

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



**Variabilita interakcí padlí čekankového (*Golovinomyces cichoracearum*) a lociky vrbové (*Lactuca saligna*)**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Autor:	<b>David Škrášek</b>
Studijní obory:	Učitelství Biologie pro střední školy Učitelství Tělesné výchovy pro střední školy
Forma studia:	Prezenční
Vedoucí práce:	<b>doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D.</b>
Termín odevzdání práce:	5. května 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením paní doc. RNDr. Barbory Mieslerové, Ph D. a veškeré použité zdroje jsem uvedl v seznamu literatury.

V Olomouci 5. května 2016

.....

#### Poděkování:

Tímto bych rád poděkoval své vedoucí paní doc. RNDr. Barboře Mieslerové, Ph D. za pomoc při zpracování bakalářské práce, odborné rady, konzultace a poskytnutí vědeckých materiálů. Dále děkuji celému fytopatologickému oddělení Katedry botaniky PřF za ochotu a vstřícnost během experimentů.

**Bibliografická identifikace:**

**Jméno a příjmení autora:** David Škrášek  
**Název práce:** Variabilita interakcí padlí čekankového (*Golovinomyces cichoracearum*) a lociky vrbové (*Lactuca saligna*)  
**Typ práce:** Bakalářská práce  
**Pracoviště:** Katedra botaniky, PřF UP Olomouc  
Šlechtitelů 11, 783 71 Olomouc – Holice  
**Vedoucí práce:** doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D.  
**Rok obhajoby práce:** 2016

**Abstrakt:**

Předložená bakalářská práce je zaměřena na zkoumání interakcí padlí druhů *Golovinomyces cichoracearum*, *Golovinomyces orontii*, *Pseudoidium neolycopersici* a *Erysiphe pisi* a druhu *Lactuca saligna*. V průběhu této práce byl sledován vývoj izolátů *G. cichoracearum* (37/14, 38/14, 39/14, 40/14 a 50/14), *G. orontii* (17/11), *P. neolycopersici* (UPOC-FUN-126) a *E. pisi* (1/2007) na *Lactuca saligna* (09-H58-1013).

Na základě mikroskopického pozorování byla na vybraném genotypu zjištěna rozdílná intenzita vývoje izolátů. Nejvyšší procento klíčivosti bylo zaregistrováno u izolátu *G. cichoracearum* 50/14 při 24hpi, naopak nejmenší u izolátu *G. orontii* při 48 hpi. Izolát, u kterého byl vypočítán nejvyšší počet konidií s jedním vláknem je *G. cichoracearum* 39/14, se dvěma vlákny *G. cichoracearum* 37/14 a se třemi vlákny *G. cichoracearum* 38/14. Nejvyšší procento nekrotických buněk *L. saligna* bylo zjištěno po inokulaci izolátem *P. neolycopersici*. Intenzita sporulace při 168 hpi byla nejvyšší u izolátu *G. cichoracearum* 38/14.

**Klíčová slova:** *Lactuca saligna*, vývoj padlí, sporulace, nekrotická reakce

**Počet stran:** 68

**Počet příloh:** 1

**Jazyk:** český

**Bibliographical identification:****Author's first name and surname:** David Škrášek**Title:** Variability of the interactions of lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*) and willowleaf lettuce (*Lactuca saligna*)**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:** 2016**Abstract:**

This bachelor thesis is focused on examining the interactions powdery mildew species *Golovinomyces cichoracearum*, *Golovinomyces orontii*, *Pseudoidium neolycopersici* and *Erysiphe pisi* and host plant *Lactuca saligna*. In the course of this work was monitored development of isolates of *G. cichoracearum* (37/14, 38/14, 39/14, 40/14 and 50/14), *G. orontii* (17/11), *P. neolycopersici* (UPOC-FUN-126) and *E. pisi* (1/2007) on *Lactuca saligna* (09-H58-1013).

On the basis of microscopic observation was on selected genotype detected different intensity of development of powdery mildew isolates. The highest percentage of germination was recorded in isolate *G. cichoracearum* 50/14 at 24 hpi, while the lowest percentage was found in isolate *G. orontii* at 48 hpi. The isolate with the highest number of conidia with one germ tube was *G. cichoracearum* 39/14, with two germ tubes *G. cichoracearum* 37/14 and with germ tubes *G. cichoracearum* 38/14. The highest percentage of necrotic cells of *L. saligna* was found after inoculation with *P. neolycopersici* isolate. The highest intensity of sporulation at 168 hpi was found in isolate *G. cichoracearum* 38/14.

**Keywords:** *Lactuca saligna*, powdery mildew development, sporulation, necrotic response**Number of pages:** 68**Number of appendices:** 1**Languages:** Czech

## OBSAH

1 ÚVOD .....	8
2 CÍLE .....	9
3 LITERÁRNÍ PŘEHLED .....	10
3.1 Asteraceae a rod locika ( <i>Lactuca L.</i> ) .....	10
3.1.1 Asteraceae – obecná charakteristika .....	10
3.1.2 Rod Locika – historie a význam .....	10
3.1.3 Vymezení rodu locika ( <i>Lactuca L.</i> ) .....	12
3.1.4. Obecná charakteristika rodu locika ( <i>Lactuca L.</i> ) .....	12
3.1.5 Geografické rozšíření rodu <i>Lactuca</i> .....	13
3.1.6 <i>Lactuca saligna</i> – locika vrbová .....	13
3.1.6.1. Morfologický popis .....	14
3.1.6.2. Stanoviště a rozšíření .....	14
3.1.6.3 Morfologická a fenologická variabilita <i>L. saligna</i> .....	15
3.1.6.4 Využití ve šlechtění .....	16
3.2 Padlí (zástupci řádu <i>Erysiphales</i> ) .....	18
3.2.1 Charakteristika řádu <i>Erysiphales</i> .....	18
3.2.2 Charakteristika jednotlivých sledovaných druhů .....	19
3.2.2.1 <i>Golovinomyces cichoracearum</i> – padlí čekankové .....	19
3.2.2.2 <i>Golovinomyces orontii</i> .....	21
3.2.2.3 <i>Pseudoidium neolycopersici</i> – padlí rajčatové .....	24
3.2.2.4 <i>Erysiphe pisi</i> – padlí hrachu .....	25
3.2.3 Popis vývoje padlí .....	27
3.2.3.1 Události předcházející klíčení .....	27
3.2.3.2 Klíčení konidií a vznik apresoria .....	28
3.2.3.3 Penetrace hostitelské buňky a vznik haustoria .....	29
3.2.4 Obranné mechanismy rostlin .....	30
3.2.4.1 Tvorba papil .....	31
3.2.4.2 Hypersenzitivní reakce .....	32
4 MATERIÁL A METODY .....	34
4.1 Rostlinný materiál .....	34
4.2 Patogenní materiál .....	34
4.3 Inokulace a inkubace .....	35

4.4 Odběry vzorků a hodnocení.....	35
5 VÝSLEDKY .....	37
5.1 Mikroskopické sledování vývoje izolátů na <i>Lactuca saligna</i> (09-H58-1013) .....	37
5.1.1 Klíčivost.....	37
5.1.2 Počet klíčících vláken na konidii .....	38
5.1.3 Nekrotická reakce .....	43
5.1.4 Sporulace.....	45
6 DISKUZE.....	46
6.1 Vývoj vybraných druhů padlí na genotypu <i>Lactuca saligna</i> (09-H58-1013) .....	46
7 ZÁVĚR.....	50
8 ZDROJE .....	52
9 INTERNETOVÉ ZDROJE .....	64
10 PŘÍLOHY.....	65

# 1 ÚVOD

Předmětem této bakalářské práce je srovnat vývoj vybraných izolátů padlí na druhu *Lactuca saligna* z čeledi Asteraceae.

Asteraceae je jedna z druhově nejbohatších čeledí cévnatých rostlin, obsahující přibližně 1200 rodů a kolem 20 000 druhů. Čeleď je rozšířena kosmopolitně, s centry diverzity v sušších oblastech mírného i subtropického pásu. Dále pak v horách tropů a subtropů zejména jižní Ameriky (Grulich, 2004).

*Lactuca saligna* (locika vrbová) je volně se vyskytující rostlina, původně pocházející z oblasti Středozemního moře a Blízkého východu. V Evropě se tedy nachází zejména v oblasti Středozemního moře, ale roste také v Severní Americe, severní Africe a západní části Asie (Lebeda et al., 2004). Jedná se o morfologicky proměnlivý druh, který se používá ke šlechtění pěstovaného salátu (Lebeda et al., 2007)

Padlí (zástupci řádu *Erysiphales*) se řadí mezi obligátní vysoce specializované ektoparazity s kosmopolitním rozšířením. Zástupci této čeledi napadají nejčastěji svrchní a spodní stranu listů, stonky, ale méně často i květy či plody svých hostitelů (Braun a Cook, 2012). Napadení hostitele padlím nastává v okamžiku dopadu konidie na nadzemní část povrchu rostliny za pomoci větru. Napadené rostliny mají na sobě typicky bílé moučnaté skvrny. Prvně jsou napadeny stárnoucí rostliny se staršími listy. U napadených listů se objevují nekrózy, deformace a chlorózy. Rostliny napadené padlím postupně odumírají, zpomaluje se jejich růst, až nakonec dochází k úhynu celé rostliny (Lebeda a Mieslerová, 2011).



## 2 CÍLE

Cílem teoretické části této bakalářské práce je vypracování literárního přehledu. První část literárního přehledu charakterizuje čeleď Asteraceae a rod *Lactuca* s vybraným zástupcem lociky vrbové (*Lactuca saligna*). Druhá část se zabývá charakteristikou skupiny padlí a jednotlivých zástupců, vývojem padlí a studiem obranných mechanismů rostlin.

Experimentální část práce je zaměřena na studium vývoje osmi izolátů padlí na vybraném genotypu *L. saligna*. V průběhu experimentu proběhlo mikroskopické pozorování vývoje padlí na hostiteli v určitých časových intervalech, pomocí něhož došlo k získání a zpracování dat, tvorbě tabulek a grafů a na závěr k diskuzi.

## 3 LITERÁRNÍ PŘEHLED

### 3.1 Asteraceae a rod locika (*Lactuca L.*)

#### 3.1.1 Asteraceae – obecná charakteristika

Jedná se o jednu z druhově nejbohatších čeledí cévnatých rostlin, obsahující přibližně 1200 rodů a kolem 20 000 druhů. Čeleď je rozšířena kosmopolitně, s centry diverzity v sušších oblastech mírného i subtropického pásu. Dále pak v horách tropů a subtropů zejména jižní Ameriky (Grulich, 2004).

Zástupci čeledi Asteraceae jsou vytrvalé, jednoleté i víceleté byliny, polokeře, keře a stromy. Kořeny jsou nejčastěji vřetenovité až kulovité. Stonky jsou zpravidla vyvinuté, přímé, vystoupavé, někdy poléhavé, jednoduché nebo větvené. Listy jsou bez palistů, střídavé nebo vstřícné, vzácně v přeslenech, někdy všechny v přízemní růžici, řapíkaté nebo přisedlé, celistvé nebo rozmanitě členěné v úkrojky. Mají rozmanitá vrcholičnatá, hroznovitá někdy listenatá květenství. Květy jsou poměrně drobné, uspořádané v obvykle mnohokvětý až jednokvětý úbor. Květy jsou nejčastěji 5četné, zřídka 4četné, rozdělené na kalich a korunu. Kalich je téměř vždy přeměněný ve chmýr. Koruna obsahuje 5 tyčinek (u 4četných květů 4) s nitkami srostlými s dolní částí koruny. Semena jsou trikorpátní. Semeník je spodní, srostlý ze dvou plodolistů. Plodem je nažka s chmýrem nebo bez chmýru (Grulich, 2004).

Obrovské množství druhů je využitelných nejen v lékařství (benedikt, devětsil, heřmánek, lopuch, měsíček, pampeliška, pelyněk, podběl, třapatka atd.), ale také jako zdroj potravy pro člověka nebo hospodářská zvířata. Mezi druhy, které se využívají, jako okrasné rostliny patří např. astra, bodlák, jiřina, kamzičník, kopretina, listopadka, oman nebo protěž (Korbelář a Endris, 1985).

#### 3.1.2 Rod locika – historie a význam

V dnešní době tvoří nejvýznamější zástupce rodu locika (*Lactuca L.*), a to locika salátová (*Lactuca sativa L.*), nedílnou součást pokrmů člověka po celém světě. Jedná se o listovou zeleninu a ke konzumaci se tedy využívají především listy. Je známo mnoho variet, či kultivarů různých tvarů a barev listů. Čím více jsou listy tmavě zelené barvy, tím více obsahují živin. Existují čtyři hlavní druhy salátu (Butterhead, Crisphead, Looseleaf, Romaine neboli Cos) a každý z nich zahrnuje různé odrůdy ([www.foodreference.com](http://www.foodreference.com)).

Salát patří do skupiny plodin, které byly nejdříve domestikovány. Odhaduje se, že již 8000 až 4000 př. n. l. jej lidé ze Starověkého Egypta využívali jako potravinu. Dokazují to jeskynní a náhrobní malby. Avšak předpokládá se, že hlavním centrem rozkvětu druhů rodu

*Lactuca* za účelem konzumace byla jihozápadní Asie v okolí řek Eufrat a Tigris. Poté si tento druh našel cestu do údolí Nilu, o čemž svědčí opět náhrobní malby z roku 4500 př. n. l. (Lebeda et al., 2007).

První zmínky o hlávkovém salátu pocházejí z 16. století. Římský salát, který byl pravděpodobně dovlečen z Itálie, zažil expanzi počátkem 15. století na území jižní Francie. Stonkový typ salátu putoval přes Persii do Číny mezi lety 600 – 900 n. l. Jednou z posledních zastávek salátu byl americký kontinent. S největší pravděpodobností jej sem zavlekl Kryštof Kolumbus při své druhé námořní plavbě (Lebeda et al., 2007).

V dnešní době je salát celosvětově známou potravinou. Podává se čerstvý a syrový ve formě různých salátů jako hlavního chodu či pouze jako příloha. Nemusí tomu vždy ale tak být. Například v Číně se konzumují stonky salátu dušenou formou. Je považován za velmi nízkokalorickou potravinu, a tím pádem je i velmi dietní. Rozdrcením semen salátu vznikne olej, který následně Egypťané používali k vaření (Ryder, 1999).

Mnoho lidí po celém světě pěstuje salát doma na zahradě. Stal se tedy komerční potravinou. Největšími producenty světa jsou Čína, Spojené státy americké, Itálie, Indie a Japonsko. Zemí s nejvyšší intenzitou pěstování jsou Spojené státy americké. Téměř všechna jejich produkce se uskutečňuje ve dvou státech, a to Kalifornii a Arizoně. Následují státy s poměrně malým podílem produkce, mezi něž patří Florida, Colorado a New Jersey (USDA 2004).

Došlo k vytvoření několika teorií zrodu pěstovaného salátu. Jedna z nich uvádí vznik pěstovaného salátu z nějakého předešlého druhu *L. sativa*, který už ale vymizel. Další teorie se domnívá, že vznik *L. sativa* a *L. serriola* je z jedné heterogenní populace z tzv. „*crop-weed*“ komplexu (Lindqvist, 1960b in Lebeda et al., 2007). Jiná teorie předpokládá, že předek *L. sativa* se vytvořil z druhu *L. serriola*. Podle všech dostupných informací je původ šlechtěného salátu polyfyletický. Podíl na jeho zrodu má s největší pravděpodobností více volně rostoucích druhů (Kesseli et al., 1991; Beharav et al., 2006 in Lebeda et al., 2007).

Při procesu zdomácnění salátu došlo k morfologickým změnám na rostlině. Snížilo se množství latexu a jeho hořkosti v rostlině. Vymizely trichomy na listech a stonku. Došlo ke změně tvaru listů a zvětšení semen (Ryder a Whitaker, 1995 in Lebeda et al., 2007). V neposlední řadě se zkrátila internodia na stonku a nahromaděné listy daly vznik hlávce. Význam hlávkového salátu (*Lactuca sativa* L.) spočívá v tom, že je nejoblíbenější listovou zeleninou používanou v mnoha částech světa (Feráková, 1977).

### 3.1.3 Vymezení rodu locika (*Lactuca* L.)

Do dnešní doby není jasně uvedeno vymezení rodu *Lactuca*, proto byly podle Stebbinse (1937), Tuisla (1968) a Ferákové (1977) vypracovány tři koncepty zařazení rodu *Lactuca* (in Lebeda et al., 2007).

Stebbins (1937) definuje rod široce a zahrnuje *Mulgedium* Cass., *Lactucopsis* Schultz-Bip. ex Vis et Panč., *Phaenixopus* Cass., *Mycelis* Cass., a *Cicerbita* Wallr.

Tuisl rozdělil rod *Lactuca* do šesti rodů na základě 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 evropskou část druhů rodu *Lactuca*, složenou z *Mulgedium* (Cass) C.B. Clarke, *Lactucopsis* (Schultz-Bip. Ex Vis et Panč.) Rouy a *Phaenixopus* (Cass) Benth., zatímco vymezuje skupiny *Mycelis*, *Steptorhamphus*, *Cicerbita* a *Cephalorrhynchus* jako samostatné rody.

Rod se v současnosti dělí do několika sekcí, podsekcí a skupin, přesné taxonomické vymezení a jednotná klasifikace rodu dosud není pro nedostatek podkladů dokončena.

### 3.1.4. Obecná charakteristika rodu locika (*Lactuca* L.)

Jedná se o jednoleté, dvouleté nebo vytrvalé, silně mléčící byliny, často s vřetenovitými až řepovitě ztloustlými kořeny. Lodyhy jsou přímé nebo vystoupavé, jednoduché nebo nejčastěji v horní polovině větvené, zpravidla lysé, chlupaté, štětinaté nebo ostnitě. Listy jsou střídavé, jednoduché, často na žilnatině a okrajích ostnitě. Lodyžní lístky jsou povětšinou přisedlé. Úbory mají početné, zpravidla drobné 4-25(-50)květe, skládající vrcholičnaté, latovité, hroznovité nebo klasovité květenství. Listeny jsou šupinovité, na bázi střelovité nebo hrálovité. Zákrov je nejčastěji válcovitý. Květy jsou jazykovité, delší než zákrov, s ligulou typicky žlutou, někdy načervenalou nebo dokonce modrou. Nažky jsou stlačené, zobánkaté, obvykle žebernaté a na okraji mají úzká křídla. Chmýr je jednořadý s délkou 2 – 7 mm, nažloutlý či bílý, opadavý (Grulich, 2004).

Asi 120 druhů tohoto rodu je rozšířeno od mírného pásu po tropické pásmo severní polokoule (od severní Asie, Indonésie přes Evropu, Severní Ameriku až po tropickou Afriku). Těžiště se nachází ve Středozeří, přilehlých oblastech Blízkého východu a jihovýchodní Číně. V Jižní Americe a Austrálii došlo ke zplanění některých druhů. V České republice se

nachází 5 původních druhů (*L. quercina*, *L. saligna*, *L. sativa*, *L. serriola* a *L. viminea*), přičemž jeden se pěstuje často (*L. sativa*) a 2 zplanily (*L. sativa*, *L. virosa*) (Grulich, 2004).

### 3.1.5 Geografické rozšíření rodu locika (*Lactuca* L.)

Rod *Lactuca* zahrnuje druhy s různým areálem rozšíření (Feráková, 1977; Rulken, 1987a; in Lebeda a Astley, 1999). Obsahuje přibližně 120 volně se vyskytujících druhů, které jsou rozmístěny po celém světě. V Evropě se nachází 17 z nich, dále pak v Asii 51, v Austrálii 3, v Africe 43 a Severní a Jižní Ameriku obývá 12 druhů (Lebeda et al., 2004).

Většina druhů je přizpůsobena xerofytnímu životu. To znamená, že obývají teplé a suché oblasti, především pak oblast Středozemního moře, oblast Blízkého východu a jihovýchod Číny (Feráková, 1977; Grulich, 2004). Výjimkou jsou pouze endemické liánovité druhy locik s okřídlenými nažkami, které se nachází na Madagaskaru a ve východní Africe na území tropických deštných lesů. Celkově bylo popsáno 33 druhů, které se vyskytují v nadmořských výškách 2100-2700 m. n. m (Jeffrey, 1966 in Lebeda, 2002). Evropské druhy se vyskytují v oblasti mezi 50°-55° severní šířky a do 9° západní délky (Feráková, 1977). Jak uvádí Feráková (1977) a Lebeda et al., (2001), ideální nadmořská výška pro růst evropských druhů lociky je od 200 do 600 m. n. m, ovšem existují i výjimky (*L. altaica*, *L. tatarica*, *L. tenerrima* a *L. viminea*), které se vyskytují v oblasti nad 2000 m. n. m. Jejich ekologická pestrost je tedy velká a jsou schopny života v odlišných podmínkách. Některé evropské druhy (*L. saligna*, *L. serriola*, *L. virosa*) jsou ruderalní a upřednostňují poškozená stanoviště (Lebeda et al., 2001). Jiné druhy zase upřednostňují skalnatá podloží či lesní půdy (Nessler, 1976; Feráková, 1977; in Lebeda et al., 2004). Vyskytují se také druhy (*L. graeca*, *L. perennis*, *L. tenerrima* a *L. viminea*), které obývají stanoviště vápenců a dolomitů.

### 3.1.6 *Lactuca saligna* – locika vrbová

*Lactuca saligna* (locika vrbová) je volně se vyskytující rostlina, původně pocházející z oblasti Středozemního moře a Blízkého východu. V Evropě se tedy nachází zejména v oblasti Středozemního moře, ale roste také v Severní Americe, severní Africe a západní části Asie (Lebeda et al., 2004). Jedná se o morfologicky proměnlivý druh, který se používá ke šlechtění pěstovaného salátu (Lebeda et al., 2007).

*L. saligna* má počet chromozómů  $n=9$  (Feráková, 1977), podobně jako jiné druhy rodu *Lactuca* z Evropy, Středomoří, Středního východu, Afriky či Indie (Lebeda et al., 2007). Díky výsledkům z analýz AFLP, máme jednoznačný pohled na vztah mezi jednotlivými druhy

(Koopman et al., 1998). Všechny druhy mají společného předka, ovšem *L. virosa* se odštěpila mnohem dříve než *L. saligna* (Koopman et al., 1993; Koopman, 1999 in Lebeda et al., 2007). *L. sativa* a *L. serriola* mají velmi podobné karyotypy a jsou přechodným stupněm mezi *L. saligna* a *L. virosa*. Pro objasnění vztahů mezi *L. altaica* a jeho příbuznými druhy *L. serriola* a *L. saligna* jsou potřebné další studie. *L. saligna* je částečně interefilní s *L. sativa* a je tedy řazena do sekundárního genofondu kultivovaného salátu (Lebeda et al., 2007).

#### 3.1.6.1. Morfologický popis

Jedná se o jednoleté až dvouleté, vytrvalé byliny s vřetenovitým dřevnatým kořenem. Lodyha je přímá, 30-100 centimetrů dlouhá, lesklá, zpravidla lysá a často v dolní polovině větvená. Listy jsou tuhé s širokou bělavou střední žilkou, až 20 centimetrů dlouhé, modrozelené barvy. Na okrajích jsou zpravidla zcela lysé. Dolní listy jsou peřenolaločnaté až chobotnaté s vejčité kopinatými na bázi zúženými úkrojky. Střední a horní lodyžní listy mají podlouhlé, 4-7 milimetrů široké, zakončené špičkou. Úbory jsou přisedlé, s 6-15 květy ve dvou kruzích, které skládají úzkou, bohatě větvenou latu. Postranní větve jsou krátké. Zákrov je válcovitý, zhruba 15 centimetrů dlouhý. Zákrovní listeny jsou úzce kopinaté, zelené s bílým lemlem. Květy jsou o něco delší než zákrov. Ligula je světle žlutá, maximálně 15 milimetrů dlouhá, na vnější straně načervenalá, při zasychání modrající (Grulich, 2004). Tento druh má eliptické nažky, které jsou dlouhé 5-7 mm a široké 0,6-0,7 cm. Barva nažky je světle hnědá až šedivá (Feráková, 1977).

#### 3.1.6.2. Stanoviště a rozšíření

Tato bylina roste převážně na ruderalních stanovištích na okrajích lesů, podél komunikací a také na antropicky ovlivněných loukách a pastvinách (Feráková, 1977). Na suchých až střídavě vlhkých půdách s dostatkem dusíku a minerálních solí (snáší půdy solené a hadcové). Nejlépe se jí daří na slunci, nanejvýš v polostínu (Grulich, 2004).

V České republice se tento druh nacházel hlavně v minulosti v Čechách na Lounsku, Mladoboleslavsku a ve východním Polabí v okolí Pardubic a Jaroměře. Na Moravě byl výskyt soustředěn do jihozápadní a jižní oblasti mezi Znojmem a Hrušovany nad Jevišovkou. V současné době se jedná o nezvěstný druh květeny České republiky. Vykazuje postupný ústup, jehož důvody nejsou známy (Grulich, 2004).

Celkový areál rozšíření je v jižní a střední Evropě, od Portugalska přes Španělsko, Nizozemsko, střední Německo, jižní Polsko po Velkou Británii. Na východě Evropy putuje přes Ukrajinu, Kavkaz až na jih Ruska. Dále se také nachází na Blízkém východě na Kypru, v Turecku, Libanonu, Sýrii, Saudské Arábii, Iráku a Izraeli. V neposlední řadě obývá i oblast severní Afriky (Grulich, 2004).

### 3.1.6.3 Morfologická a fenologická variabilita *L. saligna*

Locika vrbová je velmi mnohotvárná rostlina (Lebeda et al., 2007). Morfologická a fenologická variabilita u ní dosahuje vysokého stupně.

Vnitrodruhové taxonomické uspořádání *L. saligna* je závislé na tvaru lodyžních lístků. Feráková (1977) rozdělila lociku vrbovou podle tvaru lodyžních listů na dvě variety, *Lactuca saligna* var. *saligna*, která má lodyžní listy celistvé bez zářezů a *Lactuca saligna* var. *runcinata*, u níž jsou lodyžní listy peřenoklanné až peřenosečné. *Lactuca saligna* var. *saligna* je díky výskytu trichomů rozdělena na další dvě formy, a to f. *wallrothii* bez trichomů a f. *saligna* s trichomy (Feráková, 1977). Jiné rozčlenění druhu *L. saligna* na základě morfologie lodyžních listů je následující: *Lactuca saligna* f. *ruppiana*, jejíž listy jsou kopinatě celistvé a *Lactuca saligna* f. *saligna*, která má podlouhlé laločnaté listy (Steymark, 1963 in Feráková, 1977).

Studiem morfologické proměnlivosti tohoto druhu se zabývali pracovníci Oddělení fytopatologie Katedry botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci a provedli několik studií. Komplexní výzkumné aktivity byly tedy vyvinuty v České republice ve spolupráci s dalšími zeměmi (Izrael, Slovensko). Jedna z nich se zabývala studiem morfologických vlastností lodyžních a rozetových listů. Během této studie došlo ke sběru nážek *L. saligna* v Itálii a na jihovýchodu Francie (Lebeda et al., 2001). Tyto vzorky byly následně kultivovány a hodnoceny ve sklenících. U lodyžních a rozetových listů byla hodnocena barva, lesk, konzistence, tvar čepele, přisedání ke stonku, tvar vrcholu a hloubka zářezů. U listů lodyžních navíc ještě tvar listu, okraj a počet bočních laloků, délka a tvar terminálního laloku (Doležalová et al., 2002a).

Podle délky terminálního laloku byla *L. saligna* rozčleněna do tří skupin. U skupiny *L. saligna* var. *runcinata* byla délka terminálního laloku menší než 1/3 celkové délky lodyžního listu. Druhá skupina *L. saligna* var. *saligna sensu lato* má délku terminálního laloku větší než 1/3 délky listu. Třetí skupina *L. saligna* var. *saligna sensu stricto* zahrnuje rostliny s nedělenými lodyžními listy (Křístková et al., 2009).

Podobný výzkum byl proveden u vzorků rostlin *L. saligna*, které pocházely z různých oblastí Izraele. Morfologické odchylky byly pozorovány u tvorby rozety, tvaru vrcholu, hloubce zářezu rozetových listů a dále také tvaru vrcholu a hloubce zářezů lodyžních listů. Největší proměnlivost byla vypořazována u rozetových listů, konkrétně u hloubky zářezů. Téměř na polovině lokalit byl pozorován jak peřenoklaný, tak i peřenosečný rozetový list. Jedna oblast obsahovala navíc ještě rostliny s listy peřenodílnými (Beharav et al., 2008).

Taktěž studium fenologické variability (hlavně sledování doby od výsevu, kdy rostlina začíná vybíhat a kvést) přineslo zajímavé výsledky. U souboru rostlin pocházejících z Itálie, Francie, Slovenska a Spojených států amerických bylo prováděno pozorování ve sklenících Katedry botaniky Univerzity Palackého v Olomouci v roce 2008 a bylo prokázáno, že rostliny vybíhají 92.-133. den od jejich výsevu. Obdobně vše probíhalo u kvetení, kdy začátek kvetení prvních rostlin spadá do rozmezí 133.-189. dne. Období mezi oběma vývojovými stádii bylo 21 až 62 dnů. Začátky vybíhání a kvetení vzorků *L. serriola* pocházejících ze stejných stanovišť byly v porovnání s *L. saligna* časnější (Křístková et al., 2011).

#### 3.1.6.4 Využití ve šlechtění

Hlávkový salát (*Lactuca sativa* L.) je jediným pěstovaným druhem v rámci skupiny 120 druhů rodu *Lactuca* (Lebeda et al., 2004). *Lactuca sativa* L. je využívána pro svůj obrovský význam z hlediska vlastností v moderních šlechtitelských programech, jelikož díky intenzivnímu pěstování vykazuje vysoký stupeň proměnlivosti. Cílem současného šlechtění salátu je vedle zlepšení chuťových a výnosných parametrů, vhodnosti pro zpracování a skladovatelnosti také zvýšení rezistence proti biotickým a abiotickým vlivům (Lebeda et al., 2009). Mezi škodlivé činitele spadá například plíseň salátová (*Bremia lactucae*), která znehodnocuje nejen pěstovaný salát a planě rostoucí druhy rodu *Lactuca*, ale postihuje také jiné druhy z čeledi Asteraceae. Plíseň salátová je vysoce přizpůsobivá a proměnlivá a tudíž vznikají virulentní kmény vůči nově vznikajícím odrůdám salátu, které byly označeny jako rezistentní (Lebeda et al., 2002). Šlechtitelské programy stále vyhledávají a využívají nové a odolnější zdroje rezistence proti tomuto patogenu u planě rostoucích druhů rodu *Lactuca* (Lebeda et al., 2009). Za nehostitelský druh *Bremia lactucae* je považována právě *Lactuca saligna*, která by mohla být zdrojem odolnosti pro šlechtěné saláty (Lebeda et al., 2002). Na základě pokusů, které byly provedeny v laboratorních podmínkách, bylo zjištěno, že některé vzorky *L. saligna* ve stádiu mladé rostlinky jsou hostitelem plísně salátové. Tento jev však nebyl zpozorován v polních podmínkách (Petrželová et al., 2011). Z pohledu



komerčního pěstování salátu se v poslední době právě druh *L. saligna* využívá ve zvýšené míře (Lebeda et al., 2007).

Genové zdroje lze definovat jako souhrn všech genů a také jejich kombinací, které lze využít ke zlepšení vlastností plodin (Lebeda et al., 2007). Genové zdroje zahrnují 3 úrovně a to primární, sekundární a terciální. Jsou stanoveny na základě vztahu v rámci křížení příbuzných divokých druhů a vyšlechtěné plodiny (Harlan a Wet 1971, in Lebeda et al., 2007). Do primární skupiny genových zdrojů spadají vyšlechtěné rostlinné druhy (plodiny), plané formy a divocí předkové těchto plodin (jsou schopny vzájemného oplození). Skupina sekundární zahrnuje divoké taxony, které mohou vyměňovat geny s danou plodinou jen v částečné míře (Lebeda et al., 2007).

U rodu *Lactuca* spadá do primární skupiny genových zdrojů kulturního salátu (*Lactuca sativa*), poměrně značný počet kultivarových a morfologických forem u *L. sativa* a zahrnuje také lociku kompasovou (*Lactuca serriola*), což je přímý planý předek a tím pádem nejbližší postavený druh k *Lactuca sativa* a dále také druhy *L. acuelata*, *L. altaica*, *L. azerbaijanica*, *L. georgica*, africká *L. dregeana* a *L. scarioloides* z jihozápadní Asie, protože jsou taktéž sexuálně slučitelné s *L. sativa* (Lebeda et al., 2007).

*Lactuca saligna* bývá řazena do skupiny sekundárního genového zdroje, jelikož má schopnost křížit se s *L. sativa* jen v částečné míře (McGuire et al., 1993; Zohary 1991; in Lebeda et al., 2007). Výsledky různých analýz (chromozomová, molekulární, izozymová, morfologická, karyotypová) udávají různé výsledky pro zařazení *L. saligna* a *L. virosa* v rámci genových poolů a jejich pozice v nich není stále upevněná a zcela jasná (Lebeda et al., 2007).

Využití volně žijících druhů rodu *Lactuca* je strategicky velmi důležité pro společnost, vzhledem k pěstování hlávkového salátu. Informace o využití planých locik pro pěstování jsou v Evropě doposud neúplné. Nicméně na pěstování, průzkum a využití planých locik je vynakládáno značné úsilí (Mikel, 2007; in Lebeda et al., 2009).

## 3.2 Padlí (zástupci řádu Erysiphales)

### 3.2.1 Charakteristika řádu Erysiphales

Padlí, zástupci řádu Erysiphales, jsou řazeni do skupiny vřeckovýtrusých hub (oddělení Ascomycota). Spadají mezi obligátní vysoce specializované ektoparazity s kosmopolitním rozšířením a jsou nejčastějšími původci nemocí rostlin. Můžeme je nalézt na téměř 10 000 druzích krytosemenných rostlin (Glawe, 2008). Mimo jiné napadají i mnoho ekonomicky důležitých plodin, jako např. ovocné stromy, mnoho okrasných rostlin, vinnou révu, obilniny a chmel (Dixon, 1978). Zástupci této čeledi napadají nejčastěji svrchní a spodní stranu listů, stonky, ale méně často i květy či plody svých hostitelů (Braun a Cook, 2012).

V prvotní koncepci skupiny Erysiphaceae byly z hlediska taxonomického významné znaky teleomorfy. Jedná se například o počet vřecek v askokarpu nebo tvar apendixů u chasmothecia (Braun, 1995). Později bylo na základě molekulárních analýz a skenovací elektronové mikroskopie (SEM) potvrzeno, že tvar apendixů u chasmothecií hraje až druhotnou roli, naproti tomu charakteristiky anamorfy mají z hlediska taxonomického daleko větší význam (Braun a Cook, 2012).

Na základě studia anamorfy jsou v současnosti rozlišovány rody s druhem konidioforu *Pseudoidium*, tzn. u nichž konidie dozrávají jedna po druhé, kdežto u rodů s typem *Euoidium* dozrávají konidie v řetězcích (Braun et al., 2002). *Euoidní* typ byl označen za primitivní, zatímco *pseudoidní* za odvozený (Braun, 1995). Od tohoto pojetí upustil Braun (1999), který to pojal naopak.

Cook a Braun (2009) zjistili u vzorků padlí přinejmenším sedm různých typů klíčení a další dva typy jim dopomohly k určení podrodu u nepohlavního (anamorfního) rodu *Oidium*.

Na základě fylogenetických analýz nukleotidových sekvencí jaderné ribozomální DNA, čeleď Erysiphaceae můžeme rozdělit do 5 základních skupin. Tyto skupiny přímo odpovídají morfologickým charakteristikám konidií (nepohlavního stádia) (Takamatsu, 2004). I díky tomuto zjištění Braun et al. (2002) přišel s novou myšlenkou klasifikace čeledi Erysiphaceae, která tvoří pět tribů: Blumerieae, Cystothecae, Golovinomycetae, Erysiphaceae a Phyllactinieae.

Na základě komplexní změny náhledu na taxonomii čeledi došlo i ke změnám v pojetí jednotlivých rodů. Rod *Erysiphe* sensu lato (s.l.) byl dříve považován za polyfyletickou skupinu (Braun, 1995). Původně Braun (1995) rozčlenil rod *Erysiphe* do tří sekcí: *Erysiphe*, *Galeopsidis* a *Golovinomyces*. Na základě výše zmíněných morfologických znaků a

molekulárních analýz byly Braunem (1999) vytvořeny v rámci tribu *Erysipheae* podtribus *Golovinomycetinae* U. Braun a podtribus *Neoerysiphinae* U. Braun, oba s druhem konidioforu *Euoidium*. Rod *Neoerysiphe* U. Braun je vyvozen od bazionymu *Erysiphe* sect. *Galeopsidis* U. Braun. Posléze byly názvy *Neoerysiphe* a *Golovinomyces* stanoveny platnými rodovými jmény a tyto rody jsou začleněny do jiných sekcí než původní rod *Erysiphe* (Braun, 1999).

Na druhou stranu bývalé rody *Erysiphe* sect. *Uncinula* (zahrnující *Bulbouncinula*, *Furnouncinula* a *Uncinuliella*), *Microsphaera* (zahrnující *Medusosphaera* a *Bulbomicrosphaera*) a *Erysiphe*, u kterých se vyskytuje anamorfní stádium s pseudoidní organizací konidií (konidiofory typu *Pseudoidium*), jež byly sjednoceny a začleněny do rodu *Erysiphe* emend., jsou podle morfologických znaků rozčleněny do tří nefylogenetických sekcí: *Erysiphe*, *Microsphaera* a *Uncinula* (Braun a Takamatsu, 2000).

### 3.2.2 Charakteristika jednotlivých sledovaných druhů

#### 3.2.2.1 *Golovinomyces cichoracearum* – padlí čekankové

Na locice seté (salátu) a planě rostoucích zástupcích rodu *Lactuca* (locika) jsou popsány celkem tři různé druhy padlí, které podle současné taxonomie patří do tří rodů (*Golovinomyces*, *Podosphaera*, *Leveillula*) (Braun a Cook, 2012). Druh *G. cichoracearum*, který se vyskytuje v temperátních oblastech celého světa (Evropa, Afrika, Severní a Jižní Amerika, Asie a Nový Zéland) na zástupcích čeledi Asteraceae, včetně rodu *Lactuca*, je tedy patogenem s globálním rozšířením (Braun a Cook, 2012; Lebeda a Mieslerová, 2011; Paulech, 1995). Kromě napadení planě rostoucích druhů má na svědomí i infekce řady kulturních rostlin včetně lociky seté, na které může způsobovat i vážné škody (Lebeda a Mieslerová, 2011). Z planě rostoucích druhů rodu *Lactuca* je tento druh padlí velmi běžný v Evropě hlavně na *L. serriola* (Lebeda a Mieslerová, 2011). Vyskytuje se i na řadě dalších druhů rodu *Lactuca* (Lebeda a Mieslerová, 2011).

V současnosti hostitelský okruh *G. cichoracearum* s. str. tvoří zástupci čeledi Asteraceae, podčeledi Cichorioideae, např. rody *Aetheorhiza*, *Aposeris*, *Arnoseris*, *Calycocorus*, *Chondrilla*, *Cicerbita*, *Cichorium*, *Crepis* spp., *Dendroseris*, *Hedypnois*, *Hieracium* spp., *Hypochaeris*, *Ixeridium*, *Ixeris*, *Lactuca*, *Lagedium*, *Lagoseris*, *Lapsana*, *Leontodon*, *Mycelis*, *Paraixeris*, *Picris*, *Pterocypsela*, *Scorzonera*, *Streptorhamphus*, *Takhtajaniantha*, *Taraxacum*, *Tragopogon*, *Urospermum*, a *Youngia* (Braun a Cook, 2012).

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

Hyfy jsou rovné až zakřivené. Buňky hyf jsou jednojaderné a vakuolizované. Šířka buněk se pohybuje v rozmezí od 4 do 8  $\mu\text{m}$ , délka buněk je mezi 40 a 90  $\mu\text{m}$  (Braun a Cook, 2012). Na hyfách jsou nápadná obuškovitá apresoria zduřeného tvaru, jejichž funkcí je uchycení na povrch rostliny. *Golovinomyces cichoracearum* má bezlaločnaté apresorium se zvrásněným povrchem. Kompletní tvorba apresoria trvá 8-10 hodin (Braun, 1995). Konidiofory jsou poměrně dlouhé, šířka buňky je 9-15  $\mu\text{m}$  a délka 40-140  $\mu\text{m}$ .

Konidie se od konidioforů odškrucují v řetězcích, které následně slouží k nepohlavnímu rozmnožování patogena. Uvedený způsob produkce konidií je charakteristický pro anamorfní stádium padlí typu *Euodium*. Konidie jsou jednobuněčné, tenkostěnné a bezbarvé. Jejich šířka je 14-22  $\mu\text{m}$  a délka 25-45  $\mu\text{m}$ . Tvar je elipsoidně-vejčitý až cylindrický. Bazální buňka konidioforu je mnohdy ve spodní části zakřivená. Tento druh konidií neobsahuje fibrosinová tělíska (Lebeda a Mieslerová, 2011). Askokarpy (pohlavní plodnice) jsou chasmothecia. Askokarpy jsou na povrchu tmavě hnědé až černé a poměrně kulovitěho tvaru. Střední průměr askokarpu činí 85–160  $\mu\text{m}$ . Buňky uvnitř askokarpu mají stejný tvar a velikost. Apendixy se zpravidla nachází na spodní straně plodnic. Jsou dobře vyvinuté, jejich délka je odlišná a jsou jednoduše, myceliálně nebo nepravidelně větvené (Braun et al., 2002). Vřečka druhu *G. cichoracearum* jsou krátce stopkatá nebo přisedlá, s rozměry 50-80×25-45  $\mu\text{m}$ . V askokarpu se jich nachází 5-25. Ve vřecku se tvoří 2 bezbarvé, poměrně velké askospory, které jsou zpravidla jednobuněčné, rovné a bez fibrosinových tělísek. Velikost askospor je 18-30×11-20  $\mu\text{m}$  (Braun, 1995).

Příznaky napadení *G. cichoracearum* se ve většině geografických oblastí objevují na planých i kulturně rostoucích hostitelích od časného léta až do časného podzimu. Patogen se vyvíjí na povrchu dospělých listů (horní i spodní strana), řapíku listů a také na stoncích napadených rostlin. Starší rostliny nebo listy, jež dosahují úplné zralosti, bývají obvykle silněji napadeny. V populacích planě rostoucích druhů *Lactuca* spp. (např. *L. serriola*), mladé listy nebývají napadeny nebo jen velmi zřídka. Na kulturním salátu, který je pěstován ve skleníku, je možné pozorovat příznaky napadení rostliny ve stáří 7–8 týdnů. Postupným zvětšováním a spojováním pustulí vznikají rozsáhlé povlaky bílé barvy na povrchu listů. Napadená pletiva mohou chlorotizovat a být deformována. Dlouhá a silná infekce vede k nekrotizaci, zasychání a odumírání pletiv. U silně napadených hlávek salátu dochází ke zpomalenému vývoji a jsou tedy nepoužitelné pro komerční využití. V neposlední řadě povlak padlí především znemožňuje konzumaci salátu (Lebeda a Mieslerová, 2011).

Životní cyklus a epidemiologie padlí čekankového nejsou dosud přesně známy. Nepohlavní proces probíhá pomocí produkce spor na konidioforech a následné klíčení konidií (tvorba klíčnicích vláken a apresorií).

Pohlavní proces je poměrně dobře znám (tvorba pohlavních plodnic chasmothecií) a bývá velmi často pozorován i na přirozeně infikovaných rostlinách (Lebeda a Buczkowski, 1986). Hlavními aktéry šíření jsou konidie, askospory nebo neporušená chasmothecia. Jsou přenášeny za pomoci větru, ale mohou se rozšiřovat i jiným způsobem (např. hmyz, člověk, části strojů). Konidie mohou být přenášeny na vzdálenosti desítek až stovek kilometrů, buď jednotlivě, nebo ve skupinách. Oba procesy reprodukce probíhají nejlépe při optimálních teplotních a vlhkostních podmínkách (Schnathorst, 1959a).

Nejvíce účinnou metodou ochrany salátu vůči padlí je pěstování odolných odrůd. Dlouhodobá a efektivní ochrana vůči padlí čekankovému je limitována existencí velkého množství ras patogena (Lebeda et al., 2012, 2013a). Vzhledem k tomu, že padlí čekankové nebylo zatím větším problémem, není doposud v Evropě podrobně rozpracována otázka chemické ochrany. Naproti tomu rozsáhlý výzkum byl a je prováděn v USA (Yuma Valley, West Arizona) (Matheron a Porchas, 1998, 1999, 2000). Jedny z nejlepších výsledků dosáhly fungicidy na bázi síry (např. Microthiol Special), které mohou zajistit účinnou ochranu salátu proti padlí, pokud jsou používány pravidelně a včas.

### 3.2.2.2 *Golovinomyces orontii*

Na mnoha planých i kulturně rostoucích dýňovitých (tykvovitých) rostlinách, jsou popsány tři různé druhy padlí, které podle současné taxonomie patří do tří různých rodů (*Golovinomyces*, *Podosphaera*, *Leveillula*) (Braun a Cook, 2012). Jedná se o druhy *G. orontii*, *P. xanthii* a *L. taurica*, přičemž první dva zmiňované jsou velmi běžné a mimořádně významné, naproti tomu *L. taurica* je hospodářsky považována za nepříliš významnou. Výskyt tohoto druhu není přesně vymezen (Křístková et al., 2009). *G. orontii* se nachází na planých i kulturně rostoucích hostitelských rostlinách v Severní a Jižní Americe, Asii, Africe, Novém Zélandu a severní a střední Evropě, kde je jeho výskyt např. na tykvovitých rostlinách velmi hojný (Křístková et al., 2009; Paulech, 1995). Jedná se tedy o patogena s globálním rozšířením, který převládá v podmínkách chladnějšího klimatu. Biologická struktura *G. orontii* je velmi komplexní a doposud je velmi málo probádaná (Braun a Cook, 2012). *G. orontii* může při časném a silném napadení způsobovat vážné škody hlavně na tykvovitých plodinách (Jahn et al., 2002; Lebeda et al., 2009).

Druh *G. orontii* byl dříve často zaměňován s *G. cichoracearum*. Pomocí molekulární sekvenční analýzy a důkladnějšího morfologického studia, došlo k přehodnocení těchto údajů. *G. cichoracearum* s str. se omezuje jen na hostitele podčeledi *Cichorioideae* (např. *Scorzonera*, *Tragopogon*, *Lactuca*). *G. orontii* je morfologicky a geneticky blízce příbuzné druhům s širokým rozsahem hostitelů, který se vyvinul v rámci původního komplexu *G. cichoracearum* s. lato (Matsuda a Takamatsu, 2003 in Braun a Cook, 2012).

Vzhledem k tomu, že koncepce *G. orontii* v posledních letech prošla dramatickým vývojem, tak i struktura a rozsah hostitelského okruhu se poměrně značně změnila (Braun a Cook, 2012). V současném taxonomickém pojetí druh *G. orontii* zahrnuje velmi široký hostitelský okruh rostlin, který obsahuje obrovskou škálu čeledí např. *Acanthaceae*, *Apocynaceae*, *Araliaceae*, *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Begoniaceae*, *Bignoniaceae*, *Brassicaceae*, *Campanulaceae*, *Cannabaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cistaceae*, *Crassulaceae*, *Cucurbitaceae*, *Ericaceae*, *Euphorbiaceae*, *Gentianaceae*, *Gesneriaceae*, *Hippuridaceae*, *Hydrogenaceae*, *Lamiaceae*, *Linaceae*, *Malvaceae*, *Moraceae*, *Myrtaceae*, *Oxalidaceae*, *Papaveraceae*, *Padalicaeae*, *Potamogetonaceae*, *Primulaceae*, *Rosaceae*, *Rutaceae*, *Saxifragaceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*, *Urticaceae*, *Valerianaceae*, *Verbenaceae*, *Violaceae*, *Vitaceae* (Braun a Cook, 2012), ale i desítky rodů a stovky druhů rostlin. Jednou z nejvýznamnějších hostitelských skupin s řadou rodů planých i kulturně rostoucích rostlin je čeleď *Cucurbitaceae* (Paulech, 1995; Braun a Cook, 2012). Pravdou je, že možnost křížového přenosu a hostitelská specifita tohoto druhu padá na taxonomicky vzdálenější hostitele je doposud velmi málo známá (Braun a Cook, 2012).

Mycelium je amfígenní, rozšířené nebo v ohraničených oblastech. Může být také přetrvávající až mizející. Hyfy jsou mírně ohebné, rozvětvené do pravých úhlů a široké 5-7  $\mu\text{m}$ . Hyfální apresoria jsou bradavkovitá, poměrně málo vyvinutá. Kondiofory jsou vztyčené, rostou buď bočně, nebo z horní strany hyf (mateřská buňka). Jejich délka dosahuje až 180  $\mu\text{m}$ . Bazální buňky jsou zakřivené v bazální polovině nebo rovné, 30-100  $\mu\text{m}$  dlouhé a 10-14  $\mu\text{m}$  široké. Jsou následované 1-3 kratšími buňkami. Konidie jsou elipsovité vejčité, 25-40  $\mu\text{m}$  dlouhé a 15-23  $\mu\text{m}$  široké. Z konce popřípadě z boku konidie vyrůstají klíční vlákna, která jsou poměrně krátká, lehce zakroucená a občas rovná. Vrcholy klíčnicích vláken často obsahují zduřelé apresoria. Chasmothecia mají 80-140  $\mu\text{m}$  v průměru a jsou málo kdy vytvořena. Když už se přeci jen vytvoří, mají podobu chasmothecií druhu *G. cichoracearum*. Peridiální buňky mají 8-20  $\mu\text{m}$  v průměru a jsou nepravidelně polygonální (mnohotvaré). Přívěsky (apendixy) jsou početné, obvykle nevětvené, zřídka nepravidelně větvené. Dosahují délky 150-280  $\mu\text{m}$  a šířky 5-7,5  $\mu\text{m}$ . Dále jsou přívěsky hladké až drsné, hnědé směrem k vrcholu světlejší,

tenkostěnné a přehrádkované. Nachází se na spodní straně chasmothecia. Vřecek je 5-14, jsou stopkatá, 25-40 µm široká a 45-70 µm dlouhá. Každé vřecko obsahuje 2-3 spory. Askospory jsou elipsovité vejčité, bezbarvé nebo nažloutlé, dosahující délky 16-25 µm a šířky 12-15 µm (Braun a Cook, 2012).

Výskyt příznaků napadení *G. orontii* závisí prvotně na geografické oblasti. Ve střední Evropě se primární příznaky objevují na planých a kulturně rostoucích hostitelích od června nebo počátku července (časné léto) až do konce září či října (časný podzim). Vyvíjí se především na horní straně listů ve formě pustulí (drobné okrouhlé ložiska) a při silném napadení vytváří souvislý bílý povlak. Infekce může postupně přecházet na spodní stranu listů, řapík i stonek (Křístková a Lebeda, 1999, 2000). V některých případech bylo padlí zpozorováno i na květech (Braun a Cook, 2012), pupenech, kališních lístcích (Lebeda a Sedláková, nepubl.) a v roce 2014 dokonce i na plodech *Citrullus lanatus* (Sedláková, nepubl.). Silně a brzy napadené listy zežloutnou, postupně nekrotizují, až nakonec dojde k jejich odumření. Pokud jsou silně napadeny rostliny čeledi Cucurbitaceae tak mají snížený objem plodů, popřípadě plody obsahují nižší nutriční kvalitu (Křístková a Lebeda, 1999, 2000).

Vývojový cyklus *G. orontii* zahrnuje pohlavní i nepohlavní reprodukci. Nepohlavní proces je představován produkcí konidií na konidioforech. Optimum pro klíčení konidií je v rozmezí 15-25 °C a při 90-95 % RVV (relativní vzdušná vlhkost). Za ideálních podmínek je doba trvání infekčního cyklu okolo 120 hodin (Zlochová, 1990).

Pohlavní proces je poměrně dobře znám a můžeme jej zpozorovat i na běžně napadených rostlinách (Křístková et al., 2009; Lebeda, 1983). Bertrand (1991) a McGrath (1994) potvrdili díky experimentu, že *G. orontii* je heterothalická houba. Chasmothecia se vytváří pouze tehdy, pokud dochází k párování odlišných párovacích typů (mating types). Hlavními aktéry rozšiřování jsou konidie, chasmothecia nebo askospory. Přenáší se za pomoci větru, hmyzu, člověka nebo částí strojů. Konidie roznášené větrem putují do vzdálenosti desítek popřípadě i stovek kilometrů, a to buď v koloniích, nebo jednotlivě, což záleží na vzdušné vlhkosti (Braun a Cook, 2012).

Doposud nejefektivnější a nejužívanější metodou vůči padlí představuje chemická ochrana pomocí fungicidů. Tato problematika byla podrobněji rozpracována především v USA (McGrath, 2001). Dlouhodobý výzkum v letech 2001-2007 v České republice prokázal, že k účinným látkám se řadí fenarimol, naproti tomu dinocap účinnost snižuje. Naprosto neúčinnými byly thiophanate-methyl a benomyl. Poměrně účinný se později ukázal

azoxystrobin, ovšem postupem času ztrácel působivost. Jednou z možností kontroly padlí na tykvovitých rostlinách je i biologická ochrana (Lebeda et al., 2010).

### 3.2.2.3 *Pseudoidium neolycopersici* – padlí rajčatové

Na rajčeti a rodu *Solanum* jsou popsány celkem tři různé druhy padlí, které podle nynější taxonomie patří do tří různých rodů (*Pseudoidium*, *Euoidium*, *Leveillula*) (Braun a Cook, 2012). Poznání druhů z rodů *Pseudoidium* a *Euoidium* zaznamenalo během posledních let obrovský pokrok. Došlo k ujasnění znalostí o taxonomickém postavení a fylogenezi a taxonomickém postavení, které bylo poměrně dlouho zmatené (Jankovics et al., 2008; Kiss et al., 2001, 2005 in Lebeda et al., 2014). Podle nejnovějšího taxonomického pojetí je druh *P. neolycopersici* zařazen do rodu *Pseudoidium* a popsán jako *P. neolycopersici* (Braun a Cook, 2012). Navzdory tomu, že tento druh je znám až od 80. let 20. století, tak je v současné době považován za patogena s globálním rozšířením. Vyskytuje se v řadě zemí Evropy, Severní a Jižní Ameriky, Asie, ale i Afriky (Lebeda et al., 2014). Je tedy spojován se všemi oblastmi, kde se pěstují rajčata, popřípadě další příbuzné hostitelské rostliny.

*P. neolycopersici* se vyskytuje především na rajčeti a různých zástupcích rodu *Solanum* a čeledi Solanaceae. Experimentální studie dokázaly, že tento druh padlí je schopen infikovat i některé druhy z čeledí Apocynaceae, Campanulaceae, Crassulaceae, Cistaceae, Linaceae, Malvaceae, Papaveraceae, Pedaliaceae, Scrophulariaceae, Valerianaceae, Violaceae (Whipps et al., 1998 in Lebeda et al., 2014) a dokonce i zástupce z taxonomicky vzdálených skupin jako jsou tabák či lilek (Lebeda et al., 2014). Na druhou stranu není schopen infikovat některé ekonomicky významné druhy z čeledí Brassicaceae (*Brassica oleracea* var. *botrytis*; *Brassica oleracea* var. *capitata*), Compositae (Asteraceae), Leguminosae (*Phaseolus lunatus*, *Pisum sativum*) a Poaceae (*Zea mays*, *Triticum aestivum*) (Arredondo et al., 1996; Whipps et al., 1998 in Lebeda et al., 2014). V rámci druhů rodu *Solanum* však existuje velká variabilita v náchylnosti k různým izolátům patogena (Lebeda et al., 2014).

Mycelium patogena je amfigenní, rozšířené nebo v pravidelných pásech a později pokrývá celý list. Hyfy jsou rozvětvené, hyalinní, hladké a tenkostěnné. Šířka hyf je 2-8  $\mu\text{m}$ . Hyfální apresoria jsou samotná nebo ve dvojicích a mají bradavkovitý tvar. Konidiofory jsou vzpřímené a vychází z horní části mateřské buňky. Dosahují délky 50-120  $\mu\text{m}$ . Bazální buňky mají válcovitý tvar a uprostřed jsou občas poněkud nafouknuté. Bazální buňky jsou široké 6-10  $\mu\text{m}$  a dlouhé 30-60  $\mu\text{m}$  a následují 1-2 kratší buňky. Konidie mají vejčitý až cylindrický



tvar. Jejich délka je 25-45 µm a šířka 10-12 µm. Apresoria u konidií jsou slabě laločnatá, nediferencovaná nebo zvětšená. Produkce konidií bývá jednotlivě nebo v krátkých falešných řetězcích. Klíční vlákna vyrůstají z konce konidie, jen zřídka z jejího boku. Jsou velmi dlouhá v rozsahu 40-60 µm, ale o to méně široká 4-6 µm (Braun a Cook, 2012). U tohoto druhu prozatím nebyla nalezena chasmothecia (Lebeda et al., 2014).

Životní cyklus a epidemiologie *P. neolycopersici* jsou doposud velkou neznámou. Díky tomu, že není známo pohlavní stádium, tak lze jen hypoteticky předpokládat přežívání ve formě askospor. V teplejších oblastech, popřípadě v oblastech, kde se celoročně pěstují rajčata v krytých prostorách, je možné se domnívat, že přežívají prostřednictvím tzv. „zeleného mostu“, tedy na hostitelských rostlinách, které mohou sloužit jako zdroj primárního inokula.

Na lilku rajčeti je výskyt symptomů znám ve všech jeho vývojových stádiích. Bílé moučnaté povlaky se nachází nejčastěji na svrchní straně listů, ale i na povrchu řapíků a stonků. Při silné infekci je možné pozorovat mycelium na obou stranách listů. Na plodech nebyla infekce zjištěna. Myceliový povlak v průběhu stárnutí postupně hnědne a šedne. Při silném napadení rostlin listy žloutnou až hnědnou, nekrotizují a poté zasychají. Velmi silně napadené rostliny mohou i odumírat (Lebeda et al., 2014).

Jednou z nejúčinnějších metod ochrany rajčat je pěstování odolných odrůd. V podstatě všechny odrůdy rajčat vyšlechtěné do 80. let 20. století jsou náchylné k *P. neolycopersici* (Mieslerová a Lebeda, 1999). Tento poznatek vedl k rozsáhlému výzkumu genových zdrojů a odhalil efektivní zdroje rezistence, které byly následně využity ve šlechtění nových odrůd rajčat odolných proti padlí (Lebeda a Mieslerová, 2002). Může být použita i chemická ochrana vůči padlí. K nejznámějším používaným přípravkům patří: Bioan, Kumulus WG, Ortiva, Score 250 EC, Talent, Topas 100 EC, Zato 50 WG (Mieslerová a Lebeda, 1999).

#### 3.2.2.4 *Erysiphe pisi* – padlí hrachu

*Erysiphe pisi* je patogenem s globálním rozšířením. Nachází se v Evropě, Severní a Jižní Americe, Africe, Asii i v Austrálii. Je tedy přítomen ve všech oblastech, kde se pěstuje hrách, popřípadě další hostitelské rostliny (Barta a Bokor, 2010; Cousin, 1997 in Braun a Cook, 2012).

Hostitelský okruh rostlin je velmi rozmanitý na různých rodech čeledi Fabaceae, jako např. (*Aeschynomene*, *Arachis*, *Astragalus*, *Bituminaria*, *Dolichos*, *Dorycnium*,

*Hymenocarpus, Lathyrus, Lens, Lotus, Lupinus, Medicago, Melilotoides, Melilotus, Onobrychis, Phaseolus, Pisum, Sophora, Trifolium, Trigonella, Vicia*) (Braun a Cook, 2012).

Mycelium patogena je amfigenní, rozšířené nebo v ohraničených oblastech. Dále může být přetrvávající až mizející. Hyfální buňky jsou 30-80  $\mu\text{m}$  dlouhé a široké v rozmezí 4-7,5  $\mu\text{m}$ . Hyfální apresoria jsou mírně laločnatá, samotná nebo v protilehlých párech. Haustoria mají 17-25  $\mu\text{m}$  v průměru. Konidiofory jsou vzpřímené a dlouhé až 120  $\mu\text{m}$ , tvořící se z horní části mateřské buňky. Někdy se tvoří i bočně a mají válcovitý tvar. Bazální buňka může být příležitostně zvlněná nebo ohnutá, ale povětšinou má rovný tvar. Délka bazální buňky je 50-70  $\mu\text{m}$  a šířka 6-10  $\mu\text{m}$ . Následuje ji kratší a delší buňka nebo 1-3 kratší buňky. Konidie jsou elipsovité válcovité, 25-55  $\mu\text{m}$  dlouhé a 13-22  $\mu\text{m}$  široké. Klíčnicí vlákna jsou především terminální, málo kdy je vlákno boční s velmi variabilní délkou až 50  $\mu\text{m}$ . Apresoria u klíčnicích vláken konidií nemají téměř žádné laloky nebo jen velmi omezený počet, který závisí na variabilitě hostitelského druhu rostliny. Chasmothecia jsou rozptýlená až shlukovitá. V průměru mají 85-150  $\mu\text{m}$ . Peridiální buňky nejsou příliš nápadné, jsou nepravidelně polygonální (mnohotvaré) a v průměru mají 8-25  $\mu\text{m}$ . Přívěsky (apendixy) jsou početné, jednoduché a nepravidelně větvené. Délka přívěsků dosahuje 650-800  $\mu\text{m}$  a šířka 4-10  $\mu\text{m}$ . V poslední řadě jsou přívěsky hladké až drsné, v dospělosti pigmentované, celé hnědé směrem k vrcholu světlejší, přešrádkované a tenkostěnné. Apendixy se vyvíjí na spodní straně chasmothecia. Vřecek je 4-8 a jsou elipsovité vejčité. Každé vřecko obsahuje 3-6 spor. Askospory jsou bezbarvé a elipsovité vejčité. Délka askospory je v rozmezí 18-25  $\mu\text{m}$  a šířka v rozmezí 10-17  $\mu\text{m}$  (Braun a Cook, 2012).

V porostech hrachu se vyskytuje padlí zejména v období, kdy dochází k tvorbě a dozrávání lusků. Moučnaté povlaky mají bílou až šedobílou barvu a nachází se na povrchu listů, stonků, květů a lusků. Povlaky jsou tvořeny myceliem a konidiami houby. Myceliový povlak během stárnutí postupně šedne. Při silném napadení rostlin listy a květy žloutnou, až hnědnou a zasychají. Vývoj rostlin je tedy omezen a mohou dokonce i odumírat (Barta a Bokor, 2010).

Houba může přežívat ve formě askospor i několik měsíců, přičemž askospory vyvolávají primární infekci. Patogen se může rozšiřovat také pomocí osiva ve formě mycelia. Sekundární infekce probíhá díky konidiím, které roznáší vítr nebo přímý kontakt mezi rostlinami.

V České republice i na Slovensku není dovolen žádný přípravek na ošetření proti padlí hrachovému během vegetace (Talich et al., 2013). Mezi jedno z preventivních opatření lze

zařadit provzdušnění porostu. Použití chemické ochrany proti padlí je možné u množitelských ploch.

### 3.2.3 Popis vývoje padlí

Konidie klíčí souběžně pomocí vysoce uspořádané morfologické postupnosti. Prvně vzniká primární klíční vlákno a teprve poté se vyvíjí sekundární klíční vlákno. V průběhu 12 hodin se na nich vytváří zahnutá apresoria. Pod apresoriem dochází ke vzniku penetračního hrotu, který díky enzymatické aktivitě a fyzickému tlaku dokáže rozrušit buněčnou stěnu epidermálních buněk. Pokud penetrační hrot prolomí buněčnou stěnu, následuje vstup do lumenu buněk, kde se dále během 4-5 dnů vytváří zralé haustorium. Haustorium vstřebává živiny z epidermálních buněk a podporují tím vývoj sekundárních ektofytických hyf. Po uplynutí 3 až 4 dnů z ektofytických hyf vznikají další konidiofory a haustoria (Sanchéz-Martín et al., 2011).

#### 3.2.3.1 Události předcházející klíčení

Výsledkem klíčení je vznik viditelných vláken na konidii. Nejedná se o nikterak složitý proces, jen je potřeba mnoha biochemických a fyziologických procesů, které jsou součástí předvývoje klíčního vlákna. Procesy nejsou doposud jasně vysvětleny, a proto většina prováděných výzkumů směřuje jen na *B. graminis*. Konidie, jež jsou součástí konidioforů v rámci mateřské kolonie, za normálních podmínek neklíčí, ale chtějí se od nich co nejrychleji oddělit.

Vědci zjistili, že konidie *E. pisi* a *B. graminis* klíčily rychle na substrátu s velmi odlišnými vlastnostmi (Kobayashi et al., 1991; Kunoh et al., 1992; Carver et al., 1996, 1999 in Green et al., 2002) nebo v prostředí, kde bylo zamezeno přístupu vzduchu (Carver and Ingerson, 1987; Carver et al., 1996 in Green et al., 2002). Můžeme tedy konstatovat, že stimuly, které mají na starost oddělení konidií od mateřské kolonie, jsou nezbytné. Naproti tomu inhibiční procesy mají zabránit klíčení připojených spor.

Kunoh et al. (1990) zjistili, že konidie *B. graminis* f. sp. *hordei* uvolňují extracelulární látky před klíčením. Konidie, které nejsou naklíčené, při kontaktu se substrátem vypouštějí tekutý exsudát. Důsledkem vypouštění exsudátu je změna morfologie konidií a dochází tak k zakulacení povrchu konidií (Kunoh et al., 1988 in Green et al., 2002). Bylo vyzkoušeno, že extracelulární látka není pouze čistá voda, jelikož nejde odstranit zamrznutím a byly v ní

objeveny proteiny, jako například nespecifická esteráza (Nicholson et al., 1988 in Green et al., 2002). Jak již bylo uvedeno výše, při kontaktu konidie se substrátem dochází k uvolnění látky, v tomto případě se jedná o dvě fáze uvolnění u esterázy. První fáze trvala 2 minuty a druhá fáze 15 minut. Pouze u druhé fáze došlo ke zpomalení některých procesů v organismu po přidání cyklohemixidu (Kunoh et al., 1990). Poté bylo ještě prokázáno, že exsudát obsahuje kutinázu (Pascholati et al., 1992 in Green et al., 2002).

### 3.2.3.2 Klíčení konidií a vznik apresoria

Klíčení konidií padlí začíná 2-4 hodiny po inokulaci, kdy dojde k tvorbě prvního klíčního vlákna. Vláknko se postupně prodlužuje až do délky zhruba 20  $\mu\text{m}$  (Green et al., 2002). V rozmezí 6-8 hodin po inokulaci se vláknko přeměňuje v apresorium (Carver et al., 1996). Tvorbu apresoria obstarává poměrně jednoduchá vývojová postupnost. Apresorium obvykle vytváří 1-5 laloků. Délka klíčního vlákna a počet laloků jsou závislé na rozsahu/velikosti osvětlení. Apresoriální lalok vynoří ze své spodní strany infekční (penetrační) hrot, pomocí kterého se pokouší dostat do epidermální buňky hostitele. Hlavním rysem nepravidelného apresoria je tvorba laloků. Apresoria s laloky nejsou schopna napadnout hostitelské buňky, a proto je produkce laloků apresorií důležitým jevem odolnosti hostitelské rostliny (Yao et al., 1998 in Věchet, 2012). Mezi apresoriálními lalůčkami a primárním klíčním vláknem, které jsou přítomny v papile, dochází k ukládání sekundárních metabolitů (vápník, kalosa, silikon a fenolické sloučeniny) rostliny. Ukládání je reakce na pokus o proniknutí patogena (Aist a Bushnell, 1991).

Proces, který předchází vzniku apresoria je ovšem daleko složitější. *Blumeria graminis* se od ostatních druhů padlí odlišuje v tom, že utváří dvě klíčící vlákna. První klíčící vláknko, které se nazývá jako primární klíčící vláknko, se objeví na konidiích 0,5-2 hodiny po inokulaci. Jeho délka je v rozmezí 5-10  $\mu\text{m}$ . Primární klíčící vláknko hraje podstatnou roli při produkci apresoria a nikdy netvoří haustoria. Po uplynutí 3-3,5 hodin od doby vytvoření primárního klíčícího vlákna, se začíná na konidiích *B. graminis*, objevovat sekundární klíčící vláknko. Toto vláknko dorůstá délky 30-40  $\mu\text{m}$  a v průběhu 9-10 hodin vytváří na apresoriu hákovité laloky. Penetrační hrot, který se nachází na spodní straně apresoriálního laloku, se 12-15 hodin po inokulaci snaží dostat přes spodní vrstvu kutikuly a buněčnou stěnu do buňky hostitele. Nepodaří-li se prvnímu apresoriálnímu laloku dostat do buňky, vytvoří se na protilehlé straně

klíčního vlákna druhý apresoriální lalok. Pokud nepronikne ani ten do buňky, může se další lalok vytvořit na okraji apresoriálního klíčního vlákna (Kunoh et al., 1979).

Spojení mezi vhodným induktivním povrchem a prvním klíčným vláknem je podmínkou k tomu, že funkci primárního klíčního vlákna přebere první klíčící vlákno. Pokud se první klíčící vlákno nespojí s induktivním povrchem nebo nedojde k rozpoznání kontaktu, vlákno se stává nepotřebným a zůstane krátké (Carver a Ingerson 1987; Carver et al., 1999 in Green et al., 2002). Tato krátká vlákna nejsou úplně nepotřebná, nýbrž nabývají funkce pomocných (vedlejších) klíčících vláken (Kunoh, 1982). Konidie mohou utvářet několik pomocných (vedlejších) klíčících vláken za sebou, dokud nedojde ke kontaktu induktivního povrchu alespoň s jedním klíčícím vláknem, které tím přebírá funkci primárního klíčního vlákna. Má-li konidie dostatek zásob, následující vytvořené vlákno se bude prodlužovat a podaří-li se mu navázat kontakt s induktivním povrchem, přemění se v koncový apresoriální lalok (Green et al., 2002).

### 3.2.3.3 Penetrace hostitelské buňky a vznik haustoria

Nějakou dobu se vědci domnívali, že proces enzymatického štěpení kutikuly (ochranné bariéry buněčné stěny) spadá do součásti penetrace hostitelské rostliny houbovými patogeny (Aist, 1976; Keon et al., 1987; Howard et al., 1991 in Green et al., 2002). Důkazy, jak *B. graminis* vypouští nesespecifické esterázy, obsahující kutinázu, v průběhu raných stádií vývoje objasnil Kunoh et al. (1987). Spory *B. graminis* rozpoznaly a reagovaly na nízkomolekulární látky kutinu (Francis et al., 1996; in Green et al., 2002). Ovšem stále neexistuje dostatek informací o tom, jak je kutináza významná u padlí. Můžeme tedy říct, že konidie *B. graminis* vykazují omezenou kutinázovou aktivitu. Snížení kvantity kutinu pomocí kutinázové aktivity by mohlo ulehčit průnik patogenní houby vnější vrstvou hostitelského povrchu. Mimo to byly zaregistrovány aktivity hydrolytických enzymů a výtažků z nenaklíčených a naklíčených konidií *B. graminis*. Ty obsahovaly amylázy, esterázy, fosfatázy, glukonázy, chitinázy, lipázy a proteázy. Relativně nedávno byly uskutečněny pokusy, které určují místo aktivity houbových enzymů, kde se tyto patogeny snažily o průnik (Francis et al., 1996; in Green et al., 2002). Suzuki et al. (1998 in Green et al., 2002) si všiml uvolněných exsudátů s celulázovou aktivitou za 1, 6 a 16 hodin po inokulaci na celulózní membráně, přestože nebyla zaregistrována na povrchu nenaklíčených spor žádná celulázová aktivita. Přišlo se tedy na to, že apresorium a primární klíčící vlákno vylučují celulázu, která může mít vliv při průniku.

Přestože jsou apresoria *B. graminis* a dalších druhů padlí hyalinní, je velmi pravděpodobné, že mechanické síly vytvořené uvnitř apresoria jsou součástí průniku povrchu hostitele. Bylo dokázáno, že tlak turgoru, který působí na apresorium je u některých patogenních hub uspokojivý k tomu, aby dopomohl fyzickému přerušení hostitelské buněčné stěny díky penetračnímu hrotu (Green et al., 2002). Maximální zjištěná velikost turgoru u rostlinných patogenů je 8MPa (Howard et al., 1991; in Green et al., 2002). Poruší-li *B. graminis* hostitelskou kutikulu a epidermální buněčnou stěnu dojde k průniku do papily, což má za následek vznik infekce. Papila vzniká jako reakce (odezva) na průnik patogenem a je součástí některých interakcí mezi patogenem a hostitelem. Průnik povrchu hostitele můžeme označit za dvoufázový proces. První fáze se nazývá enzymatický rozklad epidermální buněčné stěny a druhá fáze je silné nabodnutí rostlinného povrchu a papily. Pro průnik je nezbytná mechanická síla, a proto je důležité, aby apresorium vyvinulo vysoký tlak. Následně, co dojde k průniku hostitelské papily a buněčné stěny, vniká špička jemného penetračního/průnikového hrotu přes epidermální stěnu a vzniká z ní haustorium (specializovaná absorpční struktura). Límec, jenž obklopuje krček haustoria se pravděpodobně vytváří z papily. Penetrační hrot, který prorůstá papilou, tvoří krček haustoria, což je malá trubička, která spojuje haustorium s povrchem mycelia. Mezi krčkem a haustoriem se nachází septum, které je proděravěné, a díky němuž je možná protoplasmatická kontinuita mezi těmito oblastmi. V rámci druhů se morfologie haustorií značně liší, mají buď tvar hrušky, nebo jsou podlouhlá. Podle stáří patogena se mění tvar a velikost haustorií. Haustorium se skládá z haustoriální cytoplazmy, kterou ohraničuje haustoriální cytoplasmatická membrána. Haustoriální buněčná stěna se nachází na povrchu těla, laloků a krčku haustorií. Během vývoje haustorií, které se nachází v epidermálních buňkách hostitele, jsou ohraničeny vchlípeninou hostitelské plazmatické membrány. Tato vchlípenina se nazývá extrahaustoriální membránou (Green et al., 2002).

### **3.2.4 Obranné mechanismy rostlin**

Padlí patří mezi biotrofní parazity, tzn. jedná se tedy o specializované parazity, kteří potřebují udržet na živu svého hostitele, který jim poskytuje živiny.

Mezi oběma organismy funguje určitá rovnováha. Biotrofní paraziti mají velmi vyspělé maskování a i přes to, že se snaží o minimální poškození svého hostitele, jedná se o patogeny.

Strukturální změnu buněk a poté i pletiv hostitele zapříčiňují nejen látky vylučované patogenem, ale i látky, jejichž tvorbu sám patogen na rostlině spouští. Pomocí patologických postupů se parazité snaží vydobýt si živiny a zabezpečit obranné mechanismy rostliny i tvorbu svých reprodukčních orgánů. Takové intervence ve fyziologických pochodech rostlin mají za následek strukturální změnu buněk, pletiv nebo i rostlinných orgánů (Sedlářová a Vinter, 2007).

Vývoj rostlinných pletiv byl podmíněn podmínkami prostředí. Postupně se vytvářely obranné struktury jako je kutikula, epidermis a impregnace buněčných stěn. Jedním z nejvýznamnějších obranných mechanismů na povrchu rostliny je kutikula, která omezuje procentuální úspěšnost klíčení spor patogena. Těmto mechanismům se ovšem přizpůsobili i parazité. Pouze u houbových organismů v širším slova smyslu došlo k získání aktivní schopnosti proniknout do rostlinného pletiva (Sedlářová a Vinter, 2007). Patogeni dokáží přizpůsobit infekční strategii svému hostiteli, i když pochází z jiného místa. Patogenita houby je následkem vývojových mechanismů a adaptace houby na hostitelskou rostlinu (Věchet, 2012).

K obranným mechanismům rostlin proti padlí patří nejen nekróza napadených buněk (hypersenzitivní reakce), ale také produkce papil (buněčné vychlípeniny na vnitřním povrchu epidermální buněčné stěny přímo pod apresoriem).

#### 3.2.4.1 Tvorba papil

Tvorba papil je formulována jako apozice buněčné stěny v místě průniku (penetrace) patogenem. Díky tomuto mechanismu je vymezeno/určeno místo ukládání kalózy a dalších součástí epidermis. Ukládání již výše zmíněných látek probíhá na vnitřním povrchu buněčné stěny přímo pod penetračním hrotem a apresoriem patogena. Papily se tvoří nehledě na náchylnost průniku padlím nebo odolnosti rostlin vůči jiným nepříznivým vlivům. Jsou přítomny před vývojem hypersenzitivní reakce a nejsou na ni nikterak závislé (Zeyen et al., 2002). Kolonie padlí se nevytvoří, dojde-li k posílení buněčné stěny, která je spojena s tvorbou papil (chemická nebo fyzická penetrační překážka) v důsledku odolnosti rostlin vůči průniku. Matrix papil obsahuje různorodé anorganické a organické látky, autoflorescentní fenolické sloučeniny a bílkoviny (Zeyen et al., 2002).

### 3.2.4.2 Hypersenzitivní reakce

Hypersenzitivní reakce je popisována jako mechanismus rasově specifické odolnosti (rezistence), tj. znemožnění šíření a růstu patogena obětováním vlastních buněk (Judelson a Michelmore, 1992, in Sedlářová, 2009). Projevuje se vznikem nekrotických buněk a díky ní buňky ztrácí turgor, což má za následek změnu v propustnosti (permeabilitě) buněčné membrány. Místo, kde došlo k hypersenzitivní reakci, je vždy velmi jasně ohraničeno z důvodu usmrcení buněk, na rozdíl od zbývající části rostliny, kde se nachází pořád živé buňky. Odumřelé buňky pak představují bariéru, která odděluje a tím chrání živé části rostliny od škodlivého organismu. Patogen má tedy zamezen přístup k živinám, které potřebuje pro množení a růst. Postupem času začíná hladovět a nakonec odumírá.

Začátek hypersenzitivní reakce je spuštěn procesem elicitace, který vede k produkci reaktivních forem kyslíku (ROS). ROS jsou nezbytnou součástí hypersenzitivní reakce, bez jejich produkce by hypersenzitivní reakce nemohla probíhat (Nanda, 2010; in Lebede et al., 2013).

Hypersenzitivní reakce má za úkol nejen obranu rostliny, ale také vysílání varovných signálů pro celý systém. Pomocí těchto signálů je rozšiřována nespecifická rezistence do zbylých částí rostliny. Tímto způsobem nabytá rezistence se nazývá systémově získaná rezistence (SAR – Systemic Acquired Resistance) a dává rostlině po dlouhou dobu zvýšenou úroveň obranyschopnosti proti další nákaze široké škály patogenů (Prokop, 2009). Hypersenzitivita má dobré využití u šlechtění, zpravidla ji regulují geny velkého účinku a odolné rostliny jsou v umělých podmínkách lehce rozpoznatelné ([web2.mendelu.cz](http://web2.mendelu.cz)).

Přerušování plazmolýzy, cytoplazmatického toku nebo neschopnosti přijímat důležitá barviva a také celková buněčná autofluorescence jsou důvěryhodným ukazatelem buněčné smrti. Kolonie padlí se nevytvoří, dojde-li k posílení buněčné stěny, která je spojena s tvorbou papil (chemická nebo fyzická penetrační překážka) v důsledku odolnosti rostlin vůči průniku. Pokud je usmrcena napadená hostitelská epidermální buňka v průběhu hypersenzitivní reakce, je znemožněn vývin haustoria a růst kolonie je opět pozastaven. U vzájemného působení *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* – ječmen bylo odhaleno, že rychlost nekrotické reakce, umístění nekrotických buněk v epidermis nebo mezofylu, počet nekrotických buněk obstarávají alely, které jsou odpovědné za odolnost. Naproti tomu znemožňuje rychlost nekrotické reakce nárůst avirulentních (neschopnost mikroorganismu vyvolat onemocnění) izolátů. Občas může po vzniku funkčního haustoria tzv. posthaustoriální odolnost odsunout



tvorbu konidií, růst sekundární hyfy a uzrání sekundárního apesoria (Sánchez-Martín et al., 2011).

## 4 MATERIÁL A METODY

### 4.1 Rostlinný materiál

Všechny použité izoláty padlí byly testovány na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013). Tento genotyp *L. saligna* byl vybrán na základě předchozích experimentů, ve kterých vůči použitým izolátům *G. cichoraceum* vykazoval největší variabilitu (Lebeda et al., 2013).

Výsevy semen *L. saligna* byly prováděny do navlhčeného perlitu, který byl předtím vpraven do květináčů o průměru 8 centimetrů. K výsevu došlo mezi druhým a třetím týdnem v měsíci říjnu roku 2014. Ve stáří 3 týdnů byly rostliny přeneseny do květináčů se směsí zahradní zemina: rašelina 1:1 vždy po jedné rostlině. Květináčů bylo celkem 50. Rostliny byly uchovávány ve skleníku s průměrnou teplotou 20 – 25 °C a fotoperiodou odpovídající vnějším podmínkám, popř. v zimních měsících s přisvětlováním na 12 h/ 12 h/ světlo/tma. Rostliny byly použity k experimentu ve stáří 10 – 11 týdnů.

### 4.2 Patogenní materiál

Ke studiu variability interakcí padlí s druhem *L. saligna* bylo použito více izolátů padlí. Nejvíce zastoupen byl druh *Golovinomyces cichoracearum*, u kterého bylo použito celkem 5 izolátů, dále pak druhy *Pseudoidium neolycopersici*, *Erysiphe pisi* a *Golovinomyces orontii*, všechny tři po jednom izolátu.

Izoláty *G. cichoraceum* s označením GC 37/14, GC 38/14, GC 39/14, GC 40/14 a GC 50/14 byly udržovány na rostlinách *Lactuca serriola* (LSE/57/15) ve stáří 10 – 11 týdnů a v nepravidelných intervalech (2 – 3 týdny) byly přeočkovány na nové rostliny. Dalším použitým izolátem byl *P. neolycopersici* (UPOC-FUN-126), udržovaný na druhu *Solanum lycopersicum* cv. Amateur. Izolát *E. pisi* (1/2007) rostl na rostlinách *Pisum sativum*, cv. Komet. *G. orontii* s označením GO 17/11 je posledním izolátem, který byl využit v experimentu, jenž rostl na druhu *Cucumis sativus* cv. Marketer. Infikované rostliny byly chráněny igelitovými kryty, aby nedocházelo k volnému šíření konidií. Tyto rostliny byly umístěny do fytotronu při teplotě 20/18 °C a fotoperiodě 12h/12h (světlo/tma).

Tab. 1. Použité izoláty padlí

<b>Druh padlí</b>	<b>Genotyp r. Lactuca</b>
<i>Golovinomyces cichoracearum</i>	37/14
<i>Golovinomyces cichoracearum</i>	38/14
<i>Golovinomyces cichoracearum</i>	39/14
<i>Golovinomyces cichoracearum</i>	40/14
<i>Golovinomyces cichoracearum</i>	50/14
<i>Golovinomyces orontii</i>	17/11
<i>Pseudoidium neolycopersici</i>	(UPOC-FUN-126)
<i>Erysiphe pisi</i>	(1/2007)

#### 4.3 Inokulace a inkubace

Z listů jednotlivých rostlin (stáří 10 – 11 týdnů) byly pomocí korkovrtu vyříznuty listové disky o průměru 12 mm. Z každé rostliny bylo vyříznuto několik listových disků. Listové disky byly pokládány adaxiální stranou nahoru na navlhčenou vatu pokrytou filtračním papírem do Petriho misek. V jedné Petriho misce bylo 20 listových disků vybraného genotypu (*L. saligna*). Svrchní strana byla inokulována z 80 – 100 % spolurujícím myceliem příslušného druhu a izolátu padlí. 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 Odběry vzorků a hodnocení

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

Na každém listovém disku 6, 24 a 48 hpi bylo měřeno % klíčivosti. Klíčivost byla stanovena jako počet klíčících konidií na 100 konidií. Pro daný genotyp/časový interval bylo

pozorováno celkem 100 konidií, tedy 25 konidií na každém listovém disku. Počet klíčnic vláken na konidii byl sledován v intervalech 6, 24, 48 a 72 hpi, přičemž bylo pozorováno celkem 100 konidií pro každou variantu. U vzorků s časovým intervalem 72 hpi byla hodnocena přítomnost hypersenzitivní (nekrotické) reakce. U genotypu s časovým intervalem 168 hpi byl semikvantitativní metodou hodnocen počet konidioforů (intenzita sporulace). Zjištěné hodnoty byly rozděleny do čtyř kategorií:  $< 10^1$ ,  $10^1 - 10^2$ ,  $10^2 - 10^3$ ,  $> 10^3$ .

Pro všechna zjištěná data byl vypočítán průměr a SD.

## 5 VÝSLEDKY

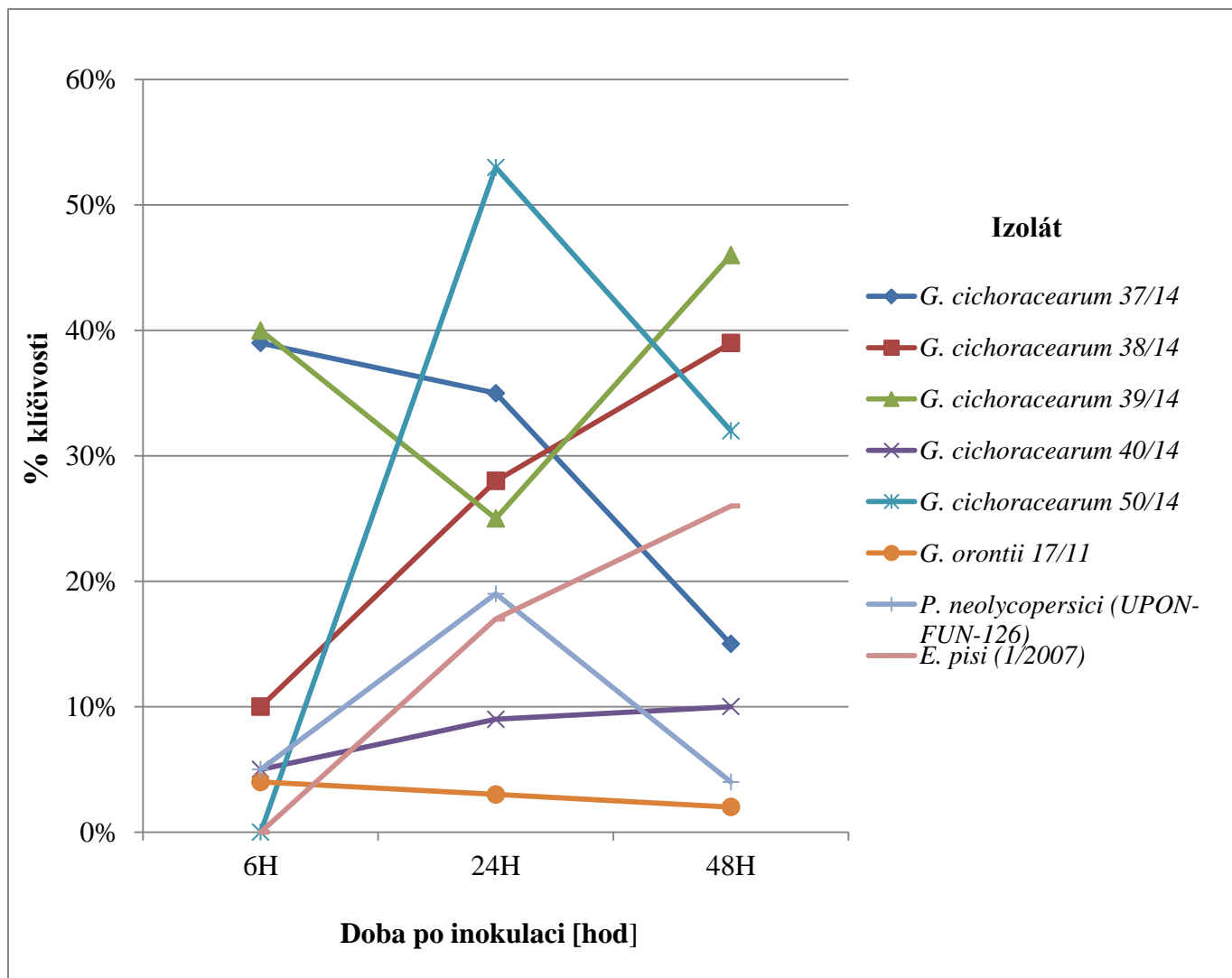
### 5.1 Mikroskopické sledování vývoje izolátů na *Lactuca saligna* (09-H58-1013)

#### 5.1.1 Klíčivost

Procento klíčivosti bylo měřeno u vzorků 6, 24 a 48 hodin po inokulaci. Největší procento klíčivosti konidií u vzorku 6 hodin po inokulaci vykazoval izolát *G. cichoracearum* 39/14 s průměrnou hodnotou 40%, nejmenší procento pak vykazoval izolát *G. orontii* 17/11 s průměrnou hodnotou 4%. 24 hodin po inokulaci vykazovaly nejvyšší procento klíčivosti (53%) konidie u izolátu *G. cichoracearum* 50/14, nejméně klíčily konidie opět u izolátu *G. orontii* 17/11. Největší procento klíčivosti konidií u vzorku 48 hodin po inokulaci dosahoval izolát *G. cichoracearum* 39/14, nejmenší procento pak vykazoval izolát *G. orontii* 17/11. Výsledky klíčivosti konidií vybraných izolátů jsou uvedeny v tabulce (Tab. 2) a grafu (Graf 1).

Tab. 2. Procento klíčivosti konidií vybraných izolátů padlí 6, 24 a 48 hodin po inokulaci na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013).

Izolát	Klíčivost % ( $\bar{x} \pm SD$ )		
	6H	24H	48H
<i>G. cichoracearum</i> 37/14	39±3,03	35±5,74	15±4,2
<i>G. cichoracearum</i> 38/14	10±1,3	28±9,42	39±4,11
<i>G. cichoracearum</i> 39/14	40±7,2	25±9,88	46±6,11
<i>G. cichoracearum</i> 40/14	5±0,5	9±2,22	10±1,73
<i>G. cichoracearum</i> 50/14	0±0	53±5,4	32±3,74
<i>G. orontii</i> 17/11	4±0	3±0,96	2±0,6
<i>P. neolycopersici</i> (UPOC-FUN-126)	5±1,26	19±1,7	4±1,25
<i>E. pisi</i> (1/2007)	0±0	17±2,97	26±4,04



Graf 1. Procento klíčivosti konidií izolátů padlí 6, 24 a 48 hodin po inokulaci na vybraném genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013).

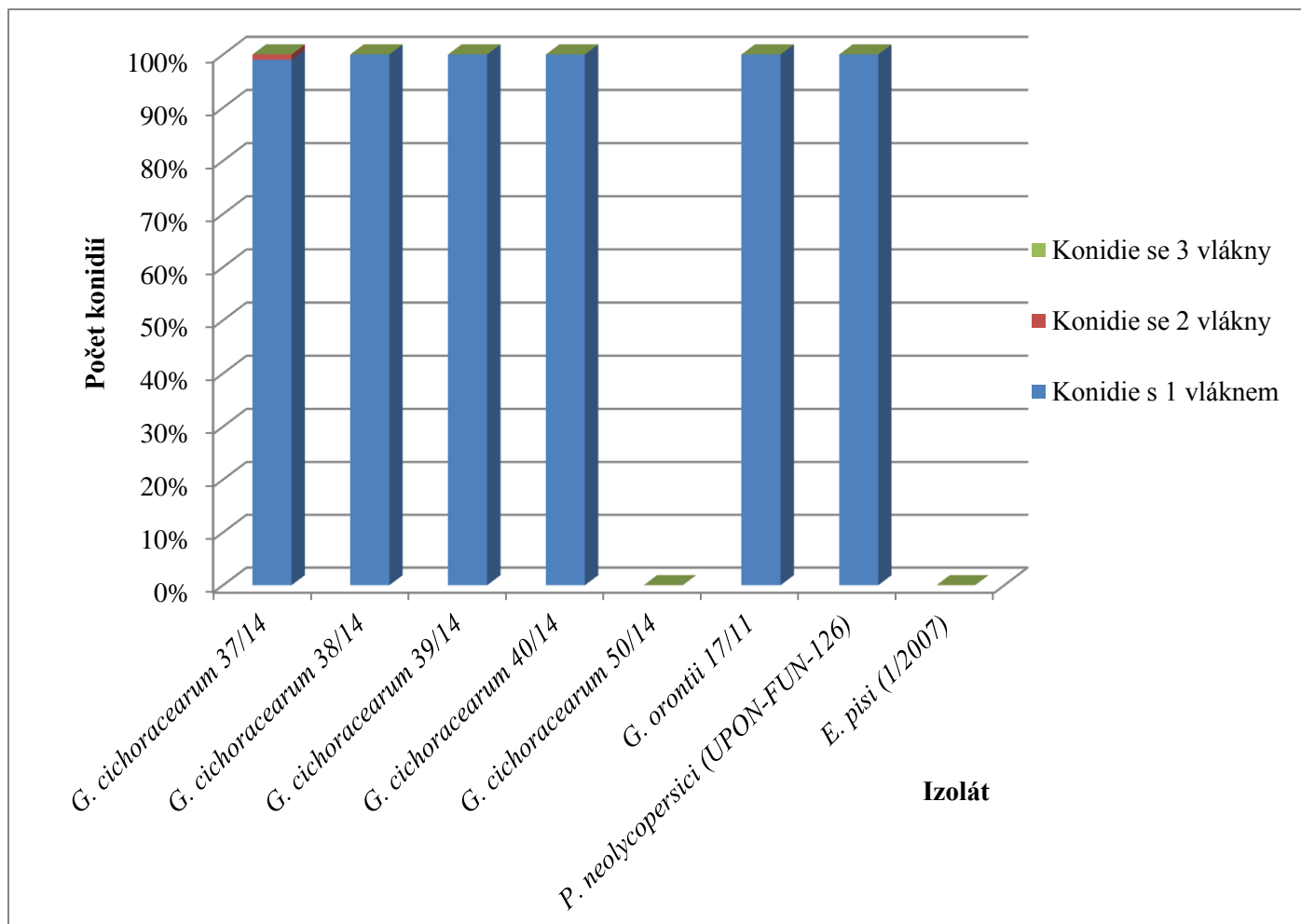
### 5.1.2 Počet klíčících vláken na konidii

Počet klíčících vláken na jedné konidii byl pozorován u vzorků 6, 24, 48 a 72 hodin po inokulaci. Šest hodin po inokulaci se u všech sledovaných vzorků kromě (*G. cichoracearum* 37/14, *G. cichoracearum* 50/14 a *E. pisi* (1/2007)) vyskytovalo pouze jedno klíčící vlákno. U izolátu *G. cichoracearum* 37/14 byly vypořizovány konidie s jedním vláknem (99%) a konidie se dvěma vlákny (1%). Izolát *G. cichoracearum* 50/14 šest hodin po inokulaci neobsahoval žádné klíčící vlákna. 24 hodin po inokulaci izoláty *G. orontii* 17/11, *P. neolycopersici* (UPOC-FUN-126) a *E. pisi* (1/2007) produkovaly konidie pouze s jedním klíčícím vláknem. Zbylé izoláty obsahovaly konidie jak s jedním, tak se dvěma klíčícími vlákny a *G. cichoracearum* 50/14 dokonce 1% se třemi klíčícími vlákny. 48 hodin po

inokulaci nastala obdobná situace jako u předešlého časového úseku. Izoláty *G. orontii* 17/11, *P. neolycopersici* (UPOC-FUN-126) a *E. pisi* (1/2007) vykazovaly konidie pouze s jedním klíčným vláknem. Zbylé izoláty obsahovaly konidie, jak s jedním, tak se dvěma klíčovými vlákny a izolát *G. cichoracearum* 38/14 vykazoval navíc 6% konidií se třemi klíčovými vlákny. Vzorky 72 hodin po inokulaci obsahovaly konidie s jedním, dvěma i třemi vlákny. U izolátů *G. orontii* 17/11 a *E. pisi* (1/2007) byly pozorovány pouze konidie s jedním klíčným vláknem. Konidie s jedním a se dvěma klíčovými vlákny byly zjištěny u izolátů *G. cichoracearum* 37/14, *G. cichoracearum* 39/14, *G. cichoracearum* 40/14 a *P. neolycopersici* (UPOC-FUN-126). Zbývající izoláty, jejichž konidie tvořily jedno až tři klíčící vlákna, jsou *G. cichoracearum* 38/14 a *G. cichoracearum* 50/14. Zjištěné údaje jsou uvedeny v tabulkách (Tab. 3, 4, 5, 6) a grafech (Graf. 2, 3, 4, 5).

Tab. 3. Počet klíčících vláken na konidiích izolátů vybraných druhů padlí 6 hodin po inokulaci na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013) (v % na sto klíčících konidiích).

Izolát	1 klíčící vláknem (%)	2 klíčící vlákna (%)	3 klíčící vlákna (%)
<i>G. cichoracearum</i> 37/14	99	1	0
<i>G. cichoracearum</i> 38/14	100	0	0
<i>G. cichoracearum</i> 39/14	100	0	0
<i>G. cichoracearum</i> 40/14	100	0	0
<i>G. cichoracearum</i> 50/14	0	0	0
<i>G. orontii</i> 17/11	100	0	0
<i>P. neolycopersici</i> (UPOC-FUN-126)	100	0	0
<i>E. pisi</i> (1/2007)	0	0	0

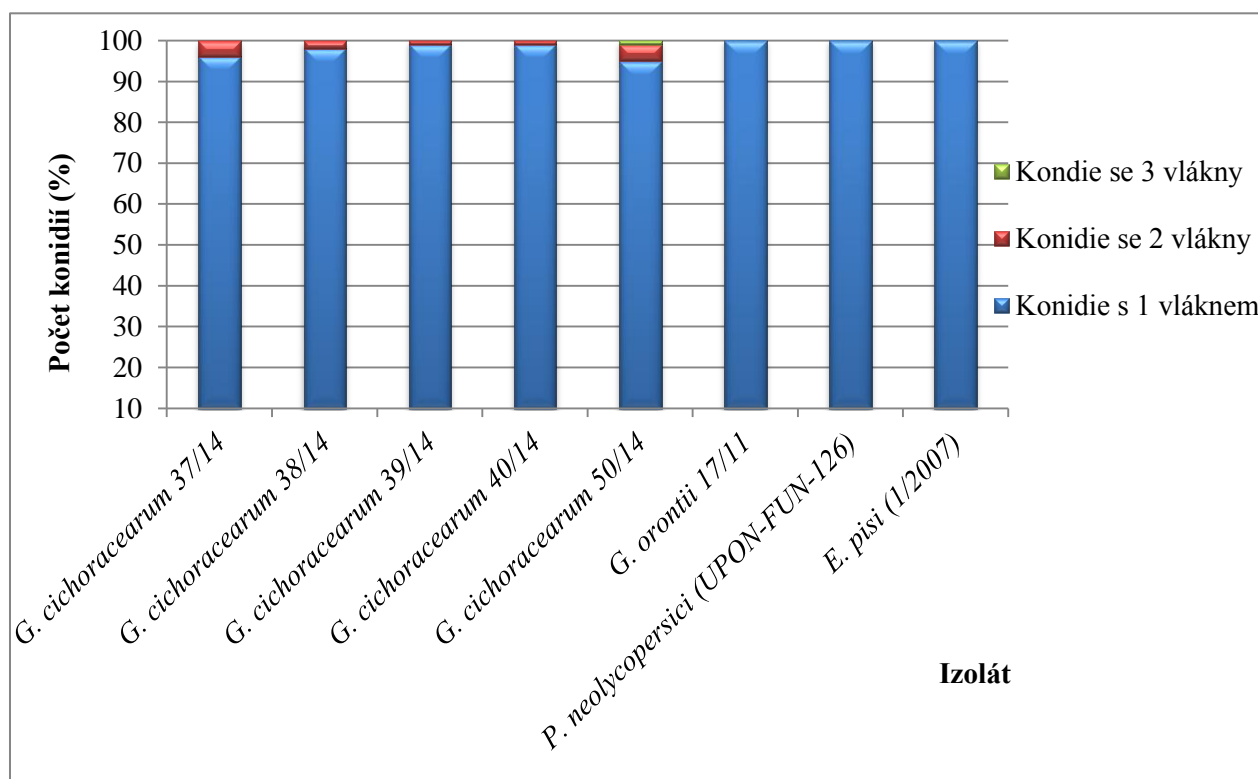


Graf 2. Počet klíčících vláken na konidiích izolátů vybraných druhů padlí 6 hodin po inokulaci na vybraném genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013) (v % na sto klíčících konidiích).



Tab. 4. Počet klíčních vláken na konidiích izolátů vybraných druhů padlí 24 hodin po inokulaci na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013) (v % na sto klíčících konidiích).

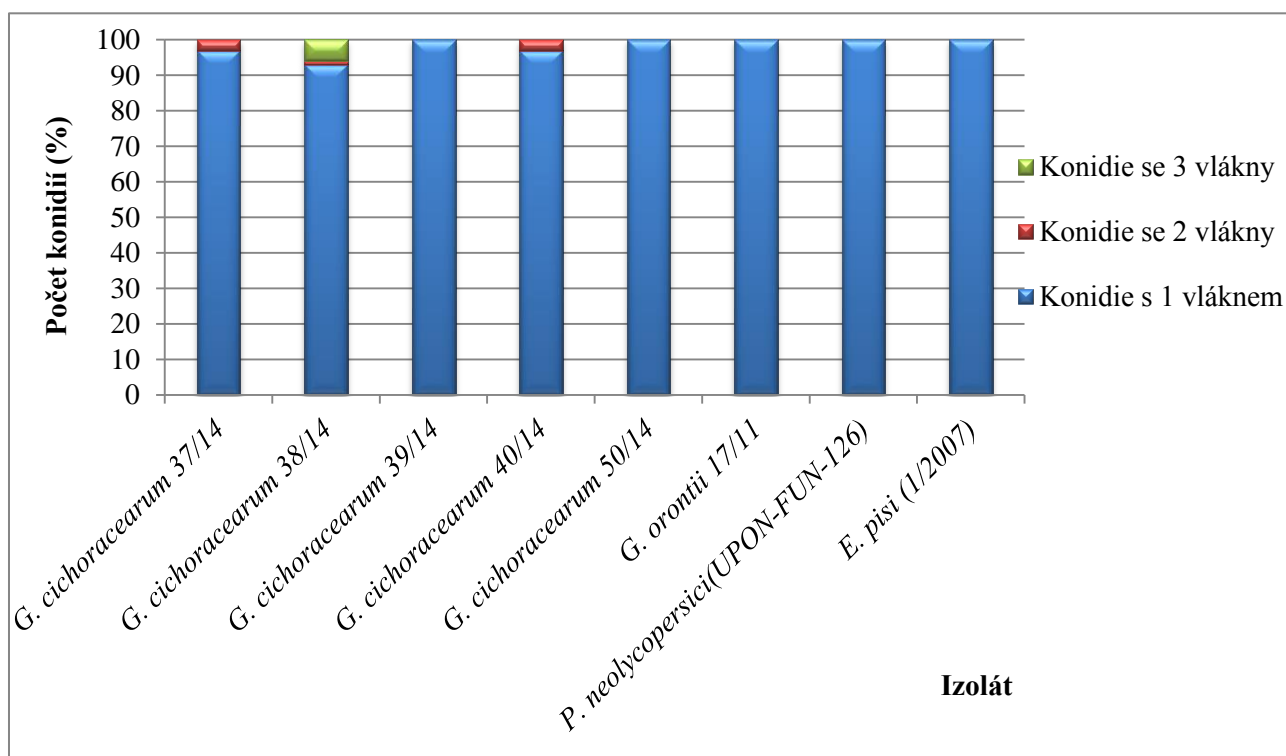
Izolát	1 klíčící vlákno (%)	2 klíčící vlákna (%)	3 klíčící vlákna (%)
<i>G. cichoracearum</i> 37/14	96	4	0
<i>G. cichoracearum</i> 38/14	98	2	0
<i>G. cichoracearum</i> 39/14	99	1	0
<i>G. cichoracearum</i> 40/14	99	1	0
<i>G. cichoracearum</i> 50/14	95	4	1
<i>G. orontii</i> 17/11	100	0	0
<i>P. neolycopersici</i> (UPOC-FUN-126)	100	0	0
<i>E. pisi</i> (1/2007)	100	0	0



Graf 3. Počet klíčních vláken na konidiích izolátů vybraných druhů padlí 24 hodin po inokulaci na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013) (v % na sto klíčících konidiích).

Tab. 5. Počet klíčnicích vláken na konidiích izolátů vybraných druhů padlí 48 hodin po inokulaci na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013) (v % na sto klíčících konidiích).

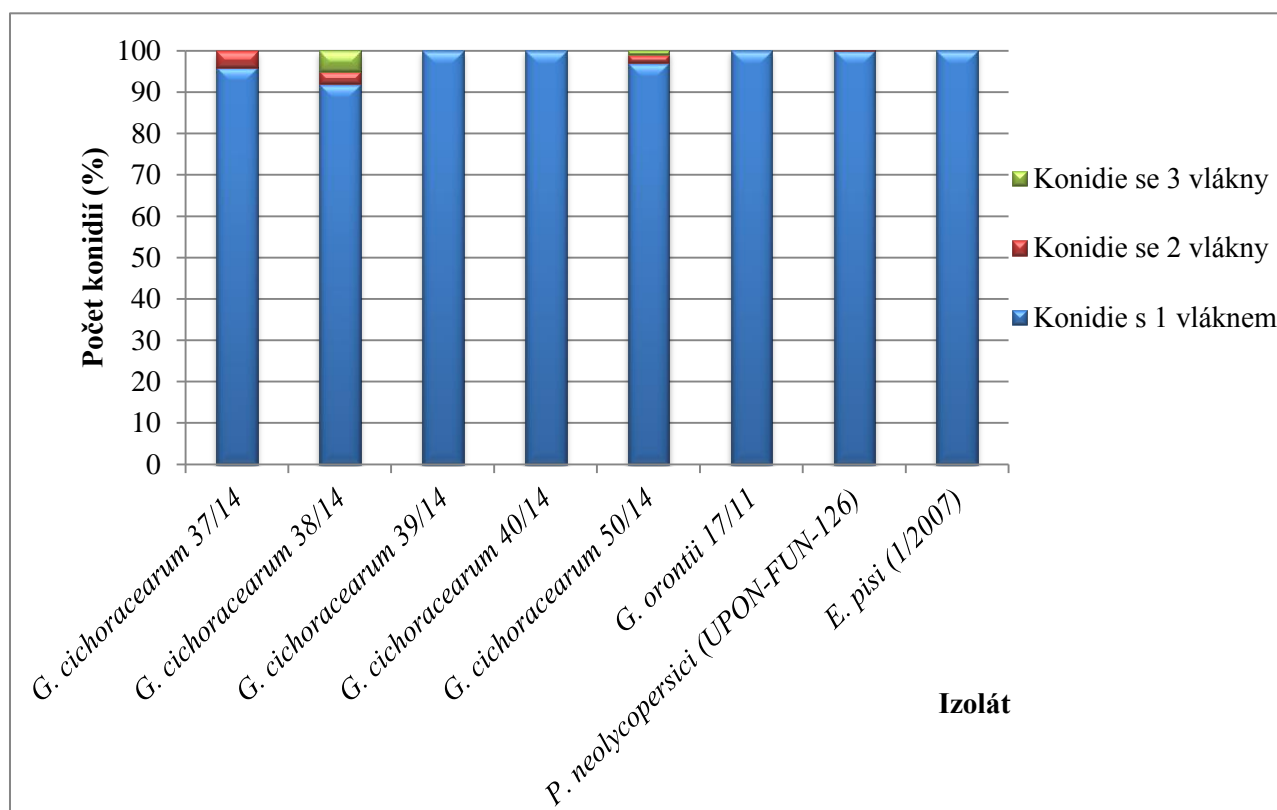
Izolát	1 klíčnicí vlákno (%)	2 klíčnicí vlákna (%)	3 klíčnicí vlákna (%)
<i>G. cichoracearum</i> 37/14	97	3	0
<i>G. cichoracearum</i> 38/14	93	1	6
<i>G. cichoracearum</i> 39/14	100	0	0
<i>G. cichoracearum</i> 40/14	97	3	0
<i>G. cichoracearum</i> 50/14	100	0	0
<i>G. orontii</i> 17/11	100	0	0
<i>P. neolycopersici</i> (UPOC-FUN-126)	100	0	0
<i>E. pisi</i> (1/2007)	100	0	0



Graf 4. Počet klíčnicích vláken na konidiích izolátů vybraných druhů padlí 48 hodin po inokulaci na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013) (v % na sto klíčících konidiích).

Tab. 6. Počet klíčnicích vláken na konidiích izolátů vybraných druhů padlí 72 hodin po inokulaci na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013) (v % na sto klíčících konidiích).

Izolát	1 klíčnicí vlákno (%)	2 klíčnicí vlákna (%)	3 klíčnicí vlákna (%)
<i>G. cichoracearum</i> 37/14	96	4	0
<i>G. cichoracearum</i> 38/14	92	3	5
<i>G. cichoracearum</i> 39/14	100	0	0
<i>G. cichoracearum</i> 40/14	100	0	0
<i>G. cichoracearum</i> 50/14	97	2	1
<i>G. orontii</i> 17/11	100	0	0
<i>P. neolycopersici</i> (UPOC-FUN-126)	98	2	0
<i>E. pisi</i> (1/2007)	100	0	0



Graf 5. Počet klíčnicích vláken na konidiích izolátů vybraných druhů padlí 72 hodin po inokulaci na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013) (v % na sto klíčících konidiích).

### 5.1.3 Nekrotická reakce

U vzorků 72 hodin po inokulaci byla navíc pozorována i intenzita nekrotické (hypersenzitivní) reakce buněk hostitelské rostliny (Tab. 7). Izolát *P. neolycopersici* (UPOC-FUN-126) vykazoval průměrný počet nekrotických epidermálních buněk  $> 10^2$  a maximálních hodnot ( $10^3$ ). U zbylých izolátů dosahoval průměrný počet nekrotických epidermálních buněk  $> 10^1$ .

Tab. 7. Počet nekrotických epidermálních buněk 72 hodin po inokulaci na vybraném genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013).

Izolát	Min	Max	Průměr
<i>G.cichoracearum</i> 37/14	$< 10^1$	$10^1 - 10^2$	$> 10^1$
<i>G.cichoracearum</i> 38/14	$< 10^1$	$10^1 - 10^2$	$> 10^1$
<i>G.cichoracearum</i> 39/14	$< 10^1$	$10^1 - 10^2$	$> 10^1$
<i>G.cichoracearum</i> 40/14	$< 10^1$	$10^1 - 10^2$	$> 10^1$
<i>G.cichoracearum</i> 50/14	$< 10^1$	$10^1 - 10^2$	$> 10^1$
<i>G. orontii</i> 17/11	$< 10^1$	$10^1 - 10^2$	$> 10^1$
<i>P. neolycopersici</i>	$< 10^1$	$10^2 - 10^3$	$> 10^2$
<i>E. pisi</i>	$< 10^1$	$10^1 - 10^2$	$> 10^1$

### 5.1.4 Sporulace

V časovém intervalu 168 hodin po inokulaci byla sledována intenzita sporulace vybraných izolátů padlí (Tab. 8). Sporulace byla zpozorována pouze u jediného izolátu, a to *G. cichoracearum* 38/14. Zbylé vzorky nevykazovaly náznaky sporulace a nedošlo tedy k tvorbě konidioforů.

Tab. 8. Intenzita sporulace (počet konidioforů vyjádřený semikvantitativně) izolátů vybraných druhů padlí 168 hodin po inokulaci na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013).

Izolát	Min	Max	Průměr
<i>G.cichoracearum</i> 37/14	0	0	0
<i>G.cichoracearum</i> 38/14	< 10 <sup>1</sup>	10 <sup>1</sup> - 10 <sup>2</sup>	> 10 <sup>1</sup>
<i>G.cichoracearum</i> 39/14	0	0	0
<i>G.cichoracearum</i> 40/14	0	0	0
<i>G.cichoracearum</i> 50/14	0	0	0
<i>G. orontii</i> 17/11	0	0	0
<i>P. neolycopersici</i>	0	0	0
<i>E. pisi</i>	0	0	0

## 6 DISKUZE

Předložená bakalářská práce je zaměřena na zkoumání interakcí padlí druhů *Golovinomyces cichoracearum*, *Golovinomyces orontii*, *Pseudoidium neolycopersici* a *Erysiphe pisi* a druhu *Lactuca saligna*. V průběhu této práce byl sledován vývoj izolátů *G. cichoracearum* (37/14, 38/14, 39/14, 40/14 a 50/14), *G. orontii* (17/11), *P. neolycopersici* (UPOC-FUN-126) a *E. pisi* (1/2007) na *Lactuca saligna* (09-H58-1013).

Studiem vývoje nepohlavních a pohlavních 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 padlím *G. cichoracearum* a planými zástupci rodu *Lactuca* se zaměřily tyto studie: Česneková (2008), Lebeda et al. (2012, 2013), Mieslerová et al. (2009, 2013), Staněk (2013), Filová (2014). Studiem ekologických požadavků *G. cichoracearum* na salátu se zabíral Schnathorst (1962) i Sogelová (2007).

### 6.1 Vývoj vybraných druhů padlí na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013)

Na studovaném genotypu *L. saligna* (09-H58-1013) byl zaregistrován rozdílný vývoj patogenů. U izolátu *G. cichoracearum* 37/14 nebylo zjištěno nic převratného. Za zmínku možná stojí, že 6 hodin po inokulaci bylo procento klíčivosti konidií (39 %) a v tom samém časovém úseku obsahovala konidie, jak jedno, tak dvě klíčící vlákna. Izolát *G. cichoracearum* 38/14 48 hodin po inokulaci také vykazoval poměrně vysoké procento klíčivosti konidií (39 %). Je jediným izolátem, u kterého byla zpozorována sporulace a také jediným, jehož konidie 48 a 72 hodin po inokulaci tvořily jedno, dvě i tři klíčící vlákna. Dalším izolátem v pořadí je *G. cichoracearum* 39/14, u kterého bylo vypořazováno procento klíčivosti konidií 6 hodin po inokulaci (40 %) a 48 hodin po inokulaci (46 %). Izolát *G. cichoracearum* 40/14 vykazoval malé procento klíčivosti 6 hodin po inokulaci a to (5 %). Posledním izolátem z řady izolátů *G. cichoracearum* je izolát *G. cichoracearum* 50/14, u kterého bylo 48 hodin po inokulaci zjištěno nejvyšší procento klíčivosti (53 %). Naopak u konidií 6 hodin po inokulaci nebyla vypořazována u tohoto izolátu žádná klíčící vlákna. Izolát *G. orontii* 17/11 nevykazuje téměř žádné procento klíčivosti. Vzorky 6 hodin po inokulaci vykazují procentuální klíčivost (4 %), 24 hodin po inokulaci (3 %) a 48 hodin po inokulaci (2 %). Konidie tohoto izolátu tvořily pouze jedno klíčící vlákno. *P. neolycopersici* je izolátem, u kterého nekrotická (hypersenzitivní) reakce dosáhla nejvyšších hodnot, v průměru  $> 10^2$ . Nekrotická reakce byla

pozorována pouze na vzorcích 72 hodin od doby inokulace. Posledním ze všech testovaných izolátů je *E. pisi*, u kterého 6 hodin po inokulaci konidie nevykazují žádné klíční vlákna, zbylé časové úseky obsahují pouze jedno klíční vlákno.

Filová (2012) se zabývala vývojem *G. cichoracearum* na vybraných genotypěch rodu *Lactuca*. Zjistila, že nejpomaleji probíhal vývoj *G. cichoracearum* na genotypu *L. saligna* (09-H58-1010) a *L. sativa* (cv. Argeles), kde se 48 hodin po inokulaci vyskytovala pouze dvě klíční vlákna, kdežto v mé práci izolát *G. cichoracearum* 38/14 vykazoval 48 hodin po inokulaci u genotypu *L. saligna* (09-H58-1013) tři klíční vlákna. Dále vyzorovala, že genotyp *L. sativa* (cv. Argeles) obsahuje nejdelší klíční vlákna, naproti tomu genotyp *L. virosa* (LVIR/50) nejkratší klíční vlákna. 24 hodin po inokulaci měly nejkratší délku prvního klíčního vlákna konidie na genotypu *L. sativa* (cv. Argeles) a na genotypu *L. serriola* (LSE/57/15) byla zjištěna nejdelší klíční vlákna. Nejkratší klíční vlákno padlí 48 hpi bylo zaregistrováno u genotypu *L. saligna* (09-H58-1010) *L. serriola* (PI 273617) a nejdelší u genotypu *L. serriola* (PI 273617). Největší počet nekrotických buněk byl zaznamenán na genotypu *L. virosa* (LVIR/50) 168 hpi. Intenzita sporulace dosahovala nejnižších hodnot u genotypu *L. saligna* (09-H58-1010) 168 hpi. Z výsledků tedy vyplývá, že genotypy *L. virosa* (LVIR/50) a *L. saligna* (09-H58-1010) byly středně rezistentní vůči padlí *G. cichoracearum*. U genotypů *L. virosa* (LVIR/50) a *L. virosa* (09-H58-998) to dokazuje vysoká intenzita hypersenzitivní reakce a u genotypu *L. saligna* (09-H58-1010) zpomalený vývoj patogenu.

Staněk (2013) se zabýval studiem interakcí mezi padlím čekankovým *G. cichoracearum* pocházejícím z různých hostitelů a zástupci čeledi Asteracea. V průběhu mikroskopování zaregistroval, že nejméně klíčily izoláty, které byly inokulovány na odlišné rostliny, než ze kterých pocházely a naproti tomu nejlépe klíčily izoláty, které byly inokulovány na rostliny, ze kterých byly získány. Demonstované výsledky tedy vysvětlují omezený vývoj *G. cichoracearum*, který pochází z *L. serriola* inokulovaný na genotypy čeledi Asteraceae. Dále Staněk (2013) uvádí, že u všech izolátů, které byly očkovány na rostliny odlišného druhu, odkud patogen pocházel, nebyl skoro vůbec zaregistrován větší počet klíčních vláken na konidii než 1. Při klasifikaci intenzity sporulace byl zjištěn vysoký počet konidioforů u interakcí, kdy byl izolát odebrán ze stejného hostitelského druhu, na který byl naočkován. U ostatních vzorků nebyla sporulace zaznamenána.

Mikroskopickým pozorováním vývoje *G. cichoracearum* na vybraných genotypěch rodu *Lactuca* sp. se ve své diplomové práci zabývala i Česneková (2008).

Studiem obranných mechanismů rostlin vůči padlí *G. cichoracearum* v polních podmínkách se zabýval pouze Schnathorst (1959b). Dospěl k zajímavým závěrům. Jestliže

byly rostliny infikovány virem mozaiky salátu, pak stupeň infekce byl vyšší (Schnathorst, 1959b). Podle jeho výzkumu se rozdíly v osmotickém tlaku zdají být základním mechanismem odolnosti (odolnost hostitele souvisí s vysokým osmotickým tlakem). Srovnal reakci kulturního salátu s izolátem *G. cichoracearum* získaného z kulturního salátu s izolátem, který byl získán z planých druhů *Lactuca* sp. Ukázalo se, že odolnost salátu na izolát získaný z kulturního salátu, může být ovlivněna mnoha faktory, mezi něž patří rozdíly teplot, intenzita osvětlení, virová infekce a minerální výživa. Naproti tomu odolnost vůči padlí získaného z planých druhů nebyly těmito faktory ovlivněny (Schnathorst, 1959b).

Můžeme říci, že obranné mechanismy rostlin vůči *G. cichoracearum* nejsou doposud plně probádány. Je tedy nutné provádět další a detailnější studie, zejména především ty na biochemické úrovni, které se touto problematikou zabývají.

Existuje celá řada studií, které se zaměřují na sledování vývoje padlí na souboru hostitelských genotypů. Za jeden z dobře prozkoumaných patosystémů je možno považovat rajče – *Oidium neolyopersici* (nyní *Pseudoidium neolyopersici*) (Mieslerová et al., 2004).

Interakce mezi *Lycopersicon* spp. (nyní *Solanum* sect. *Lycopersicon*) – *Pseudoidium neolyopersici* byla studována Mieslerová et al. (2004). Byly zjištěny nejen významné rozdíly v rozvoji tohoto patogenu na různých genotypech hostitelských rostlin, ale byla také potvrzena existence tzv. adultní rezistence (odolnost dospělé). Díky výsledkům existují informace o tom, že vzájemné působení *Lycopersicon* spp. (nyní *Solanum* sect. *Lycopersicon*) – *P. neolyopersici*, obsahuje nejméně dva různé mechanismy odolnosti. Jeden mechanismus převládá a projevuje se především efektivní nekrotickou (hypersenzitivní) reakcí. Druhý mechanismus odolnosti se vyznačuje raným zpožděním ve vývoji patogenu bez viditelných známek nekrózy buněk.

Práce Singha et al. (2000a,b), který studoval interakci hrách – *Erysiphe pisi*, zjistili, že rozvoj padlí ustal na rezistentních kultivarech.

Detailnímu studiu rozvoje různých druhů padlí na hostitelských rostlinách se také věnovali Dewitte et al. (2007), jenž zkoumali rozvoj *Podosphaera pannosa* (padlí růžové) na náchylných a rezistentních genotypch růží. Nehostitelské rostliny vykazovaly odolnost založenou především na tvorbě papil, kdežto u jednotlivých hostitelských genotypů byly zjištěny značné rozdíly v intenzitě obranných reakcí.

Obsáhlé studie, které se týkaly obranných mechanismů rostlin vůči padlí na jednoletých rostlinách (rajče, okurka, ječmen a huseníček rolní (*Arabidopsis thaliana*)) prováděli Koh et al. (2005). V průběhu studií se zaměřili i na vývoj konidií, vzájemné



interakce, penetrace hostitelské epidermální kutikuly a posléze i buněčné stěny, a zřízení haustoriálních komplexů v epidermálních buňkách.

V průběhu vzájemného působení *Arabidopsis thaliana* – *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* většina konidií nepronikla epidermální buněčnou stěnou ani papilou. Zbylé konidie, jenž úspěšně překonaly hostitelský povrch, byly ve vývoji zastaveny vznikem hypersenzitivní reakce (Zimmerli et al., 2004).

Do dnešní doby není zcela vše jasně prozkoumáno a popsáno. V současnosti probíhá řada výzkumů různých druhů padlí na genotypech rodu *Lactuca*. Do budoucna je důležité věnovat těmto výzkumům další pozornost.

## 7 ZÁVĚR

Bakalářská práce byla zaměřena na studium vývoje vybraných druhů padlí na zástupci rodu *Lactuca* z čeledi Asteraceae. V průběhu experimentu byl sledován vývoj izolátů *G. cichoracearum* 37/14, *G. cichoracearum* 38/14, *G. cichoracearum* 39/14, *G. cichoracearum* 40/14, *G. cichoracearum* 50/14, *G. orontii* 17/11, *P. neolycopersici* (UPOC-FUN-126) a *E. pisi* (1/2007) na vybraném genotypu čeledi Asteraceae *Lactuca saligna* (09-H58-1013). U testovaných izolátů 6, 24, 48 a 72 hodin po inokulaci byl pozorován počet klíčících vláken na konidii. Procento klíčivosti konidií bylo měřeno u izolátů 6, 24 a 48 hodin od doby inokulace. U izolátů 72 hodin po inokulaci byla navíc sledována i intenzita hypersenzitivní reakce epidermálních buněk. Sporulace byla pozorována pouze u izolátů v časovém úseku 168 hodin od doby inokulace.

U testovaných izolátů bylo zjištěno:

- Izolát *G. cichoracearum* 50/14 šest hodin po inokulaci neobsahoval žádné klíčící vlákna. Ostatní izoláty v tomto časovém úseku vykazovaly pouze jedno klíčící vlákno až na izolát *G. cichoracearum* 37/14, který vykazoval jedno i dvě klíčící vlákna. 24 hodin po inokulaci izolát *G. cichoracearum* 50/14 obsahoval konidie s jedním, dvěma i třemi vlákny. Izoláty *G. orontii* 17/11, *P. neolycopersici* (UPOC-FUN-126) a *E. pisi* (1/2007) obsahují konidie jen s jedním klíčícím vláknem a u zbylých izolátů bylo zjištěno, jak jedno, tak dvě klíčící vlákna. Izolát *G. cichoracearum* 38/14 48 hodin po inokulaci obsahoval konidie s jedním, dvěma i třemi klíčícími vlákny. Dále pak izoláty *G. orontii* 17/11, *P. neolycopersici* (UPOC-FUN-126) a *E. pisi* (1/2007) obsahují konidie pouze s jedním klíčícím vláknem. Zbylé izoláty obsahují konidie, jak s jedním, tak se dvěma klíčícími vlákny. Vzorky 72 hodin po inokulaci obsahovaly konidie buď s jedním, dvěma nebo i třemi klíčícími vlákny. Izoláty, které obsahovaly jedno až tři klíčící vlákna, jsou *G. cichoracearum* 38/14 a *G. cichoracearum* 50/14. Mezi konidie s pouze jedním vláknem patří izoláty *G. orontii* 17/11 a *E. pisi* (1/2007). Zbylé izoláty obsahovaly jedno a dvě klíčící vlákna.
- Největší procento klíčivosti (53 %) konidií vykazoval izolát *G. cichoracearum* 50/14 24 hodin po inokulaci a nejmenší procento klíčivosti (4 %) konidií bylo 6 hodin po inokulaci u izolátu *G. orontii* 17/11.

- Nekrotická (hypersenzitivní) reakce hostitele *L. saligna* (09-H58-1013) dosahovala nejvyšších hodnot u izolátu *P. neolycopersici* 72 hodin po inokulaci.
- Nejvyšší intenzita sporulace byla 168 hodin po inokulaci vyzorována u izolátu *G. cichoracearum* 38/14.

Ve vývoji vybraných druhů padlí byly při pozorování zjištěny rozdíly. Klíčící vlákna u izolátu *P. neolycopersici* mají jiný typ vláken (esovitější) oproti ostatním izolátům. Naproti tomu izolát *E. pisi* má jiný tvar konidií (více protáhlé) než ostatní izoláty. Sporulace proběhla pouze u izolátu *G. cichoracearum* 38/14, u ostatních vzorků nebyla zpozorována.

## 8 ZDROJE

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.

Arredondo, C. R., Davis, R. M., Rizzo, D. M., Stahmer, R. (1996): First report of powdery mildew of tomato in California caused by an *Oidium* sp. *Plant Disease* 80: 1303.

Barta, M., Bokor, P. (2010): Choroby strukovín. In: Cagáň et al., *Choroby a škodcovia poľných plodín*. Slovenská poľnohospodárska univerzita, Nitra, 894 s. ISBN. 987-80-552-0354-6.

Beharav, A., Lewinsohn, D., Lebeda, A., Nevo, E. (2006): New wild *Lactuca* genetic resources with resistance against *Bremia lactucae*. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53: 467.

Beharav, A., Ben-David, R., Doležalová, I. and Lebeda, A. (2008): Eco-geographical distribution of *Lactuca saligna* natural populations in Israel. *Israel Journal of plant Sciences* 56: 195-206.

Bertrand, F. (1991): *Les oidiums des Cucurbitacées: Maintien en culture pure, Etude de leur variabilité et de la sensibilité chez le melon*. Thèse Université Paris-Sud-Orsay, Spécialité "Phytopathologie", 225 pp.

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., 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.

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.

Carver, T.L.W., Ingerson, S.M. (1987): Responses of *Erysiphe graminis* germplings to contact with artificial and host surfaces. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 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*. *Mycological Research* 103: 547-560.

Cousin, R. (1997): Peas (*Pisum sativum* L.). *Field Crops Research* 53: 111–130.

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

Dewitte, A., Leus, L., Van Huylbroeck, J., Van Bockstaele, E., Höfte, M. (2007): Characterization of reactions to powdery mildew (*Podosphaera pannosa*) in resistant and susceptible rose genotypes. *Journal of Phytopathology* 155: 264-272.

Dixon, G. R. (1978): Powdery mildews of vegetable and allied crops. In: Spencer, D. M. (Ed.): The Powdery Mildews. Academic Press, New York, USA, pp. 495-524.

Doležalová, I., Křístková, E., Lebeda, A., Vinter, V. (2002a): Description of morphological characters of wild *Lactuca* L. spp genetic resources (English-Czech version). Horticultural Science (Prague) 29 (2): 56-83.

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.

Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F., and Bayer, R.J., (Eds) (2009): Systematics, evolution, and biogeography of Compositae. Vienna, Austria: International Association for Plant Taxonomy, Institute of Botany, University of Vienna, 101-102.

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

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. (Ed.): Květena České republiky. Sv. 7. Academia, Praha. pp. 489-497.

Harlan, J. R., de Wet, J. M. J. (1971): Towards a rational classification of cultivated plants, Taxon 20, 509-517.

Jahn, M., Munger, H. M., Mcgreith, J. D. (2002): Breeding cucurbit crops for powdery mildew resistance. In: Bélanger, R. R., Bushnell, R. W., Dik, A. J., Carver, W. L. T. (Eds.): The Powdery Mildews. A Comprehensive Treatise. AP S Press, St. Paul, MN, USA, pp. 239–248.

Jankovics, T., Bai, Y., Kovacs, G. M., Barding, M., Nicot, P. C., Toyoda, H., Matsuda, Y., Niks, R.E., Kiss, L. (2008): *Oidium neolycopersici*: Intra-specific variability inferred from AFLP analysis and relationship with closely related powdery mildew fungi infecting various plant species. *Phytopathology* 98: 529-540.

Jeffery, C. (1966): Notes on *Compositae* I. The Cichoreae in East tropical Africa. *Kew Bulletin* 18: 427-486. Cited in: Doležalová, I., Křístková, E., Lebeda, A., Vinter, V. (2002): Description of morphological characters of wild *Lactuca* L. spp genetic resources (English-Czech version). *Horticultural Science (Prague)* 29 (2): 56-83.

Kesseli, R. V., Ochoa, O., Michelmore, R. W. (1991): Variation at RFLP loci in *Lactuca* spp. and origin of cultivated lettuce. *Genome* 34: 430-436.

Kiss, L., Cook, R. T. A., Saenz, G. S., Cunnington, J. H., Takamatsu, S., Pasce, I., Bardin, M., Nicot, P. C., Sato, Y., Rossman, A. Y. (2001): Identification of two powdery mildew fungi, *Oidium neolycopersici* sp. nov. and *O. lycopersici*, infecting tomato in different parts of the world. *Mycological Research* 105: 684–697.

Kiss, L., Takamatsu, S., Cunnington, J. H. (2005): Molecular identifications of *Oidium neolycopersici* as the causal agent of the recent tomato powdery mildew epidemics in the North America. *Plant Disease* 89: 491–496.

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. diskuze

Koopman, W.J.M., De Jong, J.H. and De Vries, I.M. (1993): Chromosome banding pattern in Lettuce species (*Lactuca* sect. *Lactuca*, *Compositae*). *Plant Systematics and Evolution* 185, 249–257.

Koopman, W.J.M. (1999): Plant systematics as a useful tool for plant breeders: examples from lettuce. In: Lebeda, A. and Křístková, E. (eds) Eucarpia Leafy Vegetables '99. Proceedings of the Eucarpia Meeting on Leafy Vegetables Genetics and Breeding, Olomouc, Czech Republic, 8–11 June, 1999. Palacky University in Olomouc, Olomouc, Czech Republic, pp. 95–105.

Korbelář, J., Endris, Z. (1985): Naše rostliny v lékařství. 7. vyd. Praha: Avicenum, 1-501.

Křístková, E., Lebeda, A. (1999): Searching of *Cucumis sativus* L. genetic resources for field resistance to powdery mildew of cucurbits. *Acta Horticulturae* 492: 371–375.

Křístková, E., Lebeda, A. (2000): *Citrullus lanatus* – a potential host of powdery mildew in the Czech Republic. *Cucurbit Genetics Cooperative Report* 23: 46–48.

Křístková, E., Doležalová, I., Lebeda, A. (2009): Morphological grouping of *Lactuca saligna* germplasm originating from Italy and France, p. 46. In: Meglic, V., Bastar M. T. (eds.) Book of Abstracts of 19th Eucarpia Conference, Genetic Resources Section, Ljubljana, Slovenia, May 26-29, 2009. Kmetijski Institut Slovenije, Ljubljana.

Křístková, E., Lebeda, A., Sedláková, B. (2009): Species spectra, distribution and host range of cucurbit powdery mildews in the Czech Republic, and in some other European and Middle Eastern countries. *Phytoparasitica* 37: 337–350.

Křístková E., Tvardková M., Lebeda A. (2011): Characterization of developmental stages in *Lactuca saligna* germplasm from Europe and USA, Eucarpia Leafy Vegetables 2011, August 24-26, 2011, Université Lille Nord de France, Villeneuve d'Ascq, France, Abstract. P. 78

Kunoh, H., Itoh, O., Kohno, M., Ishizaki, H. (1979): Are primary germ tubes of conidia unique to *Erysiphe graminis*? *Annals of the Phytopathological Society of Japan* 45: 675-682.

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., 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. *Experimental Mycology* 12:325-335.

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. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 36: 397-407.

Kunoh, H., Toyoda, K., Yamaoka, N., Kobayashi, I. (1992): Morphogenesis of *Erysiphe pisi* conidia on artificial substrata. *Transaction of the Mycological Society of Japan*. 35: 87-93.

Lebeda, A. (1983): The genera and species spectrum of cucumber powdery mildew in Czechoslovakia. *Journal of Phytopathology* 108: 71–79.

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

Lebeda, A., Astley, D. (1999): World genetic resources of *Lactuca* spp.: Their taxonomy and biodiversity, pp. 81-94. In: Lebeda A., Křístková E. (Eds.) *Eucarpia Leafy 69 Vegetables '99*. Proceedings of the Eucarpia Meeting on Leafy Vegetables Genetics and Breeding, Olomouc, Czech Republic, 8-11 June, 1999, Palacký University Olomouc.

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

Lebeda, A., Mieslerová, B. (2002): Variability in pathogenicity of *Oidium neolycopersici* on *Lycopersicon* species. *Journal of Plant Diseases and Protection* 109: 129–141.

Lebeda, A., Pink, D. A. C., Astley, D. (2002): Aspects of the interactions between wild *Lactuca* spp. and related genera and lettuce downy mildew (*Bremia lactucae*), pp. 85-117. In: Spencer-Phillips, P. T. N., Gisi, U., Lebeda A. (eds.) *Advances in downy mildew research*, volume 2. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Lebeda, A., Doležalová, I., Feráková, V., Astley, D. (2004): Geographical distribution of wild *Lactuca* species (*Asteraceae*, *Lactuceae*). *The Botanical Review* 70(3): 328-356.

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.

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 perspectives. *Euphytica* 170: 15-34.

Lebeda, A., Sedláková, B., Křístková, E., Vysoudil, M. (2009): Long-lasting changes in the species spectrum of cucurbit powdery mildew in the Czech Republic – Influence of air temperature changes or random effect? *Plant Protection Science* 45: S41–S47.

Lebeda, A., McGrath, M. T., Sedláková, B. (2010): Fungicide resistance in cucurbit powdery mildew fungi. In: Carisse, O. (Ed.): *Fungicides*. InTech Publishers, Vienna, Austria, pp. 221–246.

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., Mieslerová, B., Petřivalský, M., Luhová, L., Špundová, M., Sedlářová, M., Nožková–Hlaváčková, V., Pink, D. A. C. (2014): Resistance mechanisms of wild tomato germplasm to infection of *Oidium neolycopersici*. *Plant Pathology* 138: 569–596.

Lindqvist, K. (1960b): On the origin of cultivated lettuce. *Hereditas* 46: 319-350. 70.

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.

McGrath H, M. T. (1994): Heterothallism in *Sphaerotheca fuliginea*. *Mycologia* 86: 517–523.

McGrath, M. T. (2001): Fungicide resistance in cucurbit powdery mildew: Experiences and challenges. *Plant Disease* 85: 236–245.

McGuire, P. E., Ryder, E. J., Michelmore, R. W., Clark, R. L., Antle, R., Emery, G., Hannan, R. M., Kesseli, R. V., Kurtz, E. A., Ochoa, O., Rubatzky, V. E., Waycott, W. 1993. Genetic resources of lettuce and *Lactuca* species in California. An assessment of the USDA and UC collections and recommendations for long-term security. Report No. 12, University of California, Genetic Resources Conservation Program, Davis, CA.

Meglic, V., Beharav, A. (2008): AFLP analysis of *Lactuca saligna* germplasm collections from four European and three Middle Eastern countries. *Israel Journal of Plant Sciences* 56, pp. 185-193.

Mieslerová, B., Lebeda, A. (1999): Taxonomy, distribution and biology of tomato powdery mildew (*Oidium lycopersici*). *Journal of Plant Diseases and Protection* 106: 140–157.

Mieslerová, B., Lebeda, A., Kennedy, R. (2004): Variation in *Oidium neolycopersici* development on host and non-host plant species and their tissue defence responses. *Annals of Applied Biology* 144: 237-248.

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.

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., 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.

Mikel, M.A. (2007): Genealogy of contemporary North American lettuce. *HortScience* 42: 489–493.

Nanda A. K., Andrio E., Marino D., Pauly N., Dunand Ch. (2010): Reactive oxygen species during plant-microorganism early interactions. *Journal of Integrative Plant Biology* 52, 195–204.

Nessler, C. L. (1976): A systematic survey of the tribe *Cichoriaceae* in Virginia USA. *Castanea* 41: 226-248. In: Lebeda, A., Doležalová, I., Feráková, V., Astley, D. (2004): Geographical distribution of wild *Lactuca* Species (*Asteraceae, Lactuceae*). *The Botanical Review* 70(3): 328-356.

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. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 41: 53-59.

Paulech, C. (1995): Mycota, Ascomycetes, Erysiphales. In: Goliášová, K. (ed.). *Flóra Slovenska* Vol. X/1, pp. 1–294, Veda Bratislava.

Petželová, I., Lebeda, A., Beharav, A. (2011): Resistance to *Bremia lactucae* in natural populations of *Lactuca saligna* from some Middle Eastern countries and France. *Annals of Applied Biology* 159: 442-455

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

Rulkens, A. J. H. (1987a): DE CGN sla collectie: Inventarisatie, paspoort gegevens en enkele richtlijnen voor de toekomst. Report CGN-T 1987-1. CGN, Wageningen. In: Lebeda, A., Doležalová, I., Feráková, V., Astley, D. (2004): Geographical distribution of wild *Lactuca* species (*Asteraceae*, *Lactuceae*). *The Botanical Review* 70(3): 328-356.

Ryder, E. J., Whitaker, T. (1995): Lettuce, *Lactuca sativa* (*Compositae*). In: Simmonds, N. W., Smartt, J. (eds.). *Evolution of crop plants*, Second edition, Longman, London, 53-56.

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 Pathology* 60: 846–856.

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

Sedlářová M., (2009): Patogeneze *Bremia Lactuceae* na *Lactuceae* spp. Habilitační práce, Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, 1-28.

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

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

Schnathorst, W.C. (1962): Environmental relationships in the powdery mildews. *Ann. Rev. Phytopathology*. 3: 343-366.

Singh, U.P., Prithiviraj, B., Sarma, B.K. (2000a): Development of *Erysiphe pisi* on some pea (*Pisum sativum*) cultivars and on non-hosts. *Journal of Plant Diseases and Protection* 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.). *Journal of Phytopathology* 148: 591-595.

Steiermark, J. A. (1963): *Flora of Missouri*. The Iowa University Press, Iowa.

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

Talich, P., Řehák, V., Kocourek, F. (2013): *Metodická příručka integrované ochrany rostlin proti chorobám, škůdcům a plevelům. Polní plodiny. Česká společnost rostlinolékařská, Praha.*

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

Whipps, J. M., Budge, S. P., Fenlon, J. S. (1998): Characteristics and host range of tomato powdery mildew. *Plant Pathology* 47: 36–48.

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*. *The Plant Journal* 40: 633-646.

Zlochová, K. (1990): Autoreferát dizertácie k získanie vedeckej hodnosti kandidáta biologických vied. Botanický ústav SAV, Bratislava, 17 pp.

## 9 INTERNETOVÉ ZDROJE

<http://www.foodreference.com/html/artlettuce.html>

SMUTNÁ, Pavlína. Obranné mechanismy 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](http://web2.mendelu.cz/af_291_projekty2/vseo/stranka.php?kod=1847)

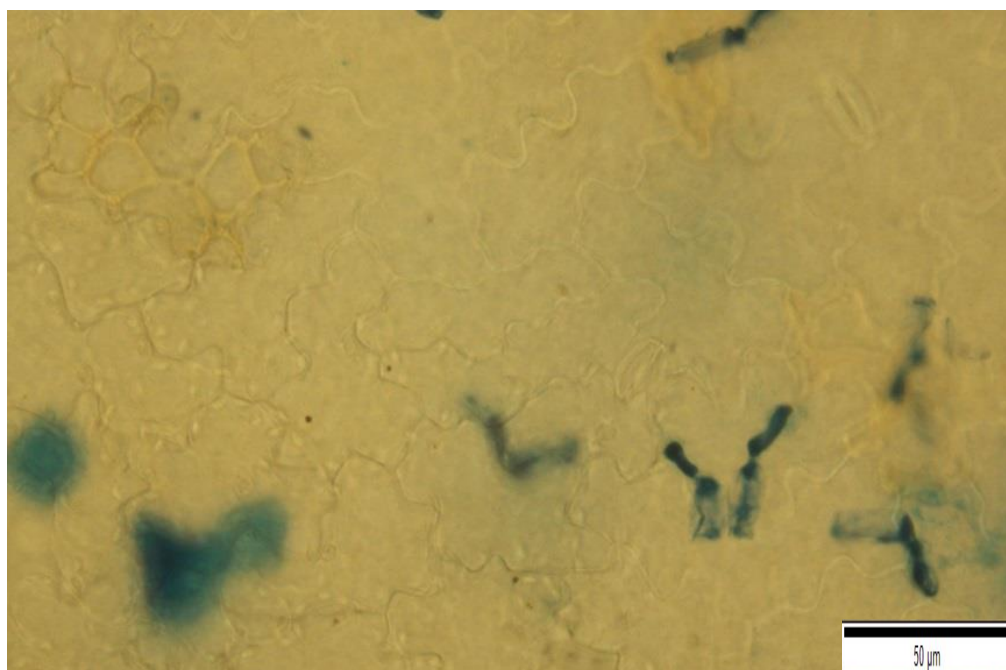


## 10 PŘÍLOHY

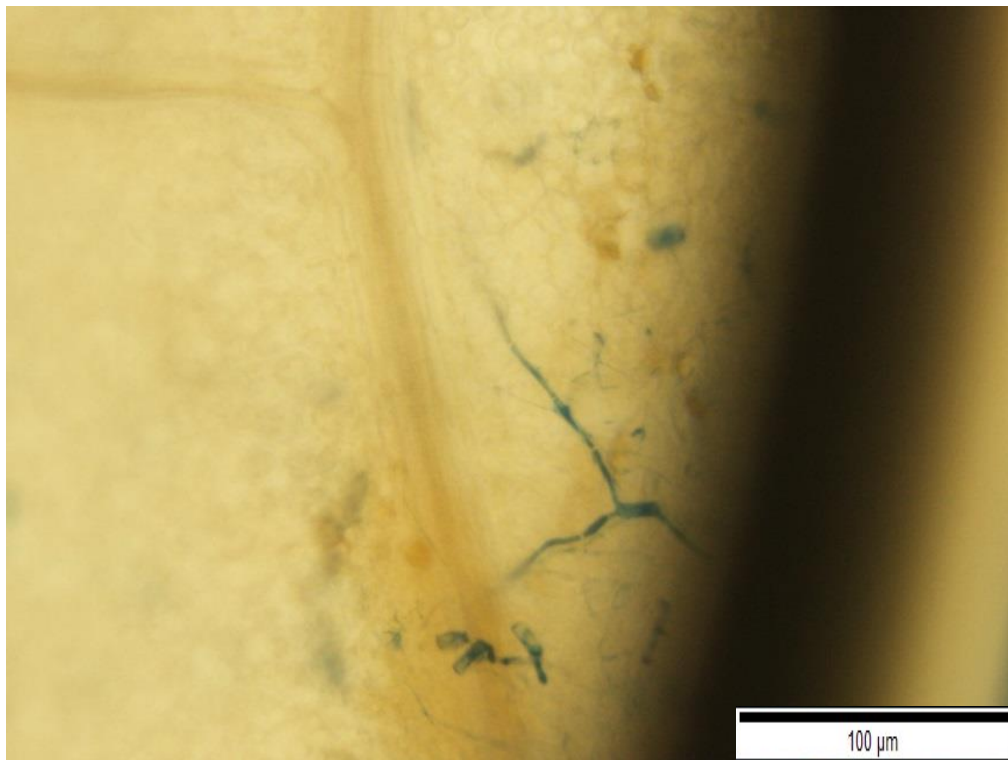


Obr. 1. Genotyp *L. saligna* (09-H58-1013) ve fenologické fázi 10-11 týdnů

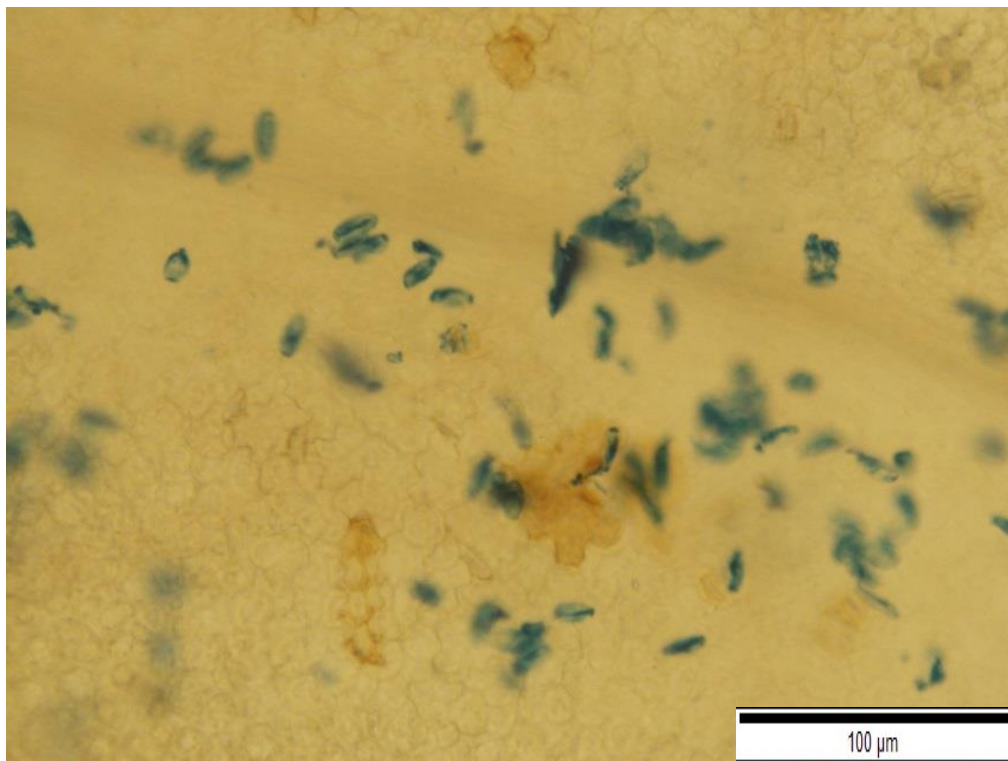
### Fotografie vývoje vybraných druhů padlí na genotypu *Lactuca saligna* (09-H58-1013)



Obr. 2. Konidie *G. cichoracearum* 40/14 s jedním klíčným vláknem na genotypu *L. saligna* (09-H58-1013) 24 hpi

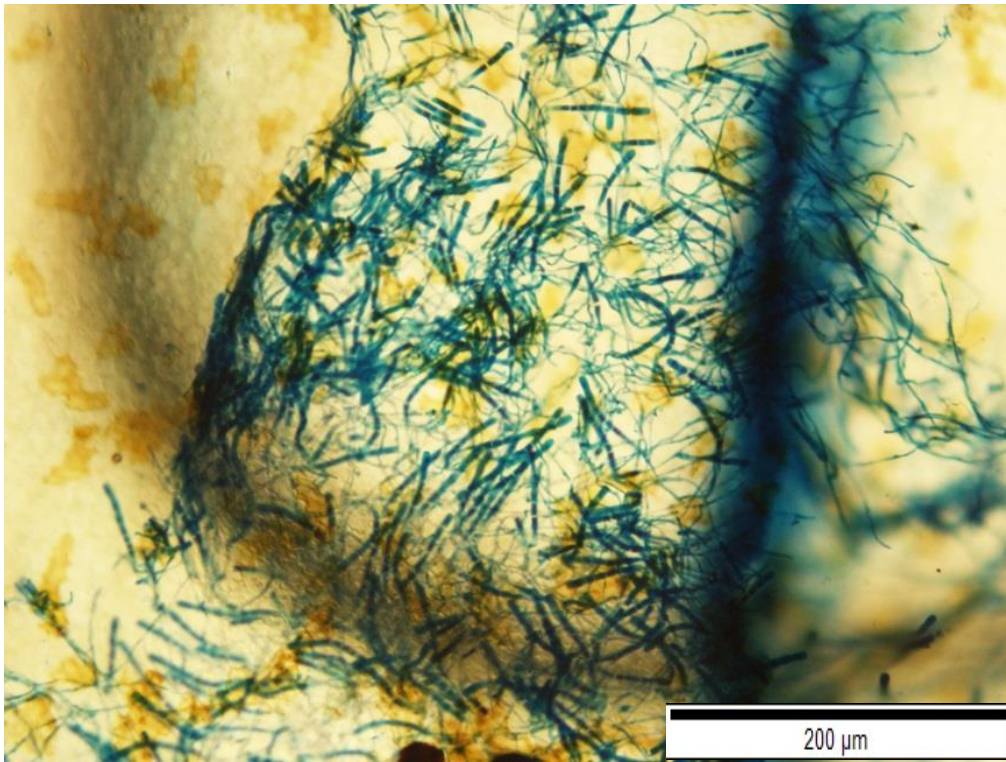


Obr. 3. Konidie *G. cichoracearum* 38/14 se třemi klíčovými vlákny na genotypu *L. saligna* (09-H58-1013) 72 hpi

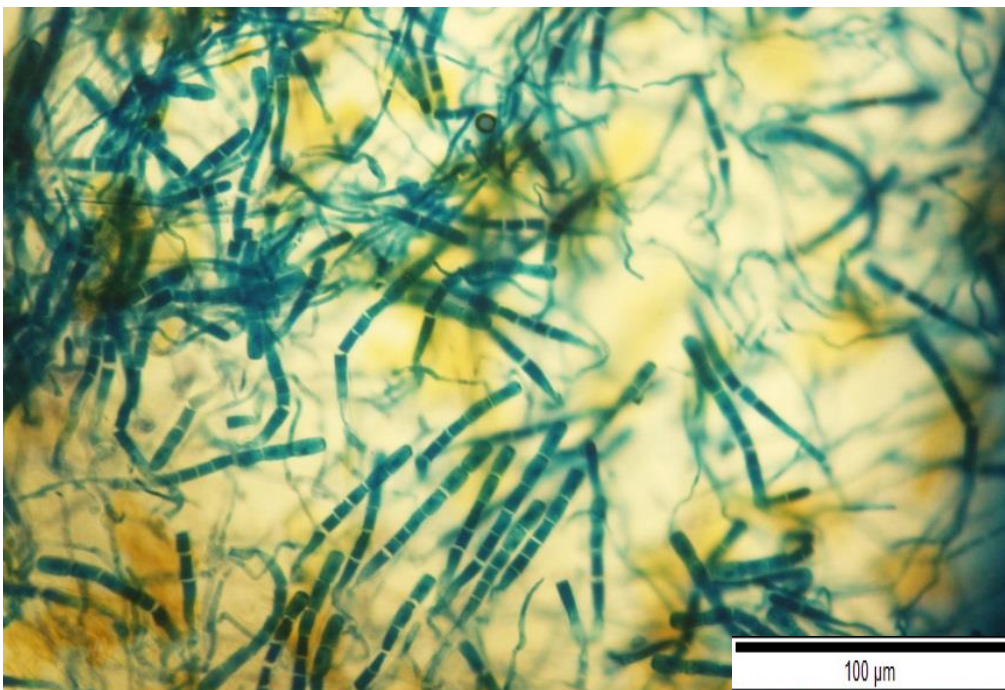


Obr. 4. Hypersenzitivní reakce epidermálních buněk genotypu *L. saligna* (09-H58-1013) po infekci *Pseudoidium neolycopersici* 72 hpi

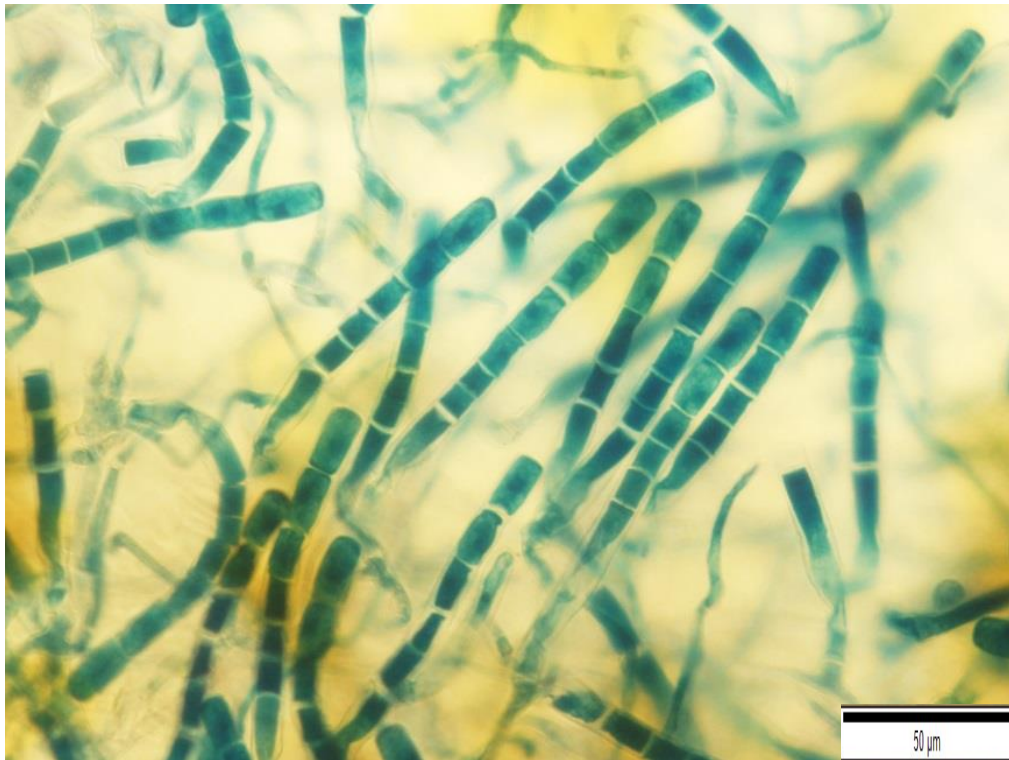




Obr. 5. Sporulace (tvorba konidioforů) *G. cichoracearum* 38/14 na genotypu *L. saligna* (09-H58-1013) 168 hpi



Obr. 6. Sporulace (tvorba konidioforů) *G. cichoracearum* 38/14 na genotypu *L. saligna* (09-H58-1013) 168 hpi



Obr. 7. Sporulace (tvorba konidioforů) *G. cichoracearum* 38/14 na genotypu *L. saligna* (09-H58-1013) 168 hpi