood, 1957).

V Evropě podléhají infekcím padlí *Lactuca muralis*, *L. perennis*, *L. quercina*, *L. serriola*, *L. saligna*, *L. sibirica*, *L. viminea* a *L. virosa* (Braun, 1995), přičemž nejčastější výskyt byl zaznamenán na planě rostoucích locikách (hlavně *L. serriola*) (Lebeda, 1994). Podrobnější výzkumy ukázaly, že populace *L. serriola*, které rostou v suchých podmínkách s velkými horky, a to zejména na území Itálie a Francie, byly napadeny nejvíce. Taktéž v nížinách a horských oblastech Rakouska byl zjištěn častý výskyt padlí na zástupcích *L. serriola*. Naopak v populacích *L. saligna* na území Itálie nebyl tak častý výskyt padlí zaznamenán a ve Francii se v populacích *L. saligna* a *L. virosa* tento patogen nevyskytoval vůbec (Lebeda et al., 2001). Vzácný výskyt a spíše nízký stupeň infekce *G. cichoracearum* na *L. serriola* prokázala polní expedice na Slovensku a naopak častým infekcím podléhaly populace *L. serriola* ve Stockholmu ve Švédsku (Doležalová et al., 2001).

Od roku 2000 až dosud probíhá v České republice rozsáhlý výzkum zaměřený na studium rozšíření a časových změn ve výskytu padlí čekankového (*Golovinomyces cichoracearum*) a plísně salátové (*Bremia lactucae*) v planých populacích *L. serriola*. V období 2000-2011 se *G. cichoracearum* vyskytovalo na více než 50 % lokalit a populací *L. serriola* (Mieslerová et al., 2007, 2013). Bylo velmi těžké prokázat přímý vztah mezi rozšířením obou patogenů a podmínkami prostředí. Nicméně lze konstatovat, že v období horkého a suchého léta převládal výskyt padlí, zatímco v letech, kdy byly během letních měsíců (červenec, srpen) nižší teploty a intenzivnější srážky, dominovala plíseň salátová. V některých případech se *G. cichoracearum* a *B. lactucae* vyskytovaly odděleně, jindy zase společně na jedné rostlině nebo dokonce i na stejném listu. Při společném výskytu byl pozorován vzájemný účinek, snižující vývoj infekce obou patogenů navzájem, ačkoli agresivnějším patogenem bylo padlí (Mieslerová et al., 2007). Předpokládalo se, že v některých populacích *L. serriola* může být absence příznaků *B. lactucae* důsledkem těžké infekce padlí (Petrželová a Lebeda, 2004).

Také Schnathorst (1962) se zabýval vzájemnými vztahy mezi výskytem padlí a plísni salátovou. Zaznamenal samostatný nebo společný výskyt těchto dvou patogenů v Salinas Valley, kde jsou vymezeny tři oblasti výskytu těchto patogenů (výhradně jeden a nebo druhý patogen, nebo oba společně). Odlišné makroklimatické podmínky v těchto oblastech mají vliv na výskyt a relativní převahu obou patogenů. Autor zjistil, že plíseň salátová je hojnější, pokud jsou průměrné teploty nižší (13°C) a vlhkost vzduchu dosahuje 88 %. Kdežto padlí je hojnější v oblastech s vyššími průměrnými teplotami (17-19°C) a nižší vlhkostí vzduchu (77 % a méně). Také zaznamenal smíšené kolonie růstu, kdy padlí rostlo přes část listu infikovanou plísni salátovou.

Tab. 2. Geografické rozšíření padlí (*Golovinomyces cichoracearum*) na zástupcích rodu *Lactuca* sp. (Lebeda, 1999; Lebeda a Mieslerová, 2011)

| <i>Lactuca</i> sp. | Země výskytu (v abecedním pořadí) |
|---|---|
| <i>L. sativa</i> | Austrálie, Baltské státy, Česká republika, Čile, Ekvádor, Francie, Írán, Itálie, Jemen, Jordán, Libanon, Libye, Maroko, Německo, Peru, Rakousko, Rusko, Řecko, Saudská Arábie, Slovensko, Španělsko, Švýcarsko, Turecko, USA, Velká Británie, Venezuela |
| <i>L. perennis</i> | Česká republika, Švýcarsko |
| <i>L. quercina</i> | Rusko, Ukrajina |
| <i>L. saligna</i> | Česká republika, Maďarsko, Rumunsko, Velká Británie |
| <i>L. serriola</i> | Arménie, Austrálie, Bulharsko, Estonsko, Finsko, Francie, Česká republika, Čile, Itálie, Irák, Izrael, státy bývalé Jugoslávie, Kanada, Rakousko, Maďarsko, Německo, Polsko, Rumunsko, Rusko, Slovensko, Švédsko, Švýcarsko, Turecko, Ukrajina, USA, Uzbekistán, Velká Británie |
| <i>L. sibirica</i> | Česká republika |
| <i>L. tatarica</i> | Česká republika |
| <i>L. viminea</i> | Česká republika, Rakousko, Rusko, Ukrajina |
| <i>L. virosa</i> | Česká republika, Francie, Itálie, Švýcarsko |
| <i>Mycelis muralis</i> (<i>L. muralis</i>) | Bulharsko, Česká republika, Dánsko, Finsko, Francie, Itálie, státy bývalé Jugoslávie, Německo, Norsko, Polsko, Rumunsko, Rusko, Švédsko, Ukrajina |

3.2.8 Chemická ochrana

V posledních desetiletích byla na trh uvedena spousta nových fungicidních přípravků proti padlí, poskytujících kvalitnější kontrolu nad patogeny. Nicméně tyto nové fungicidní přípravky inhibují pouze velmi specifickou část v metabolismu patogenu, a proto je u nich velké riziko vzniku rezistence. Tento jev však nebyl detailněji studován u padlí *G. cichoracearum* vyskytující se na salátu. Pro účinnější ochranu salátových kultivarů proti padlí je potřeba více podrobnějších výzkumů, mezinárodní spolupráce a koordinace (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Aby byla zajištěna úspěšná kontrola nad padlím, je nutná ochrana rostlin s použitím efektivních fungicidů ještě před vznikem onemocnění. Při výsadbě nových salátových kultivarů se vyžaduje regulace fungicidních zásahů pro dosažení přijatelné kontroly nad chorobami (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Velmi intenzivní výzkum, týkající se interakce mezi salátovými kultivary a padlím, byl prováděn v Yuma Valley (USA). Autoři tohoto projektu použili široký výběr fungicidních přípravků a aktivních látek s různými účinky. Ošetření bylo provedeno pětkrát v náhodných intervalech s použitím traktorového postřikovače. Po použití QoI fungicidů (strobiluriny): kresoxim-methyl (BAS 490), dimoxystrobin (BAS 505), pyraklostrobin (BAS 500), kresoxim-methyl (Sovran), azoxystrobin (Quadris) a chinoxyfen (Chinolin EF 1295) se ve srovnání s neošetřenými rostlinami snížily počty lézí (Matheron a Porchas, 1998). Z tohoto výzkumu vyplynulo, že sirné fungicidy (Microthiol Special) a 70% výtazek z oleje indického stromu *Azadirachta indica* mohou chránit salátové rostliny proti padlí, jsou-li aplikovány od začátku napadení a častěji. Kdežto fungicidy jako je hydrogenuhličitan draselný (Kaligreen) nejsou tak efektivní, pokud se padlí na rostlinách již objevilo (Matheron a Porchas, 1998, 1999, 2000). V okruhu testovaných fungicidů proti *G. cichoracearum* v roce 1999 byly neúčinnější: myklobutanil (Rally), síra (Microthiol Dispers), chinolin (Chinoxyfen), trifloxystrobin (Flint), dithiokarbamát (Zoxamide, Maneb), pyraklostrobin a boscalid (Pristine) a pyraklostrobin (Cabrion) (Matheron a Porchas, 1999).

Zvláštní pozornost byla věnována účinkům nefungicidního přípravku acibenzolar-S-methylu (Actigard), což je rostlinný aktivátor, který vyvolá v rostlině rezistentní reakci a nemá přímý vliv na patogena. V testu prováděném na locikách poskytl Actigard dostatečnou ochranu pro všechny vybrané rostliny (Matheron a Porchas, 1999).

Je znám i případ vzniku rezistence padlí vůči určitým skupinám fungicidů, např. na benomyl u padlí tykvovitých (McGrath, 2001), na strobiluriny u *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (Erichsen, 1999). Současný vývoj chemických látek, zřízení a udržování managementu ochrany rostlin by mohly v budoucnu pomoci při kontrole padlí *G. cichoracearum* na salátových rostlinách (Lebeda a Mieslerová, 2011). Matheron a Porchas (2000) důrazně doporučují management ochrany rostlin vůči patogenům pomocí využití fungicidních směsí nebo střídáním postřiků různých tříd chemických látek. Jako nejúčinnější ošetření byly v jejich studii zjištěny následující kombinace: pyraklostrobin (BAS 500), azoxystrobin (Quadris) + acibenzolar-S-methyl (Actigard), trifloxystrobin (Flint), Flint + Actigard, Flint nahrazený Trilogy (olejem z indického stromu *Azadirachta indica*), myklobutanil (Rally), síra (Mikrothiol), hydrogenuhličitan draselný (EksPunge) nahrazený Mikrothiolem, výtažek z křídlatky sachalinské (*Reynoutria sachaliensis*) (KHHUBF-99-001), chinolin (Quinoxifen), Flint alternovaný Serenade (produkt na bázi *Bacillus subtilis*), Rally alternovaný Serenade, hydrogenuhličitan draselný (Kaligreen) + Rally, Serenade alternovaný Mikrothiolem. Při všech výše zmíněných léčbách se neprojevila žádná fytotoxicita (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Matheron a Porchas (1998) provedli na salátu velmi zajímavou studii, kdy aplikovali několik různých fungicidů vůči plísni salátové (původce *B. lactucae*) a padlí (*G. cichoracearum*). Tato studie prokázala, že některé z nově vyvinutých fungicidů působí proti oběma uvedeným patogenům (i když oba patogeny náleží do jiné taxonomické skupiny), ačkoliv účinky většiny registrovaných fungicidů používaných na saláty inhibují projev buď jednoho, nebo druhého patogenu.

Trdan et al. (2004) testovali tři přírodní látky s fungicidní aktivitou (síru, sójový lecitin a kyselinu salicylovou) pro kontrolu *G. cichoracearum* na čekance. Jejich výsledky ukázaly, že fungicidy obsahující síru a sójový lecitin byly účinnější než přípravky s kyselinou salicylovou.

3.2.9 Variabilita interakcí mezi zástupci rodu *Lactuca* L. a *G. cichoracearum*

Interakce mezi planě rostoucími rostlinami, plodinami a mikroorganismy charakterizují dvě hlavní formy projevu, a to inkompatibilita (rezistence nehostitelské rostliny nebo nespecifická rezistence) a kompatibilita (rezistence hostitelské rostliny nebo specifická virulence parazita) (Lebeda et al., 2007). Existují nejméně dva typy rezistence mezi vzájemnými vztahy patogenu a hostitelskou rostlinou: rasově specifická a rasově nespecifická. Současné výzkumy ukazují, že je patrná rasově specifická interakce mezi druhy *L. sativa*, *L. serriola*, *L. saligna* a padlím *G. cichoracearum* (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Z hlediska šlechtění planých zástupců rodu *Lactuca* je velmi důležité najít nové zdroje rezistence vůči padlí (Lebeda et al., 2007). Předchozí výzkumy ukázaly, že mezi kultivary salátu je jen málo rezistentních odrůd (Lebeda a Mieslerová, 2011). Výzkumy, které prováděl Lebeda a jeho spolupracovníci byly detailněji zaměřeny na interakce mezi planými zástupci rodu *Lactuca* a padlím *G. cichoracearum*. Lebeda (1985) zkoumal stupeň napadení *G. cichoracearum* na 29 genotypech pěti planě rostoucích druhů rodu *Lactuca* a jednoho křížence (*L. serriola* × *L. sativa*) v podmínkách přirozené infekce. Většina genotypů *L. serriola* byla náchylná k infekci a mimořádnou citlivost měl také kříženec (*L. serriola* × *L. sativa*). Rezistenci vůči infekci vykazovalo několik genotypů *L. serriola* (PI 255665), *L. saligna* (LSA/92/1 a LSA/92/2), *L. virosa* (LVIR/26 a LVIR/57/1), *L. aculeata* (LAC/92/2) a *L. dentata* (PI 234204) (Lebeda, 1985).

Podrobnější studie byla provedena na 99 genotypech sedmi planě rostoucích druhů rodu *Lactuca* (*L. serriola*, *L. saligna*, *L. virosa*, *L. viminea*, *L. perennis*, *L. tenerrima* a *L. tatarica*), které byly ve skleníku přirozeně infikovány patogenem *G. cichoracearum*. Z výsledků vyplynulo, že nejvíce náchylné byly genotypy *L. serriola*. U *L. saligna* se projevila velmi variabilní míra rezistence, u 50 % vzorků nebyly pozorovány příznaky infekce. U devíti vzorků *L. saligna* byla pozorována střední míra rezistence, charakterizovaná omezenou schopností sporulace. Z uvedených záznamů je zřejmé, že *L. saligna* může mít rasově-specifickou rezistenci vůči *G. cichoracearum*. U vzorků *L. virosa* a ostatních uvedených druhů nebyly pozorovány žádné nebo jen několik málo příznaků infekce (Lebeda, 1994).

Na výše zmíněné experimenty navázaly pozdější rozsáhlé studie zahájené na katedře botaniky PřF UP v roce 2005 (Mieslerová et al., 2007, 2009). Během let 2005-2011 byly hlavně na území Moravy a východních Čech sbírány izoláty *G. cichoracearum* z planě rostoucích populací *L. serriola*. U izolátů byla studována morfologická i patogenní variabilita na diferenčním souboru kulturních a planých druhů rodu *Lactuca* (Lebeda et al., 2012, 2013).

V průběhu let 2005-2008 se výzkum soustředil na stabilizaci a vývoj diferenčního souboru genotypů rodu *Lactuca*, jež by v dalších letech mohl sloužit při srovnávacím studiu patogenní variability. V roce 2005 tvořily diferenční soubor především genotypy *L. serriola* a k jeho tvorbě se čerpalo z diferenčního souboru pro testování variability plísně salátové (*Bremia lactucae*). Na diferenčním souboru byla v téže roce registrována velmi nízká variabilita (většina genotypů *L. serriola* byla velmi náchylná) a v roce 2006 byly do diferenčního souboru zahrnuty genotypy *L. sativa* a hybrid *L. sativa* x *L. serriola*. Genotypy *L. sativa* a *L. serriola*, které měly nejvíce diferencované reakce s *G. cichoracearum* byly v roce 2007 použity v diferenčním souboru a přidány byly i genotypy *L. saligna* a *L. virosa*. V posledním roce výzkumu (2008) tvořilo diferenční soubor 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., 2012).

Lebeda et al. (2013) tento diferenční soubor použili pro studium variability virulence padlí *G. cichoracearum*. V tomto výzkumu, který až doposud probíhá na Katedře botaniky PřF UP, byly nalezeny důležité zdroje rezistence vůči *G. cichoracearum*, ovšem univerzálně odolný genotyp zatím nebyl objeven. Tyto cenné zdroje rezistence jsou: *L. virosa* (LVIR/50), *L. saligna* (09-H58-1013), *L. sativa* cv. Colorado a *L. serriola* (PI 273617).

Izoláty *G. cichoracearum* sbírané od roku 2008 až dosud jsou testovány na unifikovaném diferenčním souboru, což nám pomáhá snáze pochopit specifčnost interakcí mezi hostitelem a patogenem i sled časových změn ve virulenci izolátů *G. cichoracearum* v průběhu jednotlivých let (Lebeda et al., 2013). Studium potvrdilo existenci patogenních ras a rasové specifčnosti v interakci mezi rostlinou a patogenem. Většina sledovaných izolátů *G. cichoracearum* z uvedeného diferenčního souboru vykazovala virulenci (úplná kompatibilita) vůči studovaným genotypům rodu *Lactuca*, dále se vyskytovala neúplná kompatibilita, která se projevila střední virulencí patogenu.

Byly zaznamenány též avirulentní reakce, ale jen o nízkých frekvencích, nejvíce na genotypech *L. virosa* a *L. saligna* (Lebeda et al., 2013).

Obecně se dá říci, že v letech 2008-2010 se virulence zvyšovala, jelikož byl pozorován jistý kvalitativní posun v její variabilitě u izolátů *G. cichoracearum*. Mezi lety 2008-2010 byla mezi jednotlivými izoláty objevena široká škála fenotypů virulence, ale rozdíly mezi reakčními vzorci byly malé. Většina těchto fenotypů byla během sledovaných let unikátních v populacích *G. cichoracearum* (Lebeda et al., 2013).

Doposud byl v tomto experimentu použit pouze jediný izolát *G. cichoracearum*, pocházející z kulturního salátu (Francie), který prokazoval větší virulenci na testovaných kultivarech *L. sativa*. Zjištěné poznatky mají praktický dopad při šlechtění salátu na rezistenci a potvrzují, že se mohou vyskytovat nové a více virulentní izoláty patogenu (Mieslerová et al., 2007, 2009; Česneková, 2008; Lebeda et al., 2013).

V poslední době je úsilí zaměřeno na lepší pochopení vnitrodruhové variability patogenu a interakcí hostitel-patogen použitím kombinovaných metod klasické fytopatologie, molekulární a buněčné biologie. Tyto snahy mají další využití při praktickém šlechtění salátu (Lebeda et al., 2009).

3.3. Vývoj padlí a studium obranných mechanismů rostlin

3.3.1 Úvod

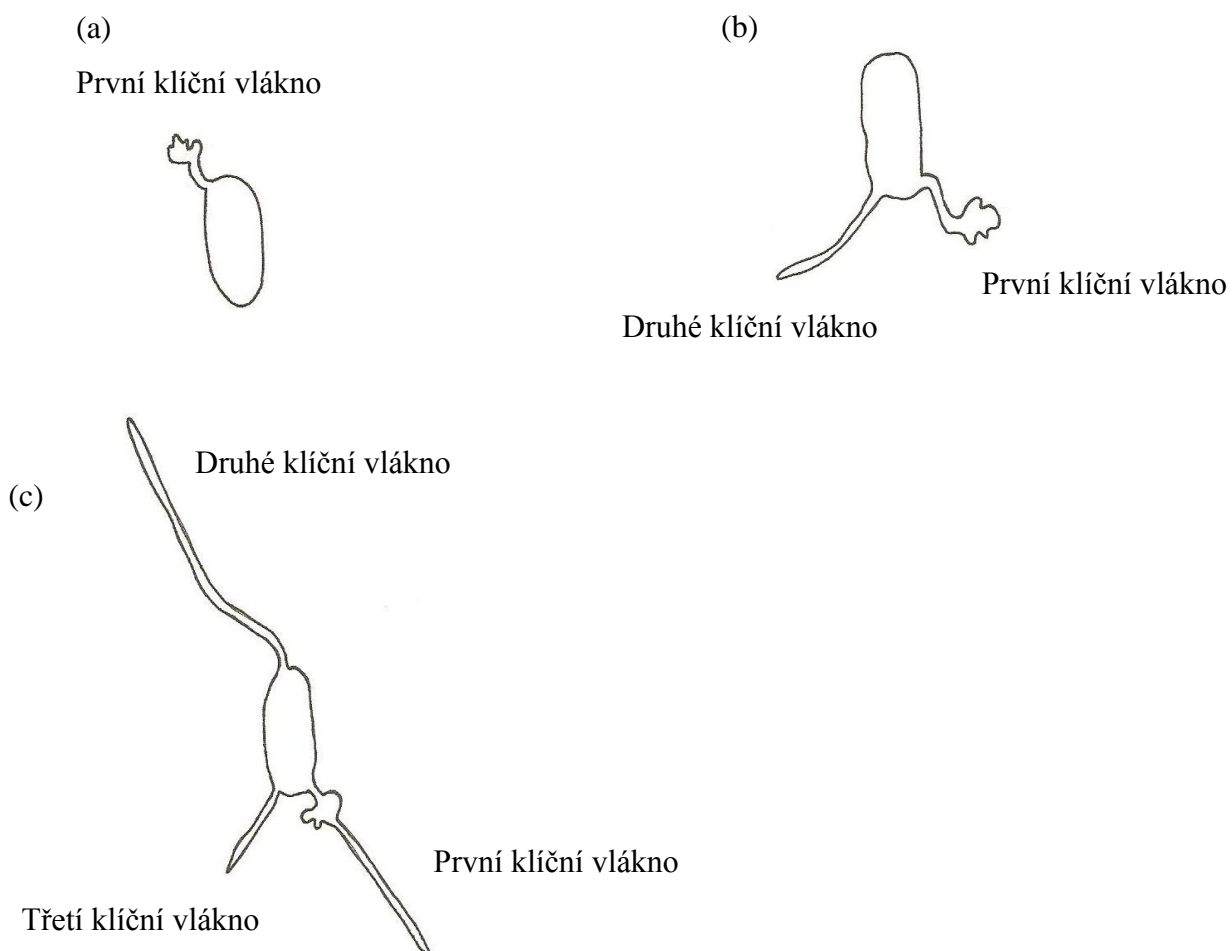
Uvedená problematika je v případě patosystému *Lactuca – G. cichoracearum* nedostatečně prozkoumána. Proto se nejčastěji uvádí poznatky získané studiem modelového a nejvíce prozkoumaného patosystému *Poaceae* (např. ječmen, oves) a *Blumeria graminis*.

Klíčení konidií probíhá synchronně prostřednictvím vysoce uspořádané morfogenetické sekvence. Po vzniku primárního klíčního vlákna následuje vznik sekundárního klíčního vlákna. Na nich se v průběhu 12 hodin vytváří zahnutá apresoria. Pod apresoriem vzniká penetrační hrot, který pomocí kombinace fyzické síly a enzymatické degradace rozruší buněčnou stěnu epidermálních buněk. Pokud se mu to podaří, vstupuje do lumenu buněk, kde se dále během dalších 4-5 dnů vytvoří zralé haustorium. Haustorium absorbuje živiny z epidermální buňky na podporu růstu sekundárních ektofytických hyf, ze kterých za 3 dny vznikají další haustoria a konidiofory (za 4 dny) (Sánchez-Martín et al., 2011).

3.3.2 Události přecházející klíčení

Pojem klíčení je pro současné účely definován jako vznik viditelných klíčních vláken na konidii. V celku se jedná o jednoduchý proces, je však zapotřebí mnoha fyziologických a biochemických procesů, které předchází vzniku klíčního vlákna. Zmíněné procesy nejsou řádně objasněny a doposud se většina prováděných výzkumů zaměřovala pouze na *B. graminis*. Konidie, které jsou připojeny ke konidioforům v rámci mateřské kolonie, za normálních okolností neklíčí, ale snaží se od ní rychle oddělit. Bylo zjištěno, že konidie *B. graminis* a *E. pisi* klíčily rychle v podmínkách, v nichž bylo zamezeno přístupu vzduchu (Carver and Ingerson, 1987; Carver et al., 1996) nebo byly vloženy na substrát s velmi rozdílnými vlastnostmi (Kobayashi et al., 1991; Kunoh et al., 1992; Carver et al., 1996, 1999). Z těchto pokusů vyplývá, že pro oddělení konidií od mateřské kolonie jsou nezbytné stimuly pro klíčení, které mají toto oddělení na starost. Kdežto inhibiční procesy zamezují klíčení připojených spor.

Kunoh a jeho spolupracovníci zveřejnili první důkazy o tom, že konidie *B. graminis* f. sp. *hordei* uvolňují před klíčením extracelulární látky. Nenaklíčené konidie uvolňují tekutý exsudát při kontaktu se substrátem. Při vypouštění exsudátu dochází ke změnám v morfologii konidií a povrch těchto konidií se zaobluje (Kunoh et al., 1988). Bylo zjištěno, že touto extracelulární látkou není čistá voda, protože ji nelze odstranit lyofilizací a byly v ní prokázány proteiny (Carver et al., 1999), z nichž jeden je nespecifická esteráza (Green et al., 2002). Esteráza byla uvolňována ve dvou fázích, poté co došlo ke kontaktu konidie se substrátem. Fáze prvního uvolnění proběhla během 2 minut a druhá během 15 minut po kontaktu. Pouze druhá fáze byla inhibována po aplikaci cykloheximidu (Kunoh et al., 1990). Následně bylo prokázáno, že exsudát obsahuje kulinázu (Pascholati et al., 1992).



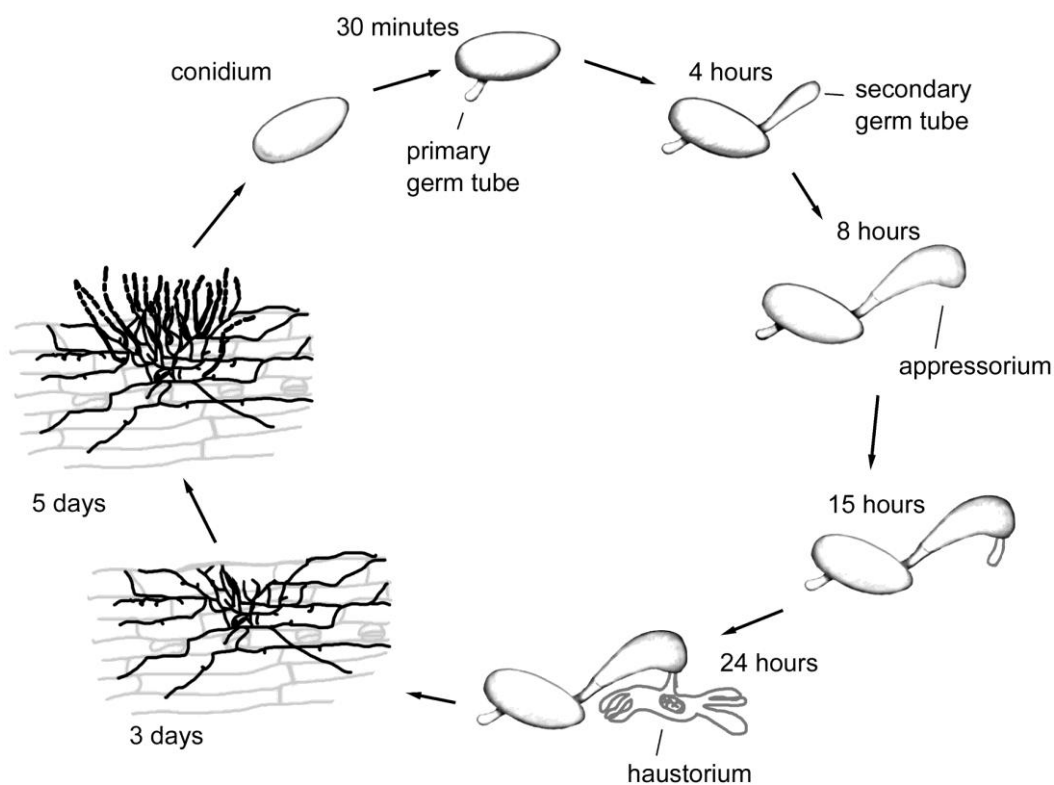
Obr. 4. Schéma klíčení konidií *Oidium neolycopersici* 6 (a), 24 (b) a 48 hpi (c) (podle Mieslerová a Lebeda, 2010).

3.3.3 Klíčení konidií a vznik apresoria

Konidie padlí začínají klíčit během 2-4 hodin po inokulaci a vytvářejí první klíčící vlákno. Toto klíčící vlákno se prodlužuje, až dosáhne délky asi 20 μm (Green et al., 2002). Během 6-8 hodin po inokulaci se diferencuje v apresorium (Carver et al., 1996). Tvorbu apresoria má na starost relativně jednoduchá vývojová sekvence. Apresorium obvykle vytváří 1-5 laloků, přičemž počet laloků a délka klíčícího vlákna jsou závislé na míře osvětlení. Ze spodní strany jednoho apresoriálního laloku se vynoří penetrační (infekční) hrot, který se pokusí proniknout do epidermální buňky hostitele. Tvorba laloků apresoria je hlavním rysem nepravidelného apresoria (Obr. 4, 5). Laločnatá apresoria pak nejsou schopna napadnout hostitelské buňky, a tudíž je tvorba laloků apresorií důležitým fenoménem rezistence hostitelské rostliny (Věchet, 2012). Jako reakci na pokus o proniknutí patogenu ukládá rostlina sekundární metabolity (kalosu, silikon, vápník a fenolické sloučeniny) v papile mezi primárním klíčícím vláknem a apresoriálními lalůčkami (Aist a Bushnell, 1991).

Samotný sled událostí, které předcházejí vzniku apresoria je však mnohem složitější. Konidie *Blumeria graminis* se od ostatních druhů padlí liší tím, že vytvářejí dvě klíčící vlákna. První vytvořené klíčící vlákno, které je označováno jako primární klíčící vlákno (PGT – primary germ tube), se na konidiích objeví 0,5-2 hodiny po inokulaci. Délka primárního klíčícího vlákna je 5-10 μm a více se neprodukuje. Primární klíčící vlákno, které nikdy nevytváří haustoria, hraje významnou roli při tvorbě apresoria. Téměř 3-3,5 hodiny po vytvoření primárního klíčícího vlákna se na konidiích *B. graminis* začíná objevovat sekundární klíčící vlákno. To se prodlužuje do délky 30-40 μm a během 9-10 hodin vytváří jednotlivé hákovité apresoriální laloky. Ze spodní strany apresoriálního laloku se vytvoří penetrační hrot, který se po 12-15 hodinách po inokulaci pokouší proniknout přes spodní vrstvy kutikuly a buněčnou stěnu do hostitelské buňky. Pokud se prvnímu apresoriálnímu laloku nepodaří do buňky proniknout, může se distálně od prvního laloku, obvykle na opačné straně klíčícího vlákna, vytvořit druhý apresoriální lalok. Pokud se penetrace do hostitelské buňky nepodaří ani druhému laloku, mohou se další laloky vytvořit distálně směrem dolů na apresoriálním klíčícím vlákně (Kunoh et al., 1979).

Spojení mezi prvním klíčným vláknem a vhodným induktivním povrchem je předpokladem k tomu, že první klíčící vlákno převezme funkci primárního klíčícího vlákna. V případě, že se prvnímu klíčícímu vláknu nepodaří spojit s induktivním povrchem nebo pokud kontakt nerozpozná, stane se nepotřebným a zůstane krátké (Carver a Ingerson, 1987; Carver et al., 1999). Tato nefunkční krátká klíčící vlákna jsou označována jako vedlejší (pomocná) klíčící vlákna (Kunoh, 1982). Konidie mohou vytvářet několik vedlejších (pomocných) klíčících vláken za sebou, dokud alespoň jedno klíčící vlákno nevytvoří kontakt s induktivním povrchem a nepřevzme funkci primárního klíčícího vlákna. Pokud má konidie dostatečné zásoby, další vytvořené vlákno se bude prodlužovat, a pokud vytvoří kontakt s induktivním povrchem, bude se diferencovat v koncový apresoriální lalok (Green et al., 2002).



Obr. 5. Nepohlavní fáze životního cyklu *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* (podle Both, 2005)

3.3.4 Úloha primárního klíčního vlákna konidií *B. graminis*

První klíční vlákno, které je v kontaktu s povrchem listu hostitele, se s největší pravděpodobností stane funkčním primárním klíčním vláknem (PGT – primary germ tube). Primární klíční vlákno slouží k rychlému uchycení konidií na povrchu hostitele, ačkoliv se některé konidie přichytí na listech už před klíčením. Nenaklíčené konidie jdou relativně snadno smýt nebo odstranit skleněnou jehlou. K přichycení primárního klíčního vlákna na povrch listu dochází během 1-2 hodin po inokulaci (Carver a Bushnell, 1983).

Druhá úloha primárního klíčního vlákna je získat přístup k zásobám vody hostitele, což je nutné k tomu, aby byl v suchých podmínkách podpořen vývoj apresoria (Carver a Bushnell, 1983). Bylo prokázáno, že primární klíční vlákna produkují krátký hrot, který dokáže penetrovat povrch hostitele do různé hloubky a když jsou konidie odstraněny z listů, jsou po nich viditelné dírky odpovídající penetracím primárního klíčního vlákna (Kunoh et al., 1978b). Tato penetrace představuje jednu z možností jak se dostat k hostitelově vodě a dalším hostitelským složkám. Tudiž, Kunoh a jeho spolupracovníci ukázali, že množství některých anorganických prvků v konidiích vzrůstá krátce poté, co vznikne primární klíční vlákno, ale předtím než se vytvoří apresoria a primární klíční vlákna mohou přijímat organické barvivo akridinovou oranž z hostitelských buněk (Kunoh et al., 1978a).

Třetí funkce primárního klíčního vlákna spočívá v rozpoznání charakteristiky kontaktního povrchu (Carver a Ingerson, 1987). Důsledkem tohoto rozpoznání je zapojení intracelulární signalizace, jejímž výsledkem je prodlužování dalšího klíčního vlákna, předpoklad pro vytvoření apresoria. Konidie *B. graminis* obvykle netvoří dlouhá klíční vlákna, není-li primární klíční vlákno v kontaktu s induktivním povrchem. Krátká vlákna, kterým se nepodařilo spojit se s induktivním povrchem, zůstávají jako nefunkční vedlejší (pomocná) klíční vlákna (Kobayashi et al., 1991). Carver a Ingerson (1987) ukázali, že konidie udržované v simulovaném stavu vzdušných podmínek na pavučině, produkovaly mnohonásobně větší počet klíčních vláken, ale všechny z těchto vláken zůstávaly krátké, a to i po prodloužení inkubační doby. Poté co byly konidie z pavučiny přeneseny na agarovou plotnu, většina z nich nebyla schopná vytvářet apresorium a produkovaly jen více krátkých klíčních vláken. Ale když byly konidie na agarové plotně uspořádány tak, aby se předklíčená krátká vlákna dotýkala epidermis, z většiny těchto konidií se vytvořila dlouhá klíční vlákna.

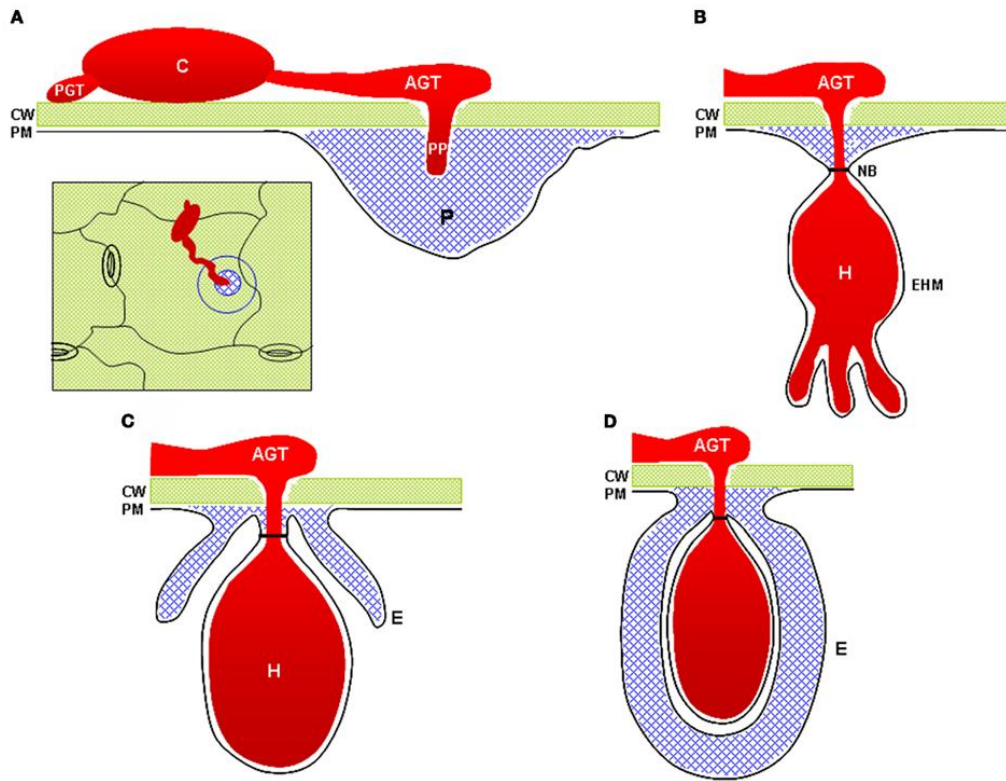
Z provedeného experimentu je patrné, že krátká klíčnicí vlákna byla schopna vnímat podněty, které řídí prodlužování dalšího vytvořeného klíčnicího vlákna.

Prováděné experimenty tedy dokazují, že různé zdánlivě nezávislé faktory, se kterými se při kontaktu s hostitelským povrchem setkávají primární klíčnicí vlákna nebo jejich penetrační hroty, stimulují prodlužování apresoria. Hostitelský list má všechny tyto faktory, což pravděpodobně vysvětluje to, proč vytváří apresoria na skutečném hostitelském povrchu mnohem větší počet konidií než na simulovaném povrchu nesoucí jediný indukční faktor (Carver et al., 1996).

3.3.5 Penetrace hostitelské buňky a vznik haustoria

Po určitou dobu se předpokládalo, že proces enzymatického štěpení kutikuly (ochranné bariéry buněčné stěny) je součástí penetrace hostitelské rostliny houbovými patogeny (Green et al., 2002). Kunoh et al. (1978b) poskytli důkazy o tom, jak *B. graminis* uvolňuje nescifické esterázy, zahrnující kutinázu, během raných stádií vývoje. Ještě však chybí mnoho výzkumů k tomu, aby se zjistilo, jak je významná kutináza na patogenitu padlí. Všeobecně vzato, tyto údaje ukazují, že konidie *B. graminis* projevují omezenou kutinázovou aktivitu. Snížení množství kutinu kutinázovou aktivitou by mohlo zjednodušit penetraci vnější vrstvy hostitelského povrchu útočící houby. Kromě toho byly zaznamenány aktivity hydrolytických enzymů a výtažků z naklíčených a nenaklíčených konidií *B. graminis*. Ty zahrnovaly esterázy, chitinázy, lipázy, fosfatázy, proteázy, glukonázy a amylázy. Nicméně, nedávno byly provedeny pokusy, které lokalizovaly aktivitu houbových enzymů v místech, kde se tyto patogeny pokusily o penetraci. Bylo zaznamenáno uvolnění exsudátů s celulázovou aktivitou za 1, 6, a 16 hodin po inokulaci na celulózní membráně, ačkoliv nebyla zaznamenána žádná celulázová aktivita na povrchu nenaklíčených spor. Dále bylo zjištěno, že celulóza je vylučována primárním klíčnicím vláknem a apresoriem a může hrát roli při penetraci (Green et al., 2002).

Ačkoliv jsou apresoria *B. graminis* a dalších druhů padlí hyalinní, je možné, že mechanické síly generované uvnitř apresoria se podílí při penetraci hostitelského povrchu. Bylo prokázáno, že tlak turgoru vyvinutý na apresorium je u některých patogenních hub dostatečně vysoký k tomu, aby podpořil fyzické přerušení hostitelské buněčné stěny pomocí penetračního hrotu (Green et al, 2002). Maximální tlak turgoru, který byl doposud u rostlinných patogenů zjištěn, je 8 MPa (Howard et al., 1991 in Green et al., 2002). Aby došlo k vytvoření infekce, musí konidie *B. graminis* nejprve porušit hostitelskou kutikulu a epidermální buněčnou stěnu, pak proniknout do papily. Papila se vytváří jako odpověď (reakce) na penetraci patogenem a je součástí některých interakcí mezi hostitelem a patogenem. Penetrace hostitelského povrchu probíhá jako dvoufázový proces; první fáze je enzymatická hydrolýza epidermální buněčné stěny a druhá fáze je silná punkce papily. Pro penetraci je zapotřebí mechanická síla, a proto musí apresorium vytvořit vysoký tlak turgoru. Se zvýšením turgoru se však hydrolýzou zásobních cukrů zvýší i koncentrace osmolytů (např. glycerol). Poté, co dojde k penetraci hostitelské buněčné stěny a papily, vstupuje špička jemného penetračního hrotu přes epidermální stěnu a vytváří se z ní specializovaná absorpční struktura, označovaná jako haustorium (Obr. 6). Límec, který obklopuje krček haustoria se vytváří pravděpodobně z papily. Penetrační hrot, který roste skrz papilu, představuje krček haustoria, což je malá trubička spojující haustorium s povrchem mycelia. Septum vytvořené mezi haustoriem a krčkem je perforováno, což umožňuje protoplasmatickou spojitost mezi těmito oblastmi. Morfologie haustorií se v rámci druhů značně liší, jsou buď podlouhlá, nebo ve tvaru hrušky. Změny ve velikosti a tvaru se různí podle stáří patogenu. Haustorium se skládá z následujících struktur, a to z haustoriální cytoplasmy, která je obklopena haustoriální plasmatickou membránou. Na povrchu krčku, těla a laloků haustorií je pak haustoriální buněčná stěna. Haustoria jsou během svého vývoje v epidermálních buňkách hostitelské rostliny obklopeny vchlípeninou hostitelské plasmatické membrány, nazývané jako extrahaustoriální membrána (Green et al., 2002).



Obr. 6. Tvorba haustoria (podle Underwood, 2012)

3.3.6 Obranné mechanismy rostlin vůči padlí

Padlí jsou specializovaní biotrofní parazité čerpající živiny ze svého hostitele. Mezi oběma organismy funguje určitá rovnováha. I přes to, že mají biotrofní paraziti značně vyspělé maskování a snaží se o minimální poškození svého hostitele, jedná se o patogeny. Změny ve struktuře buněk a následně i pletiv hostitele způsobují jak látky vylučované patogenem, tak i látky, jejichž produkci patogeny v rostlině spouštějí. Patologické pochody jsou odrazem snahy parazitů získat obživu a zajistit tvorbu svých reprodukčních orgánů i obranné mechanismy rostliny. Fytopatogenní houby (zástupci říše *Fungi*) čerpají látky, potřebné ke své existenci, z rostlinných pletiv hostitele. Tento zásah do fyziologických pochodů rostliny se odráží ve změnách struktury buněk nebo pletiv, popř. i na úrovni rostlinných orgánů (Sedlářová a Vinter, 2007).

Rostlinná pletiva se vyvíjela v závislosti na podmínkách prostředí a začala vytvářet obranné struktury jako je epidermis, kutikula a impregnace buněčných stěn. Mezi nejvýznamnější obranné bariéry na povrchu rostlin patří kutikula, která snižuje úspěšnost klíčení spor patogenu. Na tyto bariéry se adaptovali i paraziti. Pouze houbové organismy v širším slova smyslu získaly schopnost aktivního průniku do rostlinných pletiv (Sedlářová a Vinter, 2007). Tyto patogeny dovedou přizpůsobit svou infekční strategii změnám získaným z místa svého hostitele. Z toho důvodu je patogenita houby následkem vývojových mechanismů a adaptace houby na hostitelskou rostlinu. Tato schopnost v infekčním procesu patogenu zahrnuje uchycení spory, její klíčení, penetraci hostitelských pletiv, extrahování živin a nakonec sporulaci houby (Věchet, 2012). Během patogeneze jsou vyvolány změny na povrchu rostlin, ke kterým dochází po přerušení ochranných bariér. Mycelium, při vývoji padlí, rostoucí na povrchu epidermálních buněk hostitele, vytváří haustoria k čerpání živin, čímž přímo zasahuje do struktury těchto buněk. K poškození krycích pletiv dochází také v souvislosti s reprodukcí patogenů (Sedlářová a Vinter, 2007).

Obranné mechanismy rostlin jsou různé a liší se v jednotlivých fázích vývoje patogenu. Rostlinné druhy, které jsou nehostitelské na dané druhy padlí, můžeme klasifikovat do tří specifických úrovní: pravá nehostitelská rezistence vůči všem padlím (všichni zástupci *Erysiphaceae*); podmíněná nehostitelská rezistence – jsou hostiteli jednoho nebo více druhů padlí, ale nejsou hostiteli všech; hostitelské druhy, které jsou nevhodné pro všechny, ale ne pro určité speciální formy daných druhů padlí.

U některých druhů rostlin nejsou v případě nehostitelské rezistence žádné viditelné příznaky. Naopak v případě rasově-specifické rezistence vytváří rostliny rychlou hypersenzitivní reakci projevující se nekrózou buněk. Tato rezistentní odezva je podložena mechanismem „gen proti genu“ (Hao et al., 2011).

Mezi obranné mechanismy rostlin vůči padlí (z hlediska histologického) patří jednak tvorba papil, což jsou buněčné vychlípeniny uložené na vnitřním povrchu epidermální buněčné stěny přímo pod apresoriem a nekrózy napadených buněk (tzv. hypersenzitivní reakce).

3.3.7 Tvorba papily

Tvorba papil je definována jako apozice buněčné stěny v místě penetrace patogenem. Tento obranný mechanismus zahrnuje lokalizované ukládání kalózy a dalších složek epidermis na vnitřním povrchu buněčné stěny přímo pod apresoriem a penetračním hrotem patogenu. Papily se vytváří bez ohledu na rezistenci rostlin nebo náchylnost na penetraci padlím. Vyskytují se před vznikem hypersenzitivní reakce a nejsou na ní nijak závislé. Pokud se v důsledku rezistence rostlin, která je spojena s tvorbou papil (fyzická nebo chemická penetrační překážka) a posílením buněčné stěny zabrání průniku, nevytvoří se kolonie padlí. Matrix papil obsahuje různé organické a anorganické látky, včetně bílkovin a autoflorescentních fenolických sloučenin (Zeyen et al., 2002).

3.3.8 Hypersenzitivní reakce

Hypersenzitivní reakce (HR) (Obr. 7) je místní reakce na pokus o infekci rostliny houbovým patogenem, kdy se rostliny brání prostorovému šíření nákazy (Prokop, 2009). Projevuje se vznikem nekrotických a je spojena se ztrátou turgoru buňky, což svědčí o změnách v permeabilitě buněčné membrány (Smutná, 2013). V blízkosti místa, kde se patogenu podařilo proniknout, rostlinné buňky rychle odumírají. Odumřelé pletivo tak představuje bariéru, která izoluje škodlivý organismus od živých částí, na nichž je závislý živinami potřebnými pro růst a množení. Patogen hladoví a nakonec odumírá. Hypersenzitivní reakce nepředstavuje jen jeden z obranných mechanismů rostlin, ale často také spouštěcí mechanismus pro systémové signály. Tyto signály šíří nescifickou odolnost do ostatních částí rostlin. Takto získaná odolnost se nazývá systémově získaná rezistence (SAR – Systemic Acquired Resistance) a poskytuje rostlině dlouhodobě zvýšenou obranyschopnost proti následné infekci širokého spektra patogenů (Prokop, 2009). Hypersenzitivita je dobře použitelná pro šlechtění, obvykle je řízena geny velkého účinku a rezistentní rostliny jsou v provokačních podmínkách snadno identifikovatelné (Smutná, 2013).

Zastavení cytoplazmatického proudění, plazmolýza nebo neschopnost přijímat potřebná barviva a také celková buněčná autofluorescence jsou spolehlivým ukazatelem buněčné smrti. Pokud se v důsledku rezistence rostlin, která je spojena s tvorbou papil (fyzická nebo chemická penetrační překážka) a posílením buněčné stěny zabrání průniku, nevytvoří se kolonie padlí. Matrix papil obsahuje různé organické a anorganické látky, včetně bílkovin a autoflorescentních fenolických sloučenin. Jestliže dojde ke smrti napadené hostitelské epidermální buňky v důsledku hypersenzitivní reakce, je zabráněno vývoji haustoria a znovu se zastaví růst kolonie. U interakce ječmen - *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* bylo zjištěno, že počty nekrotických buněk, rychlost nekrotické reakce, umístění nekrotických buněk v epidermis nebo mezofylu mají na starost alely zodpovědné za rezistenci. Na druhé straně brání rychlost nekrotické reakce růstu avirulentních izolátů. V některých případech může po vytvoření funkčního haustoria tzv. posthaustoriální rezistence oddálit růst sekundární hyfy, dozrání sekundárního apresoria a tvorbu konidioforů (Sánchez-Martín et al., 2011).

3.3.9 Studium obranných mechanismů u interakce *Lactuca* – *G. cichoracearum*

Obranné mechanismy druhu *Lactuca sp.* vůči padlí *G. cichoracearum* nebyly studovány do takové hloubky jako odolnost některých obilovin vůči patogenu *B. lactucae* (Lebeda a Mieslerová, 2011).

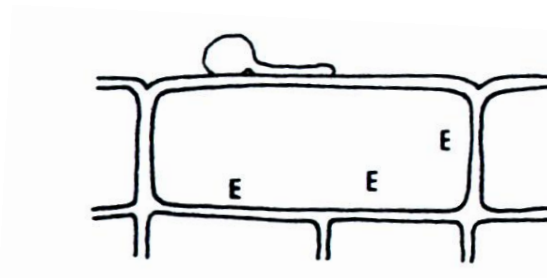
Pouze Schnathorst (1959b) se zabýval obrannými mechanismy proti padlí, které prokazuje v polních podmínkách. Padlí způsobuje onemocnění především dospělých rostlin salátu. Nejintenzivněji postihuje spodní listy (nejstarší) a jeho intenzita klesá k vrcholu rostliny (nejmladší listy). Dále autor uvádí, že stupeň infekce se zvýšil v případě, když byla rostlina napadena virovou mozaikou (Schnathorst, 1959b).

Schnathorst a Weinhold (1957) uvedli, že odolnost salátu vůči izolátu *G. cichoracearum* byla v negativní korelaci s tloušťkou kutikuly a stěnou epidermis. Rovněž zaznamenali, že sazenice ve venkovních podmínkách a ve stádiu mladším než deset lístků, nebyly náchylné k padlí.

Podle výše zmíněných výsledků je resistance salátu vůči padlí založena na fyziologické charakteristice listu. Schnathorst (1959b) porovnával reakce u kulturního salátu vůči izolátu padlí *G. cichoracearum* s izolátem z planě rostoucího druhu *Lactuca sp.* Ukázalo se, že rezistenci salátu vůči izolátu padlí z kulturních druhů ovlivňuje řada faktorů, jimiž jsou virová infekce, intenzita osvětlení, teplotní rozdíly a minerální výživa, kdežto rezistenci vůči izolátu z planě rostoucího druhu *Lactuca* tyto faktory neovlivňují (Lebeda a Mieslerová, 2011).

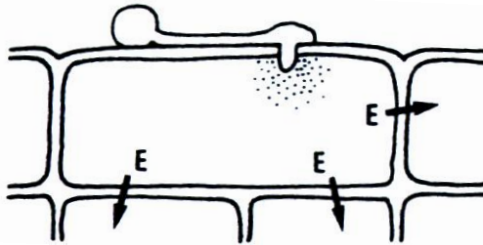
Česneková (2008) se ve své studii zaměřila na sledování mechanismů resistance, hlavně hypersensitivní reakce v místech penetrace patogenu u druhů rodu *Lactuca*. Uvádí, že počet nekrotických epidermálních buněk u jednotlivých genotypů byl poměrně nízký, ovšem u genotypu *L. virosa* (LVIR 57/1) byl pozorován značný nárůst nekrotických buněk 168 hodin po inokulaci. Tento genotyp však vykazoval v daném časovém intervalu vysokou sporulaci padlí. Genotyp *L. saligna* (CGN 09311) vykazoval také nekrotickou reakci, u tohoto genotypu byl zjištěn po 48 hodinách po inokulaci omezený vývoj mycelia a redukovaná sporulace. To znamená, že další vývoj patogenu nebyl nijak podstatně ovlivněn výskytem těchto nekrotických buněk.

Výše zmíněné výsledky jsou pouze zlomkem poznatků z oblasti obranných mechanismů, které lze dalšími výzkumy, kterých je potřeba, v této oblasti získat (Lebeda a Mieslerová, 2011).



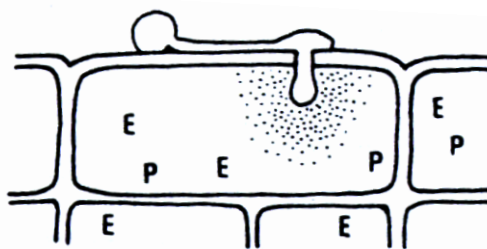
Elicitor (E) je neaktivní ve zdravých buňkách

Nárůst respirační aktivity
Cytoplasma se stává granulární



Po penetraci buňky se začíná uvolňovat elicitor

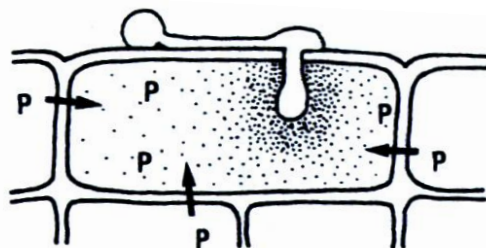
Zánik jádra



Stimulace *De novo* syntézy fytoalexinů (P)

Membrána ztrácí propustnost a turgor

Zánik organel

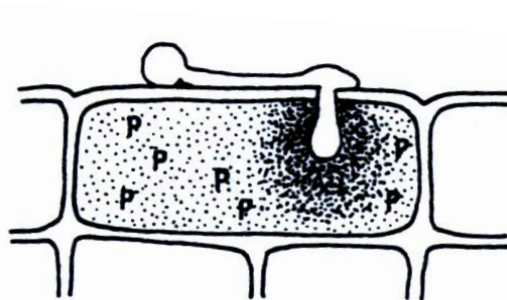


Akumulace fytoalexinů v odumírající infikované buňce

Inhibice růstu patogenu

Akumulace fenolových sloučenin

Nekróza



Fytoalexiny jsou lokalizovány uvnitř hypersenzitivní buňky

Inhibice růstu patogenu

Obr. 7. Stádia morfologických a fyziologických změn, ke kterým dochází v průběhu vývoje hypersenzitivní (nekrotické) reakce rostlinných buněk a možná úloha konstitutivních elicitorů akumulace fytoalexinů (upraveno podle Agrios, 2004).

4 MATERIÁL A METODY

4.1 Rostlinný materiál

Pro studium vývoje padlí *Golovinomyces cichoracearum* byl vybrán soubor 6 genotypů rodu *Lactuca* (Tab. 3), který zahrnoval Hilde × *L. serriola* (H × B), *L. saligna* (09-H58-1013), *L. sativa* cv. Cobham Green, *L. sativa* cv. Sabine, *L. sativa* cv. UCDM2, *L. virosa* (09-H58-998) a pro studium vývoje v jednotlivých fenologických fázích *L. serriola* (LSE/57/15). Dále 4 genotypy z čeledi *Asteraceae*, konkrétně *Aster novi-belgii*, *Calendula officinalis*, *Hieracium murorum* a *Solidago gigantea*. Vybrané genotypy rodu *Lactuca* a čeledi *Asteraceae* pocházejí ze sbírek Katedry botaniky Přírodovědecké fakulty v Olomouci.

Semena jednotlivých genotypů výše uvedených rostlin byla vyseta do plastických květináčů o průměru 7 cm naplněných perlitem. Následně byly květináče umístěny do fytotronu, kde se udržovala fotoperioda 12h/12h (den/noc) a stálá teplota 20/18°C (den/noc). Semenáčky ve stádiu dvou pravých lístků (Obr. 8) byly přesázeny do nových plastických květináčů (Ø 7 cm), které obsahovaly směs zahradní zeminy/rašeliny (2:1, v:v) (Obr. 9). Poté byly květináče přeneseny do skleníku s teplotou 25/20°C (den/noc) a fotoperiodou odpovídající venkovním světelným podmínkám. Ve stáří 8-10 týdnů byly rostliny použity k experimentu (Obr. 10).

Tab. 3. Vybrané genotypy rodu *Lactuca* a čeledi *Asteraceae* pro mikroskopické pozorování vývoje padlí *G. cichoracearum* a studium obranných mechanismů

| izolát <i>Golovinomyces cichoracearum</i> | Genotypy r. <i>Lactuca</i> a čeledi <i>Asteraceae</i> |
|--|---|
| 1/11 | Hilde × <i>L. serriola</i> (H × B) <i>L. saligna</i> (09-H58-1013) <i>L. sativa</i> cv. Cobham Green <i>L. sativa</i> cv. Sabine <i>L. sativa</i> cv. UCDM2 <i>L. virosa</i> (09-H58-998) <i>Aster novi-belgii</i> (84/98) <i>Calendula officinalis</i> (84/104) <i>Hieracium murorum</i> (89/378) <i>Solidago gigantea</i> (87/386) |

4.2 Izolát *G. cichoracearum*

K experimentu byl použit izolát padlí *G. cichoracearum* označený GC 1/11. Tento izolát pocházel z rostlin *Lactuca serriola* rostoucích ve sklenících Katedry botaniky PřF UP v roce 2011. Izolát byl udržován na rostlinách vysoce náchylného genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) stáří 8-10 týdnů (Obr. 11) a v nepravidelných intervalech (2-3 týdny) byl přeočkován na nové rostliny. Infikované rostliny byly chráněny igelitovými kryty, aby nedocházelo k volnému šíření konidií. Tyto rostliny byly umístěny ve skleníkových kójkách s teplotou 20/18°C.

4.3 Inokulace a inkubace

Z listů jednotlivých rostlin (stáří 8-10 týdnů) byly pomocí korkovrtu vyříznuty listové disky o průměru 12 mm. Pro zkoumání vývoje *G. cichoracearum* v jednotlivých fenologických fázích byly použity rostliny ve stáří 4, 8 a 12 týdnů (Obr. 12). K prováděnému experimentu byly použity 4 rostliny vybraného genotypu. Z každé rostliny bylo vyříznuto 5 listových disků. Pro každý časový interval byly použity 4 listové disky. Listové disky byly pokládány adaxiální stranou nahoru na navlhčenou buničitou vatu pokrytou filtračním papírem do Petriho misek. V jedné Petriho misce bylo celkem 20 listových disků vybraného genotypu (Obr. 13). Svrchní strana listového disku byla inokulována z 80-100 % sporulujícím myceliem *G. cichoracearum* (izolát 1/11). Inokulace probíhala kontaktní metodou, a to otiskem neinfikovaného listového disku s napadeným listem. Poté byly Petriho misky s inokulovanými listovými disky umístěny do fytotronu při teplotě 20/18°C a fotoperiodě 12h/12h (světlo/tma).

4.4 Odběr vzorků a hodnocení

Po inokulaci byly listové disky odebírány v přesných časových intervalech (6, 24, 48, 72 a 168 hodin). Následně byly odebrané listové disky ponořeny do lahviček s kyselinou octovou po dobu 48 hodin, aby došlo k odbarvení chlorofylu (Obr. 14). Poté byly odbarvené listové disky umístěny do glycerolu (Lebeda a Reinink, 1994). Před samotným mikroskopickým pozorováním byl vzorek nabarven 1% roztokem Evans blue pro lepší viditelnost struktur (Obr. 15). Jednotlivé listové disky byly pozorovány pod světelným mikroskopem Olympus při 400 x zvětšení pro pozorování listových disků 6 a 24 hpi, 200 x zvětšení pro disky 48 a 72 hpi a 100 x zvětšení u disků po 168 hpi.

Na každém listovém disku 6, 24 a 48 hpi bylo měřeno % klíčivosti, počet a délka klíčících vláken na konidii. Klíčivost byla stanovena jako počet klíčících konidií na 100 konidií. U listových disků 72 hpi byl zjišťován pouze počet klíčících vláken na konidii. Pro daný genotyp/časový interval bylo pozorováno celkem 100 konidií, tedy 25 konidií na každém listovém disku. U genotypů s časovým intervalem 168 hpi byl semikvantitativní metodou hodnocen počet konidioforů (intenzita sporulace). Zjištěné hodnoty byly rozděleny do čtyř kategorií: $< 10^1$, 10^1-10^2 , 10^2-10^3 , $> 10^3$. Semikvantitativní metodou byla hodnocena i přítomnost hypersenzitivní (nekrotické) reakce u vzorků 48, 72 a 168 hpi. Všechny výše uvedené metody hodnocení byly použity i u vzorků, kde se hodnotil vývoj padlí v jednotlivých fenologických fázích.

Pro všechna zjištěná data byl spočítán průměr a SD. Dané údaje byly mezi sebou porovnány jednocestnou analýzou variance. Jednotlivé rozdíly mezi genotypy byly vyjádřeny pomocí testu mnohonásobného porovnání (Bonferroni (With Control) Multiple-Comparison Test) za použití programu NCSS 2007.

5 VÝSLEDKY

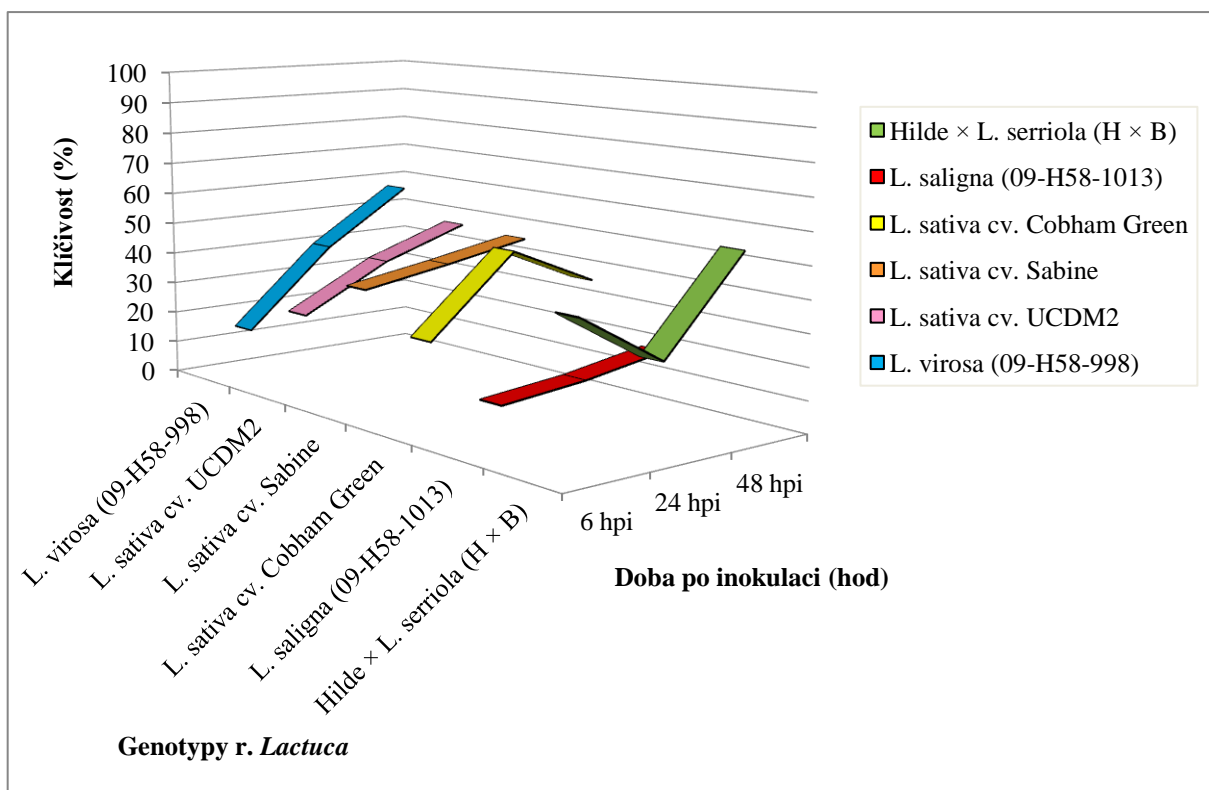
5.1 Mikroskopické sledování vývoje patogenu *G. cichoracearum* na vybraných genotypech rodu *Lactuca*

5.1.1 Klíčivost

Procento klíčivosti bylo měřeno u vzorků 6, 24 a 48 hodin po inokulaci. Šest hodin po inokulaci vykazovaly největší procento klíčivosti (43 %) konidie *G. cichoracearum* na genotypu Hilde × *L. serriola* (H × B). Nejméně klíčily konidie na genotypu *L. saligna* (09-H58-1013) (13 %). 24 hodin po inokulaci měly největší procento klíčivosti (50 %) konidie na genotypu *L. sativa* cv. Cobham Green a nejméně klíčily (16 %) konidie u vzorků *L. saligna* (09-H58-1013). Největší procento klíčivosti konidií 48 hodin po inokulaci byl pozorován u genotypu *L. virosa* (09-H58-998) a to 57 %. Nejmenší procento klíčivosti si 48 hpi udržely konidie na genotypu *L. saligna* (09-H58-1013). U genotypů *L. sativa* cv. Sabine, *L. sativa* cv. UCDM2 a *L. virosa* (09-H58-998) se klíčivost konidií zvyšovala v průběhu experimentu. Výsledky klíčivosti konidií na vybraných genotypech rodu *Lactuca* jsou uvedeny v tabulce (Tab. 4) a grafu (Graf 1).

Tab. 4. Klíčivost (%) konidií *G. cichoracearum* na vybraných genotypech rodu *Lactuca* 6, 24 a 48 hodin po inokulaci

| Genotypy r. <i>Lactuca</i> | % klíčivosti | | |
|------------------------------------|---------------------------|----------------------------|----------------------------|
| | 6 hpi $\bar{x} \pm SD$ | 24 hpi $\bar{x} \pm SD$ | 48 hpi $\bar{x} \pm SD$ |
| Hilde × <i>L. serriola</i> (H × B) | 43,24 ± 28,46 | 26,69 ± 9,31 | 54,73 ± 21,52 |
| <i>L. saligna</i> (09-H58-1013) | 13,01 ± 7,91 | 15,56 ± 7,78 | 19,85 ± 6,43 |
| <i>L. sativa</i> cv. Cobham Green | 26,20 ± 4,42 | 49,89 ± 22,7 | 37,57 ± 16,3 |
| <i>L. sativa</i> cv. Sabine | 37,35 ± 12,02 | 41,81 ± 11,04 | 46,75 ± 21,37 |
| <i>L. sativa</i> cv. UCDM2 | 24,60 ± 18,38 | 38,63 ± 8,4 | 47,83 ± 17,26 |
| <i>L. virosa</i> (09-H58-998) | 14,84 ± 3,53 | 39,58 ± 6,72 | 57,08 ± 25,02 |



Graf 1. Procenta klíčivosti konidií *G. cichoracearum* 6, 24 a 48 hpi na vybraných genotypěch rodu *Lactuca*

5.1.2 Počet klíčnicích vláken na konidii *G. cichoracearum*

Počet klíčnicích vláken na jedné konidii byl sledován u vzorků 6, 24, 48 a 72 hodin po inokulaci. Šest hodin po inokulaci se u konidií všech vybraných genotypů rodu *Lactuca* vyskytovalo jen jedno klíčnicí vlákno (Obr. 16). Získané údaje pro vzorky odebírané 6 hodin po inokulaci nejsou pro jejich uniformitu zaznamenány v tabulkách ani grafech. Naopak 24 hodin po inokulaci byly u všech genotypů pozorovány konidie se dvěma klíčnicími vlákny. Nejvíce konidií se dvěma klíčnicími vlákny se vyskytovalo u genotypu *L. sativa* cv. Cobham Green (Obr. 17). 48 hodin po inokulaci se na konidiích u všech vybraných genotypů vyskytovala 3 klíčnicí vlákna (Obr. 18). Výjimku tvořil genotyp *L. saligna* (09-H58-1013), u kterého byly 48 hpi konidie pouze se dvěma klíčnicími vlákny. Konidie se čtyřmi klíčnicími vlákny byly pozorovatelné 72 hpi u všech vybraných genotypů r. *Lactuca* (Obr. 19). Nejvíce konidií se čtyřmi klíčnicími vlákny měl genotyp *L. sativa* cv. UCDM2. Zjištěné údaje jsou uvedeny v tabulkách (Tab. 5, 6, 7) a grafech (Graf 2, 3, 4).

Tab. 5. Počet klíčnicích vláken na konidiích *G. cichoracearum* u vybraných genotypů rodu *Lactuca* 24 hpi

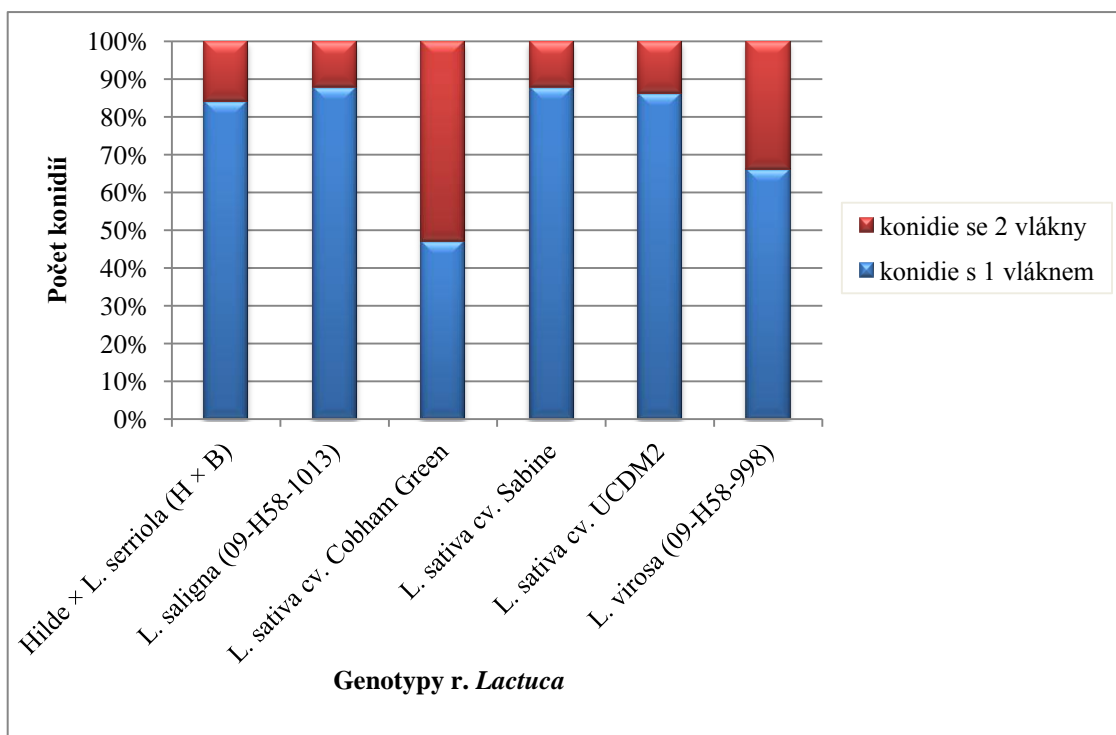
| Genotypy r. <i>Lactuca</i> | počet konidií 24 hpi | |
|------------------------------------|----------------------|-------------|
| | s 1 vláknem | se 2 vlákny |
| Hilde × <i>L. serriola</i> (H × B) | 84 | 16 |
| <i>L. saligna</i> (09-H58-1013) | 88 | 12 |
| <i>L. sativa</i> cv. Cobham Green | 47 | 53 |
| <i>L. sativa</i> cv. Sabine | 88 | 12 |
| <i>L. sativa</i> cv. UCDM2 | 86 | 14 |
| <i>L. virosa</i> (09-H58-998) | 66 | 34 |

Tab. 6. Počet klíčnicích vláken na konidiích *G. cichoracearum* u vybraných genotypů rodu *Lactuca* 48 hpi

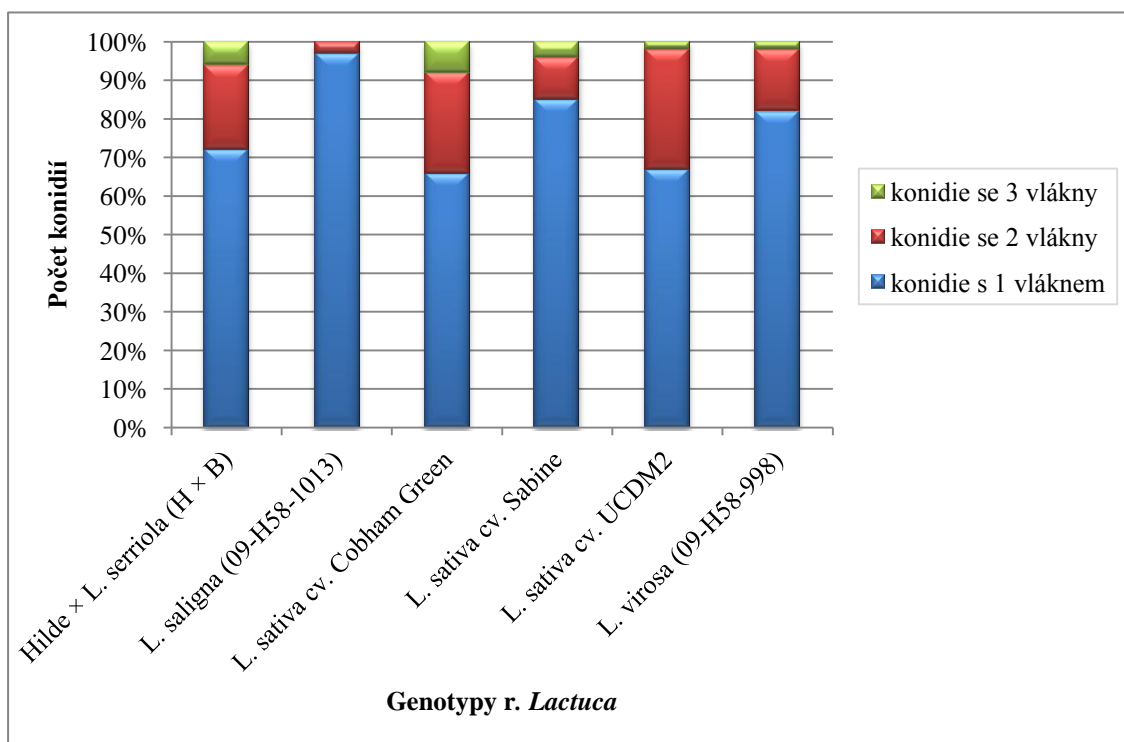
| Genotypy r. <i>Lactuca</i> | počet konidií 48 hpi | | |
|------------------------------------|----------------------|-------------|-------------|
| | s 1 vláknem | se 2 vlákny | se 3 vlákny |
| Hilde × <i>L. serriola</i> (H × B) | 72 | 22 | 6 |
| <i>L. saligna</i> (09-H58-1013) | 97 | 3 | 0 |
| <i>L. sativa</i> cv. Cobham Green | 66 | 26 | 8 |
| <i>L. sativa</i> cv. Sabine | 85 | 11 | 4 |
| <i>L. sativa</i> cv. UCDCM2 | 67 | 31 | 2 |
| <i>L. virosa</i> (09-H58-998) | 82 | 16 | 2 |

Tab. 7. Počet klíčnicích vláken na konidiích *G. cichoracearum* u vybraných genotypů rodu *Lactuca* 72 hpi

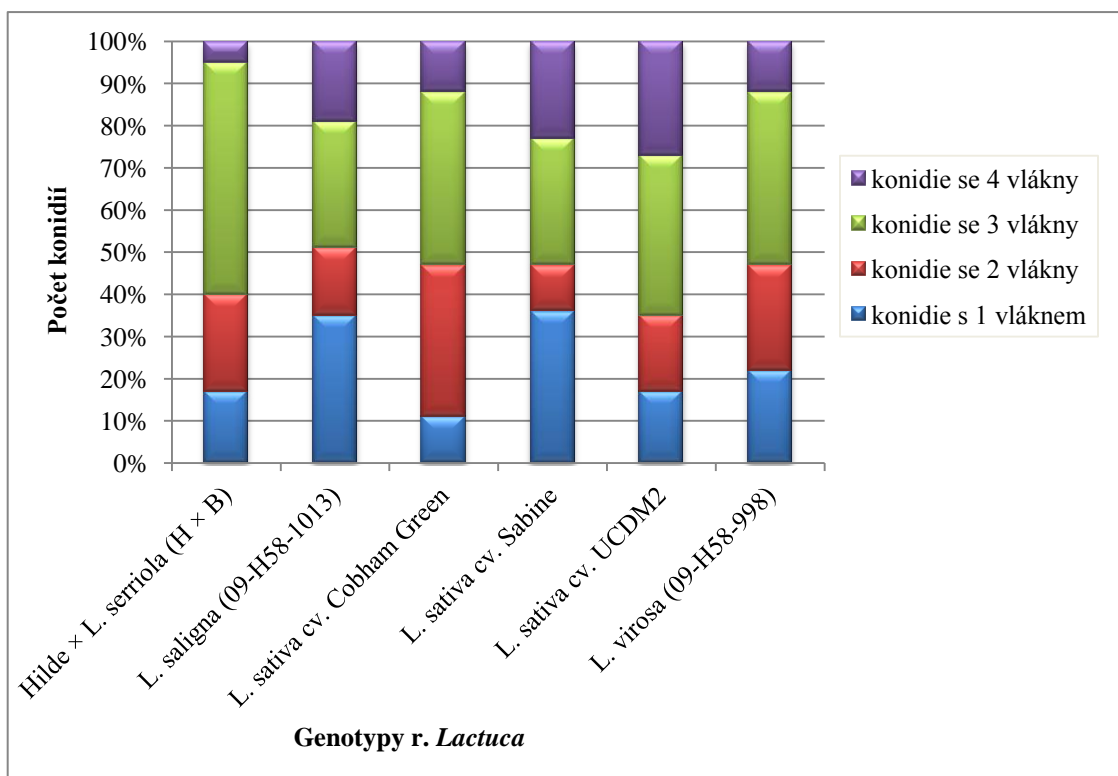
| Genotypy r. <i>Lactuca</i> | počet konidií 72 hpi | | | |
|------------------------------------|----------------------|-------------|-------------|-------------|
| | s 1 vláknem | se 2 vlákny | se 3 vlákny | se 4 vlákny |
| Hilde × <i>L. serriola</i> (H × B) | 17 | 23 | 55 | 5 |
| <i>L. saligna</i> (09-H58-1013) | 35 | 16 | 30 | 19 |
| <i>L. sativa</i> cv. Cobham Green | 11 | 36 | 41 | 12 |
| <i>L. sativa</i> cv. Sabine | 36 | 11 | 30 | 23 |
| <i>L. sativa</i> cv. UCDCM2 | 17 | 18 | 38 | 27 |
| <i>L. virosa</i> (09-H58-998) | 22 | 25 | 41 | 12 |



Graf 2. Počet klíčnicích vláken na konidiích *G. cichoracearum* u vybraných genotypů rodu *Lactuca* 24 hpi



Graf 3. Počet klíčnicích vláken na konidiích *G. cichoracearum* u vybraných genotypů rodu *Lactuca* 48 hpi



Graf 4. Počet klíčících vláken na konidiích *G. cichoraceum* u vybraných genotypů rodu *Lactuca* 72 hpi

5.1.3 Délka klíčních vláken u konidií *G. cichoracearum*

Délka klíčních vláken padlí byla měřena u vzorků 6, 24 a 48 hodin po inokulaci. Šest hodin po inokulaci byly u všech genotypů rodu *Lactuca* pozorovány konidie pouze s jedním klíčním vláknem. Průměrná délka prvního klíčního vlákna 6 hodin po inokulaci se pohybovala v rozmezí 6,85 μm (*L. virosa* (09-H58-998)) – 11,42 μm (*L. sativa* cv. UCDM2) (Tab. 8).

24 hodin po inokulaci se u všech šesti genotypů vyskytovaly konidie se dvěma klíčovými vlákny (Tab. 9). Průměrná délka prvního klíčního vlákna na konidii se u genotypů v tomto časovém intervalu pohybovala v rozmezí 11,86 μm – 17,28 μm . Nejdelší první klíčící vlákna měly konidie u genotypu *L. sativa* cv. Cobham Green a naopak nejkratší klíčící vlákna byla naměřena u konidií na genotypu *L. sativa* cv. UCDM2. Největší délku druhého klíčního vlákna měly konidie u genotypu Hilde \times *L. serriola* (H \times B) a nejkratší u genotypu *L. sativa* cv. UCDM2.

U pěti genotypů se 48 hodin po inokulaci vyskytovaly konidie se třemi klíčovými vlákny. Průměrná délka prvního klíčního vlákna byla v rozmezí 14,34 μm – 30,38 μm . Nejdelší klíčící vlákna měly v tomto případě konidie *G. cichoracearum* u genotypu *L. sativa* cv. Cobham Green a nejkratší u *L. saligna* (09-H58-1013). U druhého klíčního vlákna 48 hpi byly nejvyšší a nejnižší hodnoty naměřeny u konidií na stejných genotypech jako délky prvního klíčního vlákna, tedy u *L. sativa* cv. Cobham Green a *L. saligna* (09-H58-1013). Délka třetího klíčního vlákna byla největší u konidií na genotypu *L. sativa* cv. UCDM2, a to 137,5 μm . Naopak nejkratší klíčící vlákna měly konidie na genotypu *L. sativa* cv. Cobham Green, jejichž průměrná délka byla 92,86 μm . Nejpomalejší vývoj *G. cichoracearum* byl pozorován u genotypu *L. saligna* (09-H58-1013), u kterého byly i 48 hodin po inokulaci konidie pouze se dvěma klíčovými vlákny. Průměrné délky klíčních vláken v jednotlivých časových intervalech jsou vyjádřeny v tabulkách (Tab. 8, 9, 10) a znázorněny v grafu (Graf 5).

Tab. 8. Délka klíčních vláken (μm) *G. cichoracearum* na vybraných genotypech rodu *Lactuca* 6 hpi

| Genotypy r. <i>Lactuca</i> | 1. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ |
|--|--|
| Hilde \times <i>L. serriola</i> (H \times B) | 7,5 ^{ab*} \pm 2,17 |
| <i>L. saligna</i> (09-H58-1013) | 8,91 ^c \pm 3,84 |
| <i>L. sativa</i> cv. Cobham Green | 7,43 ^{ab} \pm 3,07 |
| <i>L. sativa</i> cv. Sabine | 8,5 ^{bc} \pm 4,07 |
| <i>L. sativa</i> cv. UCDM2 | 11,42 ^d \pm 4,63 |
| <i>L. virosa</i> (09-H58-998) | 6,85 ^a \pm 2,97 |
| F | 21,31 |
| df | 5 |
| n | 600 |
| P | 1 |

*Bonferroni (With Control) Multiple-Comparison Test (rozdílná písmena poukazují na odlišnosti mezi jednotlivými soubory dat)

Tab. 9. Délka klíčních vláken (μm) *G. cichoracearum* na vybraných genotypech rodu *Lactuca* 24 hpi

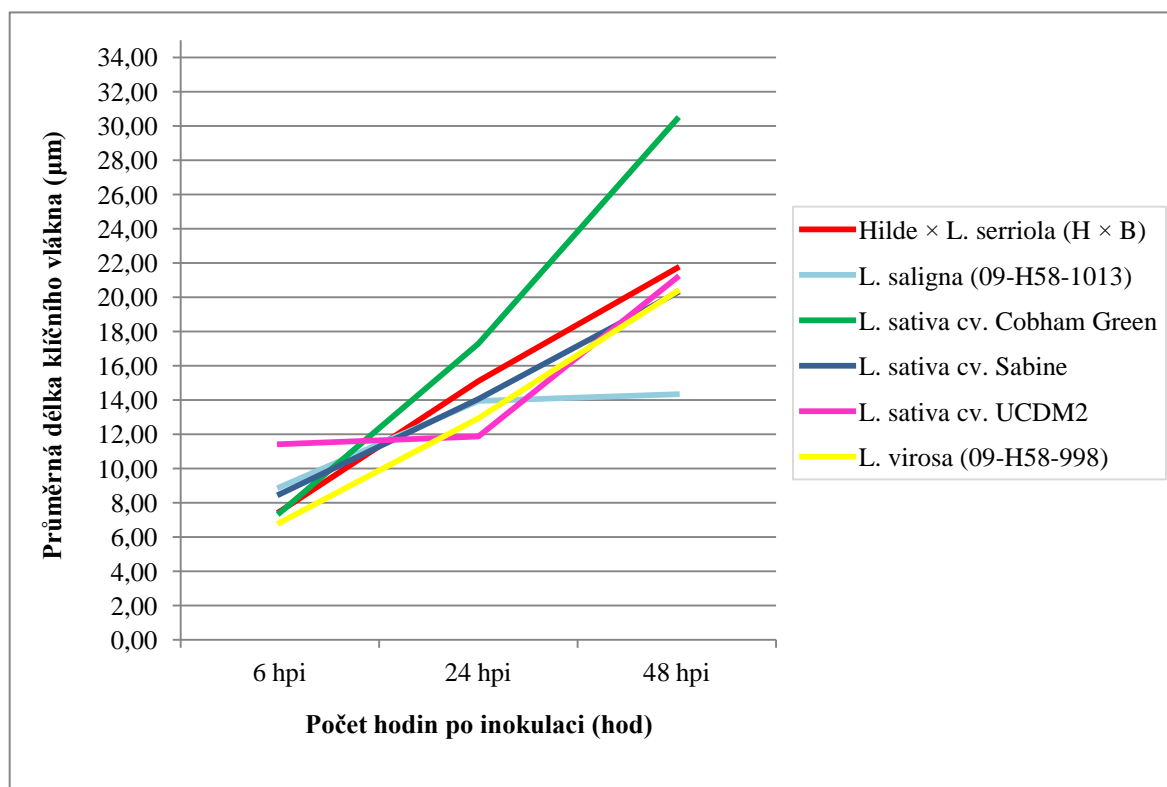
| Genotypy r. <i>Lactuca</i> | 1. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ | 2. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ |
|--|--|--|
| Hilde \times <i>L. serriola</i> (H \times B) | 15,1 ^{c*} \pm 5,66 | 15,63 ^b \pm 5,83 |
| <i>L. saligna</i> (09-H58-1013) | 13,9 ^{bc} \pm 4,6 | 10,31 ^{ab} \pm 5,55 |
| <i>L. sativa</i> cv. Cobham Green | 17,28 ^d \pm 5,16 | 12,9 ^{ab} \pm 6,02 |
| <i>L. sativa</i> cv. Sabine | 14,05 ^{bc} \pm 4,49 | 13,02 ^{ab} \pm 6,38 |
| <i>L. sativa</i> cv. UCDM2 | 11,86 ^a \pm 4,83 | 8,84 ^a \pm 5,27 |
| <i>L. virosa</i> (09-H58-998) | 12,94 ^{ab} \pm 3,94 | 11,03 ^{ab} \pm 4,61 |
| F | 14,90 | 2,85 |
| df | 5 | 5 |
| n | 600 | 141 |
| P | 1 | 0,829343 |

*Bonferroni (With Control) Multiple-Comparison Test (rozdílná písmena poukazují na odlišnosti mezi jednotlivými soubory dat)

Tab. 10. Délka klíčních vláken (μm) *G. cichoracearum* na vybraných genotypech rodu *Lactuca* 48 hpi

| Genotypy r. <i>Lactuca</i> | 1. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ | 2. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ | 3. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ |
|--|--|--|--|
| Hilde \times <i>L. serriola</i> (H \times B) | 21,7 ^{bc*} \pm 16,71 | 44,88 ^{ab} \pm 27,39 | 93,5 \pm 38,03 |
| <i>L. saligna</i> (09-H58-1013) | 14,34 ^a \pm 4,03 | 16,67 ^{ab} \pm 1,18 | |
| <i>L. sativa</i> cv. Cobham Green | 30,38 ^d \pm 28,39 | 82,8 ^c \pm 37,35 | 92,86 \pm 34,52 |
| <i>L. sativa</i> cv. Sabine | 20,25 ^{ab} \pm 17,06 | 64,77 ^{bc} \pm 45,36 | 135,63 \pm 43,92 |
| <i>L. sativa</i> cv. UCDM2 | 21,13 ^{bc} \pm 17,51 | 28,47 ^{ab} \pm 23,81 | 137,5 \pm 2,5 |
| <i>L. virosa</i> (09-H58-998) | 20,33 ^{ab} \pm 16,04 | 46,88 ^{ab} \pm 24,28 | 121,25 \pm 6,25 |
| F | 8,08 | 9,60 | 1,25 |
| df | 5 | 5 | 4 |
| n | 600 | 107 | 20 |
| P | 0,999701 | 0,999936 | 0,297649 |

*Bonferroni (With Control) Multiple-Comparison Test (rozdílná písmena poukazují na odlišnosti mezi jednotlivými soubory dat)



Graf 5. Průměrná délka klíčního vlákna *G. cichoracearum* na vybraných genotypech rodu *Lactuca* 6, 24 a 48 hpi

5.1.4 Sporulace

Intenzita sporulace byla sledována u *G. cichoracearum* 168 hpi na všech vybraných genotypech rodu *Lactuca*. Zjištěné údaje byly vyhodnoceny semikvantitativní metodou (Tab. 11). Průměrný počet konidioforů byl nejvyšší u genotypů *L. sativa* cv. Sabine (Obr. 20) a *L. sativa* cv. UCDM2, a to více než 10^3 . U zbylých genotypů byly průměrné hodnoty intenzity sporulace 10^2 - 10^3 .

Tab. 11. Intenzita sporulace (počet konidioforů) *G. cichracearum* na vybraných genotypech rodu *Lactuca* 168 hpi vyjádřená semikvantitativní metodou

| Genotypy r. <i>Lactuca</i> | Sporulace 168 hpi | | |
|------------------------------------|-------------------|-----------------|----------|
| | Průměr | Min | Max |
| Hilde × <i>L. serriola</i> (H × B) | 10^2 - 10^3 | $< 10^1$ | $> 10^3$ |
| <i>L. saligna</i> (09-H58-1013) | 10^2 - 10^3 | $< 10^1$ | $> 10^3$ |
| <i>L. sativa</i> cv. Cobham Green | 10^2 - 10^3 | $< 10^1$ | $> 10^3$ |
| <i>L. sativa</i> cv. Sabine | $> 10^3$ | 10^2 - 10^3 | $> 10^3$ |
| <i>L. sativa</i> cv. UCDM2 | $> 10^3$ | 10^2 - 10^3 | $> 10^3$ |
| <i>L. virosa</i> (09-H58-998) | 10^2 - 10^3 | 10^2 - 10^3 | $> 10^3$ |

5.1.5 Nekrotická reakce

U vybraných genotypů rodu *Lactuca* byla v časovém intervalu 72 a 168 hodin po inokulaci sledována nekrotická (hypersenzitivní) reakce (Tab. 12). Počet nekrotických buněk, které vznikly jako odezva po průniku patogenu do epidermálních buněk hostitelských genotypů, je vyjádřen semikvantitativní metodou. Z níže uvedených výsledků je patrné, že s rostoucí dobou po inokulaci se zvyšovala i intenzita nekrotické reakce. Největší počet nekrotických buněk byl 168 hpi pozorován u genotypu *L. virosa* (09-H58-998), a to $> 10^3$ (Obr. 21).

Tab. 12. Počet nekrotických buněk (semikvantitativní metoda) na vybraných genotypech rodu *Lactuca* 72 hpi

| Genotypy r. <i>Lactuca</i> | 72 hpi | | |
|------------------------------------|-------------|-------------|-------------|
| | Průměr | Min | Max |
| Hilde × <i>L. serriola</i> (H × B) | 10^1-10^2 | $< 10^1$ | 10^2-10^3 |
| <i>L. saligna</i> (09-H58-1013) | $< 10^1$ | $< 10^1$ | 10^1-10^2 |
| <i>L. sativa</i> cv. Cobham Green | $< 10^1$ | $< 10^1$ | 10^1-10^2 |
| <i>L. sativa</i> cv. Sabine | $< 10^1$ | $< 10^1$ | 10^1-10^2 |
| <i>L. sativa</i> cv. UCDM2 | $< 10^1$ | $< 10^1$ | 10^1-10^2 |
| <i>L. virosa</i> (09-H58-998) | 10^2-10^3 | 10^1-10^2 | $> 10^3$ |

Tab. 13. Počet nekrotických buněk (semikvantitativní metoda) na vybraných genotypech rodu *Lactuca* 168 hpi

| Genotypy r. <i>Lactuca</i> | 168 hpi | | |
|------------------------------------|-------------|-------------|-------------|
| | Průměr | Min | Max |
| Hilde × <i>L. serriola</i> (H × B) | 10^2-10^3 | 10^1-10^2 | $> 10^3$ |
| <i>L. saligna</i> (09-H58-1013) | 10^2-10^3 | 10^1-10^2 | 10^2-10^3 |
| <i>L. sativa</i> cv. Cobham Green | 10^1-10^2 | 10^1-10^2 | 10^2-10^3 |
| <i>L. sativa</i> cv. Sabine | 10^2-10^3 | 10^1-10^2 | 10^2-10^3 |
| <i>L. sativa</i> cv. UCDM2 | 10^2-10^3 | 10^1-10^2 | 10^2-10^3 |
| <i>L. virosa</i> (09-H58-998) | $> 10^3$ | 10^2-10^3 | $> 10^3$ |

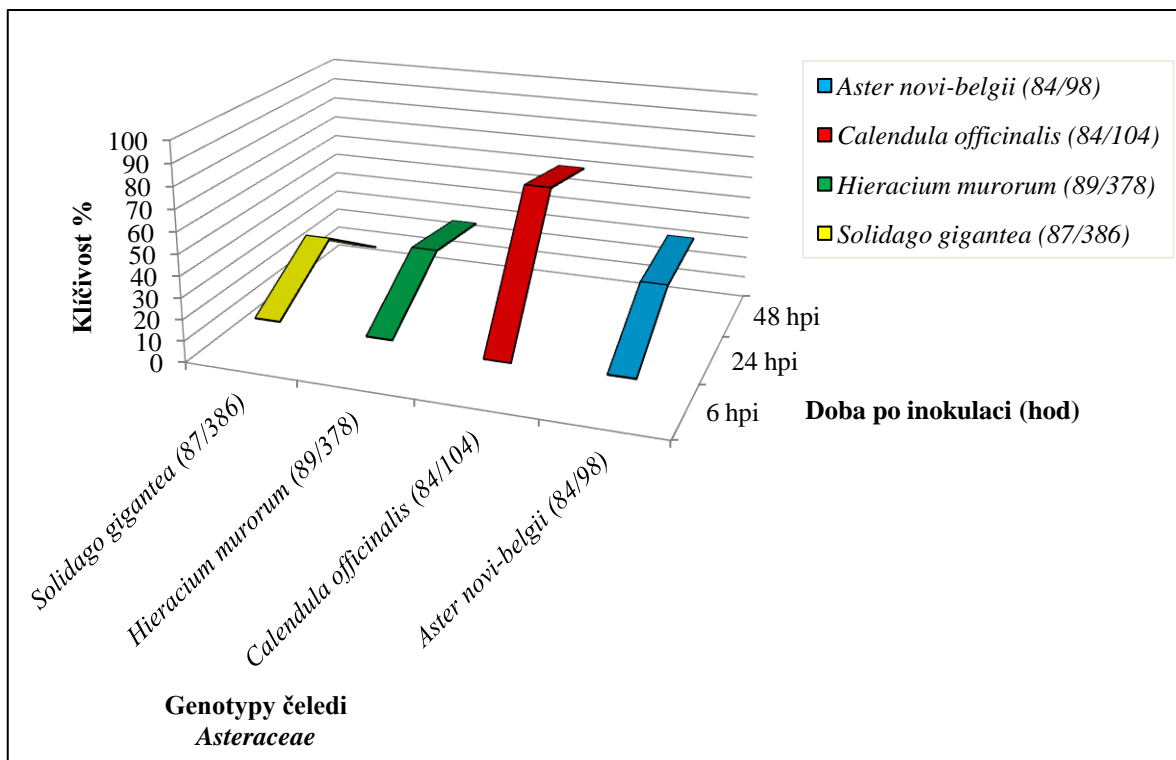
5.2 Mikroskopické sledování vývoje patogenu *G. cichoracearum* na vybraných genotypech čeledi *Asteraceae*

5.2.1 Klíčivost konidií *G. cichoracearum* u vybraných genotypů čeledi *Asteraceae*

U vybraných zástupců čeledi *Asteraceae* bylo 6 hodin po inokulaci pozorováno největší procento klíčivosti konidií (13 %) na genotypu *Solidago gigantea* (87/386). Naopak nejméně v tomto časovém intervalu klíčily konidie (10 %) na listových discích *Calendula officinalis* (84/104). 24 hodin po inokulaci byl u všech 4 genotypů zaznamenán nárůst klíčivosti konidií, přičemž nejvyšších hodnot dosáhly konidie na genotypu *Calendula officinalis* (84/104), a to téměř 71 %. Procento klíčivosti konidií na zbylých genotypech nedosáhlo 35 %. 48 hodin po inokulaci se procento klíčivosti konidií *G. cichoracearum* snížilo téměř u všech genotypů. Výjimku tvořil genotyp *Aster novi-belgii* s téměř 36 % naklíčených konidií. Zjištěné údaje jsou zaznamenány v tabulce (Tab. 14) a grafu (Graf 6.).

Tab. 14. Klíčivost (%) konidií *G. cichoracearum* na vybraných genotypech čeledi *Asteraceae* 6, 24 a 48 hodin po inokulaci.

| Genotypy čeledi <i>Asteraceae</i> | % klíčivosti | | |
|---------------------------------------|---------------------------|----------------------------|----------------------------|
| | 6 hpi $\bar{x} \pm SD$ | 24 hpi $\bar{x} \pm SD$ | 48 hpi $\bar{x} \pm SD$ |
| <i>Aster novi-belgii</i> (84/98) | 11,20 ± 7,4 | 32,24 ± 16,57 | 35,83 ± 14,88 |
| <i>Calendula officinalis</i> (84/104) | 9,91 ± 4,96 | 70,69 ± 32,15 | 64,26 ± 27,4 |
| <i>Hieracium murorum</i> (89/378) | 12,36 ± 3,1 | 34,81 ± 15,02 | 30,59 ± 1,71 |
| <i>Solidago gigantea</i> (87/386) | 13,25 ± 4,32 | 34,23 ± 12,43 | 11,84 ± 4,87 |



Graf 6. Klíčivost (%) konidií *G. cichoracearum* na vybraných genotypech čeledi *Asteraceae* 6, 24 a 48 hodin po inokulaci.

5.2.2 Počet klíčních vláken na konidii

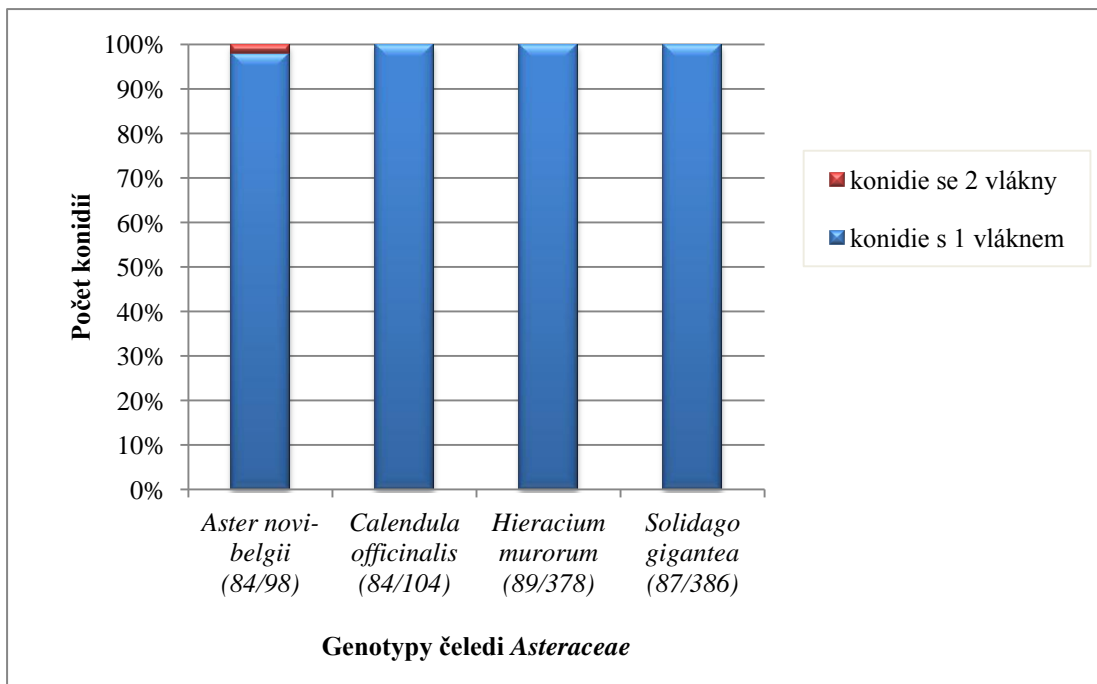
U vybraných genotypů čeledi *Asteraceae* byl zjišťován počet klíčních vláken na jedné konidii v časových intervalech 6, 24, 48 a 72 hodin po inokulaci. 6 a 24 hodin po inokulaci byly u všech vybraných genotypů konidie *G. cichoracearum* pouze s jedním klíčním vláknem. Získané údaje po 6 a 24 hpi nejsou pro svou uniformitu zaznamenány v tabulkách ani grafech. 48 hodin po inokulaci se vyskytovaly konidie se dvěma klíčními vlákny pouze u genotypu *Aster novi-belgii* (84/98). U téhož genotypu byla 72 hpi konidie se třemi klíčními vlákny. U ostatních genotypů se ve všech časových intervalech vyskytovaly konidie pouze s jedním klíčním vláknem. Na základě těchto výsledků můžeme stanovit, že vývoj *G. cichoracearum* na vybraných zástupcích čeledi *Asteraceae* byl velmi omezený. Počet klíčních vláken na konidiích *G. cichoracearum* 48 a 72 hpi je zaznamenán v tabulkách (Tab. 15, 16) a grafech (Graf 7, 8).

Tab. 15. Počet klíčních vláken na konidiích *G. cichoracearum* u vybraných genotypů čeledi *Asteraceae* 48 hpi

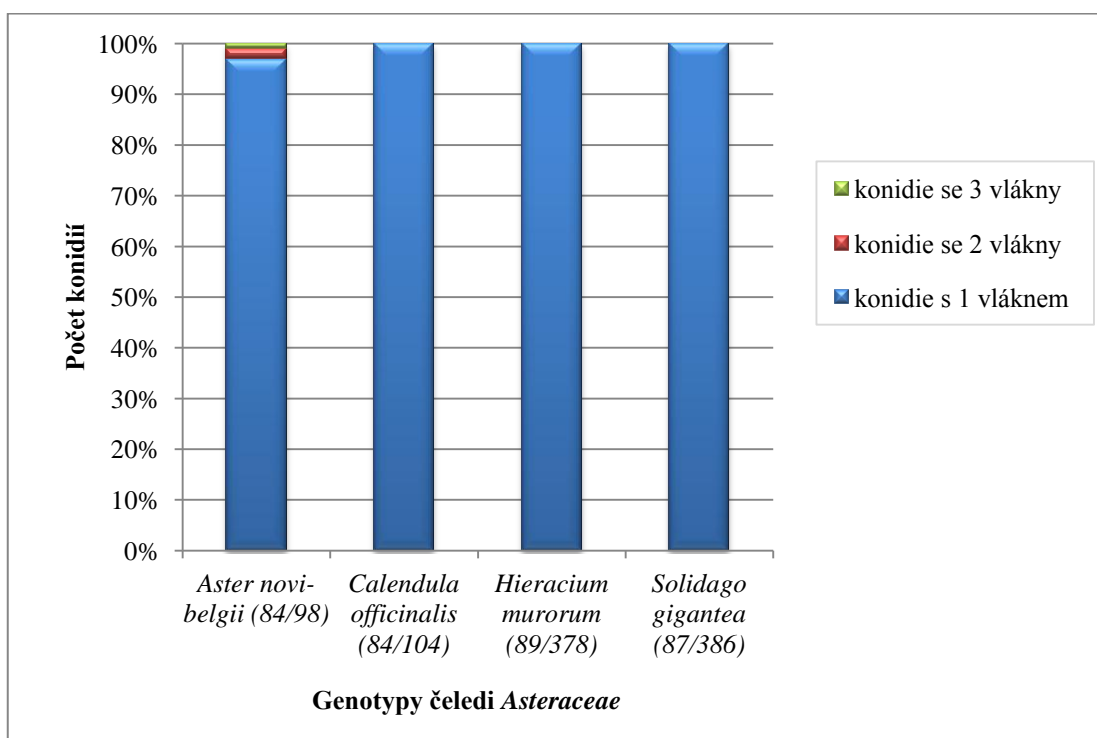
| Genotypy čeledi <i>Asteraceae</i> | počet konidií 48 hpi | |
|---------------------------------------|----------------------|-------------|
| | s 1 vláknem | se 2 vlákny |
| <i>Aster novi-belgii</i> (84/98) | 99 | 1 |
| <i>Calendula officinalis</i> (84/104) | 100 | 0 |
| <i>Hieracium murorum</i> (89/378) | 100 | 0 |
| <i>Solidago gigantea</i> (87/386) | 100 | 0 |

Tab. 16. Počet klíčních vláken na konidiích *G. cichoracearum* u vybraných genotypů čeledi *Asteraceae* 72 hpi

| Genotypy čeledi <i>Asteraceae</i> | počet konidií 72 hpi | | |
|---------------------------------------|----------------------|-------------|-------------|
| | s 1 vláknem | se 2 vlákny | se 3 vlákny |
| <i>Aster novi-belgii</i> (84/98) | 97 | 2 | 1 |
| <i>Calendula officinalis</i> (84/104) | 100 | 0 | 0 |
| <i>Hieracium murorum</i> (89/378) | 100 | 0 | 0 |
| <i>Solidago gigantea</i> (87/386) | 100 | 0 | 0 |



Graf 7. Počet klíčních vláken na konidiích *G. cichoracearum* u vybraných genotypů čeledi *Asteraceae* 48 hpi



Graf 8. Počet klíčních vláken na konidiích *G. cichoracearum* u vybraných genotypů čeledi *Asteraceae* 72 hpi

5.2.3 Délka klíčních vláken na konidiích *G. cichoracearum*

Délka klíčního vlákna *G. cichoracearum* byla u vybraných genotypů čeledi *Asteraceae* měřena 6, 24 a 48 hodin po inokulaci. U všech vybraných genotypů se na konidiích vyskytovalo pouze jedno klíčící vlákno. Průměrná délka prvního klíčícího vlákna 6 hodin po inokulaci se pohybovala v rozmezí 5,18 μm – 6,44 μm (Tab. 17). Nejdelší klíčící vlákno měly konidie *G. cichoracearum* u genotypu *Hieracium murorum* (89/378) a nejkratší u genotypu *Solidago gigantea* (87/386). 24 hodin po inokulaci měly největší délku (14,19 μm) klíčící vlákna na konidiích u genotypu *Calendula officinalis* (84/104) a nejkratší (11,6 μm) byla klíčící vlákna u *Hieracium murorum* (89/378) (Tab. 18). Na genotypu *Hieracium murorum* (89/378) byly nejkratší (11,54 μm) klíčící vlákna konidií i 48 hodin po inokulaci, naopak na *Aster novi-belgii* (84/98) konidie měly vlákna nejdelší, a to 15,9 μm (Tab. 19). Údaje jsou zaznamenány v grafech (Graf 9).

Tab. 17. Délka klíčních vláken (μm) *G. cichoracearum* na vybraných genotypech čeledi *Asteraceae* 6 hpi

| Genotypy čeledi <i>Asteraceae</i> | 1. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ |
|---------------------------------------|--|
| <i>Aster novi-belgii</i> (84/98) | 6,15 ^{ab*} \pm 3,14 |
| <i>Calendula officinalis</i> (84/104) | 5,45 ^{ab} \pm 2,09 |
| <i>Hieracium murorum</i> (89/378) | 6,44 ^b \pm 2,82 |
| <i>Solidago gigantea</i> (87/386) | 5,18 ^a \pm 2,15 |
| F | 5,13 |
| df | 3 |
| n | 400 |
| P | 0,921215 |

*Bonferroni (With Control) Multiple-Comparison Test (rozdílná písmena poukazují na odlišnosti mezi jednotlivými soubory dat)

Tab. 18. Délka klíčních vláken (μm) *G. cichoracearum* na vybraných genotypech čeledi *Asteraceae* 24 hpi

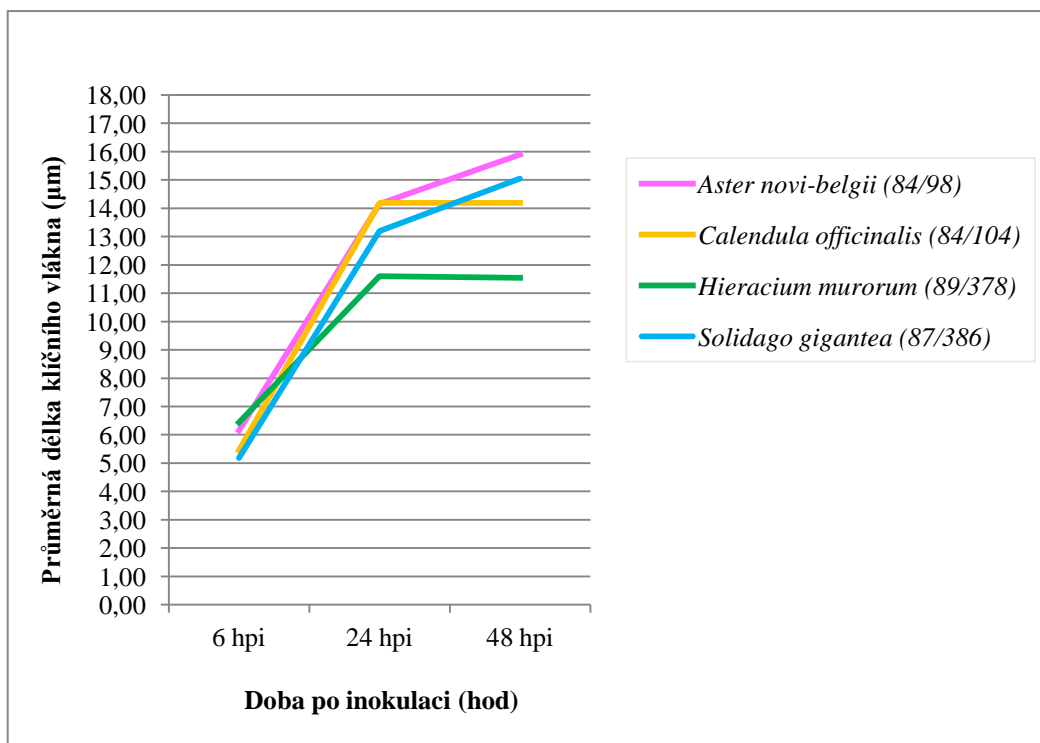
| Genotypy čeledi <i>Asteraceae</i> | 1. klíční vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ |
|---------------------------------------|---|
| <i>Aster novi-belgii</i> (84/98) | 14,16 ^{b*} \pm 4,07 |
| <i>Calendula officinalis</i> (84/104) | 14,19 ^b \pm 3,27 |
| <i>Hieracium murorum</i> (89/378) | 11,6 ^a \pm 4,39 |
| <i>Solidago gigantea</i> (87/386) | 13,19 ^b \pm 4,07 |
| F | 9,27 |
| df | 3 |
| n | 400 |
| P | 0,996648 |

*Bonferroni (With Control) Multiple-Comparison Test (rozdílná písmena poukazují na odlišnosti mezi jednotlivými soubory dat)

Tab. 19. Délka klíčních vláken (μm) *G. cichoracearum* na vybraných genotypech čeledi *Asteraceae* 48 hpi

| Genotypy čeledi <i>Asteraceae</i> | 1. klíční vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ |
|---------------------------------------|---|
| <i>Aster novi-belgii</i> (84/98) | 15,9 ^{c*} \pm 4,09 |
| <i>Calendula officinalis</i> (84/104) | 14,19 ^b \pm 3,9 |
| <i>Hieracium murorum</i> (89/378) | 11,54 ^a \pm 5,02 |
| <i>Solidago gigantea</i> (87/386) | 15,05 ^{bc} \pm 4,31 |
| F | 18,66 |
| df | 3 |
| n | 400 |
| P | 0,999999 |

*Bonferroni (With Control) Multiple-Comparison Test (rozdílná písmena poukazují na odlišnosti mezi jednotlivými soubory dat)



Graf 9. Průměrná délka (μm) klíčného vlákna *G. cichoracearum* na vybraných genotypech čeledi *Asteraceae* 6, 24 a 48 hpi

5.2.4 Sporulace

U vybraných genotypů čeledi *Asteraceae* byla rovněž 168 hodin po inokulaci sledována intenzita sporulace *G. cichoracearum* (Tab. 20). Nejvyšších hodnot bylo dosaženo na genotypu *Aster novi-belgii* (84/98), kde průměrný počet konidioforů dosahoval hodnot $> 10^1$. U ostatních genotypů nedošlo vzhledem k omezenému vývoji k žádné tvorbě konidioforů.

Tab. 20. Intenzita sporulace (počet konidioforů) *G. cichoracearum* na vybraných genotypech čeledi *Asteraceae* (semikvantitativní metoda)

| Genotypy čeledi <i>Asteraceae</i> | Sporulace 168 hpi | | |
|-----------------------------------|-------------------|-----|----------|
| | Průměr | Min | Max |
| <i>Aster novi-belgii</i> | 0 | 0 | $< 10^1$ |
| <i>Calendula officinalis</i> | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hieracium murorum</i> | 0 | 0 | 0 |
| <i>Solidago gigantea</i> | 0 | 0 | $< 10^1$ |

5.2.5 Nekrotická reakce

U genotypů čeledi *Asteraceae* byla 72 a 168 hodin po inokulaci sledována intenzita nekrotické (hypersenzitivní) reakce buněk. U všech uvedených genotypů byl 72 hpi počet nekrotických buněk $< 10^1$. 168 hpi byl průměrný počet nekrotických buněk taktéž $< 10^1$ a maximálních hodnot ($10^1 - 10^2$) dosahovaly buňky u genotypů *Aster novi-belgii* (84/98) a *Solidago gigantea* (87/386). Získané údaje jsou vyjádřeny semikvantitativní metodou a zaznamenány v tabulkách (Tab. 21 a 22).

Tab. 21. Počet nekrotických buněk (semikvantitativní metoda) na vybraných genotypech čeledi *Asteraceae* 72 hpi

| Genotypy čeledi <i>Asteraceae</i> | 72 hpi | | |
|---------------------------------------|----------|----------|----------|
| | Průměr | Min | Max |
| <i>Aster novi-belgii</i> (84/98) | $< 10^1$ | $< 10^1$ | $< 10^1$ |
| <i>Calendula officinalis</i> (84/104) | $< 10^1$ | $< 10^1$ | $< 10^1$ |
| <i>Hieracium murorum</i> (89/378) | $< 10^1$ | $< 10^1$ | $< 10^1$ |
| <i>Solidago gigantea</i> (87/386) | $< 10^1$ | $< 10^1$ | $< 10^1$ |

Tab. 22. Počet nekrotických buněk (semikvantitativní metoda) na vybraných genotypech čeledi *Asteraceae* 168 hpi

| Genotypy čeledi <i>Asteraceae</i> | 168 hpi | | |
|---------------------------------------|----------|----------|---------------|
| | Průměr | Min | Max |
| <i>Aster novi-belgii</i> (84/98) | $< 10^1$ | $< 10^1$ | $10^1 - 10^2$ |
| <i>Calendula officinalis</i> (84/104) | $< 10^1$ | $< 10^1$ | $< 10^1$ |
| <i>Hieracium murorum</i> (89/378) | $< 10^1$ | $< 10^1$ | $< 10^1$ |
| <i>Solidago gigantea</i> (87/386) | $< 10^1$ | $< 10^1$ | $10^1 - 10^2$ |

5.3 Vývoj *G. cichoracearum* ve vybraných fenologických fázích genotypu *L. serriola* (LSE/57/15)

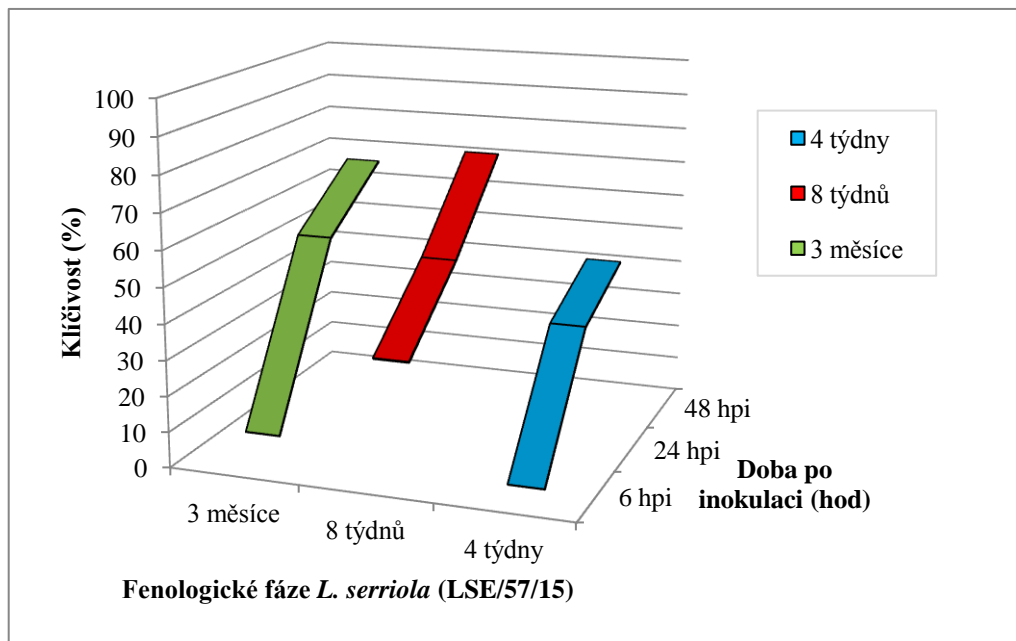
Vývoj padlí *G. cichoracearum* byl sledován v jednotlivých fenologických fázích rostlin *Lactuca serriola*. Pro tento experiment byly vybrány rostliny univerzálně náchylného genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 4 a 8 týdnů a 3 měsíců.

5.3.1 Klíčivost

Procento klíčivosti konidií *G. cichoracearum* bylo měřeno na genotypech ve vybraných fenologických fázích 6, 24 a 48 hodin po inokulaci (Tab. 23). Šest hodin po inokulaci bylo největší procento klíčivosti (31 %) zaznamenáno u konidií na genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 8 týdnů. Naopak na genotypu ve fenologické fázi 4 týdnů neklíčily konidie *G. cichoracearum* vůbec. 24 hodin po inokulaci došlo k nárůstu klíčivosti konidií u genotypů ve všech fenologických fázích. V tomto časovém intervalu klíčily konidie nejvíce (52 %) u genotypu ve stáří 3 měsíců. Největší procento klíčivosti (66 %) bylo 48 hpi zaznamenáno u genotypu ve stáří 8 týdnů. Z níže uvedených výsledků je patrný postupný nárůst klíčivosti konidií, podle čehož lze posoudit závislost vývoje patogenu na uplynulé době po inokulaci (Graf 10).

Tab. 23. Klíčivost (%) konidií *G. cichoracearum* na genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 6, 24 a 48 hpi

| Fenologické fáze <i>L. serriola</i> (LSE/57/15) | % klíčivosti | | |
|--|---------------------------|----------------------------|----------------------------|
| | 6 hpi $\bar{x} \pm SD$ | 24 hpi $\bar{x} \pm SD$ | 48 hpi $\bar{x} \pm SD$ |
| 4 týdny | 0 | 33,60 ± 6,51 | 42,86 ± 8,06 |
| 8 týdnů | 30,59 ± 9,6 | 49,07 ± 4,27 | 72,25 ± 31,5 |
| 3 měsíce | 5,51 ± 2,31 | 52,46 ± 21,33 | 67,55 ± 12,67 |



Graf 10. Klíčivost (%) konidií *G. cichoracearum* na genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 6, 24 a 48 hpi

5.3.2 Počet klíčnicích vláken na konidiích *G. cichoracearum*

U genotypů *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích byl sledován počet klíčnicích vláken na konidiích *G. cichoracearum* 6, 24, 48 a 72 hpi. Šest hodin po inokulaci se u genotypů ve všech fenologických fázích vyskytovaly konidie pouze s jedním klíčnicím vláknem. 24 hodin po inokulaci se vyskytovaly konidie se dvěma klíčnicími vlákny a to u genotypů ve stáří 8 týdnů a 3 měsíců. Konidie se třemi klíčnicími vlákny byly 48 hodin po inokulaci pozorovatelné u genotypů *L. serriola* (LSE/57/15) ve všech fenofázích (Obr. 22). U genotypů ve stáří 8 týdnů a 3 měsíců se 72 hpi vyskytovaly konidie se 4 klíčnicími vlákny. Uvedené údaje jsou zaznamenány v tabulkách (Tab. 24, 25, 26) a grafech (Graf 11, 12, 13).

Tab. 24. Počet klíčnicích vláken na konidiích *G. cichoracearum* u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 24 hpi

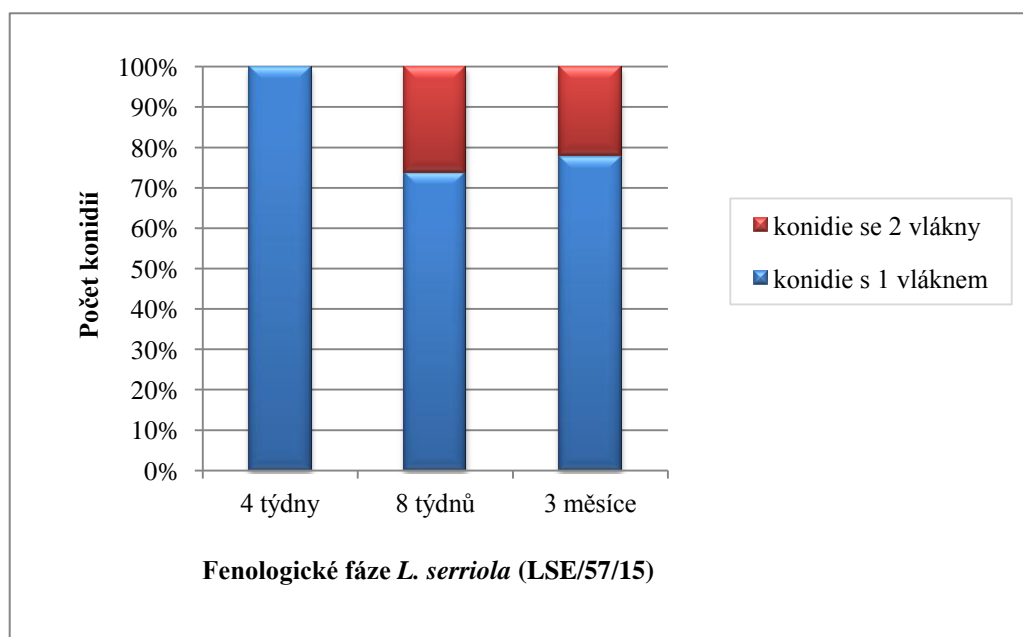
| Fenologické fáze <i>L. serriola</i> (LSE/57/15) | počet konidií 24 hpi | |
|--|----------------------|-------------|
| | s 1 vláknem | se 2 vlákny |
| 4 týdny | 100 | 0 |
| 8 týdnů | 74 | 26 |
| 3 měsíce | 78 | 22 |

Tab. 25. Počet klíčnicích vláken na konidiích *G. cichoracearum* u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 48 hpi

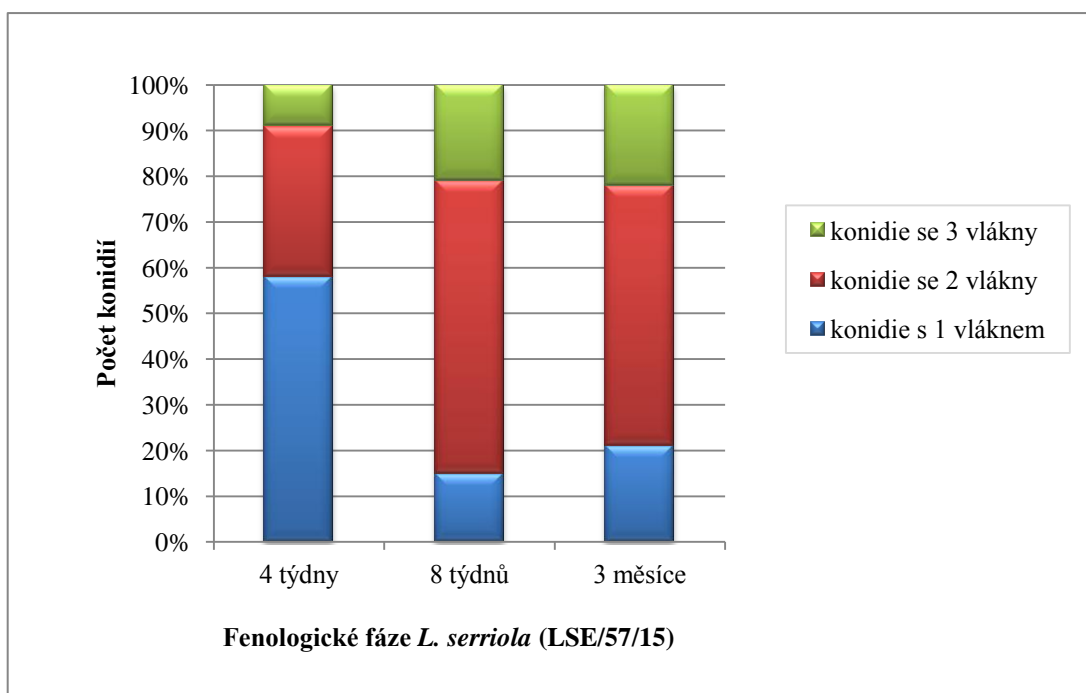
| Fenologické fáze <i>L. serriola</i> (LSE/57/15) | počet konidií 48 hpi | | |
|--|----------------------|-------------|-------------|
| | s 1 vláknem | se 2 vlákny | se 3 vlákny |
| 4 týdny | 58 | 33 | 9 |
| 8 týdnů | 15 | 64 | 21 |
| 3 měsíce | 21 | 57 | 22 |

Tab. 26. Počet klíčních vláken na konidiích *G. cichoracearum* u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 72 hpi

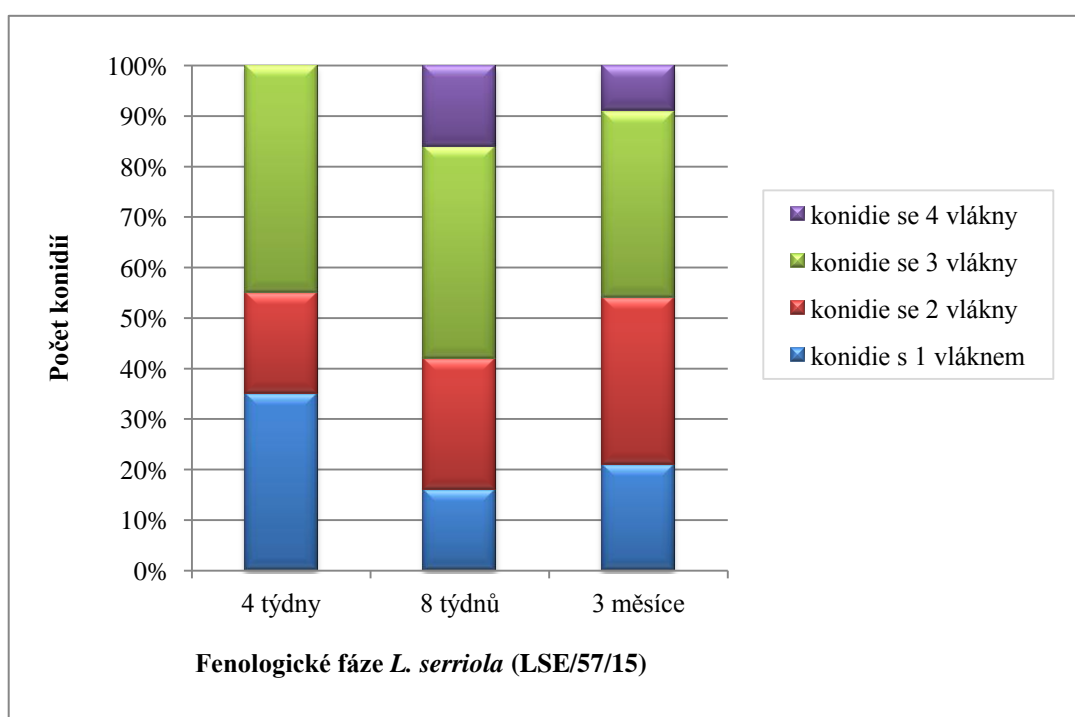
| Fenologické fáze <i>L. serriola</i> (LSE/57/15) | počet konidií 72 hpi | | | |
|--|----------------------|-------------|-------------|-------------|
| | s 1 vláknem | se 2 vlákny | se 3 vlákny | se 4 vlákny |
| 4 týdny | 35 | 20 | 45 | 0 |
| 8 týdnů | 16 | 26 | 42 | 16 |
| 3 měsíce | 21 | 33 | 37 | 9 |



Graf 11. Počet klíčních vláken na konidiích *G. cichoracearum* u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 24 hpi



Graf 12. Počet klíčnicích vláken na konidiích *G. cichoracearum* u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 48 hpi



Graf 13. Počet klíčnicích vláken na konidiích *G. cichoracearum* u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 72 hpi

5.3.3 Délka klíčnicích vláken konidií *G. cichoracearum*

Délka klíčnicích vláken u konidií *G. cichoracearum* byla měřena na genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) 6, 24 a 48 hodin po inokulaci. Šest hodin po inokulaci konidie *G. cichoracearum* na genotypech ve stáří 4 týdnů neklíčily vůbec. Průměrná délka konidií u *L. serriola* (LSE/57/15) (stáří 8 týdnů) byla 8,05 μm , tudíž klíčnicí vlákna konidií u tohoto genotypu dosahovaly největších délek. Na genotypu ve fenologické fázi 3 měsíce byla průměrná délka klíčnicích vláken 6,98 μm (Tab. 27).

24 hodin po inokulaci se u genotypů *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 8 týdnů a 3 měsíců vyskytovaly konidie se dvěma klíčnicími vlákny. U genotypu ve stáří 4 týdnů byly konidie pouze s jedním klíčnicím vláknem. Klíčnicí vlákna na tomto genotypu měla největší průměrnou délku, a to 14,36 μm . Ve zbylých fenofázích byly průměrné délky prvních klíčnicích vláken na konidiích 14,25 μm (8 týdnů) a 12,25 (3 měsíce). Největší průměrnou délku druhých klíčnicích vláken měly 24 hpi konidie na genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve fenofázi 8 týdnů (Tab. 28).

Ve všech fenologických fázích genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) se 48 hodin po inokulaci vyskytovaly konidie se třemi klíčnicími vlákny (Tab. 29). Průměrná délka prvního klíčnicího vlákna se pohybovala v rozmezí 28,90 μm – 53,03 μm . Přičemž největších délek bylo dosaženo na genotypu ve stáří 8 týdnů a nejkratší vlákna měly konidie u genotypu ve stáří 4 týdnů. U druhého klíčnicího vlákna byly nejnižší (43,86 μm) a nejvyšší (47,25 μm) hodnoty naměřeny na stejných genotypech jako délka prvního klíčnicího vlákna. Opačná situace nastala 48 hodin po inokulaci, kdy průměrná délka třetího klíčnicího vlákna byla největší (90,56 μm) u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 4 týdnů. Nejkratší třetí klíčnicí vlákna byly u genotypu ve fenofázi 3 měsíců.

Nejrychlejší rozvoj mělo padlí *G. cichoracearum* na genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 8 týdnů. Nejpomaleji probíhal vývoj na genotypu ve stáří 4 týdnů (Graf 14).

Tab. 27. Délka klíčních vláken (μm) na konidiích *G. cichoracearum* u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 6 hpi

| Fenologické fáze <i>L. serriola</i> (LSE/57/15) | 1. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ |
|--|--|
| 4 týdny | |
| 8 týdnů | 8,05 \pm 3,49 |
| 3 měsíce | 6,98 \pm 5,96 |
| F | 2,40 |
| df | 1 |
| n | 200 |
| P | 0,337719 |

*Bonferroni (With Control) Multiple-Comparison Test (rozdílná písmena poukazují na odlišnosti mezi jednotlivými soubory dat)

Tab. 28. Délka klíčních vláken (μm) na konidiích *G. cichoracearum* u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 24 hpi

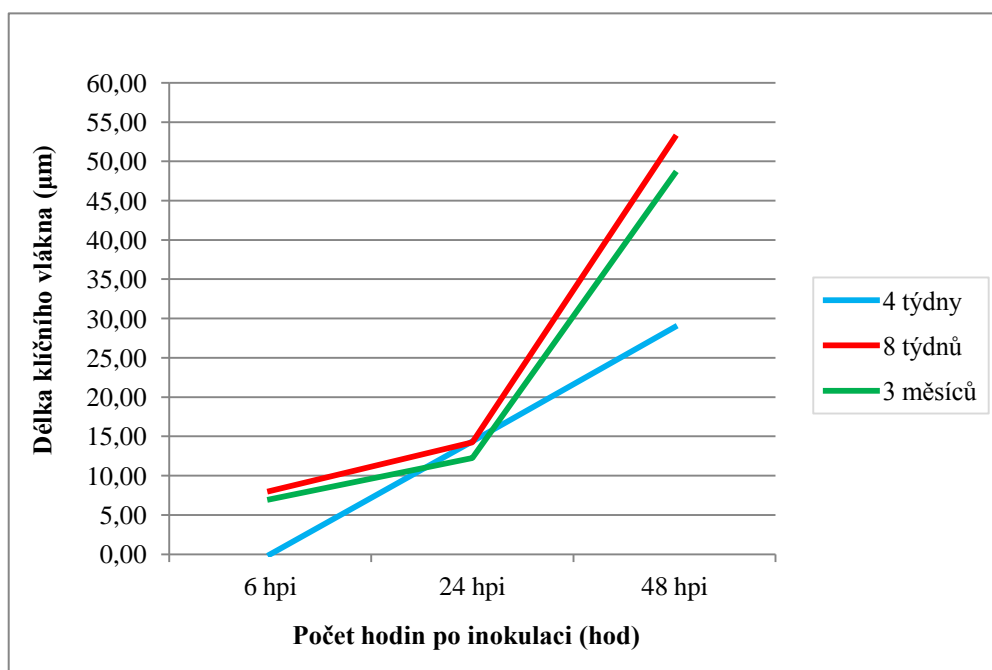
| Fenologické fáze <i>L. serriola</i> (LSE/57/15) | 1. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ | 2. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ |
|--|--|--|
| 4 týdny | 14,36 ^{b*} \pm 5,50 | |
| 8 týdnů | 14,25 ^b \pm 5,88 | 13,85 \pm 5,60 |
| 3 měsíce | 12,25 ^a \pm 4,63 | 11,14 \pm 5,68 |
| F | 4,86 | 2,64 |
| df | 2 | 1 |
| n | 300 | 48 |
| P | 0,799584 | 0,356277 |

*Bonferroni (With Control) Multiple-Comparison Test (rozdílná písmena poukazují na odlišnosti mezi jednotlivými soubory dat)

Tab. 29. Délka klíčních vláken (μm) na konidiích *G. cichoracearum* u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 48 hpi

| Fenologické fáze <i>L. serriola</i> (LSE/57/15) | 1. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ | 2. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ | 3. klíčící vlákno $\bar{x} \pm \text{SD}$ |
|--|--|--|--|
| 4 týdny | 28,90 ^{a*} \pm 24,87 | 43,86 \pm 34,73 | 90,56 ^b \pm 16,25 |
| 8 týdnů | 53,03 ^b \pm 26,70 | 47,25 \pm 33,22 | 56,55 ^a \pm 37,04 |
| 3 měsíce | 48,43 ^b \pm 26,72 | 44,04 \pm 21,50 | 51,25 ^a \pm 31,27 |
| F | 23,83 | 0,22 | 4,81 |
| df | 2 | 2 | 2 |
| n | 300 | 154 | 52 |
| P | 0,99997 | 0,084179 | 0,772464 |

*Bonferroni (With Control) Multiple-Comparison Test (rozdílná písmena poukazují na odlišnosti mezi jednotlivými soubory dat)



Graf 14. Průměrná délka klíčícího vlákna konidií *G. cichoracearum* v jednotlivých fenologických fázích genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) 6, 24 a 48 hpi

5.3.4 Sporulace

Intenzita sporulace byla měřena ve všech fenologických fázích vybraného genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) 168 hodin po inokulaci (Obr. 23). Naměřené hodnoty byly zaznamenány semikvantitativní metodou (Tab. 30). Průměrný počet konidioforů byl u genotypů *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 4 a 8 týdnů $> 10^3$ a ve stáří 3 měsíce 10^2 - 10^3 .

Tab. 30. Intenzita sporulace (počet konidioforů) *G. cichoracearum* u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 168 hpi

| Fenologické fáze <i>L. serriola</i> (LSE/57/15) | 168 hpi | | |
|--|-----------------|-----------------|----------|
| | Průměr | Min | Max |
| 4 týdny | $> 10^3$ | 10^2 - 10^3 | $> 10^3$ |
| 8 týdnů | $> 10^3$ | 10^2 - 10^3 | $> 10^3$ |
| 3 měsíce | 10^2 - 10^3 | 10^1 - 10^2 | $> 10^3$ |

5.3.5 Nekrotická reakce

Semikvantitativní metodou byla rovněž stanovena intenzita hypersenzitivní (nekrotické) reakce (Obr. 24) v časovém intervalu 72 a 168 hpi (Tab. 31, 32). 72 hodin po inokulaci byl průměrný počet nekrotických buněk u všech vybraných genotypů $< 10^1$. U genotypů *L. serriola* (LSE/57/15) ve fenofázi 8 týdnů a 3 měsíců 168 hodin po inokulaci vzrostl počet nekrotických buněk na průměrnou hodnotu $10^1 - 10^2$. U genotypu ve stáří 4 týdnů zůstal průměrný počet nekrotických buněk $< 10^1$.

Tab. 31. Počet nekrotických buněk u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 72 hpi

| Fenologické fáze <i>L. serriola</i> (LSE/57/15) | 72 hpi | | |
|--|----------|----------|-------------|
| | Průměr | Min | Max |
| 4 týdny | $< 10^1$ | $< 10^1$ | $< 10^1$ |
| 8 týdnů | $< 10^1$ | $< 10^1$ | 10^1-10^2 |
| 3 měsíce | $< 10^1$ | $< 10^1$ | 10^1-10^2 |

Tab. 32. Počet nekrotických buněk u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) v jednotlivých fenologických fázích 168 hpi

| Fenologické fáze <i>L. serriola</i> (LSE/57/15) | 168 hpi | | |
|--|-------------|----------|-------------|
| | Průměr | Min | Max |
| 4 týdny | $< 10^1$ | $< 10^1$ | 10^1-10^2 |
| 8 týdnů | 10^1-10^2 | $< 10^1$ | 10^1-10^2 |
| 3 měsíce | 10^1-10^2 | $< 10^1$ | 10^1-10^2 |

6 DISKUZE

Předložená diplomová práce se zabývá studiem vývoje padlí *G. cichoracearum* na vybraných genotypech rodu *Lactuca* a čeledi *Asteraceae*. Dále se zaměřuje na vývoj tohoto patogenu v jednotlivých fenologických fázích genotypu *L. serriola* (LSE/57/15).

Studiem vývoje pohlavních a nepohlavních fází *G. cichoracearum* a morfologií rozmnožovacích struktur tohoto patogenu se zabývali různí autoři (Braun, 1995; Braun et al., 2002; Lebeda a Buczkowski, 1986; Lebeda et al., 2002; Mieslerová et al., 2007). Na variabilitu interakcí mezi planými zástupci rodu *Lactuca* a padlím *G. cichoracearum* se zaměřily následující studie: Česneková (2008), Lebeda et al. (2012, 2013), Mieslerová et al. (2009, 2013). Schnathorst (1962) se zabýval studiem ekologických nároků *G. cichoracearum* na salátu.

V období 2012-2014 probíhal experiment, během něhož byl mikroskopicky sledován vývoj izolátu *G. cichoracearum* GC 1/11 na 6 genotypech rodu *Lactuca* a 4 genotypech čeledi *Asteraceae*. Stejný izolát byl inokulován na genotyp *L. serriola* (LSE/57/15) a jeho vývoj byl pozorován v jednotlivých fenologických fázích tohoto genotypu.

6.1 Vývoj padlí (*G. cichoracearum*) na diferenciačním souboru rodu *Lactuca*

Na studovaných genotypech r. *Lactuca* byl zaznamenán rozdílný vývoj patogenu, přičemž nejrychlejší vývoj *G. cichoracearum* byl na genotypu *L. sativa* cv. UCDM2 a *L. sativa* cv. Cobham Green. U genotypu *L. sativa* cv. UCDM2 byla naměřena největší délka prvního klíčného vlákna 6 hodin po inokulaci a u genotypu *L. sativa* cv. Cobham Green byla největší délka prvního klíčného vlákna 24 a 48 hpi. Nejpomalejší vývoj patogenu se projevil na genotypu *L. saligna* (09-H58-1013), kde se jako na jediném genotypu 48 hpi vyskytovaly konidie pouze se dvěma klíčovými vlákny. Nejintenzivnější sporulace byla 168 hpi na genotypu *L. sativa* cv. UCDM2 a *L. sativa* cv. Sabine, což se dalo očekávat, neboť na obou genotypech probíhal intenzivní vývoj patogenu. Nejnížší hodnoty intenzity sporulace byly zjištěny na genotypu *L. saligna* (09-H58-1013), kde byl zaznamenán zpomalený vývoj již po 48 hodinách.

Intenzita hypersenzitivní reakce, tedy počet nekrotických epidermálních buněk vybraných genotypů, byla 72 hpi celkem nízká. 168 hpi došlo k nárůstu nekrotických buněk, přičemž největší intenzita hypersenzitivní reakce byla u buněk genotypu *L. virosa* (09-H58-998).

Ve své bakalářské práci (Filová, 2012) jsem se zabývala vývojem *G. cichoracearum* na 6 vybraných genotypech rodu *Lactuca*. Soubor vybraných genotypů zahrnoval *L. saligna* (09-H58-1010), *L. sativa* (cv. Argeles), *L. sativa* (cv. Colorado), *L. serriola* (LSE/57/15), *L. serriola* (PI 273617), *L. virosa* (LVIR/50). Nejrychlejší vývoj patogenu byl zaznamenán na genotypech *L. serriola* (PI 273617) a *L. serriola* (LSE/57/15). Kdežto nejpomaleji probíhal vývoj *G. cichoracearum* na genotypu *L. saligna* (09-H58-1010) a *L. sativa* (cv. Argeles), kde se 48 hodin po inokulaci vysytkovala pouze dvě klíčící vlákna. U genotypu *L. sativa* (cv. Argeles) 6 hodin po inokulaci byla detekována nejdelší klíčící vlákna. Naopak nejkratší klíčící vlákna byla zjištěna 6 hodin po inokulaci u genotypu *L. virosa* (LVIR/50). 24 hodin po inokulaci měly největší délku prvního klíčícího vlákna konidie na genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) a na genotypu *L. sativa* (cv. Argeles) byla zjištěna nejkratší klíčící vlákna. Nejdelší klíčící vlákno padlí 48 hpi bylo zaznamenáno u genotypu *L. serriola* (PI 273617) a nejkratší u genotypu *L. saligna* (09-H58-1010). Intenzita sporulace dosahovala nejnižších hodnot u genotypu *L. saligna* (09-H58-1010) 168 hpi, počet konidioforů byl tak nejnižší vzhledem ke zpomalenému vývoji patogenu. Největší počet nekrotických buněk byl zaznamenán na genotypu *L. virosa* (LVIR/50) 168 hpi. Vzhledem k tomu, že intenzita sporulace byla u tohoto genotypu vysoká, neměla hypersenzitivní reakce negativní dopad na vývoj *G. cichoracearum*. Z výsledků tedy vyplývá, že genotypy *L. saligna* (09-H58-1010) a *L. virosa* (LVIR/50) byly středně rezistentní vůči padlí *G. cichoracearum*. U genotypu *L. saligna* (09-H58-1010) to dokazuje zpomalený vývoj patogenu a u *L. virosa* (LVIR/50) vysoká intenzita hypersenzitivní reakce (Filová, 2012).

Během obou experimentů jsem tak sledovala vývoj *G. cichoracearum* na 12 genotypech rodu *Lactuca*, které jsou součástí diferenciačního souboru pro studium patogenní variability izolátů *G. cichoracearum* z planých populací *L. serriola* (Lebeda et al., 2013). V tomto výzkumu, který až doposud probíhá na Katedře botaniky PřF UP, byly nalezeny důležité zdroje rezistence vůči *G. cichoracearum*, ovšem univerzálně odolný genotyp zatím nebyl objeven. Tyto cenné zdroje rezistence jsou: *L. virosa* (LVIR/50), *L. saligna* (09-H58-1013), *L. sativa* cv. Colorado a *L. serriola* (PI 273617).

Dosavadní studium potvrdilo existenci patogenních ras a rasové specifity v interakci mezi rostlinou a patogenem. Mezi izoláty *G. cichoracearum* byla doposud zjištěna poměrně velká variabilita. Většina sledovaných izolátů *G. cichoracearum* vykazovala virulenci (úplná kompatibilita) vůči studovaným genotypům rodu *Lactuca*, dále se vyskytovala neúplná kompatibilita, která se projevila střední virulencí patogenu. Byly zaznamenány též avirulentní reakce, ale jen o nízkých frekvencích, nejvíce na genotypěch *L. virosa* a *L. saligna* (Lebeda et al., 2013).

Předložená studie zahrnující výsledky mé bakalářské a diplomové práce je patrně první, která se zabývá vývojem padlí *G. cichoracearum* na uvedeném diferenciacním souboru. Za univerzálně náchylný genotyp se považuje *L. serriola* (LSE/57/15) a vzhledem k vývoji *G. cichoracearum* na ostatních genotypěch byly genotypy *L. saligna* (09-H58-1010) a *L. virosa* (LVIR/50) středně rezistentní. V případě genotypů *L. virosa* (LVIR/50) a *L. virosa* (09-H58-998) byla pozorována nejvyšší intenzita hypersenzitivní reakce, ale vzhledem k následujícímu rozvoji patogenu neměly nekrotické léze žádný vliv na jeho vývoj.

Doposud byl v tomto experimentu použit pouze jediný izolát *G. cichoracearum* GC 1/11 pocházející *L. serriola*. Zjištěné poznatky mají praktický dopad při šlechtění salátu na rezistenci.

Mikroskopickým pozorováním vývoje *G. cichoracearum* na vybraných genotypěch rodu *Lactuca* sp. se ve své diplomové práci zabývala i Česneková (2008). Podle jejích výsledků byl zaznamenán nejrychlejší vývoj patogenu *G. cichoracearum* na genotypěch *L. serriola* (006355), Hilde × *L. serriola* a *L. saligna* (LSA 92/1). Naopak nejpomaleji se vyvíjel patogen na genotypěch *L. serriola* (LSE/57/15), *L. sativa* (cv. Cobham Green) a *L. sativa* (cv. Dandie). Nejmenší délka prvního klíčného vlákna byla naměřena u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve všech třech časových intervalech. Intenzita sporulace byla nejvyšší na genotypěch *L. sativa* cv. Dandie, cv. Cobham Green, *L. serriola* (006355), *L. serriola* (LSE/57/15), *L. virosa* (LVIR 57/1), i přes to, že u výše uvedených genotypů byl zaznamenán zpomalený vývoj patogenu. Naopak nejnižší intenzita sporulace byla u genotypu *L. saligna* (CGN 09311). Intenzita hypersenzitivní reakce byla u jednotlivých genotypů nízká, avšak 168 hpi byl pozorován značný nárůst nekrotických epidermálních buněk u genotypu *L. virosa* (LVIR 57/1). Genotyp *L. saligna* (CGN 09311), u kterého byl zjištěn po 48 hpi omezený vývoj mycelia a redukovaná sporulace vykazoval také hypersenzitivní reakci.

Z předchozích studií se pouze Schnathorst (1959b) zabýval studiem obranných mechanismů rostlin vůči padlí *G. cichoracearum* v polních podmínkách. Zajímavým zjištěním je, že stupeň infekce byl vyšší, když byly rostliny infikovány virem mozaiky salátu (Schnathorst, 1959b). Rozdíly v osmotickém tlaku se jeví jako základní mechanismy rezistence (vysoký osmotický tlak souvisí s rezistencí hostitele). Srovnal reakci kulturního salátu s izolátem *G. cichoracearum* získaného z kulturního salátu s izolátem získaného z planých druhů *Lactuca* sp. Ukázalo se, že rezistence salátu na izolát získaný z kulturního salátu může být ovlivněn mnoha faktory, jako jsou virová infekce, rozdíly teplot, intenzita osvětlení a minerální výživa, kdežto rezistence vůči padlí získaného z planých druhů nebyly těmito faktory ovlivněny.

Lze říci, že obranné mechanismy rostlin vůči *G. cichoracearum* nejsou doposud dokonale prozkoumány, proto je potřeba realizovat detailnější studie, zejména na biochemické úrovni, které se budou této problematice věnovat.

Existuje mnoho studií, které se soustředí na sledování vývoje padlí na souboru hostitelských genotypů. Za nejprozkoumanější patosystém lze považovat interakci ječmene a *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* (Carver a Bushnell, 1983; Carver a Ingerson, 1987; Carver et al., 1996, 1999; Kunoh et al., 1978a,b; 1982), nebo rajče – *Oidium neolycopersici* (Mieslerová et al., 2004).

Mieslerová et al. (2004) studovali interakci *Lycopersicon* spp. – *Oidium neolycopersici*. Nejen, že zjistili významné rozdíly v rozvoji tohoto patogenu na různých genotypech hostitelských rostlin, ale potvrdili existenci tzv. adultní rezistence. Jejich výsledky také poskytují důkazy o tom, že v interakci *Lycopersicon* spp. – *O. neolycopersici*, existují nejméně dva různé mechanismy rezistence. Jeden mechanismus převažuje a vyznačuje se víceméně efektivní nekrotickou (hypersenzitivní) reakcí. Druhý mechanismus rezistence se projevuje raným zpožděním ve vývoji patogenu bez viditelných příznaků nekrózy buněk. Také Huang et al. (1997, 1998) považovali hypersenzitivní reakci za hlavní mechanismus rezistence v interakci *Lycopersicon* spp. – *O. neolycopersici*.

Podrobným studiem vývoje různých druhů padlí na hostitelských rostlinách se zabývali také Dewitte et al. (2007), kteří zkoumali vývoj padlí růžového (*Podospaera pannosa*) na rezistentních a náchylných genotypech růží. Zjistili významné rozdíly mezi jednotlivými hostitelskými genotypy v intenzitě obranných reakcí, naopak nehostitelské rostliny projevovaly rezistenci založenou hlavně na tvorbě papily.

Z dalších studií jmenujme např. práce Singha et al. (2000a,b), studujícího interakci hrách – *Erysiphe pisi*, kteří zjistili, že vývoj padlí byl zastaven na rezistentních kultivarech. Dále studie Florise a Alvareze (1996), kteří prováděli výzkumy na dvouděložných rostlinách a zaznamenali, že klíčení prvního klíčného vlákna *Sphaerotheca fuliginea* se na všech studovaných genotypech *Cucumis melo* vyvíjelo stejně dobře, ačkoli byly patrné rozdíly ve vývoji druhého a třetího klíčného vlákna mezi těmito genotypy.

Koh et al. (2005) prováděli rozsáhlé studie týkající se obranných mechanismů rostlin vůči padlí na jednoletých rostlinách, mezi nimiž byly *Arabidopsis thaliana*, ječmen, okurka a rajče. Během těchto studií se zaměřili i na vzájemné interakce, vývoj konidií, penetrace hostitelské epidermální kutikuly a buněčné stěny, a založení haustoriálních komplexů v epidermálních buňkách.

Během vzájemné interakce *Arabidopsis thaliana*-*Blumeria graminis* f. sp. *hordei* se většině (95 %) konidií nepodařilo penetrovat epidermální buněčnou stěnu a papilu. Zbývajícím konidiím, které úspěšně pronikly přes hostitelský povrch, bylo ve vývoji zabráněno vznikem hypersenzitivní reakce (Zimmerli et al., 2004).

Carver a Adai (1990) zkoumali interakci *E. graminis* f. sp. *avenae* - oves a mimo jiné zaznamenali, že hostitelský genotyp nemá vliv na klíčení konidií.

6.2 Vývoj padlí (*G. cichoracearum*) na vybraných zástupcích čeledi *Asteraceae*

U genotypů čeledi *Asteraceae* byl vývoj *G. cichoracearum* velmi omezený. Ve všech časových intervalech se vyskytovaly konidie pouze s jedním klíčným vláknem. Největší procento klíčivosti (71 %) *G. cichoracearum* bylo 24 hodin po inokulaci na genotypu *Calendula officinalis* a nejmenší procento klíčivosti (10 %) bylo u téhož genotypu 6 hodin po inokulaci. Intenzita sporulace dosahovala nejvyšších hodnot u genotypu *Aster novi-belgii* 168 hodin po inokulaci. U ostatních genotypů ke sporulaci nedošlo vůbec nebo byl počet konidioforů velmi nízký. Počet nekróz byl u všech genotypů velmi nízký. U genotypů *Aster novi-belgii* a *Solidago gigantea* se 168 hodin po inokulaci jejich počet nepatrně zvýšil.

Studiem interakcí mezi zástupci čeledi *Asteraceae* a padlím čekankovým *G. cichoracearum* pocházejícím z různých hostitelů se zabýval Staněk (2013). Během mikroskopického pozorování zjistil, že nejlépe klíčily izoláty, které byly inokulovány na rostliny, ze kterých byly získány a naopak nejméně klíčily izoláty, které byly inokulovány na odlišné rostliny, než ze kterých pocházely. Uvedené výsledky tedy objasňují omezený vývoj *G. cichoracearum* pocházejícího z *L. serriola* inokulovaný na genotypy čeledi *Asteraceae*. Staněk (2013) dále uvádí, že u všech izolátů, které byly inokulovány na rostliny odlišného druhu, odkud patogen pocházel, nebyl téměř zaznamenán větší počet klíčících vláken na konidii než 1. Při hodnocení intenzity sporulace byl vysoký počet konidioforů zjištěn u těch interakcí, kdy izolát pocházel ze stejného hostitelského druhu, na který byl inokulován. U ostatních vzorků nebyla sporulace zaznamenána.

Problémy týkající se hostitelské specifity *G. cichoracearum* je možno demonstrovat použitím cross-inokulačních testů. Schnathorst et al. (1958) studovali hostitelský okruh *G. cichoracearum* (izolát pocházející z kulturního salátu) v laboratorních podmínkách. Bylo zjištěno, že hostitelský okruh je docela široký a zahrnuje *Calendula*, *Dahlia*, *Senecio*, *Helianthus*, *Zinnia* a také *Delphinium* (*Ranunculaceae*). Někteří ze zástupců *Cucurbitaceae* (*Cucumis melo* a *C. sativus*) byly náchylné pouze na samotné listové kultury. Na druhou stranu Deslandes (1954) zaznamenal, že izoláty pocházející z planě rostoucích salátů sbírané v okolí Davis (Kalifornie, USA) nebyly patogenní pro kulturní saláty. Koike a Saenz (1996), kteří popsali výskyt *G. cichoracearum* na druhu *Cichorium endivia* a *C. intybus* v pobřežních krajích Kalifornie provedli cross-inokulační testy. Izolát *C. intybus* byl použit k inokulaci salátových rostlin (cvs Red Eye Cos a Salinas), ale nepodařilo se je infikovat.

Specializace jednotlivých izolátů *Golovinomyces cichoracearum* pocházejících z různých hostitelkých rostlin je tak vysoká, že většinou nejsou schopny infikovat zástupce stejné čeledi, ačkoliv vybrané genotypy pocházely z hostitelského okruhu *G. cichoracearum*.

Tyto výsledky se téměř shodují s výsledky zjištěnými v mé práci. Lze to vysvětlit tím, že *G. cichoracearum* je druh mající velkou vnitrodruhovou variabilitu a již předchozí studie Zellera a Levyho (1995) potvrzují, že existují hostitelsky specializované formy v rámci těchto taxonomických druhů, ale rozsah hostitelské specifity není do značné míry stanoven. Bylo zjištěno, že izoláty *G. cichoracearum* (sbírané v terénu) pocházející z řady hostitelů patří do šesti odlišných RLFP haplotypů. Každý haplotyp je specifický pouze na jediného hostitele nebo na soubor blízké příbuzných hostitelských druhů. Tyto výsledky podporují dřívější názory založené na hostitelském okruhu a morfologii, že *G. cichoracearum* je komplex morfologicky podobných, ale hostitelem vymezených forem. Toto zjištění se odrazilo v novém způsobu pojetí původního druhu *G. cichoracearum*, z něho byly v současnosti vyděleny nové druhy (Braun a Cook, 2012).

6.3 Vývoj padlí (*G. cichoracearum*) na náchylném genotypu *L. serriola* v různých fenologických fázích

Vývoj *Golovinomyces cichoracearum* byl u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) sledován ve fenologických fázích 4, 8 a 12 týdnů. Procento klíčivosti bylo největší (72 %) u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 8 týdnů 48 hodin po inokulaci. 6 hodin po inokulaci u genotypu ve stáří 4 týdnů konidie vůbec neklíčily. Délka prvních klíčících vláken byla největší 6 hodin po inokulaci u genotypu ve stáří 8 týdnů. 24 hodin po inokulaci byla nejdelší klíčící vlákna na genotypu ve stáří 4 týdny, i přes to, že byl vývoj patogenu u tohoto genotypu nejpomalejší, protože 24 hodin po inokulaci bylo u konidií pouze jedno klíčící vlákno. 48 hodin po inokulaci byla nejdelší klíčící vlákna opět u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 8 týdnů. 168 hodin po inokulaci byla nejvyšší intenzita sporulace u genotypů ve stáří 4 a 8 týdnů. Počet nekrotických buněk byl u všech genotypů poměrně nízký. 168 hodin po inokulaci došlo k nárůstu nekróz u genotypů ve stáří 8 týdnů a 3 měsíce.

Ve svých pozorováních Schnathorst a Weinhold (1957) také zaznamenali, že rezistence salátu vůči izolátu *G. cichoracearum* negativně korelovala s tloušťkou kutikuly a epidermis, což bylo dáno jejich stářím. Zjistili, že tloušťka kutikuly a svrchní epidermis byla menší u mladých listů salátu (cv. Great Lakes) než u starších listů. Stejně zjištění bylo u rezistentního salátu cv. Salad Bowl, kdežto u náchylného salátu cv. Great Lakes to bylo naopak. Také zaznamenali, že sazenice ve fázi mladší než 10 lístků nejsou náchylné k padlí ve venkovních podmínkách. Pokud jsou sazenice starší, začíná se padlí rozšiřovat směrem vzhůru, a to od nejstarších (nejnižších) listů postupně k vyšším a mladším listům. Rezistentní listy salátu se staly náchylnými poté, co byly umístěny v samostatně stojících listových kulturách a když byly etiolovány po krátkých periodách (Schnathorst, 1959b). Na základě výše uvedených výsledků, Schnathorst (1959b) došel k závěru, že rezistence salátu vůči padlí je založena na jednotlivých fyziologických fázích listu. Padlí se na mladých rostlinách salátu vyvíjí hůře než na dospělejších. Starší listy jsou napadeny dříve a intenzivněji než mladší listy.

Během tohoto experimentu probíhal vývoj *G. cichoracearum* nejpomaleji na genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 4 týdny, tedy na nejmladších rostlinách. Toto zjištění se shoduje se zjištěním Schnathorsta (1959b). A i přesto, že u genotypu ve stáří 8 týdnů byla zaznamenána nekrotická rakce buněk, nedošlo ke zpomalení vývoje patogenu. Nejrychlejší vývoj patogenu byl tedy zaznamenán na středně starých rostlinách.

7 ZÁVĚR

Diplomová práce byla zaměřena na studium vývoje padlí *Golovinomyces cichoracearum* u vybraných zástupců rodu *Lactuca* a čeledi *Asteraceae*. V průběhu experimentu, který byl během diplomové práce realizován, byl sledován vývoj izolátu *G. cichoracearum* 1/11 na vybraném souboru 6 genotypů *Lactuca* sp. a 4 genotypech čeledi *Asteraceae*. Mezi testovanými genotypy rodu *Lactuca* byly Hilde × *L. serriola* (H × B), *L. saligna* (09-H58-1013), *L. sativa* cv. Cobham Green, *L. sativa* cv. Sabine, *L. sativa* cv. UCDM2, *L. virosa* (09-H58-998) a genotypy čeledi *Asteraceae* zahrnovaly *Aster novi-belgii*, *Calendula officinalis*, *Hieracium murorum* a *Solidago gigantea*. Experiment se dále zaměřoval na vývoj izolátu *G. cichoracearum* v jednotlivých fenologických fázích genotypu *L. serriola* (LSE/57/15). U každého testovaného genotypu se 6, 24 a 48 hodin po inokulaci měřila délka klíčnicích vláken a procento klíčivosti konidií. 72 hodin po inokulaci byl sledován počet klíčnicích vláken na jedné konidii a intenzita hypersenzitivní reakce epidermálních buněk. Intenzita hypersenzitivní reakce byla hodnocena i 168 hodin po inokulaci semikvantitativní metodou spolu s intenzitou sporulace.

U testovaných genotypů rodu *Lactuca* bylo zjištěno:

- Největší procento klíčivosti (57 %) konidií *G. cichoracearum* na vzorcích *L. virosa* (09-H58-998) 48 hodin po inokulaci a nejmenší procento klíčivosti (13 %) bylo 6 hodin po inokulaci u genotypu *L. saligna* (09-H58-1013).
- Nejdelší první klíčnicí vlákna *G. cichoracearum* byla naměřena 6 hodin po inokulaci u genotypu *L. sativa* cv. UCDM2 a nejkratší u genotypu *L. virosa* (09-H58-998). 24 hodin po inokulaci byla nejdelší klíčnicí vlákna u genotypu *L. sativa* Cobham Green a nejkratší u *L. sativa* cv. UCDM2. Největší délku klíčnicích vláken měly 48 hodin po inokulaci konidie na genotypu *L. sativa* cv. Cobham Green. Nejpomalejší vývoj padlí byl u genotypu *L. saligna* (09-H58-1013), jelikož 48 hodin po inokulaci měly konidie pouze 2 klíčnicí vlákna.
- Nejvyšší intenzita sporulace byla 168 hodin po inokulaci u genotypu *L. sativa* cv. UCDM2 a *L. sativa* cv. Sabine, což se dalo předpokládat vzhledem k rychlému vývoji patogenu u obou genotypů.

- Hypersenzitivní reakce dosahovala nejvyšších hodnot u genotypu *L. virosa* (09-H58-998). Počet nekrotických buněk u tohoto genotypu zřejmě neměl negativní dopad na vývoj poatogenu, vzhledem k intenzivní sporulaci u tohoto genotypu.

Ve vývoji padlí *G. cichoracearum* byly zjištěny rozdíly na sledovaných genotypech rodu *Lactuca*. Nekrotické reakce se vyskytovaly daleko častěji u genotypů, které se v testech patogenity jeví jako odolné, tedy *L. virosa* (09-H58-998). Podobné zjištění platí i pro intenzitu sporulace, která byla nižší u genotypu *L. saligna* (09-H58-1013) a *L. virosa* (09-H58-998).

U testovaných genotypů čeledi *Asteraceae* bylo zjištěno:

- Největší procento klíčivosti (71 %) *G. cichoracearum* bylo 24 hodin po inokulaci na genotypu *Calendula officinalis* a nejmenší procento klíčivosti (10 %) bylo u téhož genotypu 6 hodin po inokulaci.
- Délka prvních klíčících vláken byla největší 6 hodin po inokulaci u genotypu *Hieracium murorum* a nejmenší u genotypu *Solidago gigantea*. 24 hodin po inokulaci se nejdelší vlákna konidií vyskytovala u genotypu *Calendula officinalis* a nejkratší u *Hieracium murorum*. Nejdelší klíčící vlákna byla 48 hodin po inokulaci u *Aster novi-belgii* a nejkratší u *Hieracium murorum*. U všech vybraných genotypů čeledi *Asteraceae* byl velmi zpomalený vývoj *G. cichoracearum*, neboť ve všech časových intervalech bylo na konidiích pouze jedno klíčící vlákno.
- Intenzita sporulace dosahovala nejvyšších hodnot u genotypu *Aster novae-angliae* 168 hodin po inokulaci. U ostatních genotypů byl počet konidioforů velmi nízký až nulový.
- Počet nekrotických epidermálních buněk byl u všech genotypů velmi nízký. U genotypů *Aster novi-belgii* a *Solidago gigantea* se 168 hodin po inokulaci jejich počet nepatrně zvýšil.

Při sledování vývoje *G. cichoracearum* na vybraných genotypech čeledi *Asteraceae* byla potvrzena úzká hostitelská specializace *G. cichoracearum*. Izoláty pocházející z jednoho hostitelského druhu nejsou schopny infikovat druhy stejné čeledi.

Vývoj *Golovinomyces cichoracearum* byl u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) sledován ve fenologických fázích 4, 8 a 12 týdnů.

- Procento klíčivosti *G. cichoracearum* bylo největší (72 %) u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 8 týdnů 48 hodin po inokulaci. 6 hodin po inokulaci u genotypu ve stáří 4 týdnů konidie vůbec neklíčily.
- Délka prvních klíčících vláken byla největší 6 hodin po inokulaci u genotypu ve stáří 8 týdnů. 24 hodin po inokulaci byla nejdelší klíčící vlákna na genotypu ve stáří 4 týdny, i přes to, že byl vývoj patogenu u tohoto genotypu nejpomalejší, protože 24 hodin po inokulaci bylo u konidií pouze jedno klíčící vlákno. 48 hodin po inokulaci byla nejdelší klíčící vlákna opět u genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stáří 8 týdnů.
- 168 hodin po inokulaci byla nejvyšší intenzita sporulace padlí u genotypů ve stáří 4 a 8 týdnů.
- Počet nekrotických buněk byl u všech genotypů poměrně nízký. 168 hodin po inokulaci došlo k nárůstu nekróz u genotypů ve stáří 8 týdnů a 3 měsíce.

Vývoj *G. cichoracearum* byl ve svých prvních fázích nejvíce omezen na velmi mladých rostlinách vysoce náchylného genotypu *L. serriola* (LSE/57/15).

8 ZDROJE

Agrios, G.N. (2004): Plant Pathology. 5th Ed. Boston: Elsevier Academic Press. 952 s.

Aist, J. R., Bushnell, W. R. (1991): Invasion of plant hosts by powdery mildew fungi and cellular mechanism of resistance. In: G. T. Cole, H.C. Hoch (Eds.): The Fungal Spore and Disease Initiation in Plants and Animals. Plenum Press, New York, 321-345.

Blumer, S. (1933): Die Erysiphaceen Mitteleuropas unter besonderer Berücksichtigung der Schweiz. Beitr. Krypt-Fl. Schweiz. 7: 1-483.

Braun, U. (1987): A monograph of the Erysiphales (powdery mildews). Beiheft zur Nova Hedwigia 89: 1-700.

Braun, U. (1995): The Powdery Mildews (Erysiphales) of Europe. Jena, Stuttgart, New York, G. Fischer. 337 s.

Braun, U. (1999): Some critical notes on the classification and generic concept of the Erysiphaceae. Schlechtendalia 3: 49–55.

Braun, U., Cook, R.T.A., Inman, A.J., Shin, H.D. (2002): The taxonomy of the powdery mildew fungi. In: Bélanger, 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, 13-55.

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

Braun, U., Takamatsu, S. (2000): Phylogeny of *Erysiphe*, *Microsphaera*, *Uncinula* (Erysiphacea) and *Cystotheca*, *Podosphaera*, *Sphaerotheca* (Cystothecaceae) inferred from rDNA ITS sequences; some taxonomic consequence. Schlechtendalia 4: 1-33.

Bremer, B. (1996): Combined and separate analyses of molecular data in the plant family Rubiaceae. Cladistics 12: 21-40.

Bremer, K.A., Anderberg, A.A., Karis, P.O., Nordenstam, B., Lundberg, J., Ryding, O. (1994): Asteraceae: Cladistic and classification. Timber Press, Portland, OR.

Carver, T.L.W., Adaigabe, M.E. (1990): Effects of oat host genotype, leaf age and position and incubation humidity on germination and germling development by *Erysiphe graminis* f. sp. *avenae*. Mycol. Res. 94: 18-26.

Carver, T.W.L., Bushnell, W.R. (1983): The probable role of primary germ tubes in water uptake before infection by *Erysiphe graminis*. Physiol. Plant Pathol. 23: 229-240.

Carver, T.L.W., Ingerson, S.M. (1987): Responses of *Erysiphe graminis* germlings to contact with artificial and host surfaces. Physiol. Mol. Plant Pathol. 30: 359–372.

Carver, T.L.W., Ingerson, S.M., Thomas, B.J. (1996): Influences of host surface features on development of *Erysiphe graminis* and *Erysiphe pisi*. In: Kerstiens, G. (Ed.): Plant cuticles – an integrated functional approach. Oxford, UK: BIOS Scientific Publishers. 255–266.

Carver, T.W.L., Kunoh, H., Thomas, B.J., Nicholson, R.L. (1999): Release and visualization of the extracellular matrix of conidia of *Blumeria graminis*. Mycol. Res. 103: 547-560.

Cook, R.T.A, Braun, U. (2009): Conidial germination patterns in powdery mildews. Mycol. Res. 113: 616-636.

Crute, I.R., Burns, G. (1983): Powdery mildew of lettuce (*Lactuca sativa*). Plant Pathol. 32: 455-7.

Česneková, E. (2008): Variabilita interakcí mezi zástupci rodu *Lactuca* spp. a padlím čekankovým (*Golovinomyces cichoracearum*). Diplomová práce. PřF Univerzita Palackého v Olomouci.

Deslandes, J.A. (1954): Studies and observations on lettuce powdery mildew. Plant Dis. Rep. 38: 560-562.

- Dewitte, A., Leus, L., Van Huylenbroeck, J., Van Bockstaele, E., Höfte, M. (2007): Characterization of reactions to powdery mildew (*Podosphaera pannosa*) in resistant and susceptible rose genotypes. *J. Phytopathol.* 155: 264-272.
- Dhanvantari, B.N., Jarvis, W.R. (1985): Powdery mildew (*Erysiphe cichoracearum*) of greenhouse lettuce in Ontario. *Plant Dis.* 69: 177.
- Dixon, G.R. (1978): Powdery mildews of vegetable and allied crops. In: Spencer, D.M. (Eds.): *The powdery mildews*. Academic Press, London and New York. 495-524.
- Doležalová, I., Lebeda, A., Křístková, E. (2001): Původ a variabilita kulturních forem salátu. *Živa* 1: 20-22.
- Erichsen, E. (1999): Problems in mildew control in northern Germany. *Getreide* 5: 44-46.
- Feráková, V. (1977): *The genus Lactuca in Europe*. Komenský University Press, Bratislava (Czechoslovakia).
- Filová, D. (2012): Studium vývoje padlí (*Golovinomyces cichoracearum*) na vybraných zástupcích rodu *Lactuca*. Bakalářská práce. PřF Univerzita Palackého v Olomouci.
- Floris, E., Alvarez, J.M. (1996): Nature of resistance of seven melon lines to *Sphaerotheca fuliginea*. *Plant Pathol.* 45: 155-160
- Funk, V.A., Bayer, R.J., Keeley, S., Chan, R., Watson, L., Gemein-holzer, B., Schilling, E., Panero, J.L., Baldwin, B.G., Garcia-Jacas, N., Susanna, A. & Jansen, R.K. (2005): Everywhere but Antarctica: using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biol. Skr.* 55: 343 –374.
- Garett, K.A., Dendy, S.P., Frank, E.E., Rouse, M.N., Travers, S.E. (2006): Climate change effects on plant disease: genomes to ecosystems. *Ann. Rev. Phytopathol.* 44: 489-509.

Gelyuta, V.P. (1988): Filogeneticeskije vzajmosvjazi mez-du rodami errizifal'nyh gribov i nekotorye voprosy sistematiki porjadka Erysiphales. Biol. Z Arm. 41: 351-357.

Gemeinholzer, B., Kilian, N. (2005): Phylogeny and subtribal delimitation of the *Cichorieae* (Asteraceae). XVII. Internacional Botanical Congress, Viena, Austria. Abstract 6.11.4.

Green, J.R., Carver, T.L.W., Gurr, S.J. (2002): The formation and function of infection and feeding structures. In: Bélanger, 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, 66–82.

Grulich, V. (2004): *Lactuca* L. – locika. In: Slavík B., Štěpánková, J. (Eds.) Květena České republiky, díl 7., Academia, Praha, 487-497 pp.

Hao, X., Yu, K., Ma, Q., Song, X., Li, H., Wang, M. (2011): Histochemical studies on the accumulation of H₂O₂ and hypersensitive cell death in the nonhost resistance of pepper against *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*. Physiol. Mol. Plant Pathol. 76: 104-111.

Hammett, K.R.W. (1977): Taxonomy of Erysiphaceae of New Zealand. New Zealand. J. Bot. 15: 687-711.

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

Howard, P.H., Boethling, R.S., Jarvis, V.F., Meylan, W.M., Michalenko, E.M. (1991): Handbook of Environmental Degradation Rates. Lewis Publishers, Chelsea, MI. In: Green, J.R., Carver, T.L.W., Gurr, S.J. (2002): The formation and function of infection and feeding structures. In: Bélanger, 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, 66–82.

Huang, C., Biesheuvel, J., Groot, T., Niks, R., Lindhout, P. (1997): Resistance mechanisms to *Oidium lycopersicum*. In: Abstracts of XIII. Meeting EUCARPIA, Tomato Working Group. Jerusalem. Israel. 54 s.

Huang, C., Groot, T., Meijer-Dekens, F., Niks, R., Lindhout, P. (1998): Hypersensitivity is the major mechanism of resistance to powdery mildew (*Oidium lycopersicum*) in *Lycopersicon* species. Eur. J. Plant Pathol. 104: 399-407.

Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. (1999): Plant systematics: A phylogenetic approach. Sinauer Assoc., Sunderland, MA.

Kobayashi, I., Tanaka, C., Yamaoka, N., Kunoh, H. (1991): Morphogenesis of *Erysiphe graminis* conidia on artificial membranes. Trans. Mycol. Soc. Jpn. 32: 187–198.

Koh, S., Andre, A., Edwards, H., Ehrhardt, D., Somerville, S. (2005): *Arabidopsis thaliana* subcellular responses to *Erysiphe cichoracearum* infections. Plant J. 44: 516-529.

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

Kunoh, H. (1982): Primary germ tubes of *Erysiphe graminis* conidia. 45-59 pp. In: Asada, Y., Bushnell, W.R., Ouchi, S., Vance, C.P. (Eds.): Plant Infection: The Physiological and Biochemical Basis. Springer-Verlag, Berlin.

Kunoh, H., Itoh, O., Kohno, M., Ishizaki, H. (1979): Are primary germ tubes of conidia unique to *Erysiphe graminis*? Ann. Phytopathol. Soc. Jap. 45: 675-682.

Kunoh, H., Nicholson, R.L., Yoshioka, H., Yamaoka, N., Kobayashi, I. (1990): Preparation of the infection court by *Erysiphe graminis*: Degradation of the host cuticle. Physiol. Mol. Plant Pathol. 36: 397-407.

Kunoh, H., Takamatsu, S., Ishizaki, H. (1978a): Cytological studies of early stages of powdery mildew in barley and wheat. III. Distribution of residual calcium and silicon in germinated conidia of *Erysiphe graminis hordei*. Physiol. Plant Pathol. 13: 319-325.

Kunoh, H., Toyoda, K., Yamaoka, N., Kobayashi, I. (1992): Morphogenesis of *Erysiphe pisi* conidia on artificial substrata. Trans. Mycol. Soc. Jpn. 35: 87-93.

Kunoh, H., Tsuzuki, T., Ischizaki, H. (1978b): Cytological studies of the early stages of powdery mildew in barley and wheat. IV. Direct ingress from superficial primary germ tubes and appressoria of *Erysiphe graminis hordei* on barley leaves. Physiol. Plant Pathol. 13: 327-333.

Kunoh, H., Yamaoka, N., Yoshioka, H., Nicholson, R.L. (1988): Preparation of the infection court by *Erysiphe graminis*. II. Contact-mediated changes in morphology of the conidium surface. Exp. Mycol. 12:325-335.

Lebeda, A. (1985): Differences in resistance of wild *Lactuca* species to natural infection of lettuce powdery mildew (*Erysiphe cichoracearum*). Euphytica 34: 521-523.

Lebeda, A. (1994): Evaluation of wild *Lactuca* species for resistance of natural infection of powdery mildew (*Erysiphe cichoracearum*). Genet. Res. Crop Evol. 41: 55-57.

Lebeda, A. (1998): Biodiversity of the interactions between germplasms of wild *Lactuca* spp. and related genera and lettuce downy mildew (*Bremia lactuceae*). Report on research programme OECD Biological Resources Management for Sustainable Agricultural Systems. HRI, Wellesbourne, UK.

Lebeda, A. (1999): Powdery mildew on lettuce and wild *Lactuca* species. In: Proceedings of the first international Powdery Mildew Conference, August 29-September 2, 1999, Avignon, France. Abstracts. 16-7.

Lebeda, A., Buczkowski, J. (1986): Occurrence of *Erysiphe cichoracearum* perithecia on wild *Lactuca* species. J. Phytopathol. 115: 21-28.

Lebeda, A., Doležalová, I., Feráková, V., Astley, D. (2004): Geographic distribution of wild *Lactuca* spp. (Asteraceae, Lactuceae). Bot. Rev. 70/3: 328-356.

Lebeda, A., Doležalová, I., Křístková, E., Kitner, M., Petrželová, I., Mieslerová, B., Novotná, A. (2009): Wild *Lactuca* germplasm for lettuce breeding: current status, gaps and challenges. *Euphytica* 170: 15-34.

Lebeda, A., Doležalová, I., Křístková, E., Mieslerová, B. (2001): Biodiversity and ecogeography of wild *Lactuca* spp. in some European countries. *Genet. Res. Crop Evol.* 48: 153-164.

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., Petrželová, I., Korbelová, P. (2013): Host specificity and virulence variation in populations of lettuce powdery mildew pathogen (*Golovinomyces cichoracearum* s. str.) from prickly lettuce (*Lactuca serriola*). *Mycol. Prog.* 12: 533-545.

Lebeda, A., Mieslerová, B., Petrželová, I., Korbelová, P., Česneková, E. (2012): Patterns of virulence variation in the interaction between *Lactuca* spp. and lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*). *Fungal Ecol.* 5: 670-682.

Lebeda, A., Pink, D.A.C., Astley, D. (2002): Aspect of the interactions between wild *Lactuca* spp. and related genera and lettuce downy mildew (*Bremia lactucae*). In: Spencer-Phillips, P.T.N., Gisi, U., Lebeda, A. (Eds.): *Advance in Downy Mildew Research*. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 85-117.

Lebeda, A., Reinink, K. (1994): Histological characterization of resistance in *Lactuca saligna* to lettuce downy mildew (*Bremia lactucae*). *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 44: 125-139.

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

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, A.Z., USA: College of Agriculture, University of Arizona, 90-93.

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, A.Z., USA: College of Agriculture, University of Arizona, 15-17.

Matheron, M.E., Porchas, M. (2000): Fungicide performance for management of powdery mildew on lettuce. *Fungicide and Nematicide Tests* 56: V19.

Matsuda, S., Takamatsu, S. (2003): Evolution of the host-parasite relationship of *Golovinomyces* (Ascomycete: Erysiphales) inferred from nuclear rDNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 27: 314-327.

McGrath, M.T. (2001): Fungicide resistance in cucurbit powdery mildew: experiences and challenges. *Plant Dis.* 85: 236-245.

Mieslerová, B., Lebeda, A. (2010): Influence of temperature and light conditions on germination, growth and conidiation of *Oidium neolycopersici*. *J. Phytopathol.* 158: 616-627.

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., Kennedy, R. (2004): Variation in *Oidium neolycopersici* development on host and non-host plant species and their tissue defence responses. *Ann. App. Biol.* 144: 237-248.

Mieslerová, B., Lebeda, A., Petrželová, I., Korbelová, P. (2013): Occurrence of lettuce downy mildew (*Bremia lactucae*) and powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*) in natural populations of prickly lettuce (*Lactuca serriola*). Plant Protection Science, Special Issue, S24-S32.

Mieslerová, B., Petrželová, I., Lebeda, A., Česneková, E. (2007): Occurrence of lettuce downy mildew and powdery mildew in natural populations of prickly lettuce. In: Lebeda, A., Spencer-Phillips, P.T.N. (Eds.): Advances in Downy Mildew Research, Vol. 3. Proceedings of The 2nd International Downy Mildews Symposium. Palacký University in Olomouc and JOLA, v.o.s., Kostelec na Hané (Czech Republic), pp. 59-64.

Nagy, G.S. (1972): Studies on powdery of cucurbits. I. Host range and maintenance of *Sphaerotheca fuliginea* and *Erysiphe* sp. under laboratory and glasshouse conditions. Acta. Phytopathol. Acad. Sci. Hung. 7: 415-420.

Pascholati, S.F., Yoshioka, H., Kunoh, H., Nicholson, R.L. (1992): Preparation of the infection court by *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*: cutinase is a component of the conidial exudate. Physiol. Mol. Plant Pathol. 41: 53-59.

Petrželová, I., Lebeda, A. (2004): Occurrence of *Bremia lactucae* in natural populations of *Lactuca serriola*. J. Phytopathol. 152: 391-398.

Prokop, M. (2009): Jak se rostliny brání napadení houbovými patogeny. Živa 4: 152-153.

Pryor, D.E. (1941): A unique case of powdery mildew on lettuce in the field. Plant Dis. Rep. 25: 74.

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

Sánchez-Martín, J., Rubiales, D., Prats, E. (2011): Resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f.sp. *avenae*) in oat seedlings and adult plants. Plant Pathol. 60: 846–856.

Sedlářová, M., Vinter, V. (2007): Rostlinná pletiva pod vlivem houbových chorob. *Živa* 6: 250-253.

Schnathorst, W.C. (1957): Microclimates and their significance in the development of powdery mildew in lettuce. *Phytopathology* 47: 533.

Schnathorst, W.C. (1959a): Heterothallism in the lettuce strain of *Erysiphe cichoracearum*. *Mycologia* 51: 708-711.

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

Schnathorst, W.C. (1959c): Spread and life cycle of the lettuce powdery mildew fungus. *Phytopathology* 49: 464-468.

Schnathorst, W.C. (1959d): Growth of *Erysiphe cichoracearum* on isolated lower epidermis and spongy mesophyll of lettuce. *Phytopathology* 49: 115-116.

Schnathorst, W.C. (1960a): Effects of temperature and moisture stress on the lettuce powdery mildew fungus. *Phytopathology* 50: 304-308.

Schnathorst, W.C. (1960b): Relation of microclimates to the development of powdery mildew of lettuce. *Phytopathology* 50: 450-4.

Schnathorst, W.C. (1962): Comparative ecology of downy and powdery mildews of lettuce. *Phytopathology* 52: 41-46.

Schnathorst, W.C. (1965). Environmental relationships in the powdery mildews. *Ann. Rev. Phytopathol.* 3: 343-366.

Schnathorst W.C., Grogan R.G., Bardin R. (1958). Distribution, host range, and origin of lettuce powdery mildew. *Phytopathology* 48: 538-543.

Schnathorst, W.C., Weinhold, A.R. (1957): An osmotic mechanisms for resistnace to powdery mildew in lettuce and peach. *Phytopathology* 47: 533.

Singh, U.P., Prithiviraj, B., Sarma, B.K. (2000a): Development of *Erysiphe pisi* on some pea (*Pisum sativum*) cultivars and on non-hosts. *J. Plant Dis. Protect.* 107: 53-58.

Singh, U.P., Prithiviraj, B., Sarma, B.K. (2000b): Development of *Erysiphe pisi* (powdery mildew) on normal and albino mutants of pea (*Pisum sativum* L.). *J. Phytopathol.* 148: 591-595.

Slavík, B., Štěpánková, J. (Eds.) (2004): Květena České republiky, díl 7., Academia, Praha, 767 s.

Sogelová, I. (2007): Studium teplotních nároků padlí (hub řádu Erisiphales). Bakalářská práce. PřF Univerzita Palackého v Olomouci.

Staněk, P. (2013): Studium interakcí zástupců čeledi Asteraceae a padlí (*Golovinomyces cichoracearum* var. *cichoracearum*). Diplomová práce. PřF Univerzita Palackého v Olomouci.

Stebbins, G.L. (1937): Critical notes on *Lactuca* and related genera. *J. Bot.* 75: 12-18.

Takamatsu, S. (2004): Phylogeny and evolution of the powdery mildew fungi (Erysiphales, Ascomycota) inferred from nuclear ribosomal DNA sequence. *Mycoscience* 45: 147-57.

Takamatsu, S., Matsuda, S., Ninomi, S., Havrylenko, M. (2006): Molecular phylogeny supports a Northern Hemisphere origin of *Golovinomyces* (Ascomycota, Erysiphales). *Mycol. Res.* 110: 1093–1101.

Tomb, A.S. (1977): *Lactuceae* - systematic review. In: Heywood, V.H., Harbourne, J.B., Turner, B.L. (Eds): *The biology and chemistry of the Compositae*. 2: 1067-1079. Academic Press London.

Trdan, S., Valič, N., Jerman, J., Ban, D., Žnidarčič, D. (2004): Efficacy of free natural chemicals to reduce damage of *Erysiphe cichoracearum* on cichory in two meteorologically different growing seasons. J. Phytopatol. 152: 567-574.

Tuils, G. (1968): Der Verwandtschaftskreis der Gattung *Lactuca* L. im iranischen Hochland und seinen Randgebieten. Selbstverlag Naturhistorisches Museum Wien, Vienna.

Věchet, L. (2012): Mechanizmy interakcí hostitel – patogen a základy šlechtění na odolnost. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha, 66 pp.

Yarwood, C.E. (1957): Powdery mildews. Bot. Rev. 23: 235-301.

Zeller, K.A., Levy, M. (1995): Intraspecies differentiation in the powdery mildew *Erysiphe cichoracearum* determined with rDNA RFPLs. Mol. Ecol. 4: 277-283.

Zeyen, R.J., Carver, T.L.W., Lyngkjaer, M.F. (2002): Epidermal cell papillae. In: Bélanger, R.R., Bushnell, W.R., (Eds.): The Powdery Mildews: A Comprehensive Treatise. St. Paul, MN, USA: APS Press, 107–125.

Zimmerli, L., Stein, M., Lipka, V., Schulze-Lefert, P., Somerville, S. (2004): Host and non-host pathogens elicit different jasmonate/ethylene responses in *Arabidopsis*. Plant J. 40: 633-646.

Zlochová, K. (1990): Fytopatogénne mikromycéty čeľadě Erysiphaceae parazitujúce na hostiteľských rastlinách čeľadě Cucurbitaceae na území Slovenska. Autoreferát dizertácie na získanie vedeckej hodnosti kandidáta biologických vied. SAV Bratislava.

9 INTERNETOVÉ ODKAZY

UNDERWOOD, William. The Plant Cell Wall: A Dynamic Barrier Against Pathogen Invasion. *Frontiers in Plant Science* [online]. 2012, vol. 3. [cit. 2014-07-01]. Dostupné z: <http://www.frontiersin.org/Journal/10.3389/fpls.2012.00085/full>

BLANCARD, D. Ephytia. *INRA: SCIENCE & IMPACT* [online]. 2013 [cit. 2014-07-04]. Dostupné z: <http://ephytia.inra.fr/en/C/10961/Tobacco-Biology-and-Epidemiology>

BOTH, M. Gene Expression Profiles of *Blumeria graminis* Indicate Dynamic Changes to Primary Metabolism during Development of an Obligate Biotrophic Pathogen. *THE PLANT CELL ONLINE* [online]. 2005-07-01, vol. 17, issue 7, s. 2107-2122 [cit. 2014-07-02]. Dostupné z: <http://www.plantcell.org/cgi/doi/10.1105/tpc.105.032631>

GRULICH, Vít. SYMPHYOTRICHUM NOVI-BELGII (L.) G. L. Nesom – astříčka novobelgická / astra novobelgická. In: *Botany.cz* [online]. 2013 [cit. 2014-07-01]. Dostupné z: <http://botany.cz/cs/symphyotrichum-novi-belgii/>

SMUTNÁ, Pavlína. Obranné mechanizmy rostlin. In: *Šlechtění rostlin na rezistenci vůči biotickým a abiotickým faktorům* [online]. 2013 [cit. 2014-07-03]. Dostupné z: http://web2.mendelu.cz/af_291_projekty2/vseo/stranka.php?kod=1847

10 PŘÍLOHY



Obr. 8. Semenáčky genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve stádiu dvou pravých lístků v perlitu (Filová, 2012)



Obr. 9. Semenáčky genotypů r. *Lactuca* v plastických květináčích se směsí zemina/rašelina (2:1) (Filová, 2012)



L. sativa cv. UCDM2



L. sativa cv. Sabine

Obr. 10. Rostliny ve stáří 8-10 týdnů použité k experimentu



Obr. 11. Izolát padlí *Golovinomyces cichoracearum* 1/11 na listu *L. serriola* (LSE/57/15) (Filová, 2012)



Genotypy *L. serriola* (LSE/57/15) ve fenologické fázi 4 týdny



Genotypy *L. serriola* (LSE/57/15) ve fenologické fázi 8 týdnů



Genotyp *L. serriola* (LSE/57/15) ve fenologické fázi 3 měsíce

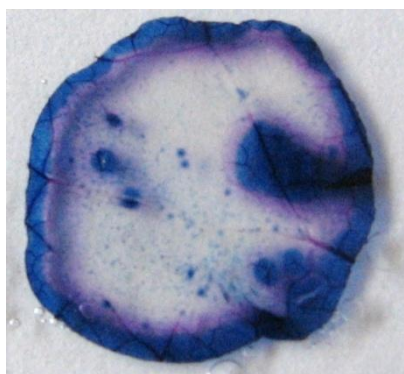
Obr. 12. Rostliny *L. serriola* (LSE/57/15) použité k experimentu v jednotlivých fenologických fázích



Obr. 13. Petriho misky s listovými disky jednotlivých genotypů

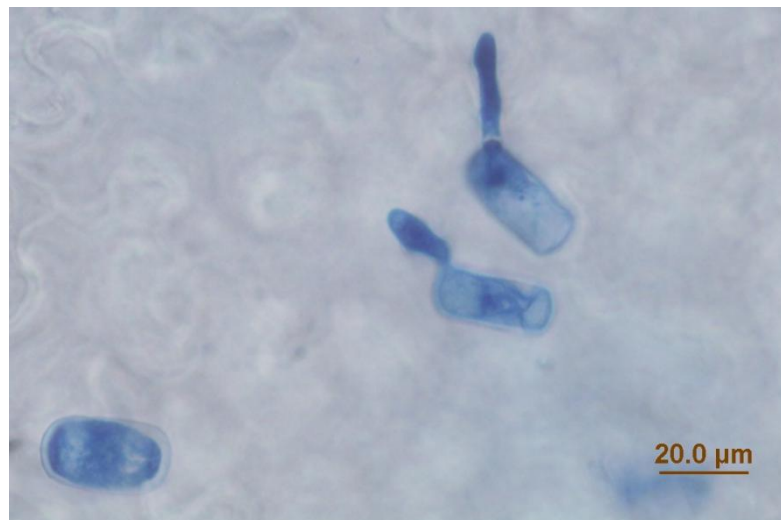


Obr. 14. Odebrané listové disky v lahvičkách s glycerolem

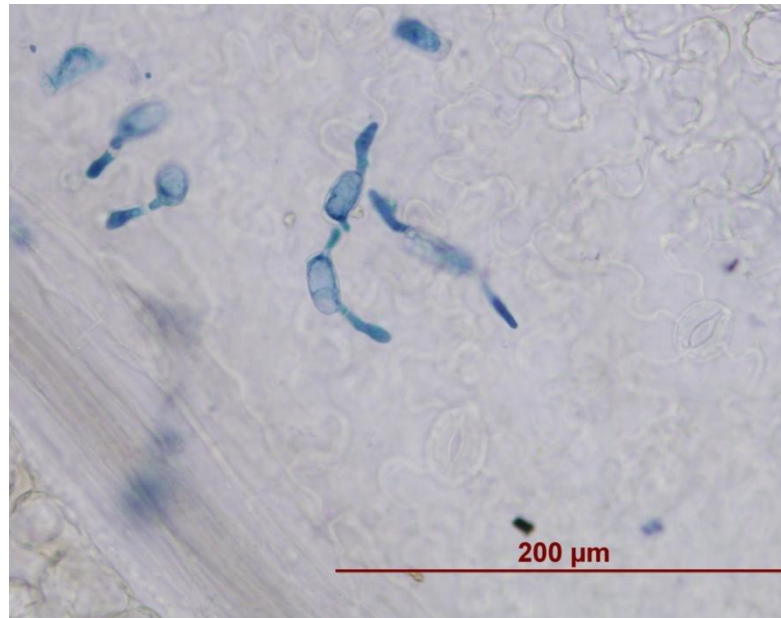


Obr. 15. Listový disk nabarvený 1% roztokem Evans blue (Filová, 2012)

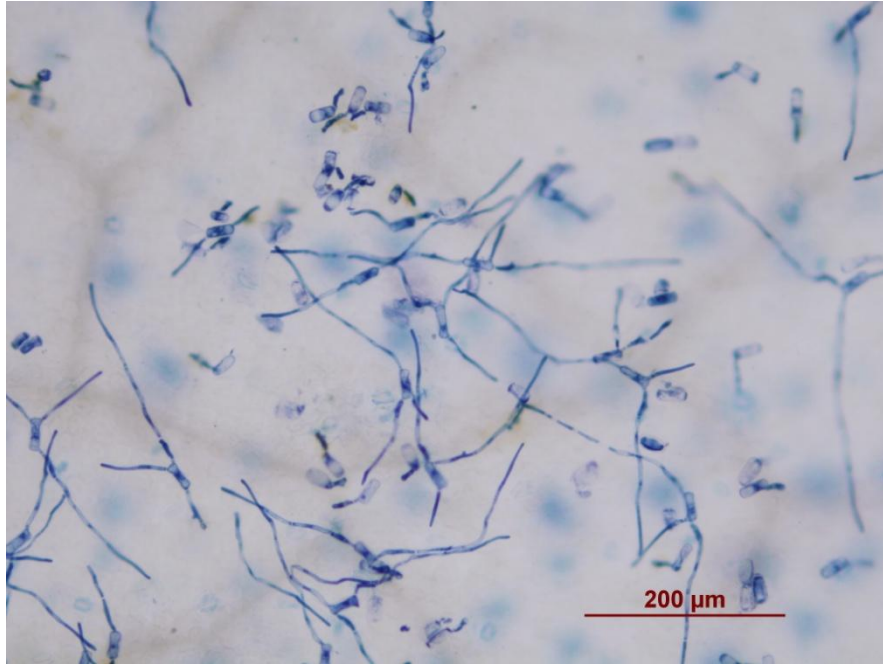
Fotografie vývoje *G. cichoracearum* na vybraných genotypěch rodu *Lactuca*



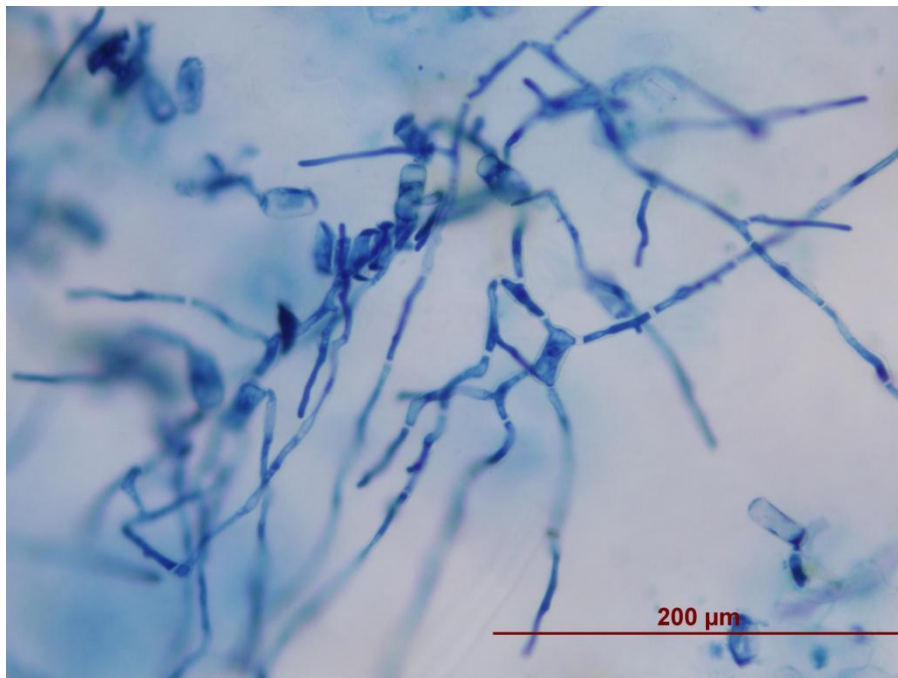
Obr. 16. Konidie *G. cichoracearum* s prvním klíčným vláknem na genotypu *L. sativa* cv. UCDM2 6 hpi



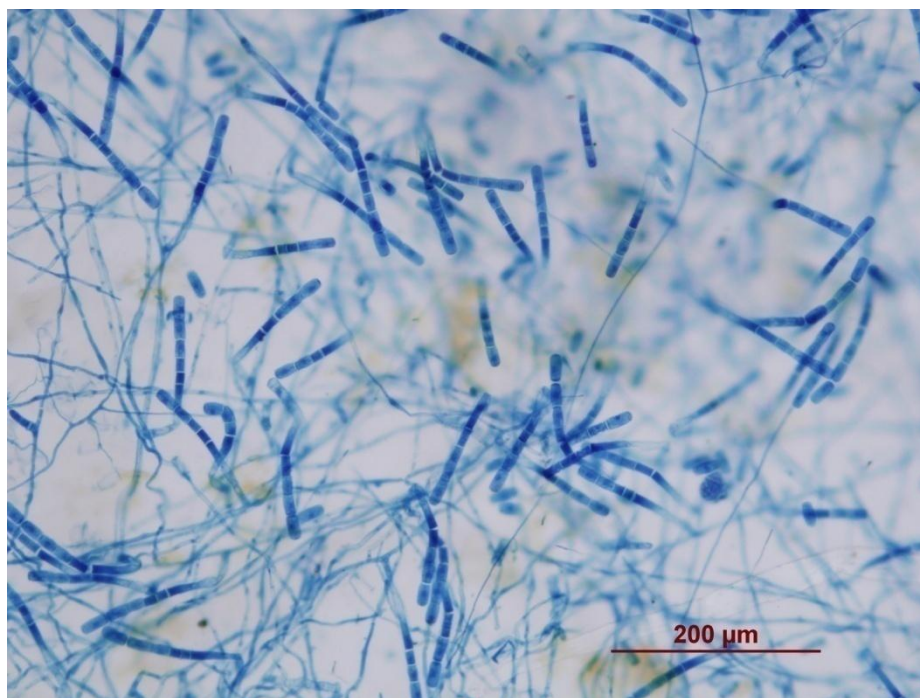
Obr. 17. Konidie *G. cichoracearum* se dvěma klíčnými vlákny na genotypu *L. sativa* cv. Cobham Green 24 hpi



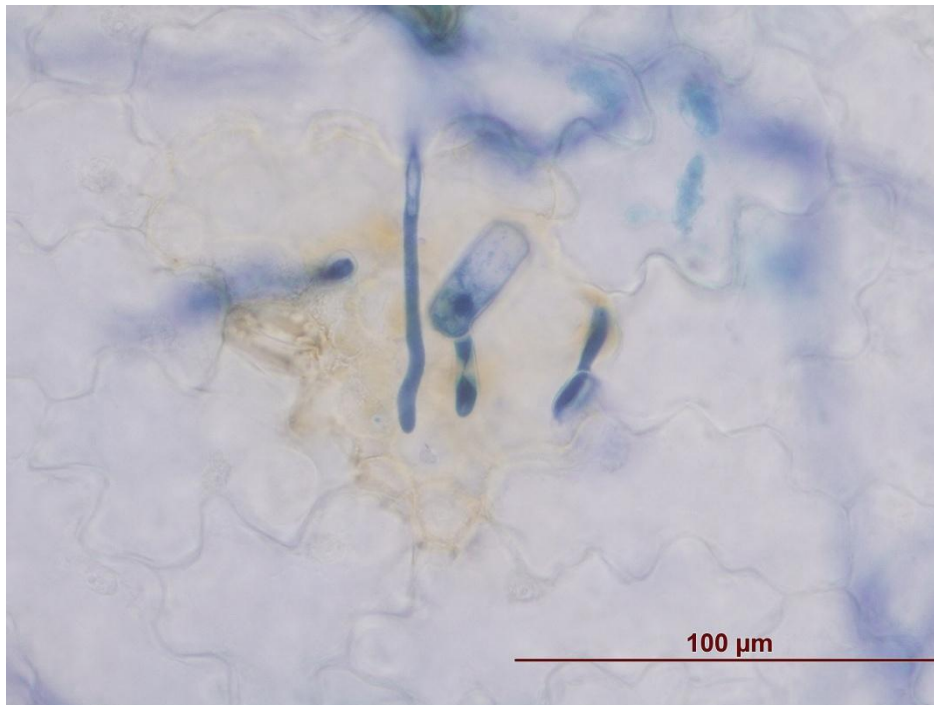
Obr. 18. Konidie *G. cichoracearum* se třemi klíčními vlákny
na genotypu *L. virosa* (09-H58-998) 48 hpi



Obr. 19. Konidie *G. cichoracearum* se čtyřmi klíčními vlákny
na genotypu *L. saligna* (09-H58-1013) 72 hpi

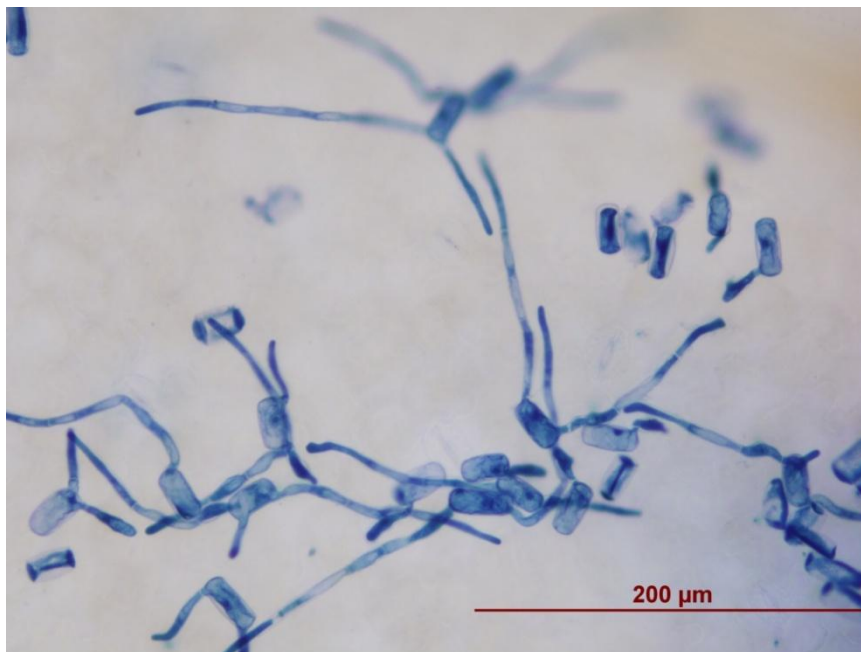


Obr. 20. Sporulace (tvorba konidioforů) *G. cichoracearum*
na genotypu *L. sativa* cv. Sabine 168 hpi

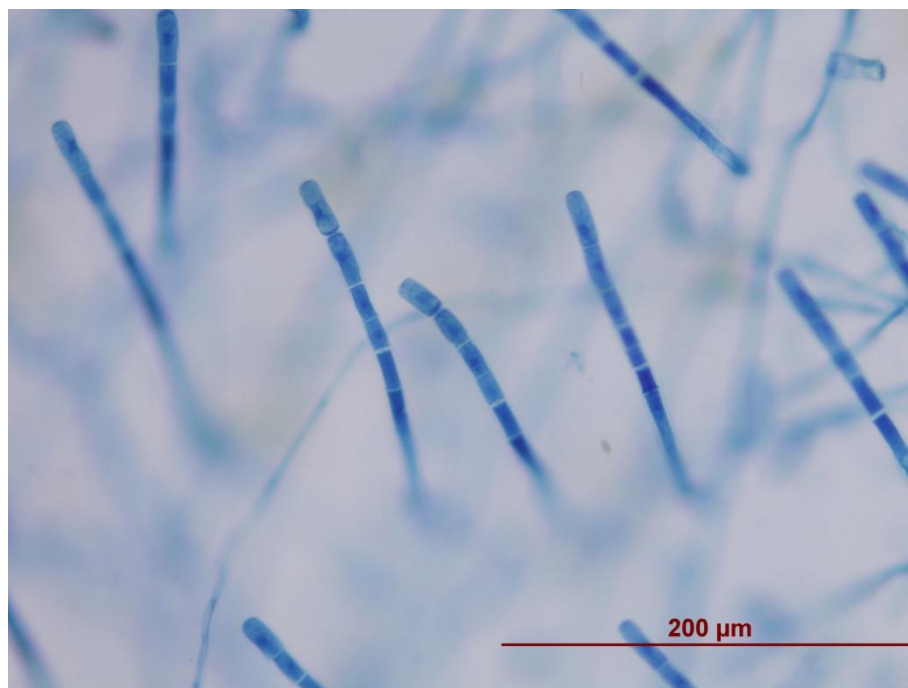


Obr. 21. Hypersenzitivní reakce epidermálních buněk
genotypu *L. virosa* (09-H58-998) 72 hpi

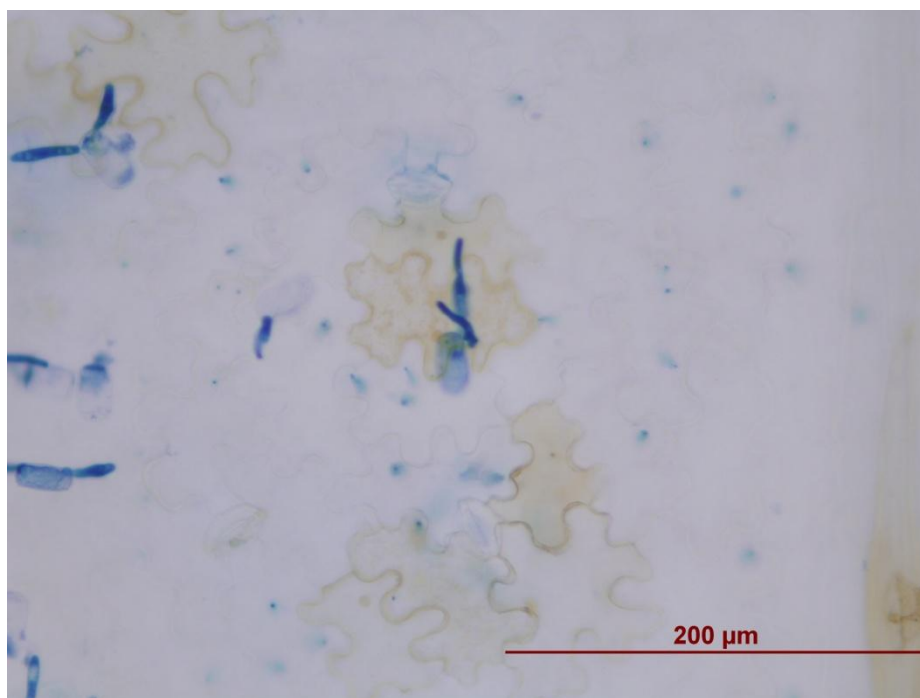
Fotografie vývoje *G. cichoracearum* v jednotlivých fenologických fázích genotypu *L. serriola* (LSE/57/15)



Obr. 22. Konidie *G. cichoracearum* s klíčovými vlákny na genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve fenologické fázi 3 měsíce 48 hpi



Obr. 23. Sporulace *G. cichoracearum* na genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve fenologické fázi 4 týdny 168 hpi



Obr. 24. Hypersenzitivní reakce epidermálních buněk genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) ve fenologické fázi 8 týdnů 72 hpi