

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



Problematika patogenní variability padlí na salátu
(*Golovinomyces bolayi*)

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Barbora Bergová

Studijní program: B1701 Fyzika

Studijní obor: Fyzika – Biologie

Forma studia: prezenční

Vedoucí bakalářské práce:

Doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D.

Olomouc

2021

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracovala samostatně pod odborným vedením doc. RNDr. Barbory Mieslerové, Ph.D. a za použití uvedené literatury.

V Olomouci dne

.....

Barbora Bergová

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat paní doc. RNDr. Barboře Mieslerové, Ph. D. za odbornou konzultaci, její cenné rady, ochotu a trpělivost při zpracování bakalářské práce.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Barbora Bergová
Název práce: Problematika patogenní variability padlí na salátu (*Golovinomyces bolayi*)
Typ práce: Bakalářská práce
Pracoviště: Katedra botaniky
Vedoucí práce: doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D.
Rok obhajoby práce: 2021

Abstrakt:

Tato bakalářská práce se zabývá studiem patogenní variability padlí na salátu (*Golovinomyces bolayi*). V první části této práce byl vypracován podrobný popis rodu *Lactuca*, padlí *Golovinomyces bolayi* a přehled problematiky patogenní variability.

Praktická část byla založena na testování izolátů *G. bolayi* na diferenčním souboru 13 genotypů *Lactuca* spp. Testování probíhalo v letech 2019 a 2020 s izoláty posbíranými ze střední a jižní Moravy. Testování probíhalo v laboratorních podmínkách metodou listových disků pocházejících z rostlin předpěstovaných ve skleníku. Hlavním cílem bylo posouzení virulence v přirozených populacích patogena a určení specifity v interakcích *Lactuca* spp. – *G. bolayi*. Studie potvrdily, že interakce v tomto patosystému jsou specifické a závislé na genotypu napadené rostliny. Největší procento náchylnosti vykazoval genotyp *L. serriola* (LSE/57/15) a odolnost vykazovaly nejvíce kultivary *L. sativa* Colorado a *L. virosa* (LVIR/50). Celkově byl počet rezistentních reakcí nízký. Tyto výsledky byly dále porovnány s patogenní variabilitou padlí tykvovitých, kdy bylo zjištěno, že u všech studovaných patosystémů je patogenní variabilita vysoká a rezistence rasově specifická a mění se v průběhu let.

Klíčová slova: *Lactuca* spp., *Golovinomyces bolayi*, patogen, variabilita, virulence, odolnost

Počet stran: 54

Počet příloh: 0

Jazyk: český

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Barbora Bergová
Title od thesis: Problematics of pathogenic variability of lettuce powdery mildew (*Golovinomyces bolayi*)
Type of thesis: Bachelor thesis
Department: Department of botany
Supervisor: doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D.
The year od presentation: 2021

Abstract:

This bachelor thesis is focused on study of pathogenic variability of powdery mildew on lettuce (*Golovinomyces bolayi*). The theoretical part of this thesis includes a detailed description of *Lactuca* spp., powdery mildew *Golovinomces bolayi* and pathogenic variability in general.

The practical part was based on testing of isolates of *G. bolayi* on a differential set of 13 genotypes of *Lactuca* spp. Experiments were realized in 2019 and 2020 with powdery mildew isolates collected from central and south Moravia. Testing was performed under laboratory conditions with leaf discs method on plants grown in a greenhouse. The main objective was to assess virulence in natural populations of the pathogen and to determine specificity of the interactions of *Lactuca* spp. – *G. bolayi*. Studies have confirmed that interactions in this pathosystem are specific and dependent on the genotype of the infected plant. The genotype *L. serriola* (LSE/57/15) showed the highest percentage of susceptibility and cultivars *L. sativa* Colorado and *L. virosa* (LVIR/50) showed the greatest resistance. Overall, the number of resistant responses was low. These results were compared with the pathogenic variability of cucurbit powdery mildew, where was found that the pathogenic variability is high and resistance is race-specific for all studied pathosystems and changes over the years.

Keywords: *Lactuca* spp., *Golovinomyces bolayi*, pathogen, variability, virulence, resistance

Number of pages: 54

Number of appendices: 0

Language: czech

Obsah

1 Úvod	8
2 Cíle práce	9
3 Literární přehled	10
3.1 Rod <i>Lactuca</i>	10
3.1.1 Systematické zařazení a členění rodu <i>Lactuca</i>	10
3.1.2 Charakteristika a zástupci rodu <i>Lactuca</i>	10
3.1.4 Locika setá/salátová	11
3.2 Padlí <i>Golovinomyces bolayi</i>	12
3.2.1 Taxonomie rodu <i>Golovinomyces</i>	12
3.2.2 Charakteristika <i>G. bolayi</i>	13
3.2.3 Hostitelský okruh	15
3.2.4 Příznaky napadení	16
3.2.5 Výskyt na kulturním salátu a planých druzích rodu <i>Lactuca</i>	17
3.2.6 Variabilita <i>G. bolayi</i>	17
3.2.7 Ochrana vůči napadení <i>G. bolayi</i>	18
3.2.7.1 Chemická ochrana	19
3.3 Problematika patogenní variability u padlí	20
3.3.1 Obecná charakteristika patogenní variability	20
3.3.2 Metody studia	21
3.3.3 Metody hodnocení	21
3.3.4 Rezistence	22
3.3.5 Příklady patosystémů s dobře prostudovanou variabilitou virulence patogena	23
3.3.5.1 Čeleď Cucurbitaceae a padlí tykvovitých	23
3.3.5.2 Čeleď Poaceae a padlí travní	25
3.3.5.3 Patosystém <i>Lactuca</i> spp. – <i>Bremia lactucae</i>	26

4 Materiál a metody	28
4.1 Sběr a udržování izolátů	28
4.2 Rostlinný materiál	29
4.3 Metoda listových disků.....	30
4.4 Inokulace a inkubace	31
4.5 Hodnocení stupně napadení.....	31
5 Výsledky	34
5.1 Vyhodnocení patogenní variability	34
5.2 Srovnání výzkumu patogenní variability padlí na salátu a padlí tykvovitých..	38
6 Diskuze	42
6.1 Patogenní variabilita <i>G. bolayi</i> na genotypch rodu <i>Lactuca</i>	42
6.2 Srovnání patogenní variability padlí tykvovitých a padlí na salátu.....	43
7 Závěr.....	44
8 Didaktická část	45
9 Použitá literatura.....	49
10 Seznam obrázků.....	54
11 Seznam tabulek.....	54
12 Seznam grafů	54

1 Úvod

Rod *Lactuca* patří mezi běžně se vyskytující a často pěstované rostliny z čeledi Asteraceae. Výskyt rodu *Lactuca* se váže především na suché a teplé prostředí, na druhou stranu jsou jeho zástupci nenáročni na stanoviště a někteří z nich mohou růst i na narušených půdách. Samotný rod se dělí na plané a kulturní druhy, které mají obrovskou variabilitu v listových formách.

Lactuca spp. je často hostitelem biotrofního houbového patogena s kosmopolitní distribucí zvaného *Golovinomyces bolayi* z oddělení Ascomycota. Tento patogen má velmi široký hostitelský okruh, napadá množství čeledí včetně čeledi Asteraceae a je rozšířen na planých i na kulturních druzích rostlin. Na rostlině ho poznáme díky bílým povlakům. Primárně napadá listy a stonky rostlin a může způsobit dalekosáhlé škody, což má neblahý dopad na pěstování kulturního salátu.

G. bolayi má obrovskou variabilitu virulence a většina genotypů rodu *Lactuca* projevuje vůči tomuto patogenu náchylnost. Obecně je u padlí patogenní variabilita rozsáhlý problém, proto je již dlouhodobě podrobně zkoumána. Problémem pro rostliny může být i plíseň salátová (*Bremia lactucae*) – často doprovázející patogen *G. bolayi*. Dnes je již známo mnoho metod studia a hodnocení padlí, které napomáhají lepšímu pochopení těchto patosystémů. Cílem studií těchto patosystémů je především možnost šlechtění nových odolných kultivarů vůči padlí či vyvinutí lepších prostředků na ochranu rostlin.

2 Cíle práce

Cílem teoretické části mé bakalářské práce je zpracování literární rešerše, která se věnuje patosystému *Lactuca* spp. a padlí *Golovinomyces bolayi*. Další část se zaměřuje na studium patogenní variability u padlí obecně a na další prozkoumané patosystémy.

Cílem experimentální části práce bylo udržování izolátů padlí (*Golovinomyces bolayi*) na *Lactuca serriola* (LSE/57/15) a poté testování patogenní variability padlí *G. bolayi* na diferenčním souboru zahrnujícím 13 genotypů rodu *Lactuca*. Výsledky byly zpracovány formou tabulek a grafů a vyhodnoceny. V další části experimentální práce jsem se věnovala porovnání výzkumu patogenní variability u padlí na salátu a padlí tykvovitých. Tyto výsledky jsou shrnuty v tabulce a dále podrobně rozepsány.

3 Literární přehled

3.1 Rod *Lactuca*

3.1.1 Systematické zařazení a členění rodu *Lactuca*

Rod *Lactuca* byl zařazen Carlem Linné do rozmanité čeledi Asteraceae (hvězdnicovité), dříve známé pod názvem Compositae. Dále tento rod spadá do podčeledi Cichorioideae, podkmene Lactucinae a kmene Lactuceae (Bhelling a Singh, 2015; Lebeda et al., 2012). Samotný rod zahrnuje více než 100 druhů a je zařazen do systému na základě jeho morfologických vlastností. Přesné taxonomické rozdělení rodu je dosud nejasné z důvodu různorodé morfologie, anatomie a molekulární variability (Doležalová et al., 2002).

Rod *Lactuca* můžeme rozdělit do sedmi sekcí – *Phoenixopus*, *Mulgedium*, *Lactucopsis*, *Tuberosae*, *Micranthae*, *Sororiae*, *Lactuca*, a dvou geografických skupin, kdy jedna skupina je africká a druhá severoamerická. Africká skupina je tvořena druhy, které mají vlastnosti podobné liánám, zatímco severoamerická skupina obsahuje lesní a křovištní druhy (Doležalová et al., 2002).

3.1.2 Charakteristika a zástupci rodu *Lactuca*

Jednotlivé druhy rodu *Lactuca* se vyskytují v několika formách, můžeme zde najít jednoleté, dvouleté i vytrvalé rostliny s bohatým květenstvím, lysé nebo olistěné byliny obsahující mléčný latex, výjimečně se druhy rodu *Lactuca* objevují jako keře (Lebeda et al., 2004, 2014). Kořeny *Lactuca* spp. mají vřetenovitý nebo řepovitý tvar. Stonkem je vzpřímená, jednoduchá nebo větvená lodyha. Listy jsou jednoduché, střídavé, v dolní části rostliny obvykle uspořádány do spirály. Květenstvím jsou četné drobné úbory. Listeny okolo květenství jsou uspořádány v zákrov se 3-4 řadami. Plodem jsou obvejčité nažky se zobánky, chmýr se vyznačuje bílou až nažloutlou barvou s totožnými paprsky (Grulich, 2004).

Pro rod *Lactuca* je typické suché a teplé prostředí, převážně ho najdeme na severní polokouli. Nemá vysoké nároky na stanoviště a zástupci jsou považováni za pionýrské rostliny, takže se snadno rozšiřují do nových oblastí (Lebeda et al., 2004). Někteří zástupci rodu *Lactuca* spp. se využívají jako hospodářské plodiny, ke konzumaci člověkem ve formě listové zeleniny (*L. sativa*) nebo dobyt看em. *L. serriola* a *L. virosa* se také využívají v tradičním lidovém lékařství (Mieslerová et al., 2020).

Během posledních let se nejrozšířenějším evropským druhem v rámci rodu *Lactuca* stala *Lactuca serriola*. Ta je považována za ruderální, pionýrský druh a invazivní plevel. Šíří se snadno a do velkých vzdáleností a nevádí ji narušené půdy (Lebeda et al., 2007, 2012). Z důvodu velké variability se *L. serriola* také využívá jako zdroj odolnosti vůči patogenům při šlechtění kulturního salátu (Mieslerová et al., 2013). Lebeda et al. (2014) zjistil, že vybrané genotypy *L. saligna* a *L. virosa* jsou odolné vůči některým patogenům, mezi něž patří i *Golovinomyces bolayi*. Druhy *L. saligna* a *L. virosa* jsou ruderální a jejich nejčastějším stanovištěm jsou příkopy podél silnic, chodníky apod. Zajímavé jsou např. druhy *L. viminea* a *L. graeca*, které rostou na kamenitých či skalnatých podkladech. Naopak lesy si oblíbily např. *L. aurea*, *L. quercina* nebo *L. sibirica*. Pro *L. acanthifolia* jsou zase typické útesy u pobřeží moří (Lebeda et al., 2004).

3.1.4 Locika setá/salátová

Rod *Lactuca* se dělí na kulturní a plané druhy, kdy planých je výrazně více (Lebeda et al., 2014). Mezi kulturní druhy salátu patří *Lactuca sativa* (locika setá) běžně se nevyskytující v přírodě. Tato jednoletá, výjimečně dvouletá, bylina se vzpřímeným holým stonkem má obrovskou variabilitu v listových formách. Obecně se ale *L. sativa* vyznačuje přisedlými listy, které jsou obvykle vejčité nebo podlouhlé s drobným ozubením na okraji čepele (Bhelling a Singh, 2015).

Jak již bylo zmíněno *Lactuca sativa* má mnoho morfologicky variabilních odrůd, které patří mezi oblíbenou listovou zeleninu. Patří zde 7 morfotypů salátu: **hlávkové máslového typu** – mají křehké široké listy, konzumují se za syrova; **kadeřavé ledového typu** – nejčastěji pěstovaný druh salátu, má široké křupavé listy vejčitého tvaru, konzumuje se za syrova, nejčastěji se zálivkou z oleje či octa; **římské** – vyznačují se vzpřímenými podlouhlými listy, konzumují se syrové i vařené; **listové** – tato skupina je velmi rozsáhlá, listy jsou často zvlněné s proříznutými okraji, ale netvoří hlávky, nejčastěji se konzumují za syrova; **chřestové** – dělí se na další dva typy, první se vyznačuje světle šedými listy s klasickým salátovým tvarem, druhý má špičaté kopinaté listy, oba se konzumují za syrova i v tepelné úpravě; **latinské** – oproti ostatním skupinám mají krátké a tmavě zelené tlusté listy; **olejné** – jejich semena obsahují až 35 % oleje s vysokým obsahem vitamínu E (de Vries, 1997).

Druhy rodu *Lactuca* se vzhledem ke kulturnímu salátu (*L. sativa*) dělí do třech genofondů (primární, sekundární a terciární). Primární obsahuje plané druhy *L. serriola* (která je pravděpodobně předkem kulturního salátu) a *L. aculeata*, sekundární tvoří *L. saligna* a terciární *L. virosa* (Lebeda et al., 2004). Pro šlechtění odolných kultivarů *L. sativa* se používají tyto plané druhy, kvůli jejich pozitivním vlastnostem, jako je odolnost vůči patogenům či škůdcům a jejich genetická rozmanitost (Lebeda et al., 2007).

Existuje několik názorů o původu pěstovaného kulturního salátu. Jeden sahá až do starověkého Egypta (2500 př. n. l), další hovoří o středomořské oblasti, Středním východu nebo Iráku. Z objevů a poznatků se současní autoři přiklání spíše k tomu, že kulturní salát má původ v Mezopotámii, v dnešním Iráku v oblasti Kurdů. Jelikož v oblasti mezi řekami Eufrat a Tigris byly hojně rozšířeny plané druhy, zejména *L. serriola* (de Vries, 1996). Z rozborů RNA rostlin bylo zjištěno, že *Lactuca* spp. se opravdu pěstovala již před 10 800 př. n. l v příznivé zemědělské oblasti zvané Úrodný půlměsíc. Později se *Lactuca* spp. rozšířila do Evropy a do Číny (Mieslerová et al., 2020).

3.2 Padlí *Golovinomyces bolayi*

3.2.1 Taxonomie rodu *Golovinomyces*

Dnešní systémy řadí rod *Golovinomyces* do tribu Golovinomyceteae. Tento tribus byl vymezen s dalšími čtyřmi na základě analýzy sekvence ribozomální DNA z čeledi Erysiphaceae. Vzniklo tedy pět hlavních tribů, jimiž jsou Golovinomyceteae, Erysipheae, Cystothecae, Phyllactinieae a Blumerieae (Mieslerová et al., 2020). Celkové zařazení *G. bolayi* je tedy následující: čeleď Erysiphaceae, řád Erysiphales, třída Leotiomycetes, pododdělení Pezizomycotina, oddělení Ascomycota (vřeckovýtrusé houby) a říše Fungi (Lebeda et al., 2017; Mieslerová et al., 2020).

Taxonomie rodu *Golovinomyces* prošla za poslední roky velkými změnami. Dnes jsou při taxonomické determinaci důležitá spíše anamorfní stádia, jako je tvorba konidií na konidioforu, klíčení konidií a jejich povrchové struktury a samozřejmě molekulárně biologické studie, dříve byla taxonomie padlí založena pouze na vlastnostech teleomorfních stádií, konkrétně na počtu vřecek a tvaru apendixů chasmothecií (Mieslerová et al., 2020).

Do taxonomického zařazení zasáhlo v průběhu desítek let několik autorů (Salmon, 1900; Hammett, 1977; Braun, 1987; Heluta, 1988; Braun and Cook, 2012) aj. Původně

byli zástupci dnešního rodu *Golovinomyces* s anamorfním stádiem typu *Euoidium* a hostiteli z čeledi Asteraceae zařazeni do druhu *Erysiphe cichoracearum*. Tohoto zařazení se nějakou dobu drželo, později ale došlo k rozdělení druhů podle okruhu hostitelů, a to na *E. cichoracearum sensu stricto* parazitující na čeledi Asteraceae a *E. cichoracearum sensu lato* parazitující na ostatních čeledích (Hammett, 1977). V roce 1987 byl Braunem zaveden nový název *E. orontii*, pro padlí parazitující na více než 40 čeledích rostlin kromě čeledi Asteraceae. Po prohloubení znalostí anamorfních stádií byl zaveden nový název *Golovinomyces orontii*, (Braun a Cook, 2012), který se však po nových genetických analýzách v roce 2019 rozpadl na druhy *G. bolayi*, *G. orontii s. str.* a *G. tabaci*. S těmito genetickými analýzami také došlo k zjištění, že *G. cichoraceum s. str.* se nevyskytuje na *Lactuca* spp., i když to byla původní domněnka (Mieslerová et al., 2020). Druh padlí, který se vyskytuje na rodu *Lactuca*, se v současnosti nazývá *G. bolayi*. Jeho hostitelem nejsou pouze rostliny rodu *Lactuca* z čeledi Asteraceae, ale také množství dalších čeledí a jejich zástupci (popsáno v kap. 3.2.3) (Braun et al., 2019).

3.2.2 Charakteristika *G. bolayi*

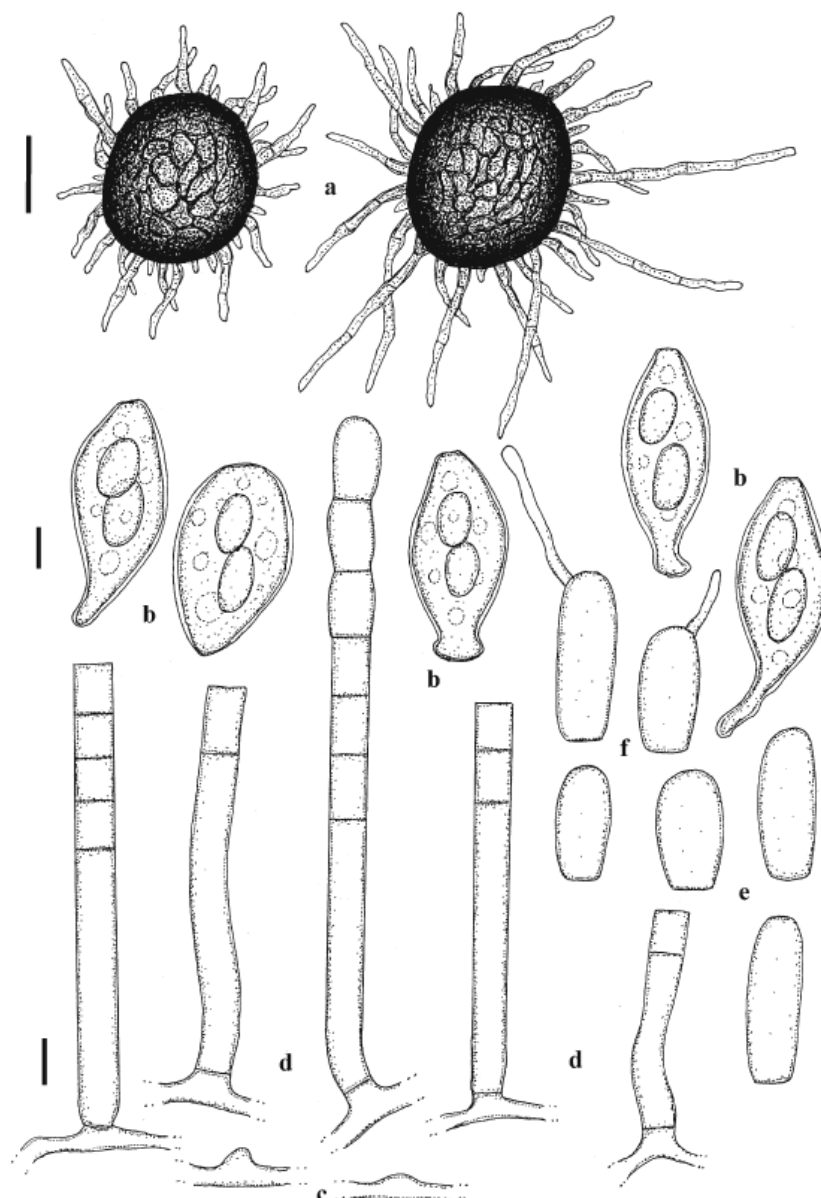
Golovinomyces bolayi (padlí na salátu), dříve *G. cichoracearum* či *G. orontii*, je téměř celosvětově rozšířený obligátně biotrofní houbový parazit způsobující choroby cévnatých rostlin. Je považován za nebezpečný patogen, který může zhoršit kvalitu nejen hospodářských plodin a způsobit i vážnější škody. Napadá především listy, stonky a řapíky listů (Mieslerová et al., 2020).

G. bolayi nejvíce prosperuje v suchém a teplém podnebí, kde teploty dosahují okolo 20 °C (Mieslerová et al., 2013). Podle současných studií pochází tento druh původně ze severní polokoule, stejně jako rod *Lactuca* (Lebeda a Mieslerová, 2011). Dnes se *G. bolayi* vyskytuje především v Asii, např. v Thajsku, Číně, Koreji, dále v zemích Severní a Jižní Ameriky a v neposlední řadě téměř v celé Evropě včetně České republiky (Mieslerová et al., 2020).

G. bolayi má dvě stádia rozmnožování, kdy z počátku a během léta u něj převládá stádium nepohlavní (anamorfní), kdy se tvoří konidiofory s konidiemi. Na začátku podzimu, ke konci jeho rozmnožovacího období, se vyskytuje také pohlavní (teleomorfní) stádium, kdy se tvoří chasmothecia s věckou (Obr. 1) (Lebeda et al., 2012).

Morfologie *G. bolayi* je velmi podobná *G. orontii*. Mycelium *G. bolayi* je tenké, epifytické tvořící na povrchu listů, popř. stonků, bílé skvrny různého tvaru a velikosti. Hyfy tvořící mycelium jsou hyalinní s tenkostěnnými buňkami, většinou rovné až lehce zprohýbané (Braun et al., 2019). Hyfální buňky jsou jednojaderné, dlouhé 40-90 μm . Šířka každé hyfální buňky je v rozmezí 4-8 μm (Lebeda a Mieslerová, 2011). Hyfální apresoria mají tvar bradavky. Konidiofory se vyskytují samostatně a jejich celková délka je 80-230, někdy až 290 μm . *G. bolayi* má konidiofory s rovnými až lehce zakřivenými bazálními buňkami cylindrického nebo subcylindrického tvaru. Konidiofory jsou typu *Euoidium*, takže konidie jsou poskládány v řetízcích (Braun et al., 2019). Konidie jsou bezbarvé, jednojaderné s tenkostěnnými buňkami a mají eliptický až cylindrický tvar. Plodnice připomínají svým tvarem kleistothecia, jsou tedy kulovité a uzavřené. Mají ale na rozdíl od kleistothecia trvale pravidelně uspořádaná vřecka, která praskají vertikální nebo horizontální štěrbinou, jsou tedy typu chasmothecium. Buňky nacházející se uvnitř plodnice mají stejný tvar i velikost, jejich přívěsky jsou myceloidní, nepravidelně rozvětvené a dlouhé 0,5-4 násobek průměru chasmothecia. Počet vřecek uvnitř plodnice se pohybuje v rozmezí 5-25, kdy každé vřecko obsahuje 2 jednobuněčné, většinou elipsoidní až vejčité askospory pravidelného tvaru, bez zakřivení (Braun et al., 2019; Lebeda a Mieslerová, 2011).

Fig. 4 *Golovinomyces bolayi* (on *Lactuca serriola*, including type material). **a** Chasmothecia. **b** Asci. **c** Hyphal appressoria. **d** Conidiophores. **e** Conidia. **f** Conidia with germ tubes. *Scale bar* 50 μm (chasmothecia), 10 μm (asexual morph) [U. Braun del.]



Obrázek 1: Anamorfní a teleomorfní stádium *G. bolayi* (převzato z Braun et al., 2019).

3.2.3 Hostitelský okruh

V závislosti na změnách taxonomického zařazení se hostitelský okruh *G. bolayi* měnil v řádu desítek let. Podle nynějších poznatků a taxonomie má *G. bolayi* velmi široký hostitelský okruh, který zahrnuje množství čeledí. Vzhledem k tématu této práce je jedním z nejčastějších hostitelů rod *Lactuca*, přesněji druhy *L. alpina*, *L. dichotoma*, *L. muralis*, *L. perennis*, *L. quercina*, *L. sibirica*, *L. tuberosa* a v praktické části zkoumané *L. saligna*, *L. sativa*, *L. serriola* a *L. virosa*. Mimo to *G. bolayi* napadá i jiný rod z čeledi Asteraceae a to rod *Cichorium* (*C. endivia*, *C. intybus*, *C. pumila*) a *Taraxacum*. Dalšími

hostiteli jsou zástupci z čeledí Bignoniaceae, Brassicaceae, Campanulaceae, Crassulaceae, Cucurbitaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Linderniaceae, Papaveraceae, Plantaginaceae, Rosaceae a Solanaceae) (Braun et al., 2019).

3.2.4 Příznaky napadení

Na planých druzích rodu *Lactuca* můžeme pozorovat příznaky napadení *G. bolayi* nejčastěji od května do října, kdy v červenci a srpnu bývá intenzita jeho infekce největší (Mieslerová et al., 2020). Typicky se *G. bolayi* projevuje malými bílými kulatými lézemi, které se rozšiřují a mohou pokrýt až celý povrch listu ze svrchní i spodní strany (obr. 2) (Lebeda a Mieslerová, 2011). Jelikož z dálky mycelium vypadá jako rozsypaná mouka nebo pudr, tak z tohoto důvodu byl odvozen anglický název pro padlí „powdery mildew“ a slovenský název „múčnatka“ (Lebeda et al., 2017).

Infekce *G. bolayi* způsobuje na rostlinách zpomalení růstu, deformaci a nekrózu listů. Může se šířit i po celé rostlině, kdy poté dochází k vadnutí celé rostliny a následnému uhynutí. Na kulturním salátu pěstovaném ve skleníku jsou příznaky vidět nejdříve na semenáčcích ve stáří 7-8 týdnů, na rozdíl od planých druhů, kdy mladé listy jsou většinou bezpříznakové. Pokud je rostlina napadena jako velmi mladá, nemusí pak dorůst stanovené velikosti (Lebeda a Mieslerová, 2011).



Obrázek 2: Symptomy padlí *G. bolayi* na *Lactuca serriola*. Autor: B. Mieslerová (Lebeda et al., 2017).

3.2.5 Výskyt na kulturním salátu a planých družích rodu *Lactuca*

V Evropě jsou přirozeným hostitelem *G. bolayi* druhy *L. perennis*, *L. quercina*, *L. saligna*, *L. sativa*, *L. serriola*, *L. sibirica*, *L. viminea* a *L. virosa*, kdy *G. bolayi* napadá nejčastěji *L. serriola* (Lebeda et al., 2012). Největším problémem je ale napadení *L. sativa*, jelikož tento kulturní salát je důležitou hospodářskou plodinou (Lebeda a Mieslerová, 2011). Mezi prvními začal studovat padlí na salátu v Evropě Blumer (1933), kdy zjistil, že na kulturním salátu jsou pozorována především anamorfní stádia patogena (Mieslerová et al., 2020). V USA v Kalifornii se tento houbový patogen velmi rozšířil v 1. polovině 20. století a způsobil závažné škody na *L. sativa*. V roce 1951 se zde *G. bolayi* rozšířil znovu v podobě jiného fenotypu (Lebeda a Mieslerová, 2011). I přesto ho někteří autoři (Blancard et al., 2006) považovali za méně závažné, sekundární onemocnění. Velké rozšíření a vysokou úroveň infekce na *Lactuca sativa* měl (kromě USA) *G. bolayi* i v Číně, v Ontariu v Kanadě, v Brazílii a ve Velké Británii (Tabulka 1) (Mieslerová et al., 2020).

Tabulka 1: Výskyt *Golovinomyces bolayi* na kulturním salátu *L. sativa* (Mieslerová et al., 2020). pozn.: zvýrazněné státy potvrzují hojný výskyt *G. bolayi*.

Země s potvrzeným výskytem <i>G. bolayi</i>	Austrálie
	Severní a Jižní Amerika – USA – Kalifornie, Florida, Michigan; Brazílie, Kanada , Argentina, Chile, Ekvádor, Peru, Venezuela.
	Evropa – Velká Británie, Česká republika, Řecko, Slovensko, Německo , Rakousko, Finsko, Francie, Itálie, Rumunsko, Španělsko, Rusko, Švýcarsko, Nizozemí.
	Afrika – Libye, Maroko, státy jižní Afriky.
	Asie – Korea, Čína , Irán, Izrael, Jordánsko, Libanon, Rusko, Saudská Arábie, Turecko, Jemen

3.2.6 Variabilita *G. bolayi*

Golovinomyces bolayi má značnou variabilitu virulence (Mieslerová et al., 2020). Interakce probíhající mezi *G. bolayi* a kulturním druhem *Lactuca sativa* zkoumalo již mnoho autorů (Crute a Burns, 1983; Husain a Akram, 1996; Matheron a Porchas, 2001). Většina studií ukázala, že kulturní salát je velice náchylný na napadení, jen pár genotypů kulturního salátu se prokázalo jako rezistentních (Lebeda et al., 2012). V České republice

začal tento patosystém studovat v 80-tých letech minulého století prof. A. Lebeda, a jeho tým stále v tomto studiu pokračuje.

V roce 2005 se začala zkoumat variabilita virulence *G. bolayi* na souboru genotypů *L. serriola*. Bylo zjištěno, že *L. serriola* je náchylná k napadení *G. bolayi*, takže se k testování přidávaly další druhy *Lactuca* spp. (Lebeda a Mieslerová, 2011). Od roku 2005 se diferenciační testovací soubor genotypů *Lactuca* spp. stále rozšiřoval až do roku 2008. Od té doby je již ustanoven jednotný diferenciační soubor 13 genotypů *Lactuca* spp., který obsahuje 2 genotypy *L. serriola*, 2 genotypy *L. saligna*, 2 genotypy *L. virosa*, 6 kultivarů *L. sativa* a jeden hybrid *L. serriola* x *L. sativa* (Tabulka 4) (Lebeda et al., 2012). Od roku 2008 bylo provedeno několik studií, převážně v České republice, které testovaly reakci *G. bolayi* na těchto 13 genotypech *Lactuca* spp. Na základě těchto studií bylo zjištěno, že rezistenci vůči *G. bolayi* vykazují genotypy *L. virosa* (LVIR/50), *L. serriola* (PI 273617), *L. saligna* (09-H58-1013) a *L. sativa* Colorado (Mieslerová et al., 2020). Naopak nejvíce náchylné byly genotypy *L. serriola* (LSE/57/15), hybrid *L. serriola* x *L. sativa* a kultivary *L. sativa* – Argeles, Capitan, Sabine, Cobham Green, UCDM2 (Mieslerová et al., 2020). Tyto a dále probíhající studie mají význam v porozumění patosystému *G. bolayi* a *Lactuca* spp, dále ve šlechtění nových odrůd kulturního salátu, které jsou odolnější vůči padlí (Lebeda a Mieslerová, 2011; Lebeda et al., 2017).

3.2.7 Ochrana vůči napadení *G. bolayi*

Jen několik málo autorů se věnovalo zkoumání obranných mechanismů u *Lactuca* spp. vůči *Golovinomyces bolayi* (původně *G. cichoracearum*), jedním z nich byl Schnathorst. Z jeho výsledků vyplývá, že rostlina je schopna si vytvářet vlastní obranné mechanismy, mezi něž patří přítomnost buněčné stěny, epidermis, kutikuly a celková fyziologie rostliny. Podle Schnathorst a Weinhold (1957) má svrchní epidermis listu u starších rostlin silnější vrstvu kutikuly než u listů rostlin mladších, proto starší rostliny vykazují větší odolnost vůči padlí (in Mieslerová et al., 2020).

Rostlina může reagovat na patogena formou vylučování toxických enzymů, vytvářet papily či způsobit hypersenzitivní reakci (Mieslerová et al., 2020). Tvorba papil je obranný mechanismus, kdy dochází k ukládání kalózy přímo pod klíčným vláknem patogena, tím se zabrání průniku padlí do rostliny. Většinou na tvorbu papil dále navazuje

hypersenzitivní reakce (Lebeda et al., 2017). Jedná se o velice účinnou obranu rostliny. Hypersenzitivní reakce je charakterizována náhlou buněčnou smrtí v místě napadení patogenem, kdy se rostlina snaží zabránit dalšímu prostorovému šíření patogena (Balint-Kurti, 2019). To, že se vybrané genotypy rodu *Lactuca* mohou bránit napadení padlím i hypersenzitivní reakcí potvrdila svým výzkumem Česneková (2008) tím, že v místech patogena se objevily nekrotické skvrny, a dále Filová (2012, 2014).

3.2.7.1 Chemická ochrana

Účinnější ochrana vůči napadení není zprostředkována rostlinou samotnou, naopak lidskou činností, a to přímo šlechtěním odolných genotypů rostlin nebo aplikací chemických látek či fungicidů na rostliny. Tyto látky mohou snížit rozsah infekce či jí úplně zabránit (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Velmi účinnými prostředky proti padlí jsou fungicidy obsahující síru. Mezi často používané fungicidy vůči padlí na salátu patří Microthiol Dispers, Flint, Zoxamide, Maneb, Pristine a Cabrio. Z chemických látek obsahujících síru, indukuje obranyschopnost rostliny acibenzolar-S-methyl (Matheron a Porchas, 1999 in Lebeda a Mieslerová, 2011).

Schválenými a používanými fungicidy jsou také organické QoI inhibitory, přesněji skupina strobilurinů, kam patří přípravky BAS 490 a Sovran obsahující kresoxim-methyl, dále dimoxystrobin (v přípravku BAS 505), pyraclostrobin (BAS 500), azoxystrobin (Quadris) a quinoxifen (Quinoline EF 1295). Většina přípravků působí proti vybranému patogenu, v tomto případě hlavně proti padlí (*G. bolayi*), některé ale mohou působit na více patogenů, např. i na plíseň salátovou (*Bremia lactucae*), která se na rostlině často vyskytuje zároveň s *G. bolayi* (Matheron a Porchas, 1998 in Lebeda a Mieslerová, 2011). Patosystém *Lactuca* spp – *Bremia lactucae* je podrobněji popsán v kapitole 3.3.6.

3.3 Problematika patogenní variability u padlů

3.3.1 Obecná charakteristika patogenní variability

Patogenita je odvozena od slova patogen. Patogen je organismus, který způsobuje u jiného organismu chorobu. Podobným a často užívaným termínem je parazit, což popisuje organismus, který získává živiny ze svého hostitele. Většinou se tyto dva pojmy překrývají, ale existuje i neparazitický patogenismus, případ, kdy patogen způsobuje chorobu jiného organismu svými produkty, aniž od něho získává živiny. Patogenita je tedy určitá schopnost tohoto patogena vyvolávat onemocnění u různých genotypů rostlin. Obecně se patogenita rozděluje na agresivitu (kvantitativní složka) a virulenci (kvalitativní složka). Virulence i agresivita tedy slouží k porozumění vlastností patogenů (Sacristán a García-Arenal, 2008).

Většina houbových patogenů má jasně stanovený svůj hostitelský okruh. Na základě počtu druhů, které patogen napadá, jej můžeme rozdělit na monofágní, oligofágní a polyfágní druhy. Monofágní druhy napadají pouze jeden jediný druh či rod. Parazitických hub z čeledi Erysiphaceae napadajících jeden rod je početně nejvíce, příkladem je druh *Erysiphe magnusii* napadající rod *Lonicera*. Dále jsou zde oligofágní druhy napadající více rodů z jedné čeledi, např. *Blumeria graminis*, ta napadá přibližně 113 rodů z čeledi Poaceae, a polyfágní druhy (*G. bolayi*) napadající druhy z různých čeledí (Lebeda et al., 2017).

Patogenní variabilita není charakterizována pouze na úrovni druhu, ale sahá do nižších (taxonomických) jednotek. Úrovně, do nichž se mohou na základě rozdílů v patogenitě dělit druhy, jsou nejčastěji speciální forma (*formae speciales*), patotyp a fyziologická rasa. Tyto úrovně se již nepovažují za taxonomické, kromě speciální formy (Lebeda et al., 2017). Speciální formou se myslí ty formy patogena, které mají různou fyziologii, v morfologii se neliší a parazitují na různých hostitelských rodech. Nižšími úrovněmi jsou patotypy a rasy. Patotyp je uměle vytvořená skupina, díky které se charakterizuje patogenní variabilita na úrovni rodů či druhů (Lebeda a Cohen, 2011). Zatímco rasa může být geneticky variabilní skupina příbuzných populací nebo jedinců téhož druhu lišících se navzájem fyziologií, především virulencí vymezenou vůči různým genotypům (odrodnám) téhož hostitelského druhu (Lebeda et al., 2017).

3.3.2 Metody studia

Důvodem studia patogenní variability je lepší pochopení, jak patogen funguje a následné vytvoření lepších způsobů ochrany hlavně u hospodářsky využívaných druhů (Large, 1966). Studium patogenní variability je velmi komplikované a je ovlivněno mnoha faktory prostředí, které mohou a nemusí zkreslit výsledné napadení. Těmito faktory jsou teplota a vlhkost prostředí, množství světla, vody a výživy. Samotné studium lze provádět dle různých kritérií. Rostliny se mohou studovat v různých podmínkách – v laboratoři, ve sklenících, na poli, v kultivačních komorách apod. Studovat se může celá populace, jedinec nebo jen jeho část. Ve venkovních přirozených podmínkách studium může probíhat ve kterékoli životní fázi rostliny, naopak studium v podmínkách vnitřních se provádí pouze při určitém stáří rostliny (Lebeda et al., 2017).

Patogenní variabilitu lze také zkoumat na molekulární úrovni, z DNA patogena. Buď dochází k sekvenování DNA nebo se zkoumá celá DNA. Někdy je zapotřebí zasáhnout hlouběji, kdy se vyjmou úseky DNA a s nimi se dále pracuje. Tyto úseky se označují jako DNA markery. Tyto markery dále můžeme rozdělit do třech skupin – RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) markery, RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) markery a AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) markery (Lebeda et al., 2017).

3.3.3 Metody hodnocení

Problematickou částí při studiu patogenní variability jsou také metody hodnocení intenzity napadení. Metody hodnocení variability se liší v závislosti na druhu patogena. (Large, 1966). Při nevhodných podmínkách pro vývoj patogena na rostlině může totiž docházet ke zkreslení výsledků (Lebeda et al., 2017).

Většina hodnocení se provádí pouhým makroskopickým pozorováním, tím se docílí velmi přesných výsledků. Odebírané vzorky rostliny s patogenem musí být náhodné a musí být objektivně hodnoceny. Při hodnocení výsledků více pozorovateli, musí tito pozorovatelé spolupracovat a shodnout se. Celkové hodnocení by mělo být navíc jednoduché a rychlé (Cooke, 2006).

Dnes jsou platné a používané dvě metody hodnocení – přímé a nepřímé. Nepřímé metody zkoumají koncentraci spor patogena ve vzduchu či koncentraci spor na povrchu rostliny, což ne vždy je možné s ohledem na podmínky prostředí. Na povrchu rostliny

jsou umístěny lapače spor, které při dešti zachycují kapky se spory, nebo se kapky samy zastaví na vodorovném povrchu. Pomocí mikroskopu nebo speciálního přístroje se pak tyto spory spočítají. Nepřímé metody mají využití v moderních technologiích v epidemiologii při studiu odolnosti rostlin (Cooke, 2006).

Přímá metoda je založena na pozorování fenotypového projevu patogena na povrchu, zřídka i uvnitř hostitelské rostliny. Přímé metody jsou využívány častěji a dělí se na kvantitativní a kvalitativní (Cooke, 2006). Přímé kvalitativní metody mají rychlé a jednoznačné odpovědi a jsou využívány k rozlišení virulence padlí. Důležitými pojmy v této metodě jsou kompatibilní reakce (+/1), kdy je rostlina na napadení náchylná a projevuje příznaky, a inkompatibilní reakce (-/0), kdy rostlina je vůči napadení odolná a je tedy bez příznaků (Lebeda et al., 2017).

Přímé kvantitativní metody jsou složitější a časově náročné, za to ale velmi podrobné a přesné. U kvantitativních metod jsou důležité dva parametry udávané v procentech (%). Disease incidence (DI) je hodnota počtu infikovaných rostlin z celé populace, nebo část napadené plochy vzhledem ke zkoumané části rostliny. Disease severity (DS) vyjadřuje intenzitu napadení padlím, tedy jeho závažnost. Pro různé patosystémy jsou zavedeny různé stupnice DS (někdy označovány jako ID – infection degree). Zde se variabilita virulence zkoumá buďto na celých rostlinách, nebo na jejich částech – na jednotlivých orgánech, formou listových disků, listových segmentů apod. (Lebeda et al., 2017). *Blumeria graminis* se testuje nejčastěji metodou listových segmentů (Dreiseitl, 2015). Padlí tykvovitých – *G. orontii* a *Podospaera xanthii* se testuje metodou listových disků (Sedláková et al., 2016), stejně tak jako padlí na salátu – *G. bolayi* (Lebeda et al., 2012).

3.3.4 Rezistence

Rostlina může vůči patogenu vykazovat odolnost (rezistenci). U rostlinných patosystémů s padlím jsou obecně rozlišovány 4 typy rezistence, z nichž nejčastější je rezistence nehostitelská, která poskytuje rostlině trvalou ochranu. Tato rezistence se ještě dále dělí v závislosti na odpovědi rostliny. Buď rostlina neprojevuje po napadení hostitelem žádné příznaky, nebo se rostlina začne viditelně bránit hypersenzitivní reakcí. Zde není zcela jasné, z jakého důvodu rostlina reaguje jedním nebo druhým způsobem. Dalším typem rezistence je hostitelská (je umožněn kompatibilní vztah, a tudíž může dojít

k vyvolání choroby), ta je na základě genů rozdělena také do dvou skupin – na rasově specifickou a rasově nespecifickou. Jak již vyplývá z názvu, rasově specifická funguje pouze na určitý gen (a tudíž určitou rasu patogena) a po pár letech většinou přestane působit (když se objeví další rasy). Je to nejčastější typ rezistence. Naopak rasově nespecifická rezistence působí na všechny rasy patogena (Lebeda et al., 2017). Pro dospělé rostliny je charakteristická rezistence adultní, ta omezuje další růst a reprodukci patogena pouze u dospělých rostlin (Gustafson a Shaner, 1982). Posledním typem je rezistence polní, ta závisí na podmínkách prostředí, které mají význam při růstu a vývoji rostliny, tedy i její schopnosti odolat patogenu v polních podmínkách. Adultní a polní rezistence jsou nejvíce prozkoumány u patosystémů obilniny – padlí (Lebeda et al., 2017).

3.3.5 Příklady patosystémů s dobře prostudovanou variabilitou virulence patogena

3.3.5.1 Čeled' Cucurbitaceae a padlí tykvovitých

Mezi jeden z nejzkoumanějších patosystémů, z důvodu velké rozmanitosti a komplexnosti, patří padlí tykvovitých na čeledi Cucurbitaceae. Padlí tykvovitých má v Evropě 3 původce – *Golovinomyces orontii*, *Podosphaera xanthii* a *Leveillula taurica*, z nichž první dva zmíněné druhy mají kosmopolitní rozšíření a jsou velmi časté (Braun a Cook, 2012). Patogenní variabilita padlí tykvovitých u *G. orontii* a *P. xanthii* se zkoumá a posuzuje stejně jako u padlí na salátu, a to metodou listových disků. Jelikož tyto dva druhy původců padlí tykvovitých od sebe nelze pouhým makroskopickým pozorováním rozeznat, musí se inokulované vzorky zkoumat pod mikroskopem, aby byl správně určen druh (Lebeda et al., 2018). U padlí tykvovitých se sledují rasy, což znamená, že izoláty padlí se testují na souboru genotypů jednoho druhu, např. na genotypech *Cucumis melo*. Dále se sledují patotypy na souboru genotypů více různých druhů rostlin, kdy jsou zjišťovány stále novější patotypy. Mnohem více u padlí tykvovitých je ras, ty jsou zatím rozlišeny pouze na genotypech *Cucumis melo* a jejich počet stále roste (Rušáková, 2018).

Hodnocení stupně napadení padlí tykvovitých se provádí také přímou kvantitativní metodou jako u padlí na salátu (Lebeda et al., 2017). Zde jsou ale hodnoceny stupně napadení 0-4, kdy hodnocení 0-1 znázorňuje odolnost a 2-4 náchylnost (Sedláková et al., 2016). V České republice se tomuto patosystému věnují v mnoha pracích především

Lebeda et al. (2018) a Sedláková et al. (2016). Nejen tito autoři zjistili, že *G. orontii* a *P. xanthii* vykazují velkou variabilitu virulence vůči různým genotypům druhu *Cucumis melo* a že většina genotypů této rostliny je velice náchylná na napadení těmito patogeny.

V letech 2001-2009 probíhalo testování patogenní variability pro rasovou determinaci 504 izolátů padlí tykvovitých na 11 (od roku 2005 12) genotypech *Cucumis melo*. Tyto dlouholeté výzkumy ukázaly, že 8 z 12 genotypů je vůči *G. orontii* a *P. xanthii* rezistentních. Naopak 4 genotypy *Cucumis melo* vykazovaly vysokou náchylnost, z nichž jeden genotyp (Solartur) měl až 93 % kompatibilní reakci. Během tohoto výzkumu byla zjištěna vysoká variabilita virulence u obou studovaných patogenů a byly popsány nové faktory virulence (Sedláková et al., 2016). V této studii bylo celkem rozpoznáno 121 ras *G. orontii* a 70 ras *P. xanthii* (Rušáková, 2016). Podrobnější výsledky těchto a dalších studií ras padlí tykvovitých na rodu *C. melo* jsou uvedeny v kapitole 5.2.

Patogenní variabilita padlí tykvovitých je často zkoumána také na diferenčním souboru 6 genotypů čeledi Cucurbitaceae. Tento diferenční soubor slouží k rozlišení patotypů a zahrnuje různé genotypy různých druhů – *Cucumis sativus*, *Cucurbita pepo*, *Cucurbita maxima*, *Citrullus lanatus* a dva genotypy *Cucumis melo*. Výsledky těchto výzkumů potvrzují obrovskou náchylnost genotypů rostlin (pouze některé prokazují rezistenci) a variabilitu izolátů padlí tykvovitých (Gryczová, 2013; Rušáková, 2016).

Počet patotypů zjištěných u padlí tykvovitých je v průběhu let rozdílný. V letech 2001-2009 bylo popsáno 14 patotypů, kdy 13 se vyskytovalo u *G. orontii* a 7 u *P. xanthii* (Rušáková, 2016). V letech 2013-2016 bylo zjištěno jen 8 patotypů, z nichž 5 se vyskytovalo u *G. orontii* a 7 u *P. xanthii*. Rozdílné jsou i zjištěné rasy, v letech 2013-2016 bylo rozlišeno 95 ras (35 u *G. orontii* a 68 u *P. xanthii*) (Rušáková, 2018) a v letech 2001-2009 149 ras, z toho 121 u *G. orontii* a 70 u *P. xanthii* (Rušáková, 2016).

G. orontii a *P. xanthii* jsou dva různé druhy padlí; mají nejen rozdílnou variabilitu virulence v závislosti na lokalitě a roku sběru těchto patogenů, ale i rozdílné geografické rozšíření a nároky na prostředí, což bylo dokázáno výzkumy. Patogenní variabilita padlí tykvovitých v České republice je velmi rozmanitá a odlišná od ostatních zemí Evropy a světa, proto se stále pokračuje ve zkoumání tohoto patosystému (Lebeda et al., 2018; Sedláková et al, 2016).

3.3.5.2 Čeleď Poaceae a padlí travní

Původcem padlí travního je *Blumeria graminis*. Jedná se o obligátně biotrofní houbový patogen parazitující na 113 druzích z čeledi Poaceae, který nejčastěji napadá pšenici (*Triticum*) a další obiloviny (ječmen, žito, oves, lipníci, sveřep aj.). V závislosti na druhu napadené rostliny má *B. graminis* přesnější specializované formy, takže druh napadající ječmen (*Hordeum*) se nazývá *B. graminis* f. sp. *hordei*, pšenici f. sp. *tritici*, oves f. sp. *avenae*, žito f. sp. *secalis* apod. (Lebeda et al., 2017).

Zpočátku se *B. graminis* projevuje bílými povlaky, které se později mohou barvit do šeda až červenohněda (Braun a Cook, 2012). *B. graminis* napadá jak listy, tak i klasy obilnin i planých trav. Obecně se napadení listů hodnotí škálou od 1 do 9, kdy 1 znamená nejvyšší stupeň napadení a 9 naopak nejnižší stupeň – zde spadají odolné bezpříznakové rostliny. Pro napadení klasů existuje jiná stupnice s body 0-4, kde 0 značí klasy bez symptomů a 4 značí, že více jak 50 % klasů je pokryto padlím (Lebeda et al., 2017).

Testování patogenní variability většinou probíhá na rostlinných pletivech nebo formou listových segmentů a může probíhat dvěma způsoby. První je stacionární, kdy se spory odebírají přímo z povrchu napadených rostlin, což je výhodnější z hlediska znalosti odrůdy napadené rostliny. Druhý způsob, mobilní, probíhá formou zachycení spor ze vzduchu pomocí speciálního lapače umístěného na střeše automobilu (Lebeda et al., 2017). Tohoto způsobu odchyty konidií využil ve svých výzkumech Dreiseitl (2015a, 2015b), který se v letech 2009-2014 v České republice zabýval studiem patogenní variability na náhodných izolátech jarního a ozimého ječmene setého. Zjistil, že za poslední roky náchylnost ječmene na *B. graminis* f. sp. *hordei* stoupá kvůli zvýšenému hnojení polí a růstu nízkých, odnožených odrůd. Podle něj variabilita *B. graminis* f. sp. *hordei* závisí i na průběhu zimy a začátku růstu ječmene na jaře či na podzim. Zjistil navíc, že jarní ječmen setý má odrůdy, které jsou zcela odolné vůči *B. graminis*. Dreiseitl (2015b) dále uvádí, že populace *B. graminis* f. sp. *hordei* jsou velmi rozmanité a mají velkou variabilitu virulence, která je pravděpodobně způsobena genetickým driftem a evolučním výběrem.

V dnešní době se stále objevují nové vzácné virulence způsobené mutací genů nebo náhodným genetickým přenosem mezi metapopulacemi (Dreiseitl, 2015a).

3.3.5.3 Patosystém *Lactuca* spp. – *Bremia lactucae*

Dalším významným patogenem, který se může vyskytovat na rodu *Lactuca* je *Bremia lactucae* (plíseň salátová) spadající do oddělení Oomycota (Peronosporomycota) z říše Stramenopila (bývalá říše Chromista). *B. lactucae* napadá okolo 200 druhů čeledi Asteraceae, především kulturní a plané druhy *Lactuca* spp., ale má jiné příznaky napadení než *G. bolayi* (Lebeda et al., 2008, 2012). Symptomy napadení *B. lactucae* se projevují z počátku jako nepravidelné chlorotické skvrny v oblasti listových žilek, později na abaxiální straně listu můžeme zpozorovat bílý plísňový povlak, od něhož je odvozen jeho název (Lebeda et al., 2008). Růst *B. lactucae* je z velké části závislý na podmínkách prostředí, oproti tomu má *G. bolayi* menší nároky na klima a snáší i nižší srážky. Oba patogeny jsou omezovány vysokými teplotami okolo 35 °C, což bylo zjištěno pomocí studií v letech 2014-2019. Pokud jsou tyto dva patogeny na rostlině současně, převládá šíření *G. bolayi*. Z výzkumů ale není jasné, proč se někdy *G. bolayi* na rostlině vyskytuje samostatně. Může to být způsobeno různými ekologickými nároky, genetickou variabilitou nebo je *G. bolayi* sám o sobě silnějším patogenem (Mieslerová et al., 2020).

Bremia lactucae je velice variabilní a může na rostlině způsobovat různé stupně chlorózy i různou intenzitu sporulace. Bylo zjištěno, že genotypy *Lactuca* spp. projevují vůči *B. lactucae* především hostitelskou rezistenci, ta byla potvrzena u *L. sativa*, *L. serriola*, *L. virosa* i některých genotypů *L. saligna*. Zatímco nehostitelskou rezistenci, převážně ve formě hypersenzitivní reakce, projevují jen některé genotypy *L. saligna* (Lebeda et al., 2001). Výsledky z výzkumů *L. sativa* potvrzují kompatibilní i inkompatibilní reakce vůči *B. lactucae* (Lebeda et al., 2008), kdy nejodolnějším typem z druhu *L. sativa* je pravděpodobně salát kadeřavý ledového typu (Lebeda et al., 2001).

V tomto patosystému se nejčastěji vyskytují rasově specifické interakce, ačkoliv u *L. saligna* – *B. lactucae* je rasová specifičnost diskutabilní. Byl zde potvrzen i výskyt dalších typů rezistence (rasově nespecifická, adultní a polní), které jsou málo zkoumány a informace o nich jsou omezené (Lebeda et al., 2014).

Studium variability virulence u *B. lactucae* v letech 1997-2000 ukázalo rozdíly, kdy na území ČR bylo objeveno 37 různých fenotypů virulence *B. lactucae* objevujících se na hostitelském druhu *L. serriola*, který je vysoce náchylný na napadení *B. lactucae*. Rozmanitost interakcí byla pozorována jak mezi populacemi, tak i v jedné populaci *B. lactucae*, což je způsobeno přirozeným výběrem, selekcí či genetickými faktory. Izoláty

pocházející z *L. serriola* měly vyšší specifickou než izoláty pocházející z *L. sativa*. Rozmanitost dále závisela i na lokalitě sběru patogenů, kde největší rozdíly ve virulenci byly pozorovány na jižní Moravě (Lebeda a Petrželová, 2014).

Zkoumání tohoto patosystému je velice důležité jelikož *B. lactucae* také napadá hospodářsky pěstované plodiny, především salát. Proto se od 20. let 20. století začaly šlechtit odrůdy salátu odolné vůči *B. lactucae*, ve snaze co nejvíce zamezit šíření tohoto patogena (Lebeda et al., 2008). Ve šlechtění salátu se využívají některé rezistentní genotypy *L. serriola* (např. kultivar PI 91532), *L. saligna* i *L. virosa* (Lebeda et al., 2014).

4 Materiál a metody

4.1 Sběr a udržování izolátů

V průběhu letních měsíců 2019 a 2020 byl prováděn sběr izolátů padlí, které pocházely z planých populací *Lactuca serriola* ze střední a jižní Moravy. Sběry byly prováděny zaměstnanci Katedry botaniky PřF UPOL. Přesná místa sběru jsou uvedena v tabulce 2 a 3. Sesbírané izoláty *Golovinomyces bolayi* byly přeneseny na listy vysoce náchylného genotypu *L. serriola* (LSE/57/15). Tyto nainokulované rostliny byly umístěny do plastových krytů s otvory a umístěny do fytotronu, kde zůstaly při stálé teplotě (denní 20 °C, noční 18 °C), fotoperiodě 12 hodin a intenzitě světla 121 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Izoláty se udržovaly na rostlinách po dobu 2-3 týdnů, poté se buď přenesly na nové rostliny, nebo začalo již samotné testování.

Tabulka 2: Seznam izolátů a lokalit sběru *G. bolayi* v roce 2019.

Izolát <i>G. bolayi</i>	Lokalita sběru	Okres
1/19	Mostkovice	Prostějov
5/19	Ivanovice	Vyškov
7/19	Lechovice	Znojmo
8/19	Kožušany-Tážaly	Olomouc
9/19	Kojetín	Přerov
10/19	Napajedla	Zlín
11/19	Ostrožská Nová Ves	Uherské Hradiště
12/19	Vnorovy	Hodonín
14/19	Mutěnice	Hodonín

Tabulka 3: Seznam izolátů a lokalit sběru *G. bolayi* v roce 2020.

Izolát <i>G. bolayi</i>	Lokalita sběru	Okres
2/20	Želešice	Brno-venkov
3/20	Ořechov	Brno-venkov
4/20	Dobelice	Znojmo
5/20	Hoštěradice	Znojmo
6/20	Lechovice	Znojmo
8/20	Napajedla	Zlín
9/20	Babice	Uherské Hradiště

4.2 Rostlinný materiál

Pro rok 2019 i 2020 byl k testování *Golovinomyces bolayi* využit jednotný diferenční soubor 13 genotypů rodu *Lactuca* (Tabulka 4). Semena těchto rostlin, uchovávané na Oddělení fytopatologie Katedry botaniky PřF UPOL, byla vyseta do plastových květináčů o průměru 7 cm naplněných zvlhčeným perlitem. Květináče se umístily do fytotronu, kde se nechaly několik dní klíčit při stálé teplotě (20-25 °C), vlhkosti a fotoperiodě. Po vyklíčení alespoň dvou děložních lístků se jednotlivé sazenice přesadily do plastových květináčů, s průměrem opět 7 cm, obsahujících zeminu a zahradní substrát. Tyto květináče se semenáčky se poté nechaly ve sbírkových sklenicích při teplotě 20-25 °C dále růst, dokud nebyly dostatečně zralé pro inokulaci. Nejvhodnější k testování byly 8-10 týdnů staré rostliny (obr. 3).

Tabulka 4: Diferenční soubor 13 genotypů rodu *Lactuca*.

<i>L. serriola</i> (LSE/57/15)
<i>L. serriola</i> (PI 273617)
<i>L. sativa</i> Hilde × <i>L. serriola</i>
<i>L. sativa</i> Capitan
<i>L. sativa</i> Colorado
<i>L. sativa</i> Argeles
<i>L. sativa</i> Sabine
<i>L. sativa</i> UCDM2
<i>L. sativa</i> Cobham Green
<i>L. saligna</i> (09-H58-1013)
<i>L. saligna</i> (09-H58-1010)
<i>L. virosa</i> (LVIR/50)
<i>L. virosa</i> (09-H58-998)



Obrázek 3: Genotypy rodu *Lactuca* vhodné k inokulaci. Barbora Bergová, 2019.

4.3 Metoda listových disků

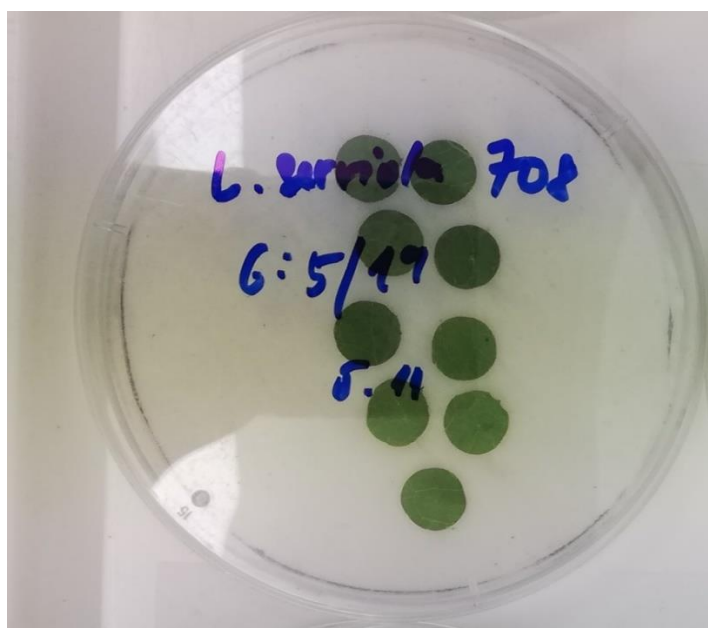
Testování patogenní variability bylo provedeno pomocí metody listových disků (obr. 4). Listové disky byly vyříznuty z celých listů 2-3 pokusných rostlin daného genotypu pomocí korkovrtu o průměru 12 mm. Vždy se vyřízlo 8 disků, ty byly uloženy abaxiální stranou na buničitou vatu a filtrační papír s destilovanou vodou do Petriho misek (průměr 9 cm). Dále k tomuto genotypu byly vždy uloženy další dva disky z genotypu *Lactuca serriola* (LSE/57/15) jako kontrola.



Obrázek 4: Metoda listových disků. Barbora Bergová, 2020.

4.4 Inokulace a inkubace

Infikované listy *L. serriola* (LSE/57/15) byly použity jako zdroj *Golovinomyces bolayi*. Přenos *Golovinomyces bolayi* na genotypy rodu *Lactuca* byl prováděn otiskem konidií sporulujícího mycelia na svrchní stranu listového disku za použití sterilní pinzety. Po otištění vždy došlo k uzavření Petriho misky, aby obsah misky zůstal co nejvíce sterilní (obr. 5). Tyto Petriho misky s již inokulovanými disky byly uloženy do fytotronu, kde se nechaly při totožných podmínkách, jaké byly použity pro předchozí množení izolátů padlí.



Obrázek 5: Inokulované listové disky. Barbora Bergová, 2019.

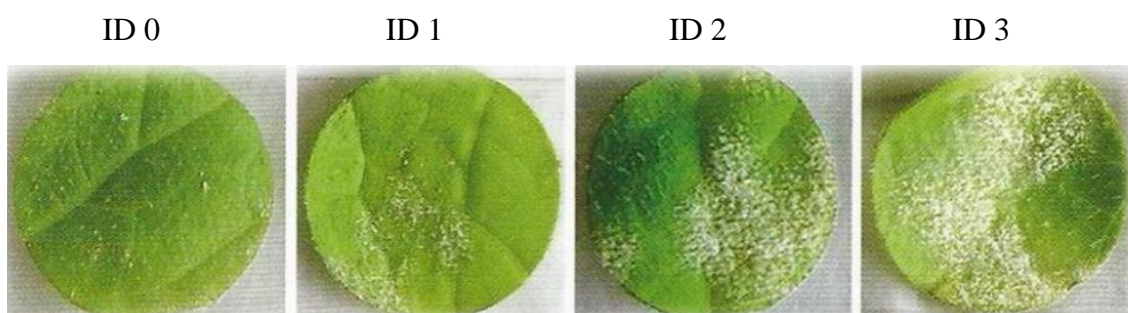
4.5 Hodnocení stupně napadení

Pro hodnocení stupně napadení rostlin byla v mém případě použita metoda přímá. Tato metoda bere v úvahu plochu rostliny, která je patogenem napadena, tedy plochu listových disků. Podle plochy napadení se určuje stupeň napadení, tzv. Infection Degree (ID) (Lebeda et al., 2017).

Celkem byla prováděna dvě hodnocení, vždy po 7 dnech od inokulace a poté po 14 dnech. Zpracování výsledků se provádělo z druhé kontroly, tedy po 14 dnech (obr. 6). Výsledky se zapisovaly podle stupnice s hodnotami 0-3 pro každý z disků. Význam jednotlivých bodů stupnice je popsán v tabulce 5 (Lebeda et al., 2012).

Tabulka 5: Stupnice pro hodnocení intenzity napadení listových disků rostlin padlím (Lebeda et al., 2012).

Stupeň napadení (ID)	Plošný výskyt symptomů
0	disky bez symptomů napadení
1	izolované léze padlí na povrchu disku
2	≤ 50 % povrchu disku pokryto sporulujícím myceliem
3	≥ 50 % povrchu disku pokryto sporulujícím myceliem



Obrázek 6: Detail listových disků s různými stupni napadení 14 dnů po inokulaci (převzato z Lebeda et al., 2017).

Pro konečné vyhodnocení výsledků bylo nutné získat jednu hodnotu pro každou interakci hostitel-patogen. Hodnoty stupně intenzity napadení sloužily k vypočítání maximálního procentuálního stupně intenzity napadení (%maxID) dle vzorce (1) podle Townsenda a Heubergera (1943):

$$\%maxID = \frac{\sum(n \cdot v) \cdot 100}{x \cdot N}, \quad (1)$$

kde %maxID = celkový stupeň napadení,

n = počet listových disků v každém stupni napadení,

v = stupeň napadení,

x = počet stupňů napadení,

N = počet všech hodnocených listových disků.

Na základě hodnot %maxID byly stanoveny stupně virulence pro každý izolát padlí na genotypu rodu *Lactuca* (Lebeda et al., 2013):

A (Avirulent) = avirulentní, %maxID ≤ 30 %,

MV (Moderately Virulent) = středně virulentní, $30 \% < \% \text{maxID} \leq 60 \%$,

V (Virulent) = virulentní, $60 \% < \% \text{maxID} \leq 100 \%$.

V závislosti na hodnotách $\% \text{max ID}$ byly určeny kategorie interakcí všech genotypů rodu *Lactuca* k izolátům *Golovinomyces bolayi* (Lebeda et al., 2012):

R (Resistant) = rezistentní, $\% \text{maxID} \leq 30 \%$,

MR (Moderately Resistant) = středně rezistentní, $30 \% < \% \text{maxID} \leq 60 \%$,

S (Susceptible) = náchylný, $60 \% < \% \text{maxID} \leq 100 \%$.

5 Výsledky

Z důvodu SARS-CoV-2 a s tím souvisejícím omezením přístupu na fakultu nebylo bohužel možné testovat všechny izoláty *Golovinomyces bolayi* na všech genotypech rodu *Lactuca*. Výsledky jsou tedy neúplné a mohou být lehce zkreslené.

5.1 Vyhodnocení patogenní variability

Testování patogenní variability pomocí listových disků probíhalo v letech 2019 a 2020, kdy byl využit diferenciační soubor 13 genotypů rodu *Lactuca* (viz Tab. 2), na němž se testovalo celkem 16 izolátů *Golovinomyces bolayi*, z čehož bylo otestováno 9 izolátů pocházejících ze sběrů v roce 2019 a 7 izolátů posbíraných v roce 2020. Výsledné interakce jsou uvedeny v tabulce 6 a 7, z nichž jsou dále zpracovány doplňující grafy.

Za rok 2019 bylo vyhodnoceno celkem 71 interakcí. Většina (74,6 %) reakcí genotypů *Lactuca* spp. vykazovala náchylnost (S), kdy nejvíce náchylné byly genotypy kontrolní *L. serriola* (LSE/57/15) a *L. sativa* cv. Argeles. Dále stejné procentuální zastoupení měly reakce středně odolné (MR) a odolné (R), a to 12,6 %. Rezistentní reakce byla prokázána pouze na 5 genotypech, kdy nejvíce odolné byly genotypy *L. serriola* (PI 273617), *L. sativa* Colorado, *L. saligna* (09-H58-1013) a *L. virosa* (LVIR/50). Tyto výsledky jsou znázorněny v grafu 2.

Z grafu 4, popisující výsledky studií s izoláty sbíranými v roce 2020, můžeme soudit, že nejčastější reakcí *Lactuca* spp. je náchylnost (S), méně častá je střední odolnost (MR) a nejmenší zastoupení má odolnost (R). V roce 2020 bylo vyhodnoceno 53 interakcí, kde náchylnost byla zjištěna u 62,2 %, zde se řadily genotypy *L. serriola* (LSE/57/15), *L. saligna* (09-H58-1010) a *L. virosa* (09-H58-998). Středně odolných reakcí bylo 26,4 %. Nejméně byla zastoupena kategorie rezistence 11,3 %, tu vykazovaly 4 interakce, z nichž nejvíce rezistentní byly *L. sativa* Colorado a *L. virosa* (LVIR/50). Při porovnání výsledků z obou let zjistíme, že náchylnost a rezistence se projevuje u stejných genotypů *Lactuca* spp., mezi výsledky nejsou zřetelné rozdíly.

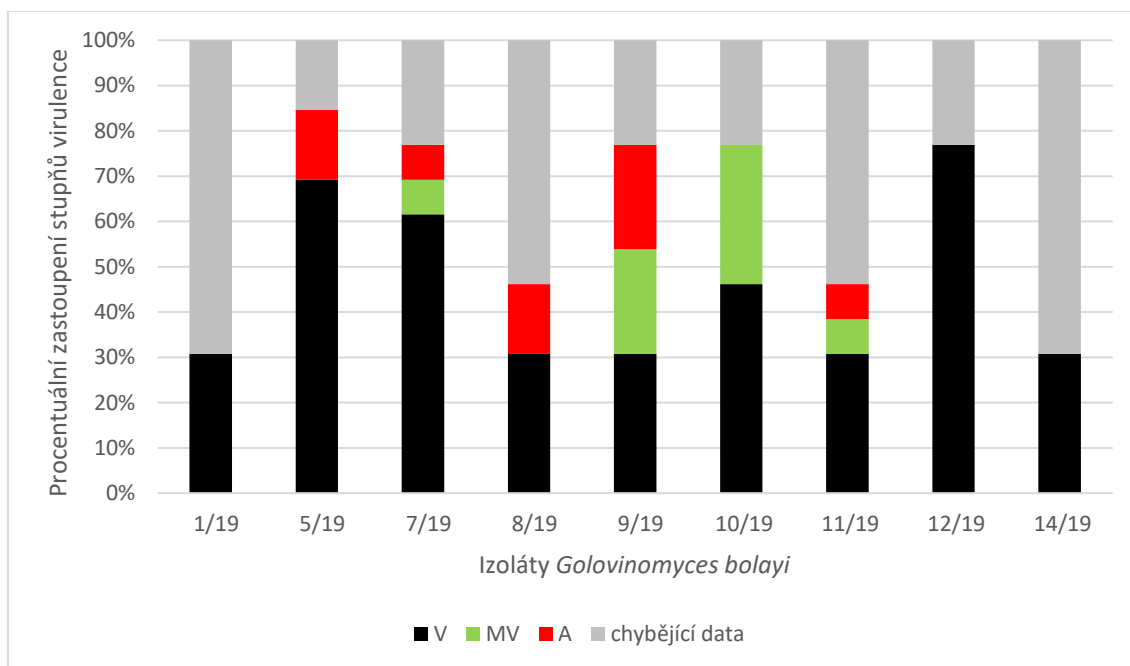
Výsledky interakcí *G. bolayi* na genotypech *Lactuca* spp. jsou znázorněny v grafech 1 a 3. Když se podíváme na graf 1 na stupeň virulence pro jednotlivé izoláty *G. bolayi* v roce 2019, zjistíme, že izoláty 5/19, 7/19 a 12/19 byly nejvíce virulentní (V). Naopak stupeň avirulence (A) se projevil u pěti izolátů a to u 5/19, 7/19, 8/19, 9/19 a

11/19. Střední virulenci (MV) vykazovaly 4 izoláty *G. bolayi*. V roce 2020 (graf 3) měl nejvyšší virulenci izolát 3/20, střední virulenci vykazovaly všechny izoláty nejméně jednou a avirulenci vykazovaly izoláty 2/20, 3/20, 6/20, 9/20.

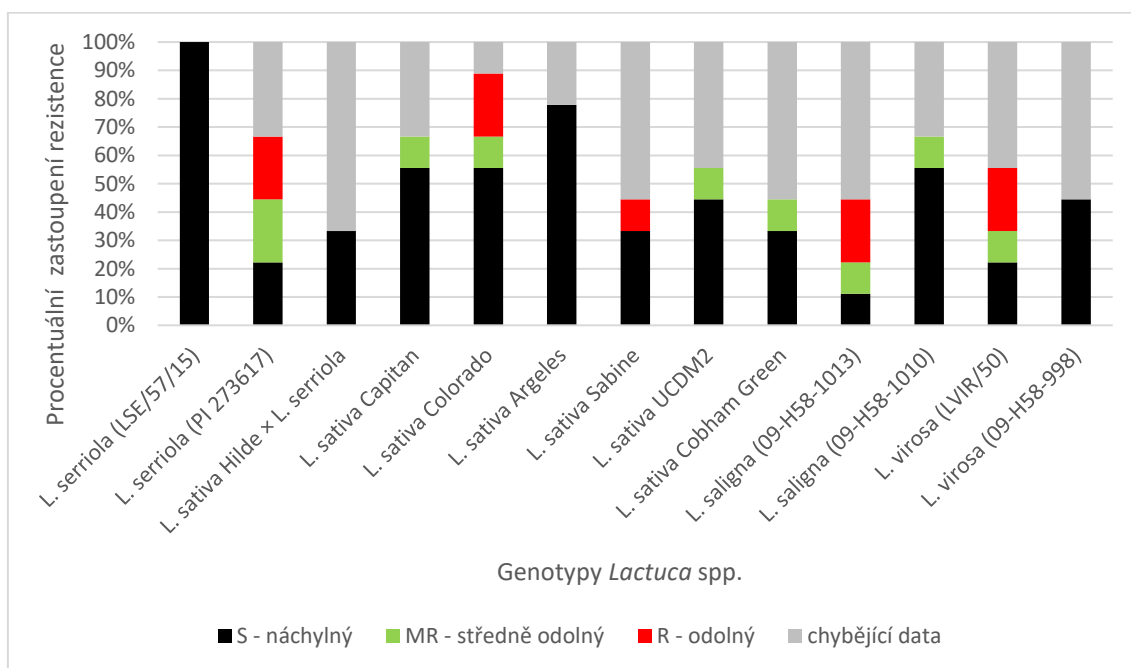
Tabulka 6: Výsledné interakce izolátů *G. bolayi* na genotypěch rodu *Lactuca* pro rok 2019.

<i>Lactuca</i> spp. genotyp	Izolát <i>Golovinomyces bolayi</i>								
	1/19	5/19	7/19	8/19	9/19	10/19	11/19	12/19	14/19
<i>L. serriola</i> (LSE/57/15)	V	V	V	V	V	V	V	V	V
<i>L. serriola</i> (PI 273617)	-	A	V	-	A	MV	MV	V	-
<i>L. sativa</i> Hilde × <i>L. serriola</i>	-	-	V	V	-	V	-	-	-
<i>L. sativa</i> Capitan	-	V	V	-	MV	V	-	V	V
<i>L. sativa</i> Colorado	V	V	A	A	MV	V	V	V	-
<i>L. sativa</i> Argeles	-	V	V	V	V	V	V	V	-
<i>L. sativa</i> Sabine	V	V	-	-	A	-	-	V	-
<i>L. sativa</i> UCDM2	-	V	V	-	V	MV	-	V	-
<i>L. sativa</i> Cobham Green	-	V	-	-	-	MV	-	V	V
<i>L. saligna</i> (09-H58-1013)	-	A	V	-	-	MV	A	-	-
<i>L. saligna</i> (09-H58-1010)	V	V	-	V	MV	-	V	-	V
<i>L. virosa</i> (LVIR/50)	-	-	MV	A	A	V	-	V	-
<i>L. virosa</i> (09-H58-998)	-	V	V	-	V	-	-	V	-

Legenda: V = virulentní, MV = středně virulentní, A = avirulentní, - = chybějící data.



Graf 1: Zastoupení stupňů virulence pro izoláty *G. bolayi* na *Lactuca* spp. v roce 2019.

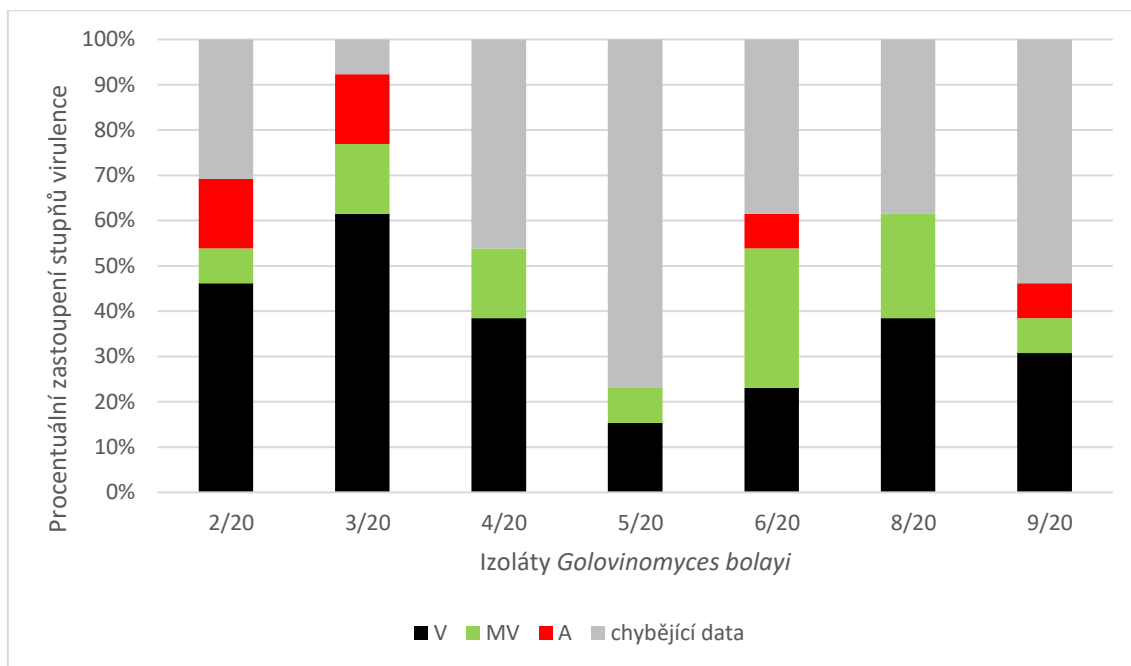


Graf 2: Zastoupení kategorií interakce *Lactuca* spp. po inokulaci *G. bolayi* v roce 2019.

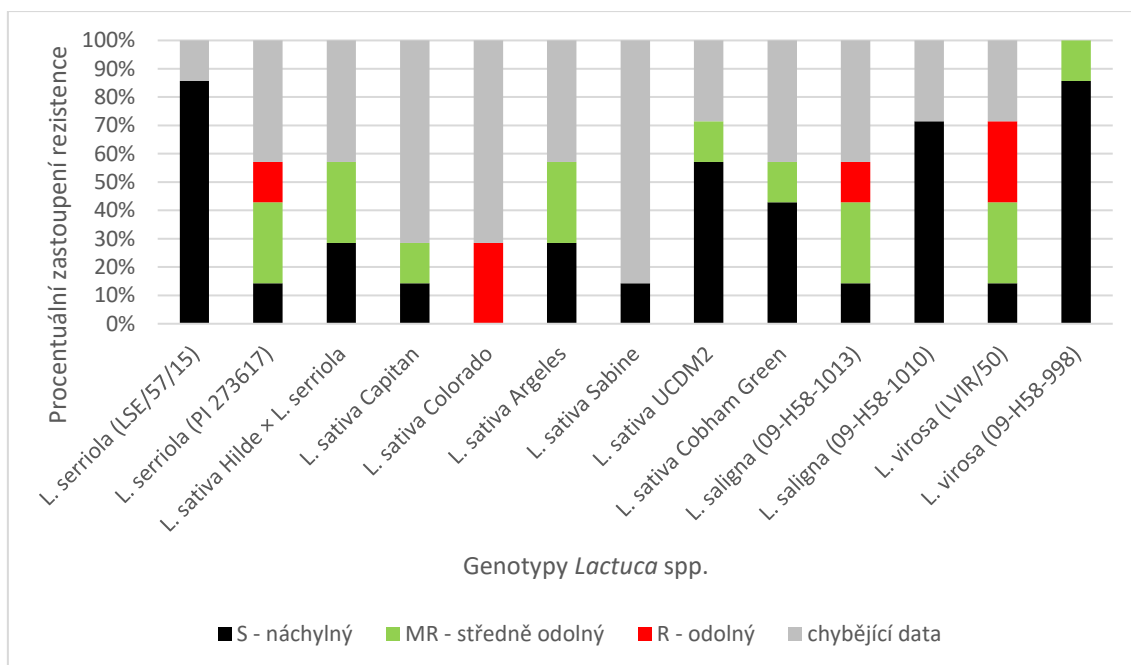
Tabulka 7: Výsledné interakce izolátů *G. bolayi* na genotypech rodu *Lactuca* pro rok 2020.

<i>Lactuca</i> spp. genotyp	Izolát <i>Golovinomyces bolayi</i>						
	2/20	3/20	4/20	5/20	6/20	8/20	9/20
<i>L. serriola</i> (LSE/57/15)	V	V	V	-	V	V	V
<i>L. serriola</i> (PI 273617)	-	V	MV	-	MV-HR	-	A
<i>L. sativa</i> Hilde × <i>L. serriola</i>	-	V	-	MV	V	MV	-
<i>L. sativa</i> Capitan	MV	V	-	-	-	-	-
<i>L. sativa</i> Colorado	A	A	-	-	-	-	-
<i>L. sativa</i> Argeles	V	V	-	-	MV-HR	MV	-
<i>L. sativa</i> Sabine	-	-	-	-	-	V	-
<i>L. sativa</i> UCDM2	V	V	V	-	MV	V	-
<i>L. sativa</i> Cobham Green	V	V	-	-	MV-HR	-	V
<i>L. saligna</i> (09-H58-1013)	A	MV	V	-	-	MV	-
<i>L. saligna</i> (09-H58-1010)	V	V	V	-	-	V	V
<i>L. virosa</i> (LVIR/50)	-	A	MV	V	A	-	MV
<i>L. virosa</i> (09-H58-998)	V	MV	V	V	V	V	V

Legenda: V = virulentní, MV = středně virulentní, A = avirulentní, HR = hypersenzitivní reakce, - = chybějící data.



Graf 3: Zastoupení stupňů virulence pro izoláty *G. bolayi* na *Lactuca* spp. v roce 2020.



Graf 4: Zastoupení kategorií interakce *Lactuca* spp. po inokulaci *G. bolayi* v roce 2020.

5.2 Srovnání výzkumu patogenní variability padlí na salátu a padlí tykvovitých

V této části jsou srovnány výsledky z výzkumů padlí na salátu – na základě této bakalářské práce a práce Mieslerová et al. (2020) a výsledky z výzkumů padlí tykvovitých na základě těchto prací – Gryczová (2013), Rušáková (2016, 2018), Sedláková et al. (2016).

U padlí tykvovitých bylo ve výzkumech sledováno zastoupení ras i patotypů. Zde budou porovnány pouze výsledky ze sledování ras, tedy testování izolátů padlí tykvovitých na různých genotypech *Cucumis melo*. *G. bolayi* bylo testováno ve všech výzkumech na souboru několika genotypů rodu *Lactuca* spp. V tabulce 8 jsou přehledně vypsány všechny výzkumy v přibližných číslech, které jsou dále vysvětleny a rozebrány. Výsledky výzkumů prezentované v pracích Sedláková et al. (2016) a Rušáková (2016) obsahují a hodnotí stejná data, jsou tedy v tabulce uvedeny dohromady. V těchto dvou pracích byl navíc hodnocen jeden genotyp *Cucumis melo* (PI 313970), který byl do testování přidán až v roce 2005, což je dále také zohledněno.

U *G. bolayi* byly vždy hodnoceny 3 kategorie reakcí rostlin na napadení padlím – odolnost (R), střední odolnost (MR) a náchylnost (S). Zatímco u padlí tykvovitých byly hodnoceny pouze 2 odpovědi – odolnost a náchylnost. Vzhledem k této skutečnosti, byly středně odolné odpovědi *G. bolayi* zahrnuty do odpovědí odolných.

Tabulka 8: Hodnoty patogenní variability padlí tykvoovitých a padlí na salátu.

Použitá literatura	Patogen	Rok výzkumu	Počet izolátů patogenu	Počet genotypů rostliny	N	A [%]	V [%]
Rušáková, 2016;	<i>G. orontii</i>	2001-2009	373	11	4103	36	63
			203*	1*	203*		
Sedláková et al., 2016	<i>P. xanthii</i>		131	11	1441	43	57
			86*	1*	86*		
Gryczová, 2013	<i>G. orontii</i>	2010	7	21	147	30	70
	<i>P. xanthii</i>		26	21	546	31	69
Rušáková, 2018	<i>G. orontii</i>	2013-2016	35	21	735	30	70
	<i>P. xanthii</i>		79	21	1659	42	58
Mieslerová et al., 2020	<i>G. bolayi</i>	2008-2017	116	13	1515	29	71
Tato bakalářská práce	<i>G. bolayi</i>	2019, 2020	16	13	208	32	68

Legenda: - (neuveďeno), * (genotyp PI 313970), A (zastoupení avirulence), V (zastoupení virulence), N (celkový počet provedených interakcí)

Z rozsáhlého výzkumu probíhajícího v letech 2001-2009, na ještě starém diferenciacním souboru 11 genotypů, vyplývá, že *P. xanthii* má napříč všemi roky vyšší zastoupení avirulence než *G. orontii*. V letech 2001, 2002, 2003 a 2009 vykazovaly genotypy *C. melo* velmi vysokou hodnotu rezistence vůči *P. xanthii* (okolo 43 %). Zatímco vůči *G. orontii* vykazovaly genotypy více náchylnost. Podobné reakce vůči oběma druhům padlí tykvoovitých byla pozorována v letech 2004, 2005, 2006, 2007, kdy většina genotypů měla vůči napadení rezistentní reakci. V roce 2008 reagovaly rostliny rezistentní reakcí o trochu více na *G. orontii*. Ve shrnutí byla avirulence u *G. orontii* zastoupena z 36 % a u *P. xanthii* z 43 % (Rušáková, 2016; Sedláková et al., 2016).

V roce 2010 bylo testováno 26 izolátů *P. xanthii* (synonymum *P. fusca*) a 7 izolátů *G. orontii* na rozsáhlejší souboru již 21 genotypů *Cucumis melo*, přičemž reakce se lišily. *G. orontii* vykazovalo virulenci přibližně v 70 % případů (avirulenci v 30 %), kde

dokonce 8 genotypů *Cucumis melo* vykazovalo vůči *G. orontii* 100 % náchylnost, a naopak dva genotypy byly úplně rezistentní. *P. xanthii* vykazovalo virulenci v polovině případů (11 z 21 genotypů) okolo 80-100 %, ale na jiných genotypech než *G. orontii*, nebo na stejných genotypech ale s jinou frekvencí. Méně často se v reakcích na napadení oběma druhy padlí objevovala rezistence (Gryczová, 2013).

Práce Evy Rušákové (2018) potvrdila doposud zjištěná data o padlí tykvovitých. Zde probíhal výzkum 4 roky (2013-2016) na diferenciačním souboru 21 genotypů *Cucumis melo* a jednom genotypu Solartur, jenž nebyl do hodnocení započítán. I když v roce 2013 byly frekvence výskytu náchylnosti dosti podobné u obou patosystémů, roky 2014 a 2015 ukázaly mnohem vyšší rezistenci u studovaných genotypů rostlin vůči *P. xanthii*. V roce 2016 byl testován na *Cucumis melo* pouze izolát *P. xanthii*, kde byly výsledky velmi podobné s roky 2014 a 2015. Některé z genotypů *Cucumis melo* byly zcela náchylné pro oba druhy padlí, jednalo se o stejné i různé genotypy. Celkové zastoupení virulence za všechny roky u *G. orontii* bylo 30 % a u *P. xanthii* 42 %.

Z těchto výzkumů padlí tykvovitých lze říct, že zastoupení virulence a avirulence se v jednotlivých letech měnila a měnila se i v závislosti na druhu padlí.

V letech 2008-2017 probíhal výzkum patogenní variability *G. bolayi*. Zde bylo testováno 13 genotypů *Lactuca* spp. Virulentní reakce byla zastoupena nejvíce, a to v rozmezí 60-80 %, s výjimkou roku 2009, zde byla mezi 50-60 %. Nejčastěji vykazovaly náchylnou reakci genotypy *L. serriola* (LSE/57/15), hybrid *L. serriola* x *L. sativa* a dále některé kultivary *L. sativa* (Argeles, Capitan, Sabine, Cobham Green a UCDM2). Avirulentní reakce se pohybovala v rozmezí 20-40 %. Žádný z izolátů *G. bolayi* nebyl avirulentní vůči všem testovaným genotypům, stejně jako žádný z genotypů nevykazoval rezistentní reakci vůči všem izolátům *G. bolayi* (Mieslerová et al., 2020).

Z této bakalářské práce bylo zjištěno za oba roky celkem 7 genotypů *Lactuca* spp., které vykazovaly úplnou náchylnost, zbytek genotypů vykazoval rezistenci nejméně jednou. Z izolátů *G. bolayi* byly jen 3 z 16 plně virulentní, zatímco žádný izolát nebyl úplně avirulentní. Podrobnější výsledky byly již popsány výše.

Hlavním rozdílem při testování padlí na salátu a padlí tykvovitých je počet genotypů rostlin, na kterých se padlí testovalo. U padlí na salátu byl vždy použit jednotný diferenciační soubor 13 genotypů *Lactuca* spp., zatímco u padlí tykvovitých bylo

k dispozici 21 genotypů *Cucumis melo* a u výzkumu v letech 2001-2009 pouze 11 (od roku 2005 12) genotypů.

Dalším rozdílem je variabilita padlí, kde žádný izolát *G. bolayi* nevykazoval na daném diferenciačním souboru plně avirulentní reakci. A ani žádný z genotypů *Lactuca* spp. nevykazoval plnou rezistenci (nepočítaje *L. sativa* Colorado testovaného v roce 2020 v této bakalářské práci – je to zkreslený výsledek, protože byly testovány pouze 2 izoláty ze 7).

Z výzkumu z let 2001-2009 (Rušáková, 2016; Sedláková et al., 2016) můžeme vidět, že zde byly objeveny plně rezistentní genotypy *Cucumis melo* vůči *P. xanthii* (v roce 2001 1 genotyp, 2005 3, 2006 3 a 2007 1 genotyp). I pro *G. orontii* vykazovaly některé genotypy 100 % rezistenci (2005 2, 2006 2,). Větší rezistenci tedy vykazují genotypy *Cucumis melo* vůči *P. xanthii*.

Na rozdíl od toho, např. v roce 2010 některé genotypy (přesněji 2) *Cucumis melo* v reakci na *P. xanthii* byly plně rezistentní (Gryczová, 2013). Rušáková (2018) zase uvádí, že v letech 2013-2016 úplnou rezistenci jevílo vůči *P. xanthii* 9 genotypů (a to tak, že v roce 2014 1 genotyp, v roce 2015 6 a v roce 2016 2 genotypy). Plně rezistentní se jevíly i 4 genotypy vůči *G. orontii*.

Padlí na salátu vykazuje rasovou specifitu, jeho zastoupení virulence či avirulence napadení se mění v průběhu let a v závislosti na datu a lokalitě sběru stejně tak, jako tomu je u padlí tykvovitých. Spektrum genotypů vykazujících nejčastěji rezistentní reakce vůči studovaným izolátům stejně jako těch vykazujících náchylnost se v průběhu let příliš neliší (Lebeda a Mieslerová, 2011; Mieslerová et al., 2020; Sedláková et al., 2018).

6 Diskuze

6.1 Patogenní variabilita *G. bolayi* na genotypch rodu *Lactuca*

Praktická část této bakalářské práce se věnovala zkoumání patogenní variability *G. bolayi* na diferenčním souboru 13 genotypů rodu *Lactuca*, kdy izoláty *G. bolayi* byly sbírány na střední a jižní Moravě v letech 2019 a 2020, v obou letech probíhalo i testování. Celkem bylo testováno 16 izolátů *G. bolayi*. Virulenci vykazovaly všechny izoláty alespoň jednou. Genotypy rostlin vykazovaly vůči *G. bolayi* převážně náchylnost, méně střední náchylnost a nejméně odolnost. Vysoká náchylnost rostlin potvrzuje, že rostliny se velmi špatně a velmi málo přizpůsobují na napadení *G. bolayi*, proto je dle mého názoru nutné dále šlechtit nové odolnější genotypy salátu a vyvíjet ochranné prostředky, které rostlinám napomůžou se patogenu bránit. Vysoce náchylné se jevíly genotypy *L. serriola* (LSE/57/15) a *L. virosa* (09-H58-998). V obou testovaných letech 2019 i 2020 vykazovaly odolnost jen genotypy *L. serriola* (PI 273617), *L. sativa* Colorado, *L. saligna* (09-H58-1013), *L. virosa* (LVIR/50) a v roce 2019 i *L. sativa* Sabine, a to jen u některých izolátů *G. bolayi*.

V obou letech nebyly zaznamenány výrazné rozdíly v reakcích genotypů rostlin vůči izolátům patogena. Celkově za oba roky bylo z otestovaných interakcí izolátů 11,95 % avirulentních, 19,65 % středně virulentních a 68,4 % virulentních. Do tohoto procentuálního zastoupení nebyly započítány nezrealizované experimenty. Výsledky testování potvrzují variabilitu virulence u izolátů *G. bolayi*. Nejčastějším výsledkem byla úplná virulence a nejméně častým avirulence. Avirulence *G. bolayi* závisela na konkrétním genotypu daného druhu a byla tedy velmi specifická. To znamená, že např. u *L. saligna* byla avirulence padlí prokázána jen u jednoho ze dvou testovaných genotypů. Žádný z genotypů *Lactuca* spp. nevykazoval rezistenci vůči všem izolátům *G. bolayi*.

V porovnání s odbornou literaturou (Lebeda et al., 2012; Mieslerová et al., 2020) se data v této bakalářské práci převážně shodují a jsou mezi nimi jen nepatrné rozdíly. Všechna doposud zjištěná data ukazují, že *G. bolayi* vykazuje obrovskou variabilitu virulence a že výsledky výzkumů za poslední roky jsou víceméně stálé. Nemění se ani genotypy rostlin vykazující rezistenci či vysokou náchylnost.

6.2 Srovnání patogenní variability padlí tykvovitých a padlí na salátu

Provedených interakcí v patosystému padlí tykvovitých – *Cucumis melo* bylo výrazně více než v patosystému padlí – *Lactuca* spp. To je výhodou, jelikož při větším množství dat se více minimalizuje chyba pozorování.

Při srovnání těchto tří patosystémů (Gryczová, 2013; Mieslerová et al., 2020; Rušáková, 2016, 2018; Sedláková et al., 2016) se nejvyšší procento avirulence objevuje u *P. xanthii*, což činí v průměru okolo 30-40 %. Menší, ale stále velké procento avirulence vykazuje *G. orontii*, okolo 30 %. Všechny hodnoty avirulence u *P. xanthii* a *G. orontii* zaznamenané během let byly velmi podobné, proto je bylo možné zprůměrovat. U *G. bolayi* jsou tyto hodnoty velmi podobné k hodnotám *G. orontii*, je zde také zastoupení avirulence okolo 30 %. Zastoupení náchylných reakcí rostlinných genotypů u všech tří patosystémů se pohybuje ve stejných hodnotách, přibližně 60-70 %. Velmi podobné jsou si výsledky obou druhů rodu *Golovinomyces* (*G. orontii* a *G. bolayi*). Liší se od nich patosystém *Cucumis melo* - *P. xanthii*, kdy byly zjištěny vyšší hodnoty avirulence a rostliny vykazují více rezistentních reakcí.

Výsledky těchto výzkumů můžeme považovat za velmi přesné, jelikož jsou zde zohledněna data sahající až do roku 2001 a mezi všemi roky nebyly pozorovány výrazné rozdíly v náchylnosti a rezistenci jednotlivých genotypů rostlin.

Ze všech uvedených prací vyplývá, že většina sledovaných genotypů vykazovala po napadení těmito třemi druhy padlí (*G. bolayi*, *G. orontii*, *P. xanthii*) náchylnost a u studovaných izolátů převažovala virulence. Variabilita virulence padlí tykvovitých a padlí na salátu závisí z velké části na datu a lokalitě sběru a samozřejmě na izolátu padlí a daném genotypu rostliny. Patogenní variabilita padlí na salátu a padlí tykvovitých si je velmi podobná, ale zároveň různorodá, a to hlavně díky rasové specifičnosti patogenů.

Nedá se jasně stanovit, které z uvedených padlí má největší variabilitu virulence z důvodu velmi podobné frekvence výskytu jednotlivých reakcí a z důvodu toho, že množství provedených interakcí rostliny s *G. bolayi* bylo výrazně méně.

7 Závěr

Teoretická část předložené bakalářské práce se zabývala patosystémem *Lactuca* spp. – *Golovinomyces bolayi*. Byla zde popsána obecná charakteristika *Lactuca* spp. její zařazení a členění, dále recentní taxonomické zařazení padlí, které se za poslední roky hodně měnilo, dále je zmíněna obecná charakteristika, příznaky napadení, hostitelský okruh, výskyt na kulturních a planých druzích a variabilita padlí na salátu. Dále byla popsána patogenní variabilita u padlí obecně, metody a hodnocení jejího studia a rezistence rostlin.

V praktické části byly testovány izoláty *G. bolayi* na diferenciačním souboru 13 genotypů *Lactuca* spp. Při studiu byla využita metoda listových disků. Izoláty vykazovaly různé stupně virulence, kdy nejčastější zastoupená reakce byla virulence a nejméně častá avirulence. Zastoupení těchto kategorií se v obou letech testování (2019 a 2020) vzhledem ke studovaným genotypům *Lactuca* spp. téměř nelišilo. Žádný z genotypů *Lactuca* spp. nevykazoval rezistenci vůči všem izolátům *G. bolayi*.

Dále byly porovnány výsledky z výzkumů patosystémů *Lactuca* – *G. bolayi* a *Cucumis melo* – *G. orontii* a *P. xanthii*. Bylo zjištěno, že každý druh padlí (*G. bolayi*, *G. orontii* a *P. xanthii*) vykazuje specifickou variabilitu virulence, odlišnou od ostatních patogenů. Patogenní variabilita padlí na salátu a padlí tykvovitých si je velmi podobná, a nejpodobnější procento virulence a avirulence vykazují dva druhy rodu *Golovinomyces*. U všech 3 druhů padlí je vždy vysoké zastoupení izolátů vykazujících na daném diferenciačním souboru virulenci a daleko menší zastoupení těch vykazujících avirulenci. Variabilita virulence všech 3 patogenů se mění v průběhu let a závisí na lokalitě a datu sběru. Zároveň je patogenní variabilita velmi různorodá, a to vše díky rasové specifitě. Studium patogenní variability je často zkoumané odvětví a je velmi důležité pro pochopení fungování patosystémů a základ šlechtění odolných genotypů rostlin. Doufám, že výsledky této bakalářské práce napomůžou porozumění vztahu *Lactuca* spp. – *G. bolayi* a přispějí k rozšíření již dosud zjištěných výsledků.

8 Didaktická část

Téma houby patří podle Rámcového vzdělávacího programu pro gymnázia (RVP G) do vzdělávací oblasti Člověk a příroda, a do vzdělávacího oboru Biologie. V rámci učiva biologie jsou to kategorie: Biologie hub.

Didaktickou částí v předložené bakalářské práci je pracovní list pro střední školy, který je možné využít v hodinách biologického semináře či v terénu při biologické exkurzi.

Pracovní list pro SŠ

Téma: Vztah patosystému *Lactuca* spp. – padlí na salátu.

1. Doplňte do tabulky taxonomické zařazení padlí na salátu (*G. bolayi*).

čeleď	
řád	
třída	
pododdělení	
oddělení	
říše	

2. Do jaké čeledi spadá rod *Lactuca* (salát)?
3. Co je to hypersenzitivní reakce?
4. Jaké je správné tvrzení o padlí na salátu?
 - a) Má široký hostitelský okruh.
 - b) Napadá pouze druhy z čeledi Asteraceae (hvězdnicovité).
 - c) Jeho taxonomické zařazení je již několik let stejné a nemění se.
5. Jaké je správné anglické pojmenování pro padlí?
 - a) powdery mildew
 - b) downy mildew
 - c) juicy mildew

6. Jakou barvu mají povlaky padlí na salátu?

- a) černou
- b) bílou
- c) žlutou

7. Napište, jaká metoda je na obrázku znázorněna a napište k čemu se využívá.



8. Vyberte správné tvrzení.

- a) Padlí na salátu napadá pouze kořeny rostlin.
- b) Padlí na salátu napadá pouze listy rostlin.
- c) Padlí na salátu může napadat listy, stonky, i řapíky listů.

9. Vyřešte čtyřsměrku. Náповěda: Jedná se o 12 pojmů vztahující se k tématu padlí na salátu.

E I M O N O X A T S
G N B O L A Y I Á Y
Y F Y H O L O V L M
M E I N O Í L D A P
Y K O N I D I E S T
Z C M S P O R Y Y O
N E G O T A P C E M
E S R O S T L I N Y

Tajenka: Jaký je vědecký název pro padlí na salátu? *bolayi*.

Pracovní list pro SŠ – autorské řešení

Téma: Vztah patosystému *Lactuca* spp. – padlí na salátu.

1. Doplňte do tabulky taxonomické zařazení padlí na salátu (*G. bolayi*).

čeleď	Erysiphaceae
řád	Erysiphales
třída	Leotiomycetes
pododdělení	Pezizomycotina
oddělení	Ascomycota
říše	Fungi

2. Do jaké čeledi spadá rod *Lactuca* (salát)? **Asteraceae (hvězdnicovité)**
3. Co je to hypersenzitivní reakce?

Náhlá buněčná smrt v místě napadení patogenem.

4. Jaké je správné tvrzení o padlí na salátu?

a) **Má široký hostitelský okruh.**

b) Napadá pouze druhy z čeledi Asteraceae (hvězdnicovité).

c) Jeho taxonomické zařazení je již několik let stejné a nemění se.

5. Jaké je správné anglické pojmenování pro padlí?

a) **powdery mildew**

b) downy mildew

c) juicy mildew

6. Jakou barvu mají povlaky padlí na salátu?

a) černou

b) bílou

c) žlutou

7. Napište, jaká metoda je na obrázku znázorněna a napište k čemu se využívá.



Na obrázku je znázorněna metoda listových disků. Využívá se k testování patogenní variability nejen padlí na salátu.

8. Vyberte správné tvrzení.

- a) Padlí na salátu napadá pouze kořeny rostlin.
- b) Padlí na salátu napadá pouze listy rostlin.
- c) Padlí na salátu může napadat listy, stonky, i řapíky listů.

9. Vyřešte čtyřsměrku. Náповěda: Jedná se o 12 pojmů vztahující se k tématu padlí na salátu.

E	I	M	O	N	O	X	A	T	\$
G	N	B	O	L	A	Y	I	Á	Y
Y	F	Y	H	O	L	O	V	L	M
M	E	I	N	O	Í	L	D	A	P
Y	K	O	N	I	D	I	E	S	T
Z	C	M	S	P	O	R	Y	Y	O
N	H	G	O	T	A	P	C	E	M
E	S	R	O	S	T	L	I	N	Y

Tajenka: Jaký je vědecký název pro padlí na salátu? *Golovinomyces bolayi*.

9 Použitá literatura

- Bađurová, E. (2019): Studium vzájemných vztahů výskytu padlí čekankového (*Golovinomyces cichoracearum*) a plísně salátové (*Bremia lactucae*) v planých populacích lociky kompasové (*Lactuca serriola*). Bakalářská práce. Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, p. 71.
- Balint-Kurti, P. (2019): The plant hypersensitive response: concepts, control and consequences. *Molecular Plant Pathology*, 20(8): 1163–1178.
- Bhellum, B. L., Bikarma, S. (2015): Taxonomic novelties of the genus *Lactuca* L. in Jammu and Kashmir (India): diversity, phenology and distribution. *Current Life Sciences*, 1: 93-102.
- Blancard, D., Lot, H., Maisonneuve, B. (2006): *A Color Atlas of Diseases of Lettuce and Related Salad Crops. Observation, Biology and Control*. Academic Press, Burlington, VT, USA, pp. 376.
- Blumer, S. (1933): Die Erysiphaceen Mitteleuropas unter besonderer Berücksichtigung der Schweiz. *Beiträge Zur Kryptogamenflora Der Schweiz*, 7: 1–483.
- Braun, U. (1987): A monograph of the Erysiphales (powdery mildews). *Nova Hedwigia Beih*, 89: 1–700.
- Braun, U., Cook, R. T. A. (2012): *Taxonomic Manual of the Erysiphales (Powdery Mildews)*. CBS Biodiversity Series No. 11: 1-707.
- Braun, U., Shin, H., Takamatsu, S., Meeboon, J., Kiss, L., Lebeda, A., Kitner, M., Goetz, M. (2019): Phylogeny and taxonomy of *Golovinomyces orontii* revisited. *Mycological Progress*, 18: 335-357.
- Cooke, B. M. (2006): Disease assessment and yield loss. 3:42-71. In Cooke, B. M., Jones, D. G., Kaye, B. *The epidemiology of Plant Disease*. 2nd edition. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Crute, I. R., Burns, G. (1983): Powdery mildew of lettuce (*Lactuca sativa*). *Plant Pathology*, 32: 455–457.

- Česneková, E. (2008): Variabilita interakcí mezi zástupci rodu *Lactuca* spp. a padlím čekankovým (*Golovinomyces cichoracearum*). Diplomová práce. Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, p. 112.
- de Vries, I. M. (1996): Department of Plant Taxonomy, Wageningen Agricultural University, P.O. Box 8010 NL-6700 ED Wageningen, The Netherlands, Genetic Resources and Crop Evolution, 44: 165–174.
- Doležalová, I., Křístková, E., Lebeda, A., Vinter, V. (2002): Description of morphological characters of wild *Lactuca* L. spp. genetic resources. Horticultural Science, 29 (2): 56–83.
- Dreiseitl, A. (2015a): Rare virulences of barley powdery mildew found in aerial populations in the Czech Republic from 2009 to 2014. Czech Journal of Genetics and Plant Breeding, 51: 1–8.
- Dreiseitl A. (2015b): Changes in virulence frequencies and higher fitness of simple pathotypes in the Czech population of *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*. Plant Protection Science, 51: 67–73.
- Filová, D. (2014): Studium vývoje padlí (*Golovinomyces cichoracearum*) na vybraných zástupcích rodu *Lactuca* a čeledi Asteraceae. Diplomová práce. Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, p. 127.
- Filová, D. (2014): Studium vývoje padlí (*Golovinomyces cichoracearum*) na vybraných zástupcích rodu *Lactuca*. Bakalářská práce. Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, p. 127.
- Gustafson, G. D, Shaner, G. (1982): Influence of plant age on the expression of slow-mildewing resistance in wheat. Phytopathology, 72: 746-749.
- Grulich V. (2004): *Lactuca* L. – locika. In: Slavík B., Štěpánková J. (eds.) Květena České republiky, díl 7., Academia, Praha, pp. 487-497.
- Gryczová, K. (2013): Nový systém pro determinaci a popis patotypů a ras padlí tykvovitých (*Golovinomyces cichoracearum*, *Podosphaera xanthii*). Bakalářská práce. Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, p. 83.
- Hammett, K. R. W. (1977): Taxonomy of Erysiphaceae of New Zealand. New Zealand Journal of Botany, 15: 687-711.

- Heluta, V. P. (1988): Novi taksonomichni kombinatsyyi v rodini Erysiphaceae. *Ukravins'k Bot Zhurn*, 45: 62-63.
- Husain, SI., Akram, M. (1996): Evaluation of the susceptibility of some lettuce cultivars to natural infection by powdery mildew (*Erysiphe cichoracearum*). *Tests of Agrochemicals and Cultivars*, 17: 76–7.
- Large, E. C. (1966): Measuring Plant Disease. *Annual Review of Phytopathology*, 4:9-26.
- Lebeda A. (1985): Susceptibility of some lettuce cultivars to natural infection by powdery mildew. *Tests of Agrochemicals & Cultivars No. 6. Annals of Applied Biology*, 106 (Suppl.): 185–159.
- Lebeda, A., Pink, D. A. C., Mieslerová, B. (2001): Host-Parasite specificity and defense variability in the *Lactuca* spp. *Bremia lactucae* pathosystem. *Journal of Plant Pathology*, 83 (2) Special issue, 25-35.
- Lebeda, A., Doležalová, I., Feráková, V., Astley, D. (2004): Geographic distribution of wild *Lactuca* spp. (Asteraceae, Lactuceae). *Botanical Review*, 70: 328-356.
- Lebeda, A., Petrželová, I. (2004): Variation and distribution of virulence phenotypes of *Bremia lactucae* in natural populations of *Lactuca serriola*. *Plant Pathology* 53:316-324.
- Lebeda, A., Doležalová, I., Křístková, E., Dehmer, K. J., Astley, D., van de Wiel, C. C.M., van Treuren, R. (2007): Acquisition and ecological characterization of *Lactuca serriola* L. germplasm collected in the Czech Republic, Germany, the Netherlands and United Kingdom. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 54: 555-562.
- Lebeda, A., Sedlářová, M., Petřivalský, M., Prokopová, J. (2008): Diversity of defence mechanisms in plant–oomycete interactions: a case study of *Lactuca* spp. and *Bremia lactucae*. *European Journal of Plant Pathology*, 122: 71–89
- Lebeda, A., Cohen, Y. (2011): Cucurbit downy mildew (*Pseudoperonospora cubensis*) – biology, ecology, epidemiology, host-pathogen interaction and control. *European Journal of Plant Pathology*, 129: 157-192.
- Lebeda, A., Mieslerová, B. (2011): Taxonomy, distribution and biology of lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum* sensu stricto). *Plant Pathology*, 60/3: 400-415.

- 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 Ecology*, 5: 670-682.
- 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*). *Mycological Progress*, 12: 533-545.
- Lebeda, A., Křístková, E., Kitner, M., Mieslerová, B., Jemelková, M., Pink, D. A. C. (2014): Wild *Lactuca* species, their genetic diversity, resistance to diseases and pests, and exploitation in lettuce breeding. *European Journal of Plant Pathology* 138(3): 597-640.
- Lebeda A., Mieslerová B., Huszár J., Sedláková B. (2017): Padlí kulturních a planě rostoucích rostlin: taxonomie, biologie, ekologie a epidemiologie, mechanismy rezistence, šlechtění na odolnost, metody experimentální práce, diagnostika a ochrana rostlin. Agriprint, Olomouc: 1-358.
- Lebeda, A., Křístková, E., Sedláková, B., McCreight, J. D., Kosman, E. (2018): Virulence variation of cucurbit powdery mildews in the Czech Republic – population approach. *European Journal of Plant Pathology*, 152: 309-326.
- Matheron, M. E, Porchas, M. (1998): Evaluation of new fungicides for management of downy and powdery mildew of lettuce in 1998. In: Oebker NF, ed. *Vegetable: A College of Agriculture Report for 1998*. Tucson, AZ, USA: College of Agriculture, University of Arizona, 90–3.
- Matheron, M. E., Porchas, M. (1999): Assessment of fungicide performance of powdery mildew of lettuce in 1999. In: Byrne DN, Baciewicz P, eds. *Vegetable: A College of Agriculture Report for 1999*. Tucson, AZ, USA: College of Agriculture, University of Arizona, 15–7.
- Matheron, M. E., Porchas, M. (2001): Reaction of different cultivars of lettuce to development of powdery mildew in 2001. In 2001 *Vegetable Report*; Byrne, D. N., Baciewicz, P., Eds. College of Agriculture and Life Sciences, University of Arizona: Tuscon, AZ, USA, 89–90.

- Mieslerová, B., Kitner, M., Křístková, E., Majeský, Ľ., Lebeda, A. (2020): Powdery Mildews on *Lactuca* Species – A Complex View of Host-Pathogen Interactions, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 39 (1): 44-71.
- Mieslerová, B., Lebeda, A., Petrželová, I., Korbelová, P. (2013): Incidence of lettuce downy mildew (*Bremia lactucae*) and powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*) in natural populations of prickly lettuce (*Lactuca serriola*). *Plant Protection Science*, 49: S24–S32.
- Rušáková, E. (2016): Výzkum patogenní variability v populacích padlí tykvovitých v České republice (2001-2009). Bakalářská práce. Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, p. 119.
- Rušáková, E. (2018): Patogenní variabilita padlí dýňovitých v České republice v letech 2013-2016. Diplomová práce. Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, p. 101.
- Salmon, E. (1900): A monograph of the Erysiphaceae. *Mem. Torrey Bot. Club*, 9: 1-292.
- Sacristán, S., García-Arenal, F. (2008): The evolution of virulence and pathogenicity in plant pathogen populations. *Molecular Plant Pathology*, 9: 369-384.
- Schnathorst, W. C., Weinhold, A. R. (1957): An osmotic mechanism for resistance to powdery mildew in lettuce and peach. *Phytopathology*, 47: 533.
- Sedláková, B., Rušáková E., Křístková, E., Lebeda, A. (2016): LongLasting (2001 to 2009) Variation in Virulence Among Czech Cucurbit Powdery Mildew Populations Screened on Eleven *Cucumis melo* Differential Genotypes. In: Kozik, E.U., Paris, H.S. (Eds.): *Proceedings of Cucurbitaceae 2016. The XIth Eucarpia Meeting on Cucurbit Genetics & Breeding*. Warsaw, Poland, July 24–28 2016, 268-271.

10 Seznam obrázků

Obrázek 1: Anamorfní a teleomorfní stádium *G. bolayi* (převzato z Braun et al., 2019).

Obrázek 2: Symptomy padlí *G. bolayi* na *Lactuca serriola*. Autor: B. Mieslerová (Lebeda et al., 2017).

Obrázek 3: Genotypy rodu *Lactuca* vhodné k inokulaci. Barbora Bergová, 2019.

Obrázek 4: Metoda listových disků. Barbora Bergová, 2020.

Obrázek 5: Inokulované listové disky. Barbora Bergová, 2019.

Obrázek 6: Detail listových disků s různými stupni napadení 14 dnů po inokulaci (převzato z Lebeda et al., 2017).

11 Seznam tabulek

Tabulka 1: Výskyt *Golovinomyces bolayi* na kulturním salátu *L. sativa* (Mieslerová et al., 2020).

Tabulka 2: Seznam izolátů a lokalit sběru *G. bolayi* v roce 2019.

Tabulka 3: Seznam izolátů a lokalit sběru *G. bolayi* v roce 2020.

Tabulka 4: Diferenciační soubor 13 genotypů rodu *Lactuca*.

Tabulka 5: Stupnice pro hodnocení intenzity napadení listových disků rostlin padlím (Lebeda et al., 2012).

Tabulka 6: Výsledné interakce izolátů *G. bolayi* na genotypech rodu *Lactuca* pro rok 2019.

Tabulka 7: Výsledné interakce izolátů *G. bolayi* na genotypech rodu *Lactuca* pro rok 2020.

Tabulka 8: Hodnoty patogenní variability padlí tykvovitých a padlí na salátu.

12 Seznam grafů

Graf 1: Zastoupení stupňů virulence pro izoláty *G. bolayi* na *Lactuca* spp. v roce 2019.

Graf 2: Zastoupení kategorií interakce *Lactuca* spp. po inokulaci *G. bolayi* v roce 2019.

Graf 3: Zastoupení stupňů virulence pro izoláty *G. bolayi* na *Lactuca* spp. v roce 2020.

Graf 4: Zastoupení kategorií interakce *Lactuca* spp. po inokulaci *G. bolayi* v roce 2020.