

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



**Srovnání rezistence českých a britských populací lociky
kompasové (*Lactuca serriola* L.) vůči *Bremia lactucae* z *L. serriola***

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Autor: **Bc. Jitka Křenová**

Studijní program: B1501 Biologie

Studijní obor: Botanika

Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: **Prof. Ing. Aleš Lebeda, DrSc.**

Termín odevzdání práce: červenec 2015

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma „Srovnání rezistence českých a britských populací lociky kompasové (*Lactuca serriola* L.) vůči *Bremia lactucae* z *L. serriola*“ vypracovala samostatně, pouze za využití literatury uvedené v přehledu použité literatury.

V Olomouci dne

Podpis

Ráda bych poděkovala vedoucímu mé diplomové práce **Prof. Ing. Aleši Lebedovi, DrSc.** za odborné vedení, vstřícnost, shovívavost, čas, který mi věnoval při konzultacích a povzbuzení motivující mě do další práce v laboratoři.

Poděkování rovněž náleží doc. RNDr. Barboře Mieslerové, Ph.D. a doc. RNDr. Michaele Sedlářové, Ph.D., které ve mně spolu s Prof. Ing. Alešem Lebedou, DrSc. vzbudily zájem o fytopatologii a mykologii svými přednáškami a praktickými cvičeními.

V neposlední řadě bych chtěla poděkovat celému kolektivu laboratoře fytopatologie Katedry botaniky PřF, zejména paní **Drahomíře Vondrákové** a **Věře Zoubkové** za jejich praktické rady, pomoc při zpracovávání experimentálních pokusů a pozitivní pracovní prostředí v laboratoři.

Bibliografická identifikace:

Jméno a příjmení autora:	Jitka Křenová
Název práce:	Srovnání rezistence českých a britských populací lociky kompasové (<i>Lactuca serriola</i> L.) vůči <i>Bremia lactucae</i> z <i>L. serriola</i>
Typ práce:	Diplomová
Pracoviště:	Katedra botaniky
Vedoucí práce:	Prof. Ing. Aleš Lebeda, DrSc.
Rok obhajoby práce:	2015

Abstrakt:

Předložená diplomová práce je zaměřena na poznání variability rezistence dvou evropských populací lociky kompasové (*Lactuca serriola*) k *Bremia lactucae*. Zkoumány byly interakce 250 jedinců *L. serriola* z České republiky a 141 jedinců *L. serriola* z Velké Británie s 5 vybranými izoláty *B. lactucae* z přirozeně napadených rostlin *L. serriola*. Jednotlivé experimenty byly prováděny ve fázi plně rozvinutých děložních listů. Následně byly hodnoceny semikvantitativními a kvalitativními metodami ve dvoudenních intervalech 6.–14. den po jejich inokulaci. Získaná data prokázala vysokou vnímavost obou populací *L. serriola* k *B. lactucae* na základě velmi nízkého procenta rezistentních reakcí. Jedinci britských populací se oproti českým projevovaly vyšším procentem rasově specifické rezistence. U hostitele bylo rozlišeno 18 fenotypů rezistence a byly nalezeny vnitropopulační i mezipopulační rozdíly v jejich distribuci.

Klíčová slova: plíseň salátová, locika kompasová, interakce hostitel-patogen, přírodní patosystém, variabilita rezistence, rasově-specifická rezistence

Počet stran: 71

Počet příloh: 30

Jazyk: český

Bibliographical identification:

Autor's first name and surname: Jitka Křenová
Title: Comparison of resistance of Czech and British populations of prickly lettuce (*Lactuca serriola* L.) to *Bremia lactucae* from *L. serriola*
Type of thesis: Master
Department: Department of Botany
Supervisor: Prof. Ing. Aleš Lebeda, DrSc.
The year of presentation: 2015

Abstract: The present master work is focused on the study of resistance variability of two European populations of prickly lettuce (*Lactuca serriola*) to *Bremia lactucae*. In this study were examined the interactions of 250 *L. serriola* individuals from the Czech Republic and 141 individuals *L. serriola* from Great Britain with five isolates of *B. lactucae* originating from naturally infected *L. serriola* plants. The tests were carried out at the stage of fully expanded cotyledon leaves. The evaluations were made from 6 to 14 days after inoculations by using semi-quantitative and qualitative methods. Based on obtained data it was showed a high susceptibility of both European populations of *L. serriola* to *B. lactucae* because of a very low percentage of resistant responses. The comparison of Czech and British set of individuals showed a higher percentage of race-specific resistance responses in investigated British individuals. Altogether It was recorded 18 different resistance phenotypes and it were also detected intrapopulation and interpopulation variation in their distribution.

Keywords: Lettuce downy mildew, Prickly lettuce, host-pathogen interaction, wild plant pathosystem, virulence variation, race-specific resistance

Number of pages: 71
Number of appendices: 30
Language: Czech

OBSAH

1. ÚVOD	1
2. CÍLE PRÁCE	2
3. LITERÁRNÍ PŘEHLED	3
3.1. Rod <i>Lactuca</i> L.....	3
3.1.1. Taxonomie.....	3
3.1.2. Ekogeografie.....	4
3.2. Hostitelský druh <i>Lactuca serriola</i> L.....	5
3.2.1. Taxonomické zařazení <i>L. serriola</i>	5
3.2.2. Morfologie <i>L. serriola</i>	5
3.2.3. Geografie <i>L. serriola</i>	6
3.2.4. Ekologie <i>L. serriola</i>	7
3.2.5. Obecné informace.....	8
3.3. Patogen <i>Bremia lactucae</i> Regel.....	9
3.3.1. Taxonomie a systematické zařazení <i>B. lactucae</i>	9
3.3.2. Hostitelský okruh <i>B. lactucae</i>	9
3.3.3. Geografické rozšíření <i>B. lactucae</i>	10
3.3.4. Biologie <i>B. lactucae</i>	11
3.3.4.1. Životní cyklus <i>B. lactucae</i> – nepohlavní fáze.....	11
3.3.4.2. Životní cyklus <i>B. lactucae</i> – pohlavní fáze.....	13
3.3.5. Příznaky napadení <i>B. lactucae</i>	14
3.3.5.1. Hypersenzitivní reakce.....	14
3.3.6. Ekologie a epidemiologie <i>B. lactucae</i>	15
3.4. Interakce hostitel-patogen.....	17
3.4.1. Základní kompatibilita.....	17
3.4.2. Základní inkompatibilita.....	17
3.5. Genetické aspekty interakce hostitel-patogen.....	18
3.6. Virulence a její variabilita u <i>B. lactucae</i>	21
3.7. Mechanismy rezistence rostlin.....	24
3.7.1. Nehostitelská rezistence.....	24
3.7.2. Hostitelská rezistence.....	25
3.7.3. Rasově-specifická rezistence.....	25
3.7.4. Rasově-nespecifická rezistence.....	26

3.7.5. Polní rezistence.....	27
3.8. Patosystém.....	29
3.8.1. Přírodní patosystém.....	29
3.8.2. Kulturní patosystém.....	32
4. MATERIÁL A METODY.....	35
4.1. Přehled použitého rostlinného materiálu.....	35
4.2. Přehled použitých izolátů.....	40
4.3. Příprava a množení izolátů <i>B. lactucae</i>	40
4.4. Příprava rostlin pro pokusy.....	41
4.5. Příprava inokula a inokulace.....	41
4.6. Metody hodnocení a stanovení výsledků.....	42
4.6.1. Kvantitativní hodnocení intenzity sporulace.....	42
4.6.2. Kvalitativní hodnocení intenzity sporulace.....	43
4.6.3. Fenotypy virulence.....	44
5. VÝSLEDKY.....	45
5.1. Testování rezistence českých a britských populací <i>L. serriola</i>	45
5.2. Hodnocení rezistence českých a britských subpopulací <i>L. serriola</i>	46
5.3. Variabilita virulence izolátů <i>B. lactucae</i> při jejich interakci s českým a britským souborem <i>L. serriola</i>	51
5.4. Fenotypy rezistence.....	53
5.5. Heterogenita českých a britských populací <i>L. serriola</i>	56
6. DISKUZE.....	58
7. ZÁVĚR.....	63
8. PŘEHLED LITERATURY.....	64
9. PŘÍLOHY.....	72
9.1. Tabulky.....	71
9.2. Obrázky.....	100

1. ÚVOD

Plíseň salátová je závažná choroba kulturního salátu (*Lactuca sativa*), kterou způsobuje celosvětově rozšířený obligátní patogen *Bremia lactucae* Regel. Dokáže vyvolat rozsáhlé infekční onemocnění během celého vegetačního období rostliny bez závislosti na vývojové fázi (Lebeda a Zinkernagel, 2003; Lebeda et al., 2002). Důsledkem je snížení kvality pěstované plodiny a mnohdy také výrazné ekonomické ztráty.

Velkým problémem současnosti je nejenom zánik starých odrůd či forem plodin, které byly nositeli významných genetických vlastností využitelných pro další šlechtění salátu, ale také poptávka po plodinách se sníženou chemickou ochranou proti chorobám. Při hledání nejlepší strategie ochrany *L. sativa* před onemocněním vyvolaným *B. lactucae* se výzkum zaměřil na získávání nových genetických zdrojů rezistence z planých druhů blízkce příbuzných kulturnímu salátu. Plané druhy rodu *Lactuca* L. mají pro šlechtitele cenné kvalitativní i fyziologické vlastnosti včetně velké genetické variability. Mezi dosud využívané druhy patří *L. virosa* (locika jedovatá), *L. saligna* (locika vrbová) a zejména *L. serriola*.

Locika kompasová (*Lactuca serriola* L.) patří mezi nejčtenější plevelné druhy Evropy a za posledních několik století se mnohonásobně zvětšil její areál rozšíření (D' Andrea et al., 2009). V přírodě je prakticky nejvíce běžným hostitelem *B. lactucae* (Lebeda et al., 2008b). Díky těmto charakteristikám a své blízké příbuznosti ke kulturnímu salátu se stala jedním z intenzivně využívaných zdrojů rezistence k chorobě způsobované patogenem *B. lactucae* (Lebeda et al., 2008a;). Ačkoliv je k těmto účelům *L. serriola* spolu s izoláty *B. lactucae* z tohoto druhu z přírodních populací využívána již řadu let, doposud se výzkum zabíral spíše kulturním patosystémem *L. sativa*-*B. lactucae*.

Studium přírodního patosytému *L. serriola*-*B. lactucae* započalo prakticky nedávno, a to na počátku roku 1980. Předpokladem pro získání detailnější představy o fungování tohoto patosytému je třeba shromáždit dostatečné množství podrobnějších dat o genetické diverzitě a struktuře přírodních populací *L. serriola*. Obdobně je nutné lépe poznat distribuci a variabilitu virulence *B. lactucae* v planě rostoucích populacích *L. serriola*, neboť tyto informace jsou prozatím velmi omezené (Lebeda et al., 2002; Petrželová & Lebeda, 2004).

2. CÍLE PRÁCE

Předmětem předložené diplomové práce bylo studium rezistence souboru 250 jedinců a 141 jedinců *Lactuca serriola* vůči 5 vybraným izolátům *Bremia lactucae*. Cílem práce bylo zejména:

1. Zpracovat informace o dané problematice ve formě literární rešerše;
2. Realizovat experimenty zaměřené na poznání rezistence českých a britských populací *Lactuca serriola* k izolátům *Bremia lactucae* z *L. serriola*;
3. Zpracovat a interpretovat získaná data z hlediska variability rezistence populací hostitele v daném geografickém prostoru, ale i virulence patogenu.

3. LITERÁRNÍ PŘEHLED

Základ literární rešerše byl převzat z předchozí bakalářské práce (Křenová, 2013) a doplněn dalšími novými informacemi o studovaném hostiteli a patogenu, včetně kapitoly porovnávající kulturní a přírodní patosystém.

3.1. Rod *Lactuca* L.

3.1.1. Taxonomie

Rod *Lactuca* patří do čeledi *Asteraceae* (hvězdnicovité; dříve *Compositae*), podčeledi *Cichorioideae*, tribu *Lactucaeae*, skupiny *Cichorium* a podskupiny *Crepis*. Blízce příbuznými rody, které jsou zároveň součástí skupiny *Cichorium*, jsou například rody *Cicerbita* (mléčivec), *Crepis* (škarda), *Ixeris* a *Lapsana* (kapustka) (Doležalová et al., 2002).

Klasifikace rodu *Lactuca* dosud není zcela uzavřena, neboť ke konečnému závěru je třeba získat více informací o morfologii, anatomii, karyologii, biologii a molekulární struktuře jednotlivých druhů *Lactuca* spp. (Doležalová et al., 2002). V současnosti je akceptována klasifikace podle Lebedy (2004a), který upravil a rozšířil dřívější členění rodu *Lactuca* dle Ferákové (1977) a Rulkense (1987). Na základě posledních fylogenetických studií se rod *Lactuca* dělí do 7 sekcí (*Phaenixopus*, *Mulgedium*, *Lactucopsis*, *Tuberosae*, *Micranthae*, *Sororiae* a *Lactuca*) a 2 geografických celků (africká a severoamerická skupina). V rámci sekce *Lactuca* jsou druhy rozlišovány ještě na základě jejich odlišného životního cyklu a počtu chromozomů na dvě podsekce *Lactuca* a *Cyanicae* (Doležalová, 2002). Do podsekce *Lactuca* jsou řazeny *L. aculeata*, *L. altaica*, *L. azerbaijanica*, *L. dregeana*, *L. georgica*, *L. livida*, *L. saligna*, *L. sativa*, *L. scarioloides*, *L. virosa* a především *L. serriola* (Lebeda et al., 2009). Zmíněné druhy jsou jednoletky i dvouletky a je pro ně charakteristický úbor složený z 10–30 (50) žlutých květů. Vyznačují se počtem chromozomů $n=9$. Oproti nim jsou bílé a modře kvetoucí vytrvalé druhy *L. perennis* a *L. tenerrima*, s počtem chromozomů $n=8$, řazeny do druhé subsekce *Cyanicae*. Je však pravděpodobné, že v budoucnu dojde ke změnám zařazení druhů na základě dat z molekulárních studií, jejichž cílem je detailnější odhalení fylogenetických vztahů *Lactuca* spp. (Doležalová et al., 2002, Lebeda et al., 2014).

3.1.2. Ekogeografie

Podle dostupných informací je do rodu *Lactuca* systematicky řazen jeden kulturní druh – *Lactuca sativa* (locika setá; kulturní salát) a také asi 100 planých druhů. Na evropském kontinentu roste 17 druhů, některé zdroje uvádí i počty nižší, a to 14 či 16 druhů (Lebeda et al. 2001; Doležalová et al., 2002, Lebeda et al., 2014). Podle dosavadních informací se však prozatím pouze 7 druhů *Lactuca* spp. považuje za přirozeného hostitele *B. lactucae*.

Výskyt druhů rodu *Lactuca* je situován do teplých a mírných oblastí Evropy, Asie, Střední Afriky a Indonésie. Existují však doklady o zdomácnění některých druhů v Austrálii. Tento rod je nejpočetněji zastoupen v Asii (51 druhů) a Africe (43 druhů), přičemž vysoké procento zde rostoucích druhů je původních (Lebeda et al., 2004a, 2009).

S výskytem druhů koreluje i jejich adaptace na suché klimatické podmínky. Většina z nich je suchomilná a označujeme je jako tzv. xerofyty. Výjimkou jsou pouze endemické liánovité druhy z tropických deštných lesů východní Afriky, Madagaskaru a druhy horských *Lactuca* spp. Areály druhů sahají na severu k 50° a 55° s.š., vzácně k 70° s.š., a to v případě *L. tatarica*. Optimální nadmořská výška pro většinu evropských druhů je mezi 200–600 m n.n., ale některé druhy se mohou vyskytovat i ve výškách nad 2000 m n. m. (Doležalová et al., 2002).

Nároky zástupců rodu *Lactuca* z pohledu ekologie jsou různorodé. Převažují však druhy kalcifilní, preferující vápence a dolomity, stanoviště skalnatého rázu se zásaditými půdami. Mezi takové druhy patří například *L. perennis*, *L. viminea* a *L. tenerrima*. Stanoviště antropického rázu s narušeným půdním povrchem osidluje *L. serriola*, *L. salina* a *L. virosa*. Na extrémních stanovištích s vysokým obsahem solí a nedostatkem roste *L. tatarica*. Některé druhy se vyskytují i v lesních společenstvech, a to především *L. quercina*, *L. aurea* a *L. biennis*.

3.2. Hostitelský druh *Lactuca serriola* L.

3.2.1. Taxonomické zařazení *L. serriola*

Lactuca serriola L. (locika kompasová, v angličtině „prickly lettuce“) patří do rodu *Lactuca*, jenž je na základě fylogenetických studií zařazen do tribu *Lactuceae*, sekce *Lactuca* a subsekce *Lactuca* L. (de Vries, 1997).

Tento druh se vyskytuje ve dvou formách jako *L. serriola* L. f. *serriola* a *L. serriola* L. f. *integrifolia*, lišící se geografickou distribucí, vzhledem listů a podle aktuálních studií i morfologií nažek. Dělení navrhl již v roce 1977 Prince a Carter (Lebeda et al., 2004a, 2007; Novotná et al., 2011). V České republice převládá forma *L. serriola* L. f. *serriola* s peřenolaločnatými listy, rozsahem areálu v centrální a severní Evropě, Asii, severní Africe, severní Americe a Argentině. Druhá forma s celistvým okrajem listů se vyznačuje méně častým výskytem a různou hojností, a to zejména ve Velké Británii, Německu, Nizozemí, Francii, Itálii a na Slovensku (Lebeda et al., 2004a, 2007; Novotná et al., 2011). Ve starší literatuře lze formu *L. serriola* L. f. *integrifolia* nalézt pod synonymem *L. augustana* All. Fl. Ped, *L. dubia* Jord., *L. integrata* nebo také *L. serriola* var. *integrata* Gren. et Godr. Zpravidla se formy *L. serriola* vyskytují odděleně, ale jsou nacházeny i jejich smíšené populace (Oswald, 2000).

3.2.2. Morfologie *L. serriola*

Locika kompasová (*Lactuca serriola*) je nejvíce rozšířený a proměnlivý druh rodu *Lactuca*. Tato jednoletá nebo dvouletá rostlina svou výškou dosahuje (30–)50–180 cm a má vřetenovitý kořen. Její lodyha je vzpřímená, tuhá, pevná a v horní části rozvětvená. Na povrchu může být lysá nebo v dolní části štětinatá. Listy jsou tuhé, sivozelené a až 25 cm dlouhé. Povrch listů je pokryt jemnými chloupky. Tvar listů je kracovitý, peřenolaločnatý, hrálovitě srdčitou bází přisedlý a na okraji osténkatě zubatý. I na spodní straně listu na střední žilce je list osinkatý. Přízemní listy jsou obkopinaté, zpravidla peřenodílné, méně celistvé. V horní části lodyhy jsou listy kopinaté, celokrajné a se specifickým severojižním postavením.

Rostlina vzápětí po poranění roní bílý latex, který na vzduchu hnědne. Rostlinná pletiva obsahují specializované buňky – mléčnice, které mají v centrální vakuole mléčnou

šťávu tzv. latex. Odtud také pochází název celého rodu, neboť latinské slovo „*lacteo*“ v překladu znamená „mít mléko“ (Feráková, 1977; Kubát et al., 2002).

Tento druh lociky je převážně samosprašný. Avšak je doložena hybridizace *L. serriola* a *L. sativa*, a to i na poměrně velkou vzdálenost 40 m za pomoci hmyzích opylovačů. Zřejmě *L. serriola* může hybridizovat mnohem více, než se dosud předpokládalo (D'Andrea et al., 2006).

Doba kvetení *L. serriola* se pohybuje od července až do září (Marks & Prince, 1981). Načasování této fáze životního cyklu je však do jisté míry ovlivněno ekologickými a geografickými podmínkami konkrétního stanoviště. Období kvetení rostlin se může lišit mezi populacemi na různých habitatech, přičemž tato specifická bývá geneticky zakódována (Novotná et al., 2011). Květenstvím je vrcholíková lata se šikmo odstálými úbory. Úbory jsou malé, stopkaté až přisedlé s válcovitým zákrovem a složené z 8–15(–30) květů. Listeny jsou sivě zelené, lysé a na konci nafialovělé. Plodem lociky je sivá až černavá nažka, lehce bradavičnatá, 3–4 mm dlouhá a 1 mm široká (Novotná et al., 2011). Na její špičce je malá štětinka. Produkce nažek v polních podmínkách trvá po dobu asi 2 měsíců, zatímco při pěstování ve skleníku po dobu 6 týdnů. Anemochorní nažky jsou ochmýřené a opatřené háčky různých tvarů, díky nimž dochází k jejich šíření na velké vzdálenosti. Produkce semen *L. serriola* je poměrně vysoká, v půdní semenné bance bývají uloženy pouze 1–3 roky (D'Andrea et al., 2009). Současné studie genových zdrojů rodu *Lactuca* L. poukazují na odlišnosti v morfologii nažek, na základě které lze odlišit listové formy *L. serriola* f. *serriola* a *L. serriola* f. *integrifolia* (Novotná et al., 2010).

3.2.3. Geografie *L. serriola*

Oblast původu *L. serriola* je situována do oblasti Středozemního moře a Blízkého Východu (De Vries, 1997). V současnosti však patří *L. serriola* k nejběžnějším plevelným rostlinám Evropy a vyskytuje se prakticky kosmopolitně (Lebeda et al., 2002). Za posledních několik století došlo k mnohonásobnému zvětšení areálu tohoto druhu.

Příspěly k tomu i klimatické změny Evropy zejména oteplování, neboť od konce 19. stol. se celosvětová teplota zvýšila v průměru o 0,6°C. S tímto jevem koreluje i nárůst počtu možných a pro tuto rostlinu vhodných stanovišť i v severních zeměpisných šířkách. Současné prognózy předpokládají šíření *L. serriola* více na sever a na další stanoviště ve Velké Británii, jižní Skandinávii a na pobřeží Švédska (D'Andrea et al., 2009).

Locika kompasová je rostlinným druhem s preferencí na suché klimatické podmínky, upřednostňující mírné a teplé oblasti severní polokoule. Nalézt ji můžeme v Evropě, Asii, Africe, Indonésii, severní a centrální Americe (Lebeda et al., 2002, 2004a, 2008b). Z důvodu snadného přenosu nažek na velké vzdálenosti dochází v současnosti k intenzivnímu šíření tohoto druhu v centrální, západní a severozápadní Evropě (Lebeda et al., 2007; Petrželová & Lebeda, 2004b; Novotná et al., 2011). Zároveň je invaze nových stanovišť úzce spojena s lidskou činností, zejména pak s narůstající dopravou. Vlivem globálního oteplování dochází k nárůstu počtu potenciálních stanovišť pro *L. serriola* také v zemích severní zeměpisné šířky. Změna klimatu má dopad nejenom na rozsah šíření a dynamiku společenstev, ale také na fyziologii a fenologii jednotlivých druhů (D' Andrea et al., 2009; Novotná et al., 2011).

3.2.4. Ekologie *L. serriola*

Lactuca serriola je hemikryptofyt, vyskytující se v meridionální temperované až kontinentální oblasti Evropy a Asie. Z ekologického hlediska locika kompasová svou životní strategií odpovídá r-stratégům, patří mezi velmi invazivní a pionýrské druhy osidlující nová stanoviště (Lebeda et al., 2007). V průběhu evoluce došlo ke zkrácení životního cyklu této rostliny a získání silné schopnosti samooplození a adaptace na disperzi větrem. Dalším zvýhodněním je pro opylovače atraktivní žlutá barva květů (D' Andrea et al., 2009).

Ideálním stanovištěm pro tuto rostlinu jsou slunná, suchá a skalnatá místa. Můžeme ji nalézt i na lesostepních stráních a druhotně také na násypech, sutinách a okrajích kamenolomů. Tento druh preferuje na živiny bohaté substráty s dostatkem vápníku a dusíku. Rovněž obsazuje spíše půdy, které jsou hlinité a sušší.

Nejčastějším výskytem tohoto druhu jsou však rudерální a synantropní rozrušená stanoviště, která jsou díky lidské činnosti propojená a lépe dostupná pro novou invazi rostlin. (Lebeda et al., 2004a, D' Andrea et al., 2009). Populace *L. serriola* o různé velikosti lze zaznamenat na okrajích vozovky, železnic, na skládkách a v městských oblastech. Konkrétně silnice a dálnice představují koridor, kterým *L. serriola* úspěšně migruje i do vyšších nadmořských výšek. V posledních letech vzrůstá její výskyt také v zemědělských oblastech s úrodnou půdou jako jsou sady, vinice a pastviny. Hojně se rovněž množí i na neobdělávané půdě a v okolí polí (Lebeda et al., 2004a, 2007).

Na zmíněných habitatech *L. serriola* často roste ve společnosti např. *Tripleurospermum inodorum* (heřmánkovec nevonný), *Arrhenatherum elatius* (ovsík vyvýšený), *Urtica dioica* (kopřiva dvoudomá), *Chenopodium album* (merlík bílý) a *Artemisia vulgaris* (pelyněk černobýl) (Lebeda et al., 2007).

V květeně České republiky je *L. serriola* označována jako archeofyt, druh který k nám byl zavlečen ve středověku ještě před objevením Ameriky (Pyšek et al., 2005). Vyskytuje se hojně v termofytiku a teplejších a nižších oblastech mezofytika. Do vyšších nadmořských výšek nad 500 m n. m. a oblasti oreofytika se šíří podél komunikací a cest (Lebeda et al., 2001).

3.2.5. Obecné informace

Locika kompasová (*L. serriola*) se vyznačuje blízkou příbuzností ke kulturnímu salátu (*Lactuca sativa*, locika setá) a je považována za jeho předka (de Vries, 1997; Lebeda et al., 2008a;). Je také součástí primárního genového poolu rodu *Lactuca* a spolu s dalšími progenitory je využívána ke studiu odolnosti k chorobám z důvodu jejich velké genetické variability.

Tato rostlina je dále využívána jako zdroj rezistence proti virům Lettuce Mosaic Virus, Corky Root, dále také proti rostlinným patogenům *Golovinomices cichoracearum* (padlí tykvovitých) a zejména pak *Bremia lactucae* (plíseň salátová) (Lebeda et al. 2007, Novotná et al., 2011).

3.3. Patogen *Bremia lactucae* Regel

3.3.1. Taxonomie a systematické zařazení *B. lactucae*

Bremia lactucae (plíseň salátová) je systematicky řazena do evolučně pokročilého řádu *Peronosporales* (tzv. „nepravá padlí“) (Lebeda et al., 2002). Dále patří do podtřídy *Peronosporomycetidae*, třídy *Peronosporomycetes* a početného oddělení *Peronosporomycota* (dříve nazývaného *Oomycota* – řasovky; plísně vaječné). Do tohoto oddělení patří destruktivní rostlinné patogeny, které způsobují choroby u zemědělských plodin, včetně hostitelů v přírodních populacích. Oddělení *Peronosporomycota* je součástí říše *Chromista*, ale v minulosti bylo řazeno do říše *Fungi* na základě podobného způsobu výživy, růstu hyf, tvorby apresorií a haustorií. Kromě určitých biochemických rozdílů, jsou nyní *Fungi* považovány za evolučně příbuznější živočichům, zatímco *Oomycota* jsou příbuzná heterodontním dvoubičíkatým zlatohnědým řasám (Latijnhouwers et al., 2003; Hardham, 2007).

Druh *B. lactucae* je z pohledu taxonomie řazen do rodu *Bremia*, který je považován za monotypický a obsahuje pouze tento jeden druh. Dříve však do rodu *Bremia* byl zařazován i druh *B. graminicola*, který se vyskytuje na hostitelích rodu *Arthraxon* Beauv (*Poaceae*). Nedávné molekulární studie však pozici tohoto druhu zpochybnily a byl přeřazen do samostatného rodu *Graminivora* (Lebeda, et al., 2002; Choi et al., 2011).

3.3.2. Hostitelský okruh *B. lactucae*

Spektrum hostitelů, které je patogen *B. lactucae* schopen infikovat, je značně rozsáhlé a byl zaznamenán na více než 200 druzích čeledi *Asteraceae* (hvězdicovitě). Za potenciální hostitele jsou pokládáni zástupci až 40 rodů této čeledi (Lebeda et al., 2002, 2007, Choi et al., 2011). Napadá zejména rod *Lactuca* a je považován za velmi závažný patogen konzumních odrůd salátu (*Lactuca sativa*), schopný způsobit značné ekonomické ztráty (Lebeda et al., 2002, Petrželová & Lebeda, 2004b).

Podle dosavadních studií je v Evropě popsáno 17 planých druhů náležících do rodu *Lactuca*, avšak pouze 7 z nich lze považovat za přirozeného hostitele *B. lactucae* (Lebeda et al., 2002, Petrželová & Lebeda, 2011). Nejběžnějším hostitelem je však *Lactuca serriola* (Lebeda et al., 2008). Informace o struktuře a distribuci patogenní populace v rámci

L. serriola a stejně tak i planých populací dalších druhů, jsou prozatím velmi omezené (Lebeda et al., 2002, Petrželová & Lebeda, 2004).

V České republice kromě *L. sativa* vykazuje vysoký stupeň napadení *Lactuca serriola* (locika kompasová), druhým nejčastějším hostitelem je *Sonchus oleraceus* (mléč zelinný) (Lebeda et al., 2002, Petrželová & Lebeda, 2004). Výskyt infekce byl pozorován řídce i na jiných planých hostitelích, a to konkrétně na *Arctium tomentosum* (lopuch plstnatý), *Carduus crispus* (bodlák kadeřavý), *Cirsium arvense* (pcháč rolní), *Lapsana communis* (kapustka obecná), *Sonchus arvensis* (mléč rolní) a *Sonchus asper* (mléč drsný) a rovněž na okrasných rostlinách, např. rodu *Senecio* (starček) (Lebeda et al., 2008).

I přes široký okruh hostitelů se *B. lactucae* vyznačuje vysokou hostitelskou specificitou často na jediný rod či druh hostitele, což je v souladu s její evoluční pokročilostí (Lebeda et al., 2002, Petrželová & Lebeda, 2004). Na základě této charakteristiky došlo k dělení na 11 specializovaných forem (*formae speciales*, f.sp.), které se vyznačují specializací na jednotlivé rody hostitele (Lebeda et al., 2002, 2008a). Přenos tohoto specializovaného patogenu byl pozorován pouze mezi rody *Lactuca* a *Sonchus* (Petrželová & Lebeda, 2004a).

3.3.3. Geografické rozšíření *B. lactucae*

Rozšíření choroby vyvolané tímto závažným obligátním patogenem je celosvětové. S výjimkou Antarktidy ji lze zaznamenat na všech kontinentech, především v oblastech s mírným klimatem (Lebeda et al., 2002; Lebeda & Zinkernagel, 2003). *B. lactucae* velmi běžně napadá populace *Lactuca serriola* (locika kompasová) v České republice, obdobná situace je podle posledních průzkumů i v Nizozemí (Lebeda et al., 2008b). V dalších evropských zemích jako je Rakousko, Francie, Německo, Švýcarsko, Slovensko, Švédsko a Velká Británie, byla infekce zjištěna pouze ojediněle. Podrobnější fakta týkající se distribuce a geografických odlišností populací *B. lactucae* v rámci Evropy dosud chybí (Lebeda et al., 2008).

3.3.4. Biologie *B. lactucae*

Plíseň salátová je velmi primitivní a drobný patogen. Jako obligátní parazitický druh se vyznačuje závislostí na rostlinném hostiteli a jeho existence, vývoj a rozmnožování může proběhnout pouze na živé rostlině. Z důvodu této závislosti svého hostitele neusmrcuje (Lebeda et al., 2002, Michelmore & Wong, 2008). Růst hyf probíhá v protoplastu hostitele, stélka je tzv. endobiotická a intercelulární – rozrůstající se v mezibuněčných prostorech. Další charakteristikou stélky je její eukarpičnost a monocentričnost (Latijnhouwers et al., 2003). Mycelium je cenocytické, vláknité a větvené. Rovněž vytváří typický znak parazitů tzv. haustoria, kterými proniká přes buněčné stěny hostitele a vysává z něj živiny.

Rozlišovacím znakem od ostatních rodů je tvorba diferenciovaných sporangioforů ukončeného růstu na povrchu napadené části rostliny. Od ostatních *Peronosporales* se *B. lactucae* odlišuje typickým větvením a tvarem sporangioforů. Charakteristickým mikroskopickým znakem je potom rozšířená terčovitá naduřenina naspodu větévky sporangioforu (Kalina & Váňa, 2005).

Tento patogen dosud není možné kultivovat na umělých médiích. Důvodem je zřejmě neschopnost syntetizovat některé sloučeniny získávané od svého hostitele a obligátnost patogenu (Michelmore et al., 2009).

3.3.4.1. Životní cyklus *B. lactucae* – nepohlavní fáze

Ve vegetativní fázi vývoje se *Bremia lactucae* vyskytuje většinu svého cyklu. K nepohlavnímu rozmnožování tohoto houbového mikroorganismu dochází mimo rostlinné pletivo. Hyfy, na kterých vyrůstají sporangia, jsou označovány jako konidiofory. Nosiče sporangií prorůstají průduchy zejména na spodní straně listů v počtu 1 až 3. Na jejich vrcholu se tvoří nepohlavní tenkostěnné a vícejaderné útvary tzv. konidie (konidiosporangia) (Kalina & Váňa, 2005). Ty se po čase odlamují a za příhodných podmínek může dojít k jejich ulpění na listovém povrchu a postupnému vniknutí patogenu do hostitelského pletiva pomocí infekčních struktur. Tyto procesy jsou však pod vlivem faktorů prostředí. Do jisté míry záleží taktéž na genotypu rostliny a jejím ontogenetickém stádiu. Detaily samotné adheze spor na listovém povrchu však nejsou dosud podrobně prozkoumány (Lebeda et al., 2001).

Klíčení konidií na listovém povrchu nastává většinou 1–3 hodiny po inokulaci a je z velké části pod vlivem teploty. Optimum pro klíčení se pohybuje okolo 10–15° C, přičemž k němu dochází jak v případě hostitelské, tak i nehostitelské rostliny (Lebeda et al., 2001; Lebeda et al., 2008a). Sporangium *B. lactucae* je označováno jako jednosporové, klíčí tedy přímo, pomocí klíčící hyfy (Kalina & Váňa, 2005). Vychlípáním stěny spory v jednom místě dochází k formování klíčku, který se dále prodlužuje v klíčící vlákno (Lebeda, 1989, Sargent et al., 1977). Délka klíčícího vlákna je proměnlivá v závislosti na konkrétním druhu hostitele. Podle nejnovějších průzkumů jsou však tyto infekční struktury planých *Lactuca* spp. výrazně kratší než u *Lactuca sativa* (Lebeda et al., 2008a). Po určité době je růst klíčícího vlákna zastaven a asi 3–6 hodin po inokulaci dochází k formování apresoria. Faktory, které aktivují formování apresoria, však dosud nejsou zcela objasněny (Lebeda & Reinink, 1994; Lebeda et al., 2001). Tento polštářovitý infekční útvar je jedním z předpokladů pro penetraci a překonání bariér ve formě kutikuly, buněčné stěny a plazmatické membrány rostliny (Lebeda et al., 2001; Latijnhouwers et al., 2003). Apresorium umožňuje kontakt plísně s povrchem rostliny a jeho vnitřní stěna je základem pro vznik penetračního hrotu, který slouží k průniku přes rostlinnou epidermis (Lebeda, 1989). Invaze do pletiva hostitele probíhá za využití mechanických faktorů a sekretovaných látek. Degradační enzymy zajišťují narušení a rozklad kutikuly a buněčných stěn, ve výsledku však s co nejnižším poškozením hostitele (Cooper, 1981). K penetraci dochází ve většině případů přes kutikulární povrch rostliny, zřídka přes stomata (cca v 1–5 %) a za teploty 12–15° C (Lebeda, 1991; Lebeda & Reinink, 1991; Lebeda et al., 2008a; Michelmores & Wong, 2008). Po přímém průniku penetračního hrotu do epidermální buňky se vytváří vakovitý primární vezikulus, z něj pak dále sekundární vezikulus, vyplňující spolu celý vnitřní prostor rostlinné buňky. K formování těchto dvou útvarů dochází jak u hostitelské, tak u nehostitelské rostliny (Lebeda et al., 2001).

Další etapou nepohlavního cyklu je prorůstání mezibuněčných prostor listového mezofylu coenocytickými hyfami, které rostou v apikální zóně a tvorba diploidního vegetativního mycelia. To však nijak nenarušuje celistvost buněk hostitele, neboť hyfy jsou intercelulární. Existence *B. lactucae* je silně závislá na živém hostiteli, proto poškození rostlinných pletiv je zde minimální.

Z intercelulárních hyf se vytváří kyjovitá haustoria, která jsou typickým znakem pro obligátní biotrofy (O'Connell & Panstruga, 2006). V místě jejich formování dochází k invaginaci plazmatické membrány rostlinné buňky a vysílání haustorií do buněk. Pomocí těchto útvarů patogen absorbuje živiny hostitele a narušuje jeho metabolismus (Cooper,

1981, Latijnhouwers et al., 2003; Hardham, 2009). Asexuální cyklus se uzavírá prorůstáním konidioforů přes listové průduchy a tvorbou nových nepohlavních spor (Kalina & Váňa, 2005; Hardham, 2009).

3.3.4.2. Životní cyklus *B. lactucae* – pohlavní fáze

Pohlavní rozmnožování u *Bremia lactucae* se nazývá oogametangiogamie. Plíseň je řazena mezi heterotalické druhy, u nichž je geneticky zakódovaná přítomnost tzv. párovacích typů, které však od sebe nelze rozlišit morfologicky. Ke splnutí gametangií dojde pouze za předpokladu přítomnosti dvou odlišných pohlavních párovacích typů stélek B1 a B2 (+/-) (Lebeda et al., 2002; Hardham, 2009). V případě stejných kmenů stélek nedochází k sexuální reprodukci z důvodu zastavení tohoto procesu homologickým párem genu inkompatibility (Michelmore & Wong, 2008).

Pohlavní proces začíná v okamžiku, kdy se prorůstající hyfa dostane do těsného kontaktu sexuálně opačné hyfy (+/-). Tímto způsobem je potlačen asexuální cyklus a v místě střetnutí dochází ke vzniku shluku nepohyblivých gametangií (Michelmore & Wong, 2008). Jsou rozdělena na samičí kulovitá oogonia, vznikající ze zduřeniny na konci intracelulární hyfy, a poté jsou následně utvářena samičí kyjovitá antheridia (Sargent et al., 1977). Samčí gametangium je hormonálně přitahováno k samičímu gametangiu. Párování gametangií zřejmě usnadňuje sekret produkovaný samčím antheridiem. Pokud se gametangia setkají, dochází k jejich bobtnání a současně v nich dochází k meióze a tvorbě gamet. Touto fází přechází patogen z diploidního stádia, ve kterém se nachází nejdelší část svého cyklu, do stádia haploidní spory (Latijnhouwers et al., 2003, Michelmore & Wong, 2008; Hardham, 2009). Při pohlavním procesu plíseň salátové se však netvoří pohyblivé spory (zoospory), jak je tomu u některých *Peronosporales*. Po samotném oplození se jediná oosféra produkovaná oogoniem mění v tlustostěnnou zygotu, označovanou jako oospora. Tato struktura má cytoplazmatickou matrix bohatou na lipidy a velmi pomalý metabolismus, proto slouží jako struktura pro přežívání nepříznivých podmínek (mráz a sucho). Zároveň je velmi odolná mikrobiální degradaci a obvykle volně přežívá v půdě nebo na rostlinných zbytcích (Hardham, 2009).

3.3.5. Příznaky napadení *B. lactucae*

Bremia lactucae je schopna napadat rostliny v jakékoliv fázi jejich ontogenetického vývoje a k šíření vyvolané infekce dochází po celé vegetační období. Při terénním výzkumu v České republice byl registrován první výskyt nákazy u *L. serriola* počátkem dubna či května, poslední záznam pocházel obvykle z září listopadu (Petrželová & Lebeda, 2004a).

Pro tento patogen je typické široké spektrum a značné rozdíly v makroskopickém projevu choroby, které jsou důsledkem rozsáhlé genetické diverzity populací *L. serriola* a množství rasově specifických genů rezistence resp. faktorů. Rostliny z jednotlivých populací lociky kompasové však zpravidla vykazují podobné symptomy (Lebeda et al., 2008).

Prvotním příznakem infekce *B. lactucae* je nález chlorotické tkáně v rozdílné šíři následkem úbytku listového chlorofylu. Na spodní straně listů jsou znatelné světle zelené až žlutozelené skvrny nepravidelného tvaru a nabývající různé velikosti. Ve většině případů skvrny ohraničuje silnější žilnatina. Při kompatibilní reakci poté v místě napadení na abaxiální straně listů vyrůstá bílý krupičkovitý povlak sporangioforů se sporangii. Intenzita sporulace je do značné míry ovlivněna podmínkami prostředí a koncentrace primárního inokula se odráží v dosaženém procentu sporulace (Lebeda et al., 2008; Michelmore et al., 2009). Sekundárně se sporulace může tvořit i na adaxiální straně listu za příznivých mikroklimatických podmínek (Petrželová & Lebeda, 2000).

V závislosti na měnící se vzdušné vlhkosti okolního prostředí dále listy podléhají hnilobě nebo zasychají. Rozsah a šíření choroby v jednotlivých populacích rostlin je podmíněna sezónou a do jisté míry klimatem a faktory počasí, které se významně podílí na postupu či potlačení vývoje choroby (Scherf & Bruggen, 1994).

3.3.5.1. Hypersenzitivní reakce

Hypersenzitivní reakce je mechanismus spojený s rezistencí hostitele k patogenní infekci a s regulací obranné reakce v místní i vzdálené tkáni (Morel & Dangl, 1997). Patří mezi hlavní rysy rasově specifické rezistence *L. serriola* a *B. lactucae* a míra rozsahu této reakce je jedinečná pro každý genotyp hostitele a patogenu (Lebeda et al., 2008a). Je řízena signály jak na straně hostitele, tak patogenu. Podmínkou je přítomnost genů avirulence kódující ligand, jež je rozpoznáván produkty genů rezistence (Morel & Dangl,

1997). Vykazuje-li rostlina známky hypersenzitivní reakce je odolná vůči patogenu, avšak je přecitlivělá na jeho přítomnost (Lebeda, 1989).

Hypersenzitivní reakce je forma programované buněčné smrti, geneticky kontrolovaného aktivního procesu, která se může objevit již několik málo hodin po kontaktu hostitele s patogenem (Morel & Dangl, 1997). V rámci buněk lze pozorovat náhlé změny propustnosti buněčných membrán, porušení turgoru a destrukci membrán subcelulárních organel. Výsledkem této rostlinné odpovědi na infekci je zhroucení a konečná nekróza buněk (Lebeda, 1989). Smrt buněk je tak účinným způsobem jak znemožnit haustoriím patogenu přístup k potřebným živinám (Lebeda, 1989; Lebeda et al, 2008a; Morel & Dangl, 1997).

3.3.6. Ekologie a epidemiologie *B. lactucae*

Ontogeneze plísně salátové je v úzkém spojení s okolními podmínkami prostředí. Za nejdůležitější faktory ovlivňující existenci patogenu *B. lactucae* se považuje teplota, relativní vzdušná vlhkost a světlo. Jejich kooperace se výrazně projevuje ve vývoji a intenzitě napadení hostitelských rostlin. Svou roli však zde hraje i stáří rostliny a koncentrace inokula (Lebeda et al., 2008b).

Podmínkou nepohlavní fáze životního cyklu, jejímž cílem je tvorba konidioforů na listovém povrchu a produkce spor – konidií, je načasování na dobu vysoké vlhkosti, nízké rychlosti větru a zejména určitého časového úseku temna (Wu et al., 2002). Sporulace a její intenzita je v největší míře ovlivněna relativní vzdušnou vlhkostí a teplotou prostředí. Oba tyto faktory jsou spolu vzájemně propojeny a souběžně spolu modifikují sporulaci s ohledem na dobu jejich společného působení (Su et al., 2004). Hranice minimální vlhkosti, která je vyžadována pro zdárný vývoj patogenu, je asi 80 %. Přičemž za ideální se považují hodnoty od 90 do 100 % relativní vzdušné vlhkosti. Za takových podmínek dochází intenzivnímu nárůstu sporangioforů ve formě bílého krupičkovitého povlaku na povrchu listů (Petrželová & Lebeda, 2004a; Su et al., 2004). *Bremia lactucae* je schopna sporulovat v rozmezí teplot od 4 do 20° C. Optimální teplota se pohybuje od 10 do 15° C, přičemž nejvyšší intenzita sporulace byla zaznamenána při teplotě 15° C (Su et al., 2004).

Po sporulaci, jež probíhá převážně v noci, jsou v časných ranních hodinách z konidioforů uvolňovány konidie (Scherm & Bruggen, 1994). Tento proces

může být inhibován působením světla, zvyšující se teplotou a následným odpařováním vlhkosti na listovém povrchu. Konidie jsou dále šířeny větrem, v méně případech i pomocí vody. Pro vznik nové infekce je nejzásadnější dostatečně vlhký listový povrch, který je zachován po několik hodin po předešlé noci (Wu et al., 2000). Může tak dojít k šíření spor a následnému uchycení, klíčení a napadení nového hostitele současně během jednoho rána (Schermer & Brugger, 1994; Wu et al., 2000). V případě vhodných podmínek, jako je nejen vlhkost listů trvající nejméně 3 hodiny, ale i teplotní optimum 15° C, dochází po uchycení konidií na listovém povrchu ke klíčení a následné penetraci do tkání hostitele. Horní mez pro teplotu přijatelnou pro klíčení a penetraci se pohybuje kolem 20° C (Schermer & Brugger, 1994; Wu et al., 2000).

Konidie *Bremia lactucae* mohou přežívat i volně a za nevhodných podmínek pro vznik infekce, avšak dochází k tomu zřídka. Důvodem je negativní účinek slunečního záření, z něhož složka UVB (250–320 nm) má nejvíce škodlivý charakter. Negativně působí i vysoké teploty během dne. Z tohoto důvodu je proces uvolnění a klíčení konidií načasován na brzká rána (Wu et al., 2002).

3.4. Interakce hostitel-patogen

Při kontaktu rostlinného hostitele s houbovým patogenem vzniká velmi těsné spojení, prostřednictvím kterého dochází ke vzájemnému ovlivňování se zúčastněných genových systémů. Změna v genotypu hostitele navozuje změnu v genotypu patogenu a naopak (Lebeda, 1989). Důležitou roli v interakci hostitele a patogenu hrají spontánně vzniklé mutace, a to jak u hostitele, tak i u patogenu. Jejich účinkem se vyvíjí současně geny rezistence rostlinného organismu i virulence patogenu. Významnost mutací spočívá rovněž v tom, že patogen může měnit svou schopnost napadat určitý druh hostitele či odrůdy. (Lebeda, 1989).

Pro poznání vztahu hostitele a patogenu je důležité nejenom studium dědičnosti a proměnlivosti virulence patogenu, ale i dědičnosti a proměnlivosti rezistence k chorobě vyvolané tímto patogenem. Detailní znalost jejich recipročního vztahu je zásadní pro objasnění variability virulence *Bremia lactucea* z hlediska virulentních faktorů virulentních fenotypů (Lebeda & Zinkernagel, 2003).

3.4.1. Základní kompatibilita

Kompatibilita popisuje vztah mezi hostitelem a adaptovaným patogenem a je základem vnímavosti hostitele (O'Connell & Panstruga, 2006).

Podmínkami pro kompatibilní reakci patogenu a hostitele jsou více či méně specifické biochemické a genetické mechanismy. Při této reakci dochází ke specifickému přizpůsobení patogenu svému hostiteli. Specifičnost zde spočívá v tom, že jistý druh patogenu se vyznačuje značně vymezeným a ustáleným okruhem hostitelů (Lebeda, 1989).

3.4.2. Základní inkompatibilita

Reakcí inkompatibilní se rozumí stav absolutní neslučitelnosti rostliny a mikroorganismu. Tento jev není zřejmě pod vlivem interakce gen-proti-genu a je řízen aktivně přímo rostlinou. Výsledné reakce se rovněž nezúčastňují faktory prostředí (Lebeda, 1989).

3.5. Genetické aspekty interakce hostitel-patogen

Patogeny rostlin jsou všudypřítomné a běžně se vyskytují v přírodních i kulturních společenstvech. Zjevný je jejich dopad na fitness hostitele, životnost a nárůst mortality jedinců. Přítomnost patogenů se rovněž odráží ve struktuře a skladbě hostitelských populací, stejně jako v dynamice a evoluci hostitele (Lebeda et al., 2008b; Burdon & Thrall, 2009). Není to však jen hostitel, na který je vyvíjen tlak ze strany patogenu, a díky němuž se proměňuje. Spíše jde o vzájemné ovlivňování se obou zúčastněných. Neboť hostitel ani patogen se nevyvíjí izolovaně, ale ve velmi těsném vztahu, který nazýváme koevoluce. Tento proces představuje genetickou změnu u jednoho druhu, která vyvolává genetickou změnu u druhu s ním interagujícím. Prostřednictvím změny nějaké vlastnosti (znaku), dochází ke zvýhodnění hostitele a jeho postupnou adaptaci na určitou populaci patogenu. Tato událost ovšem působí jako selekční tlak na patogen, který na vzniklé změny u hostitele reaguje. Rovněž u něj vlivem selekce dochází k úpravám, díky nimž zdokonaluje adaptaci na určitý hostitelský genotyp, ale zvyšuje i virulenci. Opětovný zvyšující se tlak patogenu na rostlinu působí jako selekční tlak, který nutí hostitele k dalšímu vylepšování obraných mechanismů (Petrželová & Lebeda, 2004b). Výsledkem této interakce je vybalancovaná rovnováha mezi hostitelem a patogenem, která umožňuje vznik efektivních obraných mechanismů u obou zúčastněných, jejich přežívání a dlouhodobou koevoluci. Prezentovaná rovnováha zajišťuje stabilitu populací rostlin. Je typická pro přírodní populace, nikoliv pro populace kulturních plodin, které jsou z tohoto pohledu velmi nestabilní. (Lebeda, 1989).

V přírodě většina vztahů rostlinného hostitele a patogenu funguje na principu teorie gen-proti-genu (v angličtině „gene-for-gene“). Tento systém kontroluje okolo 95 % interakcí hostitele a patogenu, které představují rostliny spolu s houbami, viry i bakteriemi (Crute & Pink, 1996; Ilott et al., 1989, Lebeda). S myšlenkou koncepce gen-proti-genu jako první přišel americký fytopatolog Harold Henry Flor na základě svých experimentů se rzí lnovou (*Melampsora lini*) a různými odrůdami lnu (*Linum usitatissimum* L.). Cílem jeho studia byla dědičnost specifických rezistentních faktorů u hostitele a k nim komplementárním virulentních faktorům u patogenu, jejichž existenci prokázal (Frank, 1992; Crute & Pink, 1996).

Na Flora navázal a tuto teorii rozvinul Person. Upozornil na její další použití pro stanovení pravděpodobného počtu genů rezistence i virulence a jejich kombinací v systému hostitel-patogen (Lebeda, 1989).

Teorie gen-proti-genu je založena na existenci dominantního genu rezistence (*Dm* gen/R-faktor) u hostitele a odpovídajícímu specifickému recesivnímu genu virulence (v-faktor) resp. dominantnímu genu avirulence (*Avr*) u patogenu. Aby byl patogen schopen infikovat hostitele, musí mít alespoň tolik korespondujících genů (a)virulence, kolik má hostitel genů rezistence. Tyto geny spolu následně specificky interagují a řídí výsledek interakce v různých kombinacích patogenu a hostitele (Lebeda, 1989; Frank, 1992; Thompson & Burdon, 1992; Crute & Pink, 1996).

Výsledek interakcí jednotlivých genotypů rostlin a patogenů stanovují specifické genové páry (Crute a Pink, 1996). V interakci typu gen-proti-genu je vyjádřením genotypu patogenu rezistence či vnímavost hostitelské rostliny. Naopak na genotypu hostitele závisí možný stupeň virulence patogenu (Thompson & Burdon, 1992; Crute & Pink, 1996; Lebeda & Zinkernagel, 2003). Nová rezistence na straně hostitele může být velmi rychle překonána změnami ve virulenci patogenu, výskytem nové rasy s odpovídajícími geny virulence (Lebeda & Zinkernagel, 2003). Tato rychlá úprava patogenu byla zaznamenána nejen v interakci *Bremia-Lactuca*, ale i v dalších vztazích hostitel-patogen (Lebeda & Zinkernagel, 2003).

V současnosti již víme, že rostlina má na svém povrchu specifický proteinový receptor, který je produktem genu rezistence. Prostřednictvím tohoto receptoru hostitel rozpoznává patogenem produkované specifické glykoproteinové molekuly elicitoru, tedy produkty genů avirulence. Pokud dojde k mutaci a změně avirulence patogenu na virulenci, zpravidla dochází k produkci jiného elicitoru. Ten však již hostitelským receptorem není rozpoznáván (Thompson & Burdon, 1992; McDonald, 2002).

Převážná většina studií upozorňující na teorii gen-proti-genu pochází z výzkumu populací kulturních rostlin. Formulace této teorie vzbudila velký zájem šlechtitelů a následnou expanzi ve šlechtění kulturních plodin s vidinou trvalé rezistence vůči chorobám. Navodit účinnou rezistenci, která je založena na jednom nebo více dominantních genech rezistence se bohužel podařilo jen v několika případech. Mnohem častější byla situace, kdy na tuto umělou selekci patogen kulturní plodiny reagoval opačným procesem, a to získáním korespondujících genů a zvýšením své virulence. Rezistence kultivarů, které byly předtím odolné, byla rychle překonána. Na tomto principu fungující rezistence není trvalá, proto je nutné provádět další studium a hledat nové způsoby ochrany plodin (Thompson & Burdon, 1992; Crute & Pink, 1996).

Doposud byl vztah gen-proti-genu zjištěn např. u rzí *Avena-Puccinia graminis*, *Hordeum-Ustilago hordei*, *Lactuca-Bremia lactucae*, *Linum-Melampsora linii*,

Malus-Venturia inequalis, *Zea-Puccinia sorpci*, *Tritium-Blumeria graminis*, u sněti *Avena-Ustilago avenae* a dalších (Lebeda, 1989; Thompson & Burdon, 1992). Právě interakce *Lactuca sativa-Bremia lactucae* je zřejmě jedním z nejlépe prostudovaných vztahů fungující na popisovaném systému. Dosud bylo popsáno 40 genů rezistence (*Dm* genů) a k nim odpovídajících genů avirulence (*Avr*) v případě interakcí *L. sativa* a *L. serriola* s *B. lactucae*. (Ilott et al., 1989; Lebeda & Zinkernagel, 2003).

V poslední době se obrátila pozornost na studium koevoluce hostitele a patogenu v planém patosystému a je v popředí zájmu jako jeden z hlavních koevolučních systémů. Předpokladem pro pochopení dynamického vztahu mezi hostitelem a patogenem je třeba znalost všech aspektů koevoluce. S tím je ovšem spojeno dobré poznání molekulárního základu interakcí mezi oběma zúčastněnými, tedy znalost virulence patogenu a hostitelské rezistence (Lebeda, 1989; Burdon & Thrall, 2009). Současný výzkum se snaží o odhalení všech zákonitostí rezistence fungující na principu teorie gen-proti-genu, včetně odhalení dalších systémů fungujících na tomto principu (Lebeda, 1989; Thompson & Burdon, 1992).

3.6. Virulence a její variabilita u *B. lactucae*

Výjimečnou schopnost patogenu zolat překážku ve formě genů rezistence přítomných u hostitele označujeme pojmem virulence. Jako jedna z hlavních složek vyjadřuje kvalitativně patogenitu. Kvantitativně, tedy stupeň patogenity, vyjadřuje potom agresivita.

Pro označení genu virulence se používá symbol p (= patogenita) společně s číslem odpovídajícím specifickému genu rezistence v hostiteli, který je patogenem překonáván (Lebeda et al., 1988).

Variabilita virulence *B. lactucae* byla poprvé charakterizována v USA. Později se tomu tak stalo i v ostatních zemích známých pěstováním salátu (*Lactuca sativa*) (Lebeda et al., 2002). Interakce *Lactuca* spp.-*B. lactucae* je z důvodu dobré znalosti genetického pozadí hostitele a patogenu velmi vhodným modelem pro studie (Petrželová & Lebeda, 2004b).

Z počátku tohoto století se rozdíly ve specifické patogenitě izolátů popisovaly pomocí fyziologických ras (Lebeda et al., 2002, Petrželová & Lebeda, 2004). Tento termín rozdělval izoláty patogenu na základě odlišné schopnosti *B. lactucae* napadat odrůdy hostitele jednoho druhu. Fyziologické rasy se tedy vyznačují možností infekce různých genotypů rostliny (Lebeda et al., 1988). Z hlediska morfologie jsou však rasy identické. K jejich označení se používala zkratka země nálezů psaná velkým písmem a číslo pořadí dle nálezů této rasy (Petrželová & Lebeda, 2000).

Toto označení však bylo do jisté míry omezující, spíše taxonomickým způsobem a příliš nepodpořilo další vývoj a využití ve šlechtění na rezistenci. Další nevýhodou byla nemožnost definování genetické podstaty virulence ras (Petrželová & Lebeda, 2000). Z tohoto důvodu byl zaveden nový pojem – fenotyp virulence, pomocí něhož jsou v současnosti označovány izoláty patogenu odlišující se svou specifickou patogenitou (Petrželová & Lebeda, 2004b). Tato změna proběhla v návaznosti na definování teorie gen-proti-genu v 70. letech.

Základním principem, podle kterého jsou definovány jednotlivé fenotypy virulence, je stanovení konkrétních faktorů resp. genů virulence, jež vlastní jistý izolát patogenu (Lebeda et al., 1988). Tímto způsobem je možné mapovat zastoupení konkrétních faktorů virulence v populaci *B. lactucae*, a dále tyto populace a subpopulace mezi sebou porovnávat (Petrželová & Lebeda, 2000).

Na základě dohody několika evropských států byla v roce 1999 přijata nová koncepce popisu virulence izolátů *Bremia lactucae*, která měla přinést užitek zejména v zemědělské a šlechtitelské praxi. Byla zavedena nová forma popisu a identifikace ras ve formě tzv. sextet-kódů. Pro přiřazení kódu a studium virulence je potřeba testování izolátu na souboru 19 diferenciačních odrůd salátu, v jejichž genotypu lze nalézt významné faktory a geny rezistence používané v současném šlechtění salátu. V případě nově identifikovaných genů rezistence je tento soubor doplňován novými odrůdami vlastnící tyto rezistentní geny.

Diferenciační soubor se skládá ze šestic genotypů mající své vlastní číslo (1, 2, 4, 8, 16, 32). Pokud se reakce izolátu a hostitelské rostliny jeví jako náchylná, je tomuto izolátu přiděleno číslo pro tento diferenciační genotyp. Ve výsledku dochází k součtu čísel v každé šestici, přičemž získáme výsledný kód. Sextetový kód je složen z 8 čísel a je jedinečný pro každou kombinaci virulentních faktorů. Toto označení je velmi praktické, slučující předchozí metody a jednoduché na orientaci pro další práci s izoláty. Hlavní výhodou oproti dřívějším způsobům popisu je samotné objasnění genetické struktury fenotypu virulence studovaného patogenu (Petrželová & Lebeda, 2000).

Dosažené poznatky o virulenci se prakticky využívají ve šlechtění odrůd salátu. Současný výzkum směřuje k objasnění principů virulentní struktury plísně salátové, jakož i její distribuce v přirozených populacích *L. serriola* (Lebeda & Petrželová, 2004). O struktuře a diverzitě patogenních populací v planých systémech jsou prozatím omezené znalosti a dostupné informace (Lebeda, 2002).

Plíseň salátová (*Bremia lactucae*) je známá svou vysokou genetickou variabilitou a produkcí množství ras s rozdílnou patogenitou, na čemž se podílí řada faktorů, které však doposud nejsou zcela známy. Studium virulence izolátů se provádí hodnocením kompatibilních a nekompatibilních reakcí plísně s příslušnými diferenciačními genotypy *Lactuca* spp. (Lebeda et al., 1988, 2002). Počet virulentních faktorů není konečný, teoreticky však může vzniknout až 2^n možných kombinací, kde n je počet známých faktorů virulence (Petrželová & Lebeda, 2000).

Stejně jako vyjádření rezistence či vnímavosti hostitele závisí na genotypu patogenu, tak i stupeň virulence je podmíněn hostitelským genotypem. Úroveň a genetické změny ve variabilitě patogenity i rezistence se odráží v dynamice populace patogenu a současně i v rovnováze interagujících druhů (Lebeda, 2002, Lebeda & Zinkernagel, 2003). Taktéž sexuální reprodukce může působit na rozmanitost genetické variability

a epidemiologii plísňě salátové a je důvodem vzniku nových izolátů s rozdílnými virulentními fenotypy (Lebeda et al., 2008, Lebeda & Zinkernagel, 2003).

Co se týče počtu genů virulence *B. lactucae*, obecně mají rasy s vyšším počtem virulentních genů nižší fitness oproti rasám s menším počtem genů rezistence. Geny se v genotypu patogenu nehromadí, ale během evoluce se postupně z populace patogenu vytrácejí. V rámci této výměny je možné dostat se zpět ke genům rezistence, které byly dříve patogenem překonány. Tato skutečnost je důležitá zejména pro oblast šlechtitelství kulturního salátu (Lebeda et al., 1988).

Řada virulentních faktorů v populacích patogenu je považována za zbytečné vzhledem k tomu, že k nim odpovídající *Dm* geny chybí nebo se vyskytují v izolátech ve velmi nízkých frekvencích. I přesto tento rozpor zůstávají v populaci patogenu. Zmíněný jev byl pozorován i u jiných rostlinných patogenních hub. Funkce dosud není známa (Lebeda & Zinkernagel, 2003).

Jednotlivé izoláty *B. lactucae* se mohou různit v prostorové distribuci virulentních fenotypů (v-fenotypů). Distribuce virulentního fenotypu v populaci a mezi populacemi je do značné míry ovlivněna selekcí (Lebeda & Petrželová, 2004).

Z hlediska virulence populací patogenu lze pozorovat podstatné rozdíly planým a kulturním patosystémem (Petrželová & Lebeda, 2004b, 2004c). Na rozdíl od planého patosystému je forma a genetická struktura rezistence hostitelské populace v kulturním patosystému zásadně pod vlivem pěstitelů. Současně je omezená i distribuce virulence v patogenních populacích. Důvodem je hledání nových genů rezistence a jejich aplikace v podobě nových odolných odrůd (Petrželová & Lebeda, 2004b). Izoláty *B. lactucae*, původem z přirozeně napadených populací *L. serriola*, jsou velmi jedinečné svou strukturou a vesměs vykazují relativně jednodušší fenotypy virulence v porovnání s izoláty kulturních populací (Lebeda, 2002; Lebeda et al., 2002; Lebeda & Petrželová, 2004b).

3.7. Mechanismy rezistence rostlin

Rezistencí hostitele se rozumí jeho schopnost ubránit se invazivnímu účinku patogenu či zmírnit jeho škodlivé efekty. Nemůžeme ji však považovat za nějakou absolutní vlastnost hostitelského genotypu, ale spíše jako důsledek interakce genotypu rostliny se specifickým genotypem patogenu. Odezvy rostlin na atak patogenu tedy mohou být velmi variabilní (Farrara et al., 1987). Ve většině případů je rezistence podmíněna dominantními znaky (Lebeda et al., 1988). Rostlinný genom obsahuje početnou skupinu genů, které jsou zřejmě zapojeny v detekci a rozlišování potenciálních patogenů. V rámci shodných i různých druhů mohou být identické geny uloženy na odlišných lokusech a zodpovědné za rezistenci k odlišným patotypům mikroorganismů (Crute & Pink, 1996). Exprese těchto genů je do jisté míry ovlivňována vnějšími podmínkami, zejména pak teplotou a světlem (Lebeda et al., 1988).

Různé obranné mechanismy rostlin se vyvinuly v závislosti na selekčním tlaku vyvolaném patogeny (Débarre & Gandon, 2010). Typy rezistence a jejich mechanismy také víceméně souvisí s diverzitou houbových organismů (Lebeda et al., 2002). Předpokládá se, že největší variabilita genů rezistence a současně i variabilita v populaci patogenu, je v centrech původu rostlin. Důvodem je souběžný vývoj hostitele a parazita po dlouhou periodu a jejich vzájemné ovlivňování se (Lebeda et al., 1988). V rámci koevoluce hostitele a patogenu dochází k neustálému zdokonalování obranných mechanismů a adaptací rostlin za účelem limitace útoku patogenu (Petrželová & Lebeda, 2004b). Vznikající variabilita hostitelské rezistence a zároveň schopnosti patogenů infikovat hostitele je velmi podstatná a je základem koevolučního vztahu hostitele a patogenu (Tack et al., 2015).

3.7.1. Nehostitelská rezistence

Tento typ rezistence je projevem neslučitelnosti hostitele a patogenu, kdy při jejich kontaktu nedochází ke vzniku biologického vztahu ani invazi a množení patogenu (Bartoš, 1988). Příčinou této inkompatibility interagujících genotypů je absence určitých genetických a metabolických vlastností.

Rostlinná nehostitelská rezistence je z mnoha pohledů velmi výhodná. Hlavním důvodem je její vysoká efektivita a trvanlivost zajišťující rostlinám ochranu před patogenem oproti rasově specifické rezistenci, jejíž ochrana prostřednictvím genů

rezistence není stabilní. Další předností je fakt, že nepodléhá vlivům životního prostředí na rozdíl od ostatních typů rezistence (Lebeda et al., 2002, Mysore et al., 2004). Do nehostitelské rezistence jsou zapojeny současně aktivní i pasivní biochemické procesy v rostlině, které vykazují jak vnitrodruhové, tak i mezidruhové rozdíly (Lebeda et al., 2002).

Tento typ rezistence byl zjištěn zejména u *L. saligna* a je pro něj charakteristická nízká frekvence jakýkoliv symptomů, a to ve všech životních fázích rostliny. Na listech rostlin může vznikat chloróza a nekróza, případně nemusí být patrné vůbec žádné symptomy (Lebeda et al., 2001, 2002, 2008a).

3.7.2. Hostitelská rezistence

Předmětem výzkumu se hostitelská rezistence stala na počátku 20. století a je intenzivně podrobována jak klasickým, tak molekulárním metodám, které v poslední době ve větší míře převažují. Stěžejním zájmem je aplikace dosažených poznatků ve šlechtění rezistence rostlin.

Do kategorie hostitelské rezistence jsou řazeny tři nejznámější typy rezistence: rasově-specifická rezistence, rasově-nespecifická rezistence a polní rezistence (Lebeda et al., 2008a). Na rozdíl od nehostitelské rezistence se vyznačuje sníženou schopností dlouhodobé obrany před patogeny a širokou škálou makroskopických symptomů.

3.7.2.1. Rasově-specifická rezistence

Rasově-specifická rezistence je nejintenzivněji studovaný typ rezistence současnosti. Ve zkoumání jejich zákonitostí a mechanismů se aktuálně nejvíce uplatňují molekulární metody, včetně mapování genů pomocí molekulárních markerů.

Tento typ rezistence je založen na teorii gen-proti-genu (Lebeda et al., 2008a, Petrželová & Lebeda, 2004b). Její specifičnost spočívá v dominantně založených genech resp. faktorech rezistence (*Dm* geny a R-faktory) u hostitele a dominantních genech avirulence patogenu (*Avr* geny). Napadená rostlina může vykazovat vnímavost či rezistenci vůči patogenu, výsledek interakce je však závislý na obou zúčastněných genotypech (Crute & Pink, 1996, Lebeda & Zinkernagel, 2003).

Rostlina vybavena rasově-specifickou rezistencí při setkání s mikroorganismem vykazuje inkompatibilní reakci a nepodléhá jeho účinku. Odolnost je však omezena pouze na specifické fenotypy patogenu (rasy) (Lebeda, 1989, Burdon et al., 1996). Dalším nevýhodným znakem této rezistence je neschopnost trvalé ochrany před infekcí patogenu. Ten se v rámci rychlých změn v podobě virulentních genů, snadno přizpůsobí hostiteli, což vede ke vzniku nové virulentní rasy. Dokáže tak ve velmi krátké době překonat rezistenci například kultivaru s nově zavedenými geny rezistence (Lebeda et al., 2008b; Lebeda & Schwinn, 1994; Lebeda & Zinkernagel, 2003).

Existence rasově-specifické rezistence byla poprvé potvrzena v rámci interakce kultivarů *L. sativa* (locika setá, kulturní salát) a *B. lactucae*. Dosud bylo identifikováno 13 *Dm* genů (*Dm* 1–7, 10, 11, 13–16) a 38 R-faktorů. Většina z nich pochází či jsou odvozeny z *L. serriola*. Na základě teorie gen-proti-genu se předpokládá existence stejného počtu komplementárních v-faktorů (faktorů virulence) u patogenu (Lebeda et al., 2002).

Tato forma rezistence byla rovněž zaznamenána u *Lactuca serriola* a u jiných planých druhů rodu *Lactuca*, včetně několika příbuzných rodů (Lebeda et al., 2001, 2002). Z dalších zástupců, u kterých byl tento typ rezistence potvrzen lze uvést např. *L. viminea* (locika prutnatá), *L. tatarica* (locika tatarská), *L. quercina* (locika dubová) a *L. indica* (locika východní) (Lebeda et al., 2002).

Tento způsob ochrany rostlin před jejich patogeny je velmi častým jevem v přirozeném systému planá rostlina-patogen a zdá se být velmi běžným mechanismem rezistence v rámci interakce *L. serriola* a *B. lactucae* (Burdon et al., 1996; Lebeda et al., 2001, 2002). Rezistence rostlin v přírodních společenstvech je však reprezentována několika genotypy, a je omezena pouze k určitým populacím patogenu (Gordon & Leveau, 2010).

V současnosti se rovněž předpokládá existence dalších rezistentních genů, které prozatím nebyly identifikovány (Lebeda et al., 2002). Dosud známé geny rezistence a virulence jsou dále využívány k testování izolátů *B. lactucae* a k popisu jejich virulence (Lebeda et al., 2008a).

3.7.2.2. Rasově-nespecifická rezistence

Rasově-nespecifická rezistence, na rozdíl od té specifické, poskytuje hostiteli ochranu před všemi fyziologickými rasami patogenu (Burdon et al., 1996; Lebeda et al., 1988, 2008a). Vlastnost této rezistence však rostlině neumožňuje ochranu před infekcí, tudíž není zabráněno možnému napadení *B. lactucae* (Lebeda et al., 2002).

Mechanismus nespecifické rezistence a všechny podílející se faktory zatím nebyly odhaleny. Předpokládá se však vliv skupiny několik genů na expresi tohoto typu rezistence a dominantní účinek major genů a modifikátorů (Burdon et al., 1996, Lebeda et al., 2002).

Přestože byla přítomnost rasově-nespecifické rezistence zaznamenána u *L. sativa* i *L. serriola*, poznatky ohledně zákonitostí a četnosti výskytu, jsou značně omezené. Stejně je tomu i dalších planých druhů rodu *Lactuca*.

3.7.2.3. Polní rezistence

V poslední době se zájem výzkumu soustřeďuje na objasnění principů polní rezistence a potenciální možnosti její aplikace v zemědělství a šlechtitelství, přičemž se do budoucna předpokládá její intenzivní využití.

Polní rezistenci lze pozorovat na přirozených stanovištích rostlin a polních porostech za přirozeného napadení rostliny patogenem a nelze ji plně simulovat v laboratorních podmínkách. Důvodem je značně dynamický charakter této odolnosti a proměnlivost vyvolaný klimatickými faktory a změnami metabolismu rostlin (Lebeda et al., 1988).

Tato rezistence má různý genetický základ i projev v závislosti na faktorech okolního prostředí, které ovlivňují její působení (Lebeda, 1989). Polní rezistence se vyznačuje sníženou frekvencí penetrace, zpomalenou invazí pletiva, delší latentní periodou, omezenou tvorbou lezí, redukcí sporulace a infekčních částic (Lebeda et al., 2001).

Již z dřívějších studií je zřejmá jistá spojitost polní rezistence a délky klíčících vláken spor. U kultivarů s vysokým stupněm polní rezistence byly zaznamenány podstatně větší rozměry infekčních struktur. Při klíčení je tak spotřebováno mnohem více energie,

což může vést až k samotnému vyčerpání zásob spory, a tím i účinnému snížení pravděpodobnosti penetrace (Lebeda & Reinink, 1991).

Doposud se studie zaobíraly především na poznání polní rezistence u odrůd *L. sativa* (Lebeda et al., 2002). Přítomnost vysokého stupně polní rezistence byla také potvrzena v populacích *L. serriola*, a tudíž se předpokládá její existence v různé míře u dalších příbuzných planých druhů rodu *Lactuca* (Lebeda et al., 2002). Prozatím byly testování na přítomnost toto typu rezistence podrobeny druhy *L. serriola* (locika kompasová), *L. saligna* (locika vrbová), *L. aculeata*, *L. indica* a hybrid *L. serriola* × *L. sativa*.

I přestože je mechanismus rasově-specifické rezistence velmi častým obranným mechanismem *Lactuca* spp., výzkum se v posledních letech spíše zaměřil na studium a využití polní rezistence. Důvodem je omezená trvanlivost rasově specifické rezistence založené na *Dm* genech resp. R-faktorech (Crute & Pink, 1996, Lebeda et al., 2008a).

3.8. Patosystém

Ekosystém je funkční soustava živých a neživých složek životního prostředí, jež jsou navzájem propojeny výměnou látek, tokem energie a předáváním informací, které se vzájemně ovlivňují a vyvíjejí v určitém prostoru a čase. Patosystém je pak dílčí systém ekosystému, který zahrnuje parazitické vztahy mezi organismy. Obvykle popisuje vztah jednoho druhu hostitele a jednoho druhu patogenu, v některých případech to ovšem mohou být vztahy mnohem komplikovanější (Gilbert, 2002; Robinson, 1996; Brown & Tellier, 2011).

Choroby způsobené rostlinnými patogeny, jsou zřejmě jedním z nejvýznamnějších činitelů přírodní selekce. Epidemiologie rostlinných patogenů se dosud z převážné většiny věnovala spíše patosystémům kulturním. I přes spektrum možné ochrany těchto kulturních společenstev se zdá být nejúčinnější používání směsi různých genotypů. Takovéto složení populací je běžné v přírodních společenstvech a nabízí nám slibné možnosti pro využití těchto principů při kontrole interakcí kulturních plodin a jejich patogenů. Proto se nyní moderní šlechtění a zemědělství neobejde bez studií těchto patosystémů a pochopení jejich fungování. A to i z důvodu využívání planých druhů příbuzných kulturním plodinám ve směru hledání nových genetických zdrojů rezistence (Lebeda, 1986; Gilbert, 2002; Garrett & Mundt, 1999; Laine et al., 2011).

V zásadě se přírodní a kulturní patosystém odlišují ve velikosti populací hostitele, hustotě a prostorové distribuci rostlin a v neposlední řadě na základě genetické variability populací. Tyto ekologické vlastnosti jsou prakticky nejdůležitější, výrazně ovlivňují nejen dynamiku a variabilitu patogenu, ale také strukturu, dynamiku a evoluci hostitele (Burdon, 1993).

3.8.1. Přírodní patosystém

Přírodní patosystém, označovaný také jako divoký a v cizojazyčné literatuře „wild plant pathosystem“, je velmi specifický. Funguje na několika základních principech, které jsou však ve společenstvech vytvořených člověkem porušeny.

Regulace tohoto patosystému se uskutečňuje spolupůsobením a komunikováním tří hlavních složek – hostitelské rostliny, patogenu a životního prostředí. Jejich vzájemný vztah je označován jako tzv. trojúhelník choroby. Předpokladem pro úspěšnou kolonizaci hostitele a následný vývoj choroby je zapotřebí, aby byl patogen dostatečně virulentní,

setkal se s náchylným hostitelem. Zároveň však musí být dostatečně příznivé okolní podmínky jako je teplota, vlhkost a další faktory působící na růst a vývoj patogenu (Francl, 2001; Mieslerová et al., 2013).

Oproti kulturnímu patosystému je přírodní patosystém autonomní, nepotřebuje žádnou dodatekovou energii a existuje bez zásahů člověka. Významná je jeho schopnost autoregulace a adaptivnost (Robinson, 1996). V přírodě jsou rostliny napadány patogeny běžně a podle některých studií jsou rostliny z takových populací spíše k patogenům náchylné než rezistentní. Avšak zřídka pozorujeme takový průběh choroby a šíření patogenu, jako je tomu třeba na poli nebo ve sklenících (Laine et al., 2011; Mieslerová et al., 2013). V reakcích na přítomnost či zvyšující se tlak patogenu a prostředí je přírodní patosystém velmi flexibilní. Dramatické epidemie, které často rostlinné patogeny vyvolávají v kultuře, v přírodě prakticky nepozorujeme. V přírodních společenstvech jsou totiž vztahy mezi hostitelem a patogenem vybalancované, což zaručuje stabilitu těchto populací (Robinson, 1996). Populace hostitele jsou formovány tlakem selekce, reagují na ni v různé míře a formě, přičemž je ale zajištěno přežívání obou zúčastněných – patogenu i hostitele. Existence patogenu je úzce spojena s existencí hostitele, tudíž by bylo zcela nevýhodné si svého hostitele zahubit. V případě, že se v populaci hostitele vyskytují jedinci s rezistentním genotypem, nedochází k ohrožení či samotnému zániku patogenu. Stejně je tomu i v případě hostitele. Dlouhá evoluční a ekologická kompetice zajistila, že přírodní patosystém je dynamický stabilní systém, v němž však patogen nenarušuje schopnost hostitele v tomto systému konkurovat ani přežít a vice versa (Robinson, 1996; Mieslerová et al., 2013).

Fungování přírodního patosystému se odvíjí od základních znaků tohoto systému, kterými jsou vysoká genetická diverzita hostitele, nižší hustota rostlin v populacích a vysoká heterogenita prostředí (Robinson, 1996; Mieslerová et al., 2013). Přirozené populace planých rostlin mohou mít různou velikost a hustotu jedinců, v zásadě jsou to ale výrazně menší skupiny rostlin ve srovnání s populacemi kulturních rostlin. Je známo, že na tom v jaké míře, rozsahu a rychlosti se patogen v populaci hostitele šíří, má mít velký vliv i samotná hustota populací hostitele (Burdon, 1993). Zpravidla nižší počet jedinců v přírodní populaci, jejich možná izolovanost a vyšší zastoupení odlišných genotypů, vývoj patogenů znesnadňuje. Proto bývá intenzita napadení jedinců v těchto společenstvech nižší či střední a nepozorujeme zde tak dramatický průběh choroby jako v kulturním patosystému. Svou roli zde ovšem hraje i působení environmentálních podmínek, neboť vývoj a růst patogenu je do jisté míry ovlivňován sezónními či ročními výkyvy

zejm. fyzikálních podmínek prostředí (Burdon, 1993; Petrželová & Lebeda, 2004a; Robinson, 1996).

Na velikost planých populací má vliv povaha stanoviště, množství dostupné plochy pro kolonizaci, obsah živin či vzdálenost možného zdroje diaspor. V krajině jsou populace od sebe různě vzdáleny a izolovány, což může bránit v přenosu a šíření patogenu na dalšího potenciálního hostitele. Jednotlivé populace mohou být odděleny fakticky i zdánlivě, kdy na první pohled nemusí být zřetelné spojení mezi lokálními populacemi. Ty však obvykle nejsou zcela izolované a samostatné, neboť v rámci metapopulace bývají navzájem propojeny a komunikují spolu prostřednictvím migrace a genového toku (Burdon, 1993).

Vývoj a expanze patogenu je významně ovlivněn také genetickou strukturou populace, která zároveň odráží variabilitu virulence patogenu. Široké spektrum genotypů, které je typické pro přírodní populace, brání patogenu v rychlejším šíření. Ten není schopen současně napadnout všechny hostitelské genotypy zastoupené v konkrétní populaci. Intenzita napadení nemusí být tedy jednotná a je rovněž podmíněna vnímavostí rostlinných genotypů ke genotypu patogenu. Jednotlivé rostlinné genotypy obvykle vykazují různý stupeň rezistence k určité populaci patogenu. Tato variabilita v rezistenci se projevuje jako mnohem účinnější obrana proti patogenům než snaha o absolutní rezistenci kultivarů zemědělských plodin (Lebeda et al., 2008b; Gordon & Leveau, 2010; Laine et al., 2011).

Dynamika patogenu vyplývá ze všech výše uvedených základních, avšak podstatných charakteristik přírodního patosystému, kterými se odlišuje od patosystému umělého. Patogen se na hostiteli vyživuje, snižuje jeho fitness, životnost a konkurenceschopnost. Svým způsobem také ovlivňuje skladbu rostlinných společenstev, dynamiku a evoluci svého hostitele. Tlak patogenu na společenstva však podporuje udržování diverzity druhů a genetické rozmanitosti populací. Dochází k uchování genů (alel), které jsou za dané situace méně výhodné, ale při změně podmínek se mohou stát výhodnými. Je tak zároveň ovlivněna i diverzita a distribuce rezistentních genotypů v patosystému (Kůdela, 1989a; Lebeda et al., 2008b; Mieslerová et al., 2013)

3.8.2. Kulturní patosystém

Kulturní neboli „crop patosystém“ je systém umělý, který vzniká působením člověka, a to výběrem rostlin s nejvýhodnějšími vlastnostmi a jejich následným šlechtěním. Prostřednictvím domestikace a umělé selekce se původně plané druhy výrazně mění. Změny se týkají zejména navýšení počtu semen, změny tvaru, velikosti a chuťových vlastností plodů, zvýšení fertility a klíčivosti, změny v architektuře rostlin, v dormanci, době kvetení aj. Ve srovnání s přírodou, která selektuje na genetickou variabilitu, člověk homogenizuje. Dochází ke snižování diverzity rostlin, ochuzování genetického poolu, ztrátě prospěšných adaptací a genů (Robinson, 1996).

Agroekosystém se od přírodního patosystému liší v několika důležitých aspektech, které zásadně ovlivňují jak stabilitu společenstva, tak i dynamiku a variabilitu patogenu. Vyznačuje se nízkou druhovou diverzitou, vysokou hustotou jedinců v populaci a velkou homogenitou. Z uvedených charakteristik vyplývá, že populační biologie patogenu musí být tedy nutně odlišná od patogenu vyskytujícího se na planých rostlinách, neboť se vyskytují ve společenstvech za odlišných podmínek (Burdon, 1993).

Kulturní plodiny jsou zpravidla pěstovány na velkých plochách, a to v mnohonásobně vyšších hustotách, než je tomu v přírodních populacích. Rozmístění rostlin je pravidelné a v přesně daných vzdálenostech oproti přirozeným seskupením rostlin v přírodě, kde rostliny rostou shlukovitě, vzácně náhodně. Běžně zaznamenaná vysoká intenzita napadení rostlin v těchto porostech demonstruje podstatný vliv prostorové struktury na ekologickou a evoluční dynamiku v systému hostitele a patogenu. Způsob rozmístění rostlin typický pro tyto společenstva, stejně jako vzdálenost a hustota hostitelských rostlin spolupůsobí a výrazně usnadňují přenos patogenů z infikovaných na neinfikované rostliny v populaci hostitelských rostlin (Burdon, 1993; Drenth, 2004).

Ačkoliv je známo, že invazi patogenu snižuje pěstování plodin ve směsích různých kultivarů stejně jako střídání kultivarů v řádcích na pěstované ploše či vysazování mozaiky kultivarů, převážná většina kulturních porostů je složena pouze z jednoho druhu a genotypu rostliny (Burdon, 1993; Garrett & Mundt, 1999; Drenth, 2004). Právě snížená vnitrodruhová variabilita rostlin, pěstování geneticky velmi příbuzných kultivarů a preferování pouze některých genotypů rezistence, stojí za většinou problémů v zemědělských porostech. Homogenní prostředí a genetická jednotvárnost podporuje vyšší hostitelskou specializaci patogenů vyživujících se na šlechtěním pozměněných kulturních plodinách. Životní cyklus hostitele je synchronizován s patogenem, a tak je silněji podpořena adaptace populace patogenu na určitý hostitelský genotyp. Rezistence

může být snadno překonána a v případě rozsáhlých porostů stejného genetického složení, pak způsobit nevratné ztráty na výnosu. Rozsáhlé monokultury, které v přírodě obvykle nepozorujeme, jsou mnohem méně stabilní a na výskyt patogenu reagují inflexibilně. Je tak výrazně podpořen výskyt a šíření patogenů. Běžně dochází k jejich přemnožení, přičemž uniformní porosty jsou ohrožovány a ničeny silnými epidemiemi (Burdon, 1993; Drenth, 2004; Robinson, 1996; Lebeda et al., 2008; Brown & Tellier, 2011). Genetické složení těchto populací rovněž podporuje nárůst virulentních populací patogenu. Zpravidla jsou ale populace patogenu mnohem méně variabilní než populace patogenu v přírodním patosystému (Robinson, 1996; Mieslerová et al., 2013).

Kulturní porosty se od přírodních společenstev odlišují v podstatných vlastnostech, které byly pospány již výše. Jeden znak je však pro tyto společenstva zcela zásadní, a to vliv člověka. Pro tento patosystém je typický tzv. čtyřúhelník choroby jinak nazývaný také „boom and bust cycle“. Ke třem základním složkám – hostitel, patogen, prostředí – zde přibývá ještě člověk, který se také podílí na průběhu choroby v těchto patosystémech. Snaha člověka o trvalou rezistenci plodin, bohužel v těchto genotypově jednotvárných porostech není možná, neboť interakce hostitele a patogenu v mnoha případech fungují na principu teorie gen-proti-genu. I přes počáteční potlačení virulence patogenu zavedením nových genů rezistence do zemědělským plodin dochází často k situaci, kdy se patogen na tento specifický genotyp adaptuje. Virulence patogenu narůstá za opětovného snížení účinnosti nových genů rezistence (McDonald, 2002; Brown & Tellier, 2011; Mieslerová et al., 2013). Změny ve virulenci patogenu výrazně odráží změny ve struktuře hostitelské populace, zde konkrétně na základě zavádění nových kultivarů s novými kombinacemi genů rezistence (Burdon & Thrall, 2008).

Vzhledem k nesamostatnosti, nevyváženosti, neschopnosti obnovy a autoregulace je tento patosystém pod naprostým vlivem člověka. Zmíněna společenstva jsou jím zásadně proměňována stejně jako dynamika jejich patogenů. Vnější zásahem nebo patogenem, je možné umělá společenstva výrazně narušit, neboť jsou nestabilní. Spousta faktorů, které podporují stabilitu a vyváženost interakcí hostitele a patogenu, v těchto společenstvech nefungují (Brown & Tellier, 2011). Samotná stabilita je rovněž svázána s variabilitou společenstev, která je zde však nízká. Vysoce produktivní porosty kulturních plodin bývají složeny ze stejných odrůd či kultivarů s podobným genetickým základem a projevují se tedy malou různorodostí.

Pro tato společenstva je typická nutnost se o tyto porosty starat a velkou měrou přispívat k jejich udržování. Což je spojeno s dodatkovou energií ve formě orby, závlahy,

hnojení a pesticidů. Snahou šlechtitelů i zemědělců je samozřejmě produkce plodin v co nejvyšší kvalitě a kvantitě, při co nejmenším možném nákladu. Kromě snižování nákladů je také cílem zvyšování odolnosti plodin k proměnlivému prostředí a vůči invazi patogenů. Nestabilita a nevyváženost však způsobuje, že některé plodiny bez použití chemické ochrany výrazně trpí účinky patogenu, mají malý výnos či je vůbec bez ošetřování pesticidy nejde pěstovat. Používání těchto ochranných prostředků představuje formu selekčního tlaku, který se v přirozeném patosystému vůbec nevyskytuje. Neexistuje ovšem jednotná odpověď, jak na tento nepřirozený selekční tlak rostliny a patogen reagují. Dosud zjištěným negativním hlediskem jak pro šlechtitele, tak zemědělce je fakt, že patogen je schopen tuto chemickou obranu překonávat, po určité době se na ni přizpůsobit a stát se i invazivnějším (Drenth, 2004; Burdon & Thrall, 2008; Robinson, 1996).

4. MATERIÁL A METODY

V rámci diplomové práce byl prakticky testován pouze soubor jedinců *L. serriola* z Velké Británie. Experimenty s českým souborem jedinců *L. serriola* byly zrealizovány v rámci bakalářské práce v roce 2013 (Křenová, 2013), ve které jsou rovněž uvedeny podrobnější charakteristiky použitých izolátů *B. lactucae*.

4.1. Přehled použitého rostlinného materiálu

K experimentálnímu studiu rezistence *Lactuca serriola* vůči izolátům *B. lactucae* z planě rostoucích rostlin lociky kompasové (*L. serriola*) byly vybrán soubor českých a britských populací *L. serriola*. Tento rostlinný materiál byl získán v rámci sběrů v roce 2001 pod záštitou evropského projektu „Gene-Mine“. Soubor *L. serriola* z Velké Británie představoval 141 jedinců z 10 subpopulací (UK03-UK13). Český soubor 250 jedinců *L. serriola* pocházel ze 16 subpopulací (CZ01-CZ16) rostoucích v rámci 15 krajů České republiky. Přehled lokalit sběru nážek je uveden v Tabulkách 1, 2 a 3. Osivo je uchováno ve sbírce semen Fytopatologické laboratoře Katedry botaniky PřF UP v Olomouci.

Tabulka 1. Charakteristika lokalit sběru nážek *Lactuca serriola* v České republice
(Lebeda et al., 2007)

Kraj	Okres	Počet navštívených lokalit
Jihomoravský	Brno-venkov (BI)	2
Královeshradecký	Jičín (JC)	1
	Rychnov nad Kněžnou (RK)	1
	Trutnov (TU)	1
Olomoucký	Olomouc (OC)	1
	Přerov (PR)	1
	Šumperk (SU)	1
Pardubický	Svitavy (SY)	2
	Ústí nad Orlicí (UO)	1
Středočeský	Kolín (KO)	1
	Mělník (ME)	1
	Nymburk (NB)	1
Ústecký	Litoměřice (LT)	1
Zlínský	Uherské Hradiště (UH)	1

Tabulka 2. Charakteristika lokalit sběru nažek *Lactuca serriola* v roce 2001 (Lebeda et al., 2007)

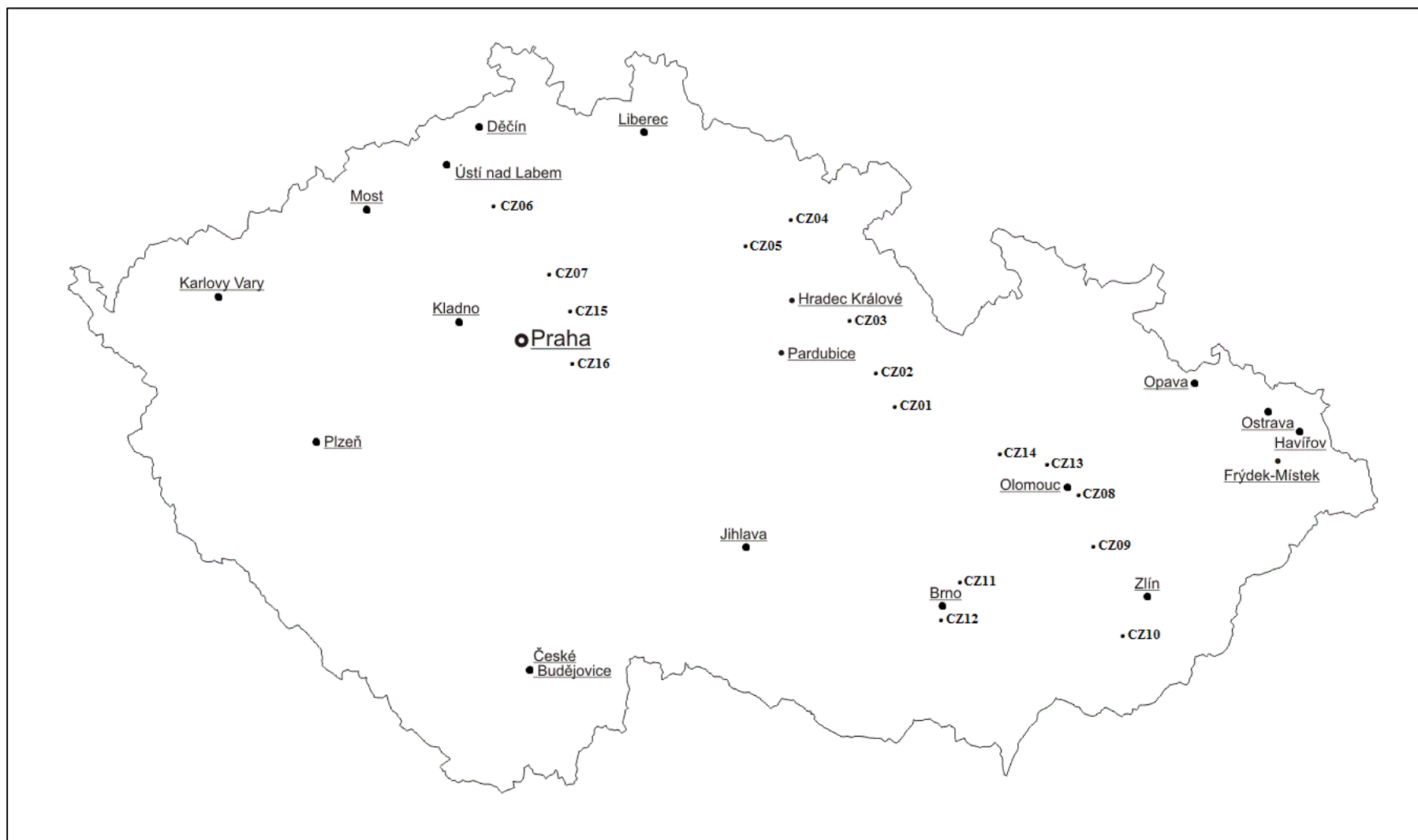
Číslo populace	Lokalita	Popis lokality	Datum sběru
CZ01	za výjezdem z Litomyšle (SY)	okraj silnice	13. 8. 2001
CZ02	Vračovice (UO)	rumiště	13. 8. 2001
CZ03	Křivice (RK)	hromada suti u staveniště domu	13. 8. 2001
CZ04	Dvůr Králové nad Labem (TU)	hromada suti u staveniště domu	13. 8. 2001
CZ05	Holovousy (JC)	okraj pole	13. 8. 2001
CZ06	Soběnice (LT)	okraj pole	13. 8. 2001
CZ07	Ovčáry (ME)	okraj pole	14. 8. 2001
CZ08	Olomouc - Holice (OC)	okraj silnice	16. 8. 2001
CZ09	Kojetín (PR)	navážka u silnice	16. 8. 2001
CZ10	Topolná (UH)	okraj pole	16. 8. 2001
CZ11	Ochoz u Brna (BI)	bývalá skládka stavebního materiálu	17. 8. 2001
CZ12	Želešice (BI)	zpuštělé pole	17. 8. 2001
CZ13	Újezd (SU)	břeh potoka - vlhký příkop	22. 8. 2001
CZ14	Moravská Třebová (SY)	u benzínové pumpy	22. 8. 2001
CZ15	Přerov nad Labem (NB)	příkop u neobdělávaného pole	29. 8. 2001
CZ16	Kostelec nad Černými lesy (KO)	okraj pole a pole	29. 8. 2001

Tabulka 3. Charakteristika lokalit sběru nažek *Lactuca serriola* ve Velké Británii

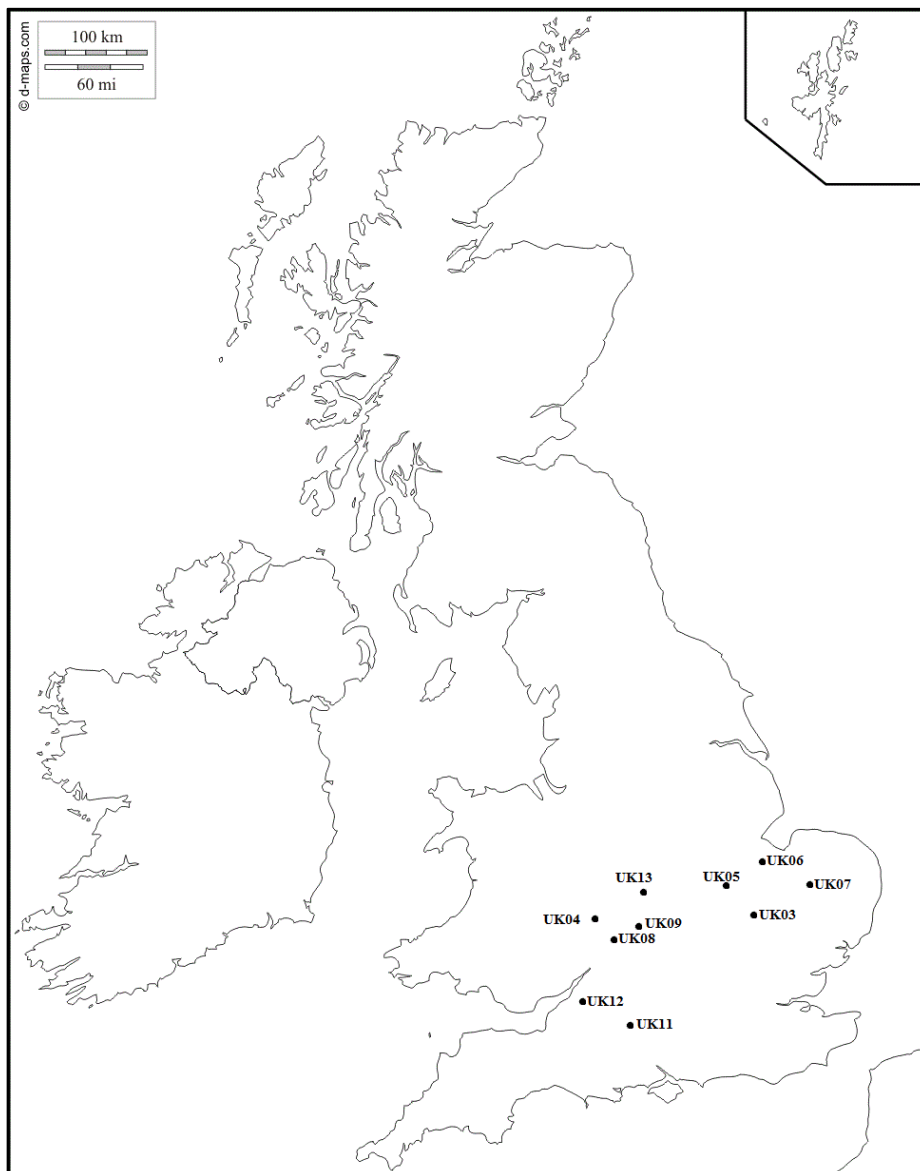
(Lebeda et al., 2007)

Číslo populace	Lokalita	Popis lokality	Datum sběru
UK03	Chapel Farm, Cardington	okraje polí a cest	23.8.2001
UK04	Blackford Mill Farm, Henley in Arden	okraje polí a okolí hospodářských budov	26.8.2001
UK05	A605 near turnings to Elton Hall and Wigsthorpe	travnaté pásy a silniční příkop	28.8.2001
UK06	Panks Farm (Mr Cundell), Bedford Level		28.8.2001
UK07	Fincham's Farm (Bill Natrass), Sixteen Foot Bank B1098, Stonea, March	okraje polí a okolí hospodářských budov	28.8.2001
UK08	Chesterton	opuštěné pole	30.8.2001
UK09	Southam	opuštěné staveniště	1.9.2001
UK11	Newton Park, Bath BA2 9BN	opuštěná zahrada - ruderální stanoviště	5.9.2001
UK12	Bristol	ruderální okraj asfaltové cesty	9.9.2001
UK13	Sileby	ruderální okraj skládky	-

Vysvětlivky: - = stanoviště blíže nespecifikováno



Obrázek 1. Lokality sběru nažek *Lactuca serriola* v České republice v průběhu roku 2001 (zdroj: Lebeda et al., 2007)



Obrázek 2. Lokality sběru nažek *Lactuca serriola* ve Velké Británii v průběhu roku 2001 (zdroj: Lebeda et al., 2007)

4.2. Přehled použitých izolátů

Pro pokusy bylo vybráno celkem 5 izolátů *Bremia lactucae* z planě rostoucích a přirozeně napadených jedinců *Lactuca serriola*, které byly získány z populací na území České republiky v letech 1998, 2001, 2003 a 2007. Izoláty byly udržovány a uloženy ve sbírce mikroorganismů na Katedře botaniky PřF Univerzity Palackého v Olomouci. Seznam izolátů a jejich popis je uveden v Tabulce 4.

Tabulka 4. Přehled izolátů *Bremia lactucae* použitých k testování

Číslo izolátu <i>B. lactucae</i>	Lokalita	Popis lokality	Datum sběru
33/98	Nový Dvůr – Grygov (OC)	u silnice	6. 9. 1998
70/01	1,5 km před vjezdem do obce Mikulov po silnici č. 414 od obce Březí (BV)	okraj pole	13. 8. 2001
16/1/03	Dražice (MB)	u silnice	18. 8. 2003
19/1/07	Smržice (PV)	příkop	18. 7. 2007
61/1/07	Kvasice (KM)	-	21. 8. 2007

Vysvětlivky: - = stanoviště blíže nespecifikováno

4.3. Příprava a množení izolátů *B. lactucae*

Před samotným testováním rezistence českých populací *L. serriola* bylo hlavním úkolem namnožit vybrané izoláty *B. lactucae*. Pro tyto účely byly používány semena univerzálně náchylného genotypu *L. serriola* (LSE/57/17).

Nažky *L. serriola* (LSE/57/17) byly vysévány do průhledných plastových misek o průměru 9 cm, jež byly vyloženy 3 vrstvami buničité vaty a jednou vrstvou filtračního papíru. Před samotným výsevem bylo třeba dostatečně zvlhčit tyto vrstvy destilovanou vodou pro dobré naklíčení osiva a udržení dostatečné vzdušné vlhkosti v misce pro růst rostlin. Tímto způsobem provedený výsev byl kultivován v klimatizované komoře 5–6 dní při teplotách 10–15° C a 12-hodinové fotoperiodě. Po dosažení stádia plně rozvinutých děložních lístků, bylo provedeno odstranění osemení z lístků a filtračního papíru pomocí sterilní laboratorní pinzety. Důvodem je zajištění dobrého uchycení inokula na listech a rovněž zamezení vzniku infekce z rostlinných zbytků.

Takto nachystané semenáčky byly inokulovány příslušným izolátem. Kultivace misek probíhala v klimatizované místnosti opět při teplotě 10–15° C a 12hodinové fotoperiodě, přičemž 24 hodin těsně po inokulaci byly misky překryty černou neprůhlednou fólií. Průběžně byly prováděny kontroly sporulace a po uplynutí 9–10 dnů od inokulace (ve výjimečných případech u některých izolátů po 8 dnech), byly izoláty namoženy a připraveny k inokulaci souboru.

4.4. Příprava rostlin pro pokusy

Pro pěstování pokusných rostlin byly použity neprůhledné plastové truhlíky o rozměrech 34 × 27 × 4,5 cm, které byly překryty sklem z důvodu udržování dostatečně vysoké vzdušné vlhkosti. Dno truhlíků bylo vyloženo 3 vrstvami buničité vaty a 1 vrstvou filtračního papíru. Semena *L. serriola* byla vysévána do řádků na vlhký filtrační papír v počtu cca 30 semen od všech genotypů. Každý truhlík byl rozdělen na 13 řádků ve dvou sloupcích, délka sloupce činila 11 cm a vzdálenost mezi jednotlivými řádky byla 2 cm. Výsevy v truhlících byly udržovány v kultivované místnosti při teplotách 10–15°C a 12hodinové fotoperiodě. Klíčení nažek souboru *L. serriola* z České republiky trvalo v rozmezí 5–7 dní, v případě diferenciačního souboru 5–6 dní. Semenáčky ve stádiu prvních děložních lístků byly zbaveny osemenění a připraveny tak na inokulaci izoláty *B. lactucae*.

4.5. Příprava inokula a inokulace

Před samotným testováním rezistence českých populací *L. serriola* bylo hlavním úkolem namnožit vybrané izoláty *B. lactucae*. Pro tyto účely byly používány semena univerzálně náchylného genotypu *L. serriola* (LSE/57/17). Nažky *L. serriola* (LSE/57/17) byly vysévány do průhledných plastových misek o průměru 9 cm, jež byly vyloženy 3 vrstvami buničité vaty a jednou vrstvou filtračního papíru. Před samotným výsevem bylo třeba dostatečně zvlhčit tyto vrstvy destilovanou vodou pro dobré naklíčení osiva a udržení dostatečné vzdušné vlhkosti v misce pro růst rostlin. Tímto způsobem provedený výsev byl kultivován v klimatizované komoře 5–6 dní při teplotách 10–15° C a 12hodinové fotoperiodě. Po dosažení stádia plně rozvinutých děložních lístků, bylo provedeno odstranění osemenění z lístků a filtračního papíru pomocí sterilní laboratorní pinzety.

Důvodem je zajištění dobrého uchycení inokula na listech a rovněž zamezení vzniku infekce z rostlinných zbytků.

Takto nachyštěné semenáčky byly inokulovány příslušným izolátem. Kultivace misek probíhala v klimatizované místnosti opět při teplotě 10–15° C a 12hodinové fotoperiodě, přičemž 24 hodin těsně po inokulaci byly misky překryty černou neprůhlednou fólií. Průběžně byly prováděny kontroly sporulace a po uplynutí 9–10 dnů od inokulace (ve výjimečných případech u některých izolátů po 8 dnech), byly izoláty namoženy a připraveny k inokulaci souboru.

4.6. Metody hodnocení a stanovení výsledků

Hodnocení reakcí diferenciačního setu genotypů *Lactuca* spp. a souboru 250 jedinců *Lactuca serriola* s izoláty *Bremia lactucae* bylo prováděno zpravidla 5× v dvoudenních intervalech 6.–14. den po inokulaci. Za nejdůležitější byl však považován 14. den hodnocení. V případě velmi náchylné reakce rostlin se sporulace objevovala už 6. či 7. den po inokulaci. Za rezistentní byly označeny genotypy, které poslední den vykazovaly nulovou či značně omezenou sporulaci. V případě heterogenní reakce se v testovaném souboru objevovaly rostliny zcela náchylné i rezistentní. U některých genotypů byla stanovena rovněž neúplná rezistence v důsledku velmi nízkého stupně sporulace, což bylo obvykle doprovázeno žloutnutím a nekrotizací pletiva děložních lístků.

4.1.1. Kvantitativní hodnocení intenzity sporulace

Základem kvantitativního hodnocení je stanovení intenzity napadení semenáčků *L. serriola* izoláty *B.lactucae* podle následující stupnice sporulace na děložních lístcích (Lebeda & Petrželová, 2010):

0 = konidiofory nejsou na listech patrné

1 = sporadický výskyt konidioforů

2 = méně než 50 % povrchu listu je pokryto konidiofory

3 = více než 50 % povrchu listu je pokryto konidiofory

V dalším kroku se intenzita sporulace (stupeň infekce) vyjadřuje jako procento maximální možné sporulace. Výsledná hodnota se počítá podle Towsenda a Heubergera (1943):

$$P = \frac{\sum(n.v).100}{x.N}$$

kde: P = celkový stupeň napadení

n = počet rostlin v každé kategorii napadení

v = stupeň napadení

x = rozsah stupnice napadení

N = celkový počet hodnocených rostlin

4.1.2. Kvalitativní hodnocení intenzity sporulace

Intenzita sporulace semenáčků, vyjádřená dle stupnice 0– 3, je dále posouzena z hlediska kvalitativního hodnocení. Používá se následující kategorizace (Lebeda & Petrželová, 2010):

- = rezistence, všechny rostliny hodnoceny stupněm 0, na semenáčcích není patrná sporulace
- + = náchylnost, většina rostlin hodnocena stupněm 2 a 3, procentuálně vyjádřeno na 80–100%, na semenáčcích je viditelná sporulace
- (-) = neúplná rezistence, většina rostlin hodnocena stupněm 0 nebo 1, hodně slabá či omezená sporulace často doprovázena makroskopicky viditelnou hypersenzitivní reakcí nebo žloutnutím pletiva
- (+) = heterogenní reakce, sporulace rozložená rovnoměrně mezi všemi stupni či půl na půl, v testovaném souboru jsou rostliny zcela náchylné i rezistentní

4.1.3. Determinace faktorů virulence a frekvence jejich zastoupení

Genetická variabilita použitých izolátů *B. lactucae* byla postihnutá na základě testu na přítomnost 33 faktorů virulence stanovených v diferenciacním souboru genotypů *Lactuca* spp. Prostřednictvím frekvence faktorů virulence (v-faktorů) byla vyjádřena přítomnost zaznamenaných v-faktorů v souboru izolátů *B. lactucae* dle uvedené rovnice (Lebeda, 1982):

$$F_a = \frac{a}{N_a}, \dots, F_n = \frac{j}{N_j},$$

kde: F_a = relativní frekvence faktoru a,

a = celkový počet resp. přítomnost v-faktoru a,

N_a = celkový počet fenotypů virulence resp. izolátů, u nichž byla provedena determinace v-faktoru a.

4.1.4. Fenotypy virulence

Izoláty *B. lactucae* byly charakterizovány fenotypy virulence na základě zjištěné přítomnosti jednotlivých virulentních faktorů (Lebeda, 1982).

5. VÝSLEDKY

5.1. Testování rezistence českých a britských populací *L. serriola*

Rezistence k 5 izolátům *Bremia lactucae*, původem z přírodních populací *Lactuca serriola*, byla studována u souborů 250 jedinců *L. serriola* pocházejících z 16 českých subpopulací a souboru 141 jedinců *L. serriola* z 10 britských subpopulací. Materiál byl získán v roce 2001 v rámci evropského projektu „Gene-Mine“ (Lebeda et al., 2007). Podrobnější charakteristika testovaného rostlinného materiálu je uvedena v kapitole 4 (Tabulka 1, 2 a 3), včetně přehledu a popisu jednotlivých izolátů patogenu (Tabulka 4).

Do výsledků nebyly zahrnuty reakce jedince čísla 9 z populace CZ11 vzhledem ke špatné klíčivosti semen. Při testování bylo rovněž vyřazeno několik genotypů z důvodu nedostatku jejich osiva, a to jedinci 10/CZ01, 11/CZ01, 16/CZ02, 10/CZ05, 5/CZ09, 5/UK4, 4/UK6, 12/UK9, 14/UK11 a 7/UK12.

Každé testování rezistence jednotlivých genotypů českých a britských souborů bylo z kapacitních a časových důvodů provedeno pouze jedenkrát. Jako kontrola správnosti inokulace a sporulace *B. lactucae* byl vždy použit univerzálně náchylný genotyp *L. serriola* LSE/57/15. Pro konečné vyhodnocení pokusů byly použity data pouze z posledního dne hodnocení (14. den po inokulaci), kdy sporulace *B. lactucae* dosahuje zpravidla svého maxima. V případě intenzity napadení nepřesahující 30 % byla reakce jedinců *L. serriola* označena jako rezistentní (Lebeda a Petrželová, 2010). Označení náchylné reakce bylo přiděleno všem reakcím s hodnotou napadení nad tuto hranici. Tento metodický přístup byl použit pro kvalitativní hodnocení reakcí.

Výsledky kvalitativního hodnocení reakcí CZ a UK subpopulací i jedinců *L. serriola* s izoláty *B. lactucae* jsou shrnuty v Tabulkách 5.1–5.16 a 6.1–6.10 v příloze.

5.2. Hodnocení rezistence českých a britských subpopulací *L. serriola*

Již při semikvantitativním hodnocení intenzity sporulace *B. lactucae* na *L. serriola* bylo zřejmé, že se v odezvách na použité izoláty český a britský soubor navzájem liší. I přes tento fakt je oproti očekávání soubor *L. serriola* z Velké Británie značně náchylnější oproti předchozím studiím s jinými izoláty *B. lactucae*. Z předložených souhrnných výsledků (Tabulka 6, 7 a 8; Graf 1 a 2) je zjevná variabilita v rezistenci jedinců *L. serriola* jak na úrovni populací, tak i na úrovni jedinců.

V CZ i UK souborech *L. serriola* byl zjištěn vysoký stupeň náchylnosti všech studovaných subpopulací k použitým izolátům *B. lactucae*. Náchylnost českých subpopulací se pohybovala od 65 do 100 %. Kompletně vnímavý fenotyp vůči všem izolátům vykazovaly 5 subpopulací (CZ01, CZ02, CZ03, CZ06, CZ08) z celkového počtu 16 subpopulací. V těchto případech se hodnoty vnímavých reakcí rovnaly 100 % (viz Tabulka 7). V britského souboru nebyla žádná ze subpopulací zcela náchylná vůči všem izolátům, procento náchylnosti jednotlivých subpopulací dosahovalo 64–91%. Nejvyšší počet vnímavých reakcí (91 %) vykazovala subpopulace UK12 (viz Tabulka 8).

Tabulka 6. Celkový přehled zastoupení jednotlivých reakcí v subpopulacích *L. serriola* pocházejících z České republiky a Velké Británie

Populace (n=celkový počet populací)	Interakce (procenta/absolutní hodnoty)	
	náchylné	rezistentní
CZ (n=16)	94 (1167)	6 (78)
UK (n=10)	76 (533)	24 (172)

Tabulka 7. Zastoupení jednotlivých reakcí v českých subpopulacích *L. serriola* vůči izolátům *B. lactucae*

Číslo populace	Celkový počet interakcí v populaci	Poměr interakcí (procenta/absolutní hodnoty)	
		náchylných	rezistentních
CZ01	70	100/70	0/0
CZ02	75	100/75	0/0
CZ03	80	100/80	0/0
CZ04	80	99/79	1/1
CZ05	75	87/65	13/10
CZ06	80	100/80	0/0
CZ07	80	96/77	4/3
CZ08	80	100/80	0/0
CZ09	75	93/70	7/5
CZ10	80	95/76	5/4
CZ11	75	99/75	1/1
CZ12	75	99/74	1/1
CZ13	80	96/77	4/3
CZ14	80	76/61	24/19
CZ15	80	65/52	35/28
CZ16	80	96/77	4/3

Tabulka 8. Zastoupení jednotlivých reakcí v britských subpopulacích *L. serriola* vůči izolátům *B. lactucae*

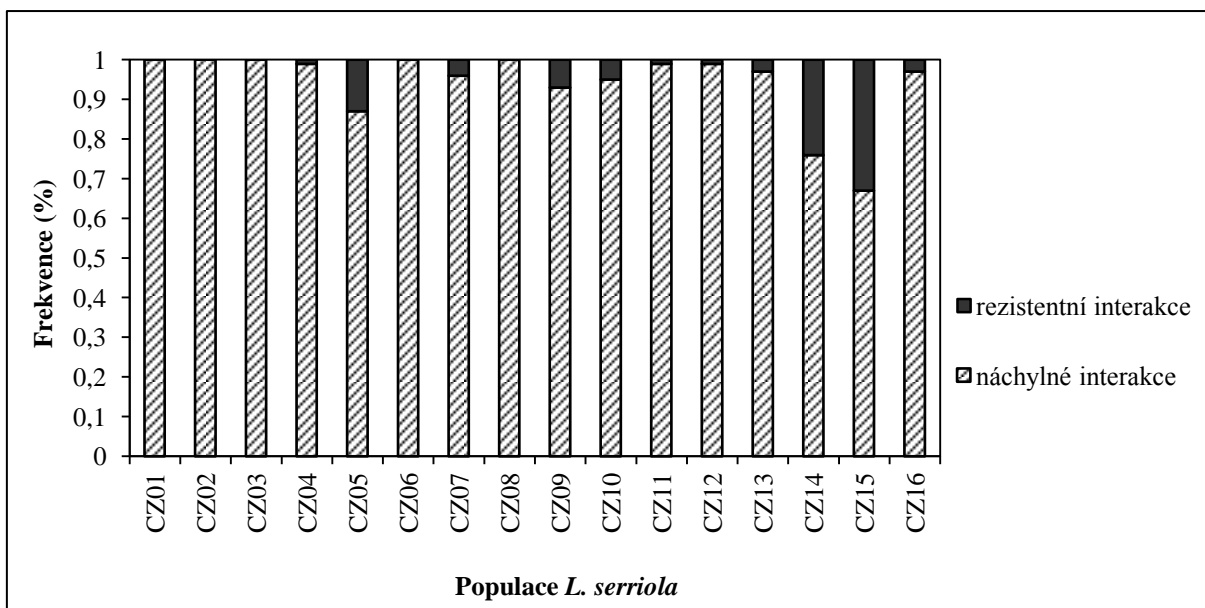
Číslo populace	Celkový počet interakcí v populaci	Poměr interakcí (procenta/absolutní hodnoty)	
		náchylných	rezistentních
UK03	80	69/55	31/25
UK04	70	69/48	31/22
UK05	80	71/57	29/23
UK06	75	85/64	15/11
UK07	80	64/51	36/29
UK08	80	78/62	22/18
UK09	70	83/58	17/12
UK11	75	73/55	27/20
UK12	75	91/68	9/7
UK13	20	75/15	25/5

U studovaných souborů *L. serriola* byla rovněž zjištěna absence kompletně rezistentních subpopulací. Jak dokládá Graf 1 a Graf 2 rezistence českého i britského souboru byla velmi nízká. Při důkladnějším porovnání zmíněných grafů je však patrné, že UK subpopulace se projevovaly větším počtem rezistentních interakcí než CZ subpopulace. Nejvíce reakcí rezistence vykazovala subpopulace CZ15 (ve 35 % zaznamenaných reakcí) a subpopulace UK07 (ve 36 % zaznamenaných reakcí). Ve zbývajících subpopulacích českého i britského souboru *L. serriola* se případy odolných interakcí rostlin pohybovaly v nízkých hodnotách.

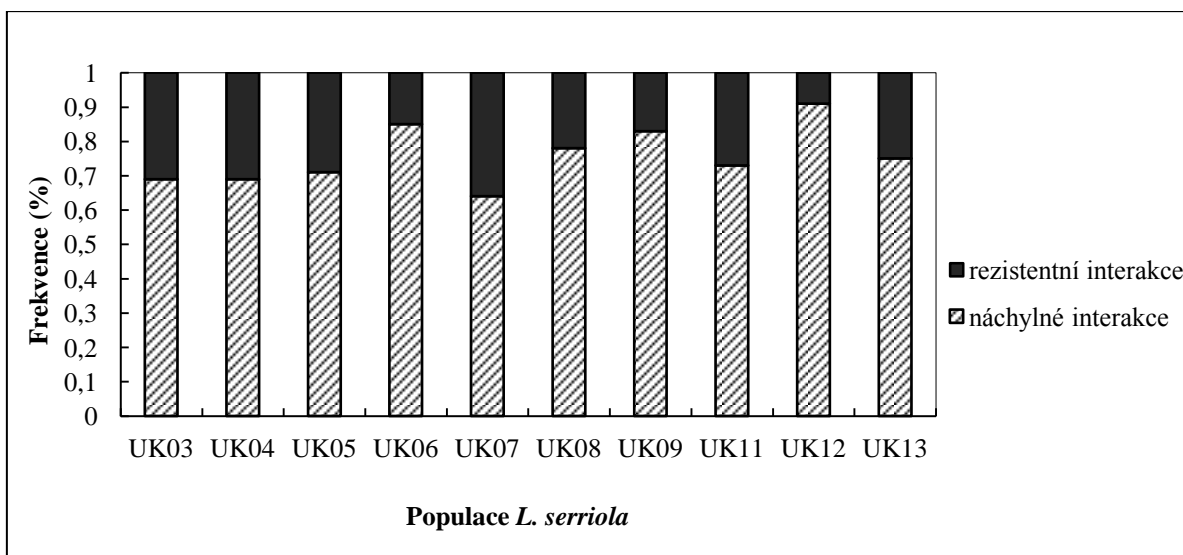
V reakcích na jednotlivé izoláty *B. lactucae* byli jedinci *L. serriola* z obou evropských souborů spíše méně variabilní. U rostlin převažovala citlivost k izolátům, přičemž kompletní vnímavost vykazovalo cca 50 % jedinců z CZ populace (viz Tabulka 7). Tato skutečnost byla u UK populace zjištěna u 23 rostlin, což činí 16% z celkového počtu jedinců britského souboru (Tabulka 8).

Navzdory nepatrnému stupni odolnosti CZ a UK jedinců, lze pozorovat odlišnosti v rezistenci k jednotlivým izolátům *B. lactucae*. Předložený Graf 2 dokládá vyšší rozmanitost v odezvách britských než u českých subpopulací. CZ a UK subpopulace se jevily jako vnímavé ke všem použitým izolátům. Tomuto zjištění se vymykaly pouze UK subpopulace, u nichž se projevilo větší množství rezistentních reakcí k izolátu 70/01. Nicméně genotyp, který by byl rezistentní současně ke všem 5 izolátům nebyl zjištěn v CZ ani v UK subpopulacích. Obvykle jedinci vykazovali odolnost k 1–4 izolátům současně. Z těchto výsledků je tedy zřejmé, že pokud se nejednalo o úplnou náchylnost, tak jedinci studovaných rostlin vykazovali rasově-specifickou rezistenci.

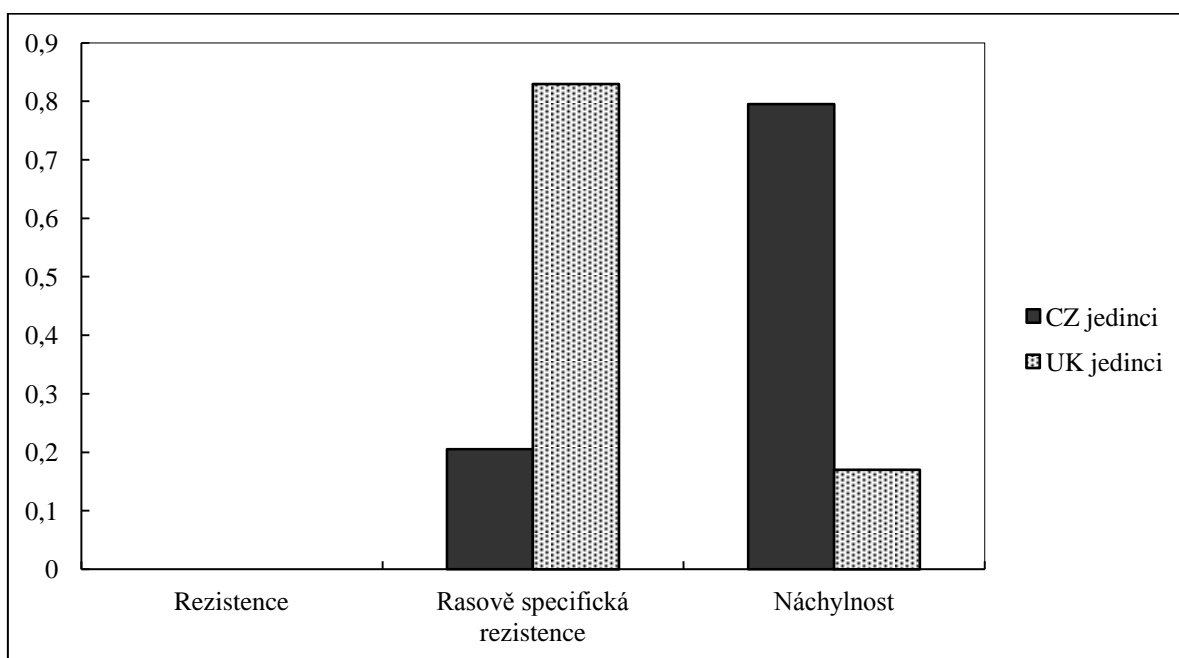
Graf 1. Zastoupení (frekvence) rezistentních a náchylných reakcí v českých populacích *L. serriola* po inokulaci izoláty *B. lactucae*



Graf 2. Zastoupení (frekvence) rezistentních a náchylných reakcí v britských populacích *L. serriola* po inokulaci izoláty *B. lactucae*



Graf 3. Zastoupení interakcí jedinců *L. serriola* v českém a britském souboru



Graf 3 znázorňuje procentuální zastoupení rezistentních, náchylných a rasově - specifických interakcí jedinců *L. serriola* v CZ a UK souboru. Detailnější hodnoty reakcí jedinců *L. serriola* jsou uvedeny v Tabulce 9. Z předložených výsledků je patrné, že v rámci jedinců českého souboru převládá náchylnost k testovaným izolátům. Naopak u britských jedinců lze pozorovat významnou převahu rasově-specifických reakcí v interakcích s *B. lactucae*.

Tabulka 9. Celkový přehled zastoupení reakcí jedinců *L. serriola* v českém a britském souboru

Populace	Počty jedinců se zaznamenanými reakcemi		
	Rezistence	Náchylnost	Rasová specifická
CZ (n=249)	0	198	51
UK (n=141)	0	24	117

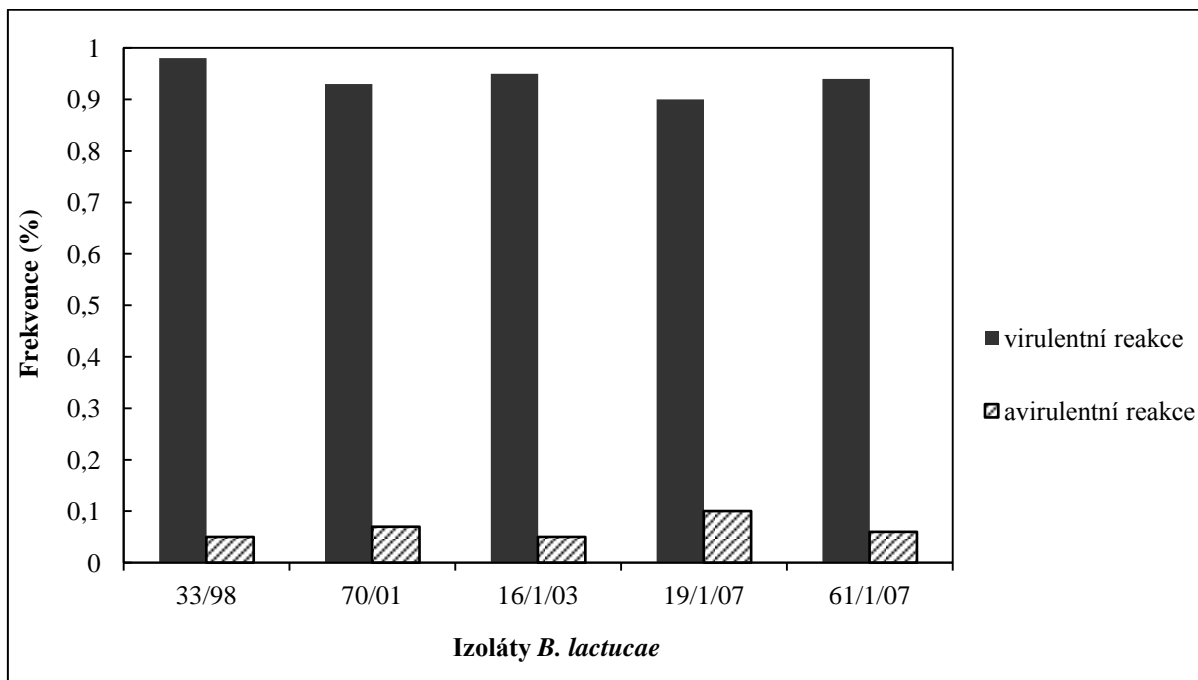
5.3. Variabilita virulence izolátů *B. lactucae* při jejich interakci s českým a britským souborem *L. serriola*

Projevy rozdílů virulence či avirulence jednotlivých izolátů na českém a britském souboru *L. serriola* jsou znázorněny v Grafu 4 a Grafu 5. Jak vyplývá z prezentovaných grafů, tak všechny izoláty se na studovaných souborech (českém a britském) projevují vysokou virulencí. Výjimkou byl pouze izolát 70/01 při reakcích s UK souborem. V tomto případě k tomuto izolátu projevilo náchylnou reakci pouze 19 % britských jedinců *L. serriola* (viz Tabulka 10). Procento zaznamenaných virulentních reakcí v CZ populaci *L. serriola* se pohybovalo v rozmezí 90-98 %. Nejnižší počet, a to 5 odolných reakcí, byl zjištěn v případě interakce českých jedinců *L. serriola* s izolátem 33/98.

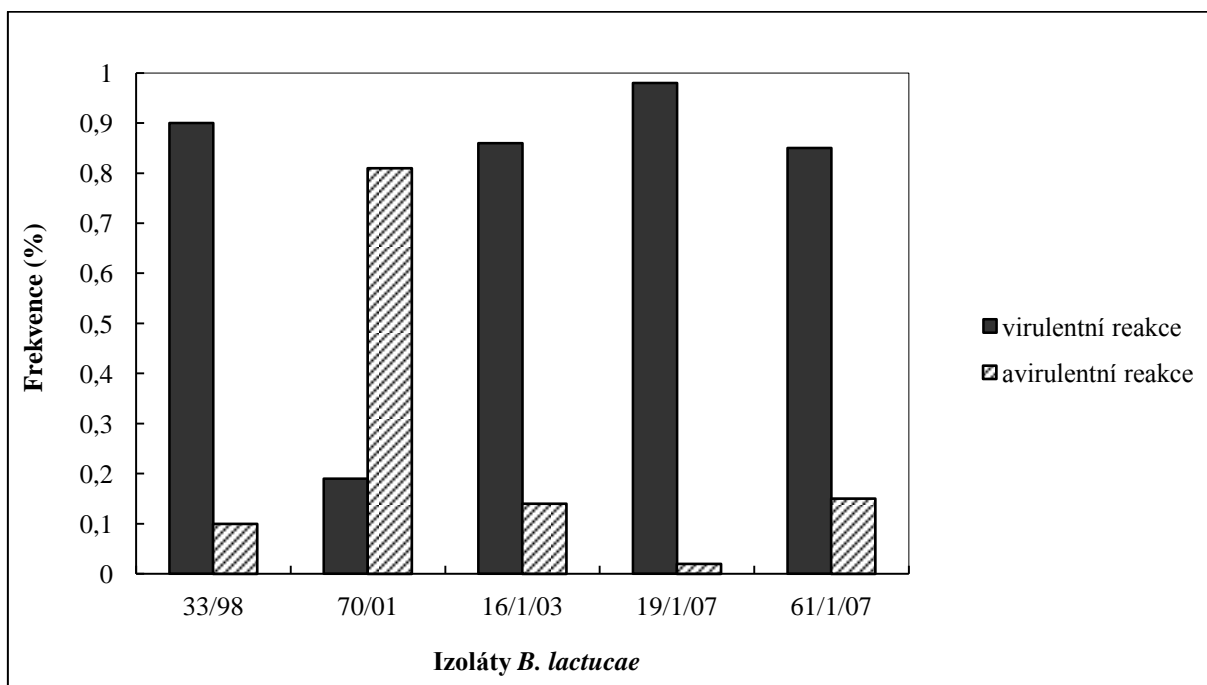
Tabulka 10. Zastoupení virulentních a avirulentních reakcí *B. lactucae* v subpopulacích *L. serriola*

Izolát <i>B. lactucae</i>	Reakce izolátu <i>B. lactucae</i> s jedinci <i>L. serriola</i>	
	virulentní/avirulentní	
	CZ (n=249)	UK (n=141)
33/98	244/5	127/14
70/01	232/17	27/114
16/1/03	236/13	121/20
19/1/07	225/24	138/24
61/1/07	235/14	120/21

Graf 4. Odlišnost reakcí izolátů *B. lactucae* v českých subpopulacích *L. serriola*



Graf 5. Odlišnost reakcí izolátů *B. lactucae* v britských subpopulacích *L. serriola*



5.4. Fenotypy rezistence

Na základě unikátní kombinace reakcí jedinců *L. serriola* k použitým izolátům *B. lactucae* byly stanoveny fenotypy rezistence (R-fenotypy). U populace *L. serriola* pocházející z území České republiky bylo identifikováno celkem 16 fenotypů rezistence. V případě britské populace byl tento počet nižší, a to 12 R-fenotypů. Převážná většina fenotypů rezistence CZ subpopulací se shodovala s fenotypy, kterými se projevovaly i UK subpopulace. Celkem bylo tedy v souboru 390 českých a britských jedinců *L. serriola* zaznamenáno 18 odlišných fenotypů rezistence s různou frekvencí zastoupení. Přehled nejčastěji zjištěných fenotypů rezistence je uveden v Tabulce 11. Kompletní seznam všech popsanych fenotypů je uveden v příloze v Tabulce 12.

I přes nestejný počet rostlinných vzorků použitých k testování, je zřejmá odlišnost diverzity rezistentních fenotypů mezi CZ a UK populacemi. Český soubor představoval 249 jedinců *L. serriola*, přičemž 198 (80 %) z nich vykazalo jeden shodný fenotyp rezistence. Převládající fenotyp byl náchylný ke všem 5 izolátům, což dokládá i celkový vysoký stupeň náchylnosti CZ subpopulací zmíněný v předchozí kapitole. Tento fenotyp nebyl zjištěn pouze v subpopulaci CZ15. Uvedená subpopulace byla velmi variabilní v reakcích k použitým izolátům a projevovala se 7 různými R-fenotypy, což byl nejvyšší počet stanovených R-fenotypů v CZ subpopulacích.

Další dva nejčastější fenotypy rezistence v českém souboru se vyznačovaly rezistencí pouze k jednomu izolátu. V prvním případě to byl fenotyp složený ze čtyř vnímavých a jedné odolné reakce k izolátu 19/1/07 (cca 5 % jedinců z celého souboru). Ve druhém případě to byl fenotyp s jednou rezistentní odezvou k izolátu 70/01 (cca 4 % jedinců z celého souboru). Zbývající popsané R-fenotypy byly zastoupeny v menší míře, jak dokládá Tabulka 12 v příloze. V CZ souboru počet zjištěných R-fenotypů kolísal od 1 do 7 na subpopulaci, přičemž nejvyšší počet R-fenotypů byl v subpopulaci CZ15.

U souboru jedinců *L. serriola* z Velké Británie nebylo rozložení převládajících R-fenotypů tak striktní ve prospěch jednoho fenotypu, jako tomu bylo u českých subpopulací. Mezi R-fenotypy v UK souboru vynikal R-fenotyp, který se vyznačoval vnímavostí ke všem izolátům kromě izolátu 70/01. Byl zjištěn přibližně v 48 % případů, tedy u 67 jedinců z celkového počtu 141 (viz Tabulka 6). Tento fenotyp byl rovněž evidován v CZ subpopulacích, jak bylo zmíněno výše. Dominantní fenotyp rezistence CZ souboru s pěti náchylnými reakcemi ke všem izolátům byl rovněž hojně zastoupen v UK subpopulacích. Zde však procentuální hodnota jeho výskytu nepřesáhla 17 %. Část

testovaných britských jedinců (cca 13 %) bylo současně rezistentní ke dvěma izolátům *B. lactucae* (70/01 a 16/1/03), přičemž tento R-fenotyp byl u českých subpopulací zaznamenán pouze u dvou jedinců *L. serriola*. Celkový počet R-fenotypů stanovený na základě specifického složení odolných a náchylných reakcí k izolátům *B. lactucae* v jednotlivých UK subpopulacích byl v rozsahu od 2 do 6 R-fenotypů v subpopulaci. Šest R-fenotypů bylo zjištěno v populaci UK07.

Tabulka 11. Fenotypy rezistence (R-fenotypy) *L. serriola* s nejvyšší frekvencí výskytu

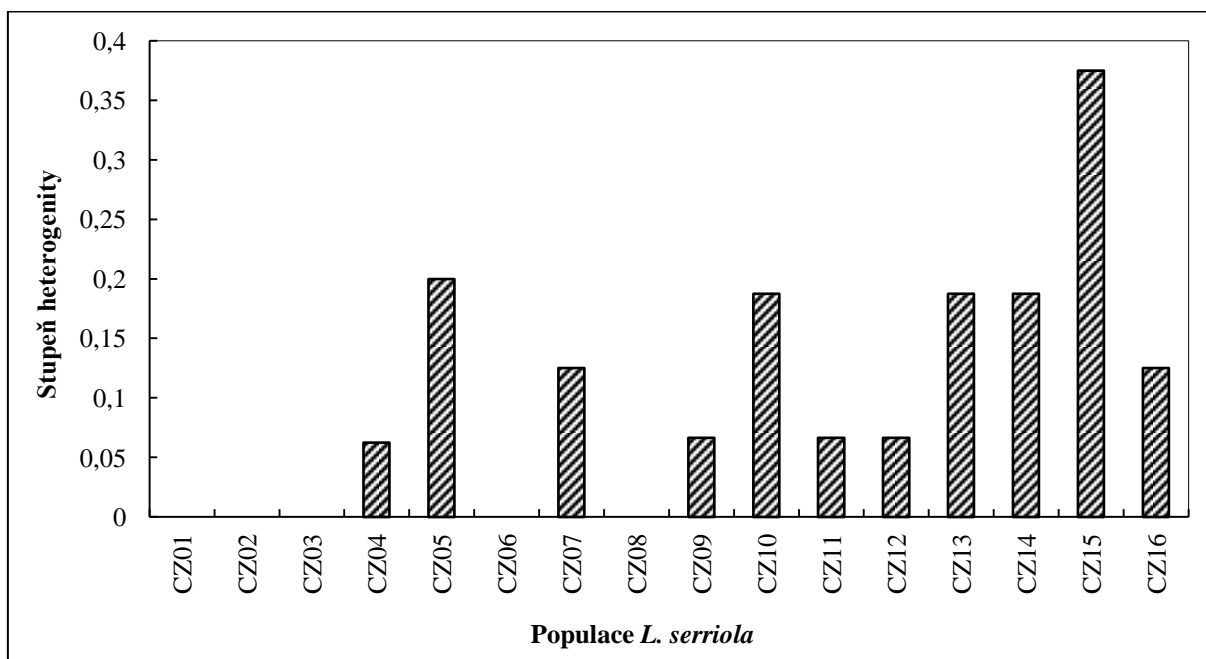
Fenotyp rezistence (R-fenotyp)/izolát <i>B. lactucae</i>					Celkový počet jedinců s R-fenotypem (absolutní hodnota/procenta)	Počet jedinců /populací s R-fenotypem	
33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07		CZ	UK
+	+	+	+	+	222 (56.9)	198/15	24/7
+	-	+	+	+	76 (19.5)	9/6	67/10
+	-	-	+	+	20 (5.1)	2/2	18/3
+	+	+	-	+	14 (3.6)	13/3	1/1
+	-	+	+	-	12 (3.1)	0/0	12/4
+	+	+	+	-	8 (2.1)	6/4	2/2
-	-	+	+	+	8 (2.1)	1/1	7/2
+	+	+	-	-	6 (1.5)	6/2	0/0
-	-	+	+	-	6 (1.5)	0/0	6/2
+	+	-	-	+	5 (1.3)	5/1	0/0

5.5. Heterogenita českých a britských populací *L. serriola*

Prostřednictvím identifikovaných fenotypů rezistence byla vyjádřena heterogenita studovaných českých a britských subpopulací *L. serriola*. Hodnoty byly vypočítány z poměru celkového čísla testovaných jedinců v subpopulacích a zaznamenaným počtem R-fenotypů. Následně byla tato odlišnost subpopulací vynesena na stupnici od 0 (vysoká homogenita populací) do 1 (nejvyšší heterogenita), a poté znázorněna v Grafu 6 a Grafu 7. Z obou grafů vyplývá, že stupeň heterogenity se liší jak mezi jednotlivými subpopulacemi, tak mezi soubory *L. serriola* z různých zemí původu.

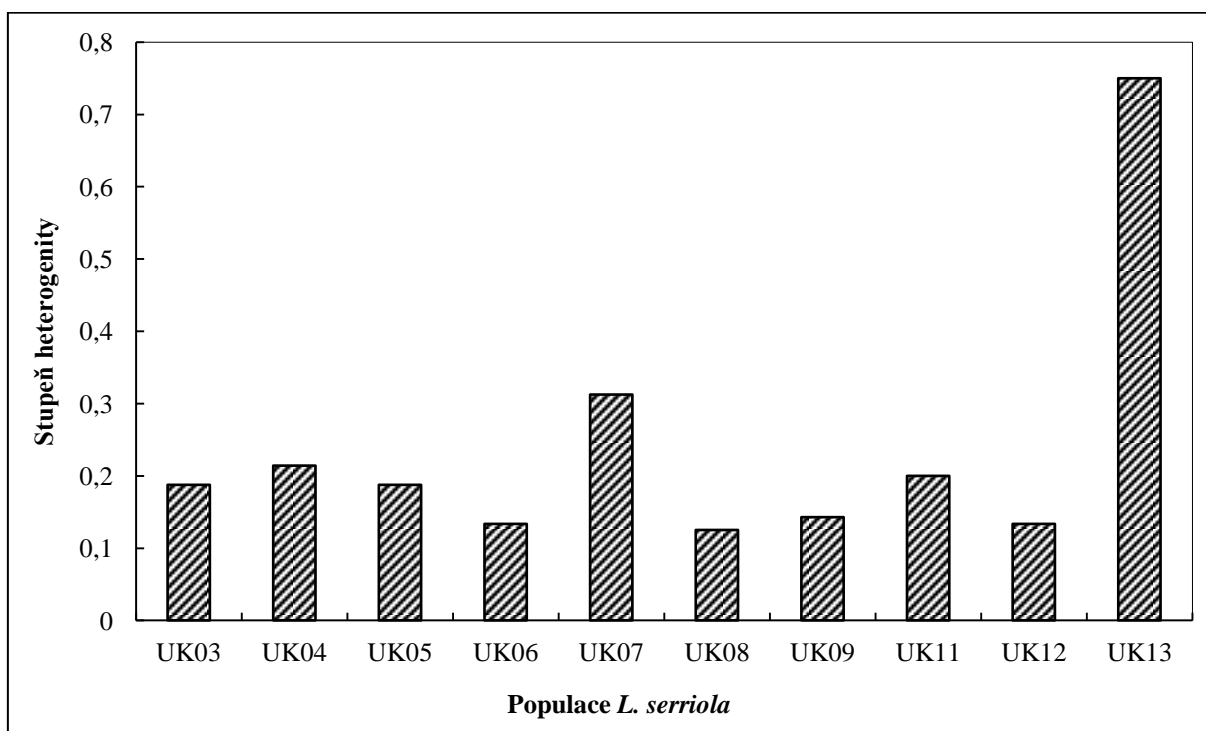
České subpopulace (CZ01, CZ02, CZ03, CZ06 a CZ08) byly označeny za homogenní, neboť byly kompletně náchylné vůči všem izolátům *B. lactucae*. Projevovaly se kompletní náchylností, tudíž zde byl zastoupen pouze jeden R-fenotyp. Stav kompletní homogenity se však netýkal britských subpopulací. Zde byl nejnižší stupeň heterogenity stanoven na 0,13 u subpopulace UK08. Nejvíce heterogenní byla naopak subpopulace CZ15 se stupněm heterogenity 0,38 a subpopulace UK13 se stupněm heterogenity 0,75. Zbývající subpopulace byly heterogenní v různé míře.

Graf 6. Heterogenita rezistence českých subpopulací *L. serriola*



Vysvětlivky: Stupeň heterogenity rezistence populací *L. serriola* je na stupnici frekvence (0-1) vyjádřen poměrem mezi celkovým číslem testovaných jedinců v jednotlivých populacích a počtem fenotypů rezistence; 0 = vysoká homogenita populace, 1 = nejvyšší heterogenita populace.

Graf 7. Heterogenita rezistence britských subpopulací *L. serriola*



6. DISKUZE

Přírodní patosystém *Lactuca serriola*-*Bremia lactucae* byl z hlediska výzkumu dlouhou dobu opomíjen. A to i přesto, že se *L. serriola* díky své blízké příbuznosti a absenci bariér křížitelnosti s kulturním salátem (*Lactuca sativa*) stala jedním z nově využívaných zdrojů rezistence ke stále závažnější chorobě této plodiny, způsobené plísní salátovou (*B. lactucae*). Podnětné informace v tomto směru přinesly až nedávné studie zejména Lebedy a Petrželové (např. Lebeda, 1984, 2002; Lebeda et al., 2002, 2007, 2008b; Petrželová & Lebeda, 2004b, 2011), kteří se začali podrobněji zabývat genetickou strukturou a diverzitou *L. serriola* z různých částí Evropy včetně distribuce a variability *B. lactucae* v těchto přirozených populacích. Předpokládá se, že alespoň částečné objasnění některých zákonitostí a fungování těchto systémů by mohlo přinést další cenné informace, využitelné pro šlechtění *L. sativa* z hlediska trvalejší ochrany před zmíněnou chorobou (Garrett & Mundt, 1999; Petrželová & Lebeda, 2004a).

Cílem této diplomové práce bylo zhodnocení nově získaných výsledků testování variability rezistence britského souboru *L. serriola*, a jejich následné srovnání s výsledky studia českých subpopulací *L. serriola*, které již byly prezentovány v bakalářské práci (Křenová, 2013).

Z předložené studie vyplývá, že česká (CZ) i britská (UK) populace *L. serriola* se projevují velmi nízkým stupněm rezistence k testovaným izolátům *B. lactucae* z přirozeně napadených rostlin *L. serriola*. Výsledek mohl být do jisté míry ovlivněn výběrem izolátů, avšak výraznou náchylnost zejména českých subpopulací podporuje již dřívější studie těchto subpopulací (Petrželová a Lebeda, 2004a, 2011). I přes použití odlišných izolátů dospěli k podobným závěrům a to, že tyto dvě evropské populace jsou vysoce vnímavé k izolátům *B. lactucae* a jejich rezistence dosahuje nízkých hodnot. V budoucnosti by bylo ovšem vhodné provést další detailnější testování CZ i UK souboru větším počtem izolátů *B. lactucae* získaných z planě rostoucích populací *L. serriola*.

Z celkového počtu 1950 experimentálních interakcí *L. serriola* a *B. lactucae*, 87 % testovaných jedinců vykazalo náchylnost ke studovanému patogenu. Mezi populacemi byla zaznamenána jistá variabilita v počtu odolných interakcí, a to jak na úrovni populací, tak i na úrovni jedinců. Nicméně procento zaznamenaných rezistentních reakcí bylo u obou souborů velmi nízké.

Pozorovaná vysoká intenzita napadení a náchylnost subpopulací *L. serriola* k izolátům *B. lactucae* z planých rostlin je v rozporu s nízkým či středním procentem

napadených rostlin pozorovaných v přírodních podmínkách při sběru tohoto materiálu. V laboratorním prostředí v podstatě není možné navodit stejné environmentální podmínky jako v přírodě, které samozřejmě výraznou měrou ovlivňují interakci hostitele a patogenu a její konečný výsledek. Roční a sezónní výkyvy podmínek prostředí omezují růst a reprodukci patogenu, a proto omezená sporulace či absence choroby v přírodních populacích není ničím výjimečným (Burdon, 1993; Petrželová & Lebeda, 2004a). Tato skutečnost však byla zdokumentována už několikrát a je známo, že v laboratorních podmínkách mohou být populace *L. serriola* buď méně rezistentní, projevovat se rasově-specifickou rezistencí či směsí všech reakcí (Lebeda et al., 2008b; Petrželová & Lebeda, 2011).

České subpopulace byly ve svých reakcích k izolátům *B. lactucae* velmi málo variabilní. Celkově 94 % jedinců *L. serriola* reagovalo náchylnou reakcí a opět byla potvrzena jejich vysoká náchylnost v rámci CZ subpopulací (Lebeda et al., 2008; Petrželová & Lebeda, 2011). Rasově-specifická rezistence v případě těchto planých subpopulací nebyla běžná. Počet zaznamenaných rasově-specifických interakcí jedinců k souboru 5 izolátů byl nepatrný. Při předešlých experimentech s tímto souborem, kdy však byly použity jiné izoláty *B. lactucae* (pocházející z *L. sativa*), však jedinci *L. serriola* projeví spíše střední míru rasově-specifické rezistence (Lebeda et al., 2008).

Ze souboru *L. serriola* pocházejícího z Velké Británie podstatná část subpopulací a jedinců rovněž projevila vysokou míru náchylnosti vůči použitým izolátům *B. lactucae*. Náchylné interakce převažovaly nad odolnými, a to v 76 % všech interakcí. Při porovnání s CZ souborem zde však byly zaznamenány mnohem variabilnější odpovědi k jednotlivým izolátům patogenu. Britské subpopulace se typicky projevily rasově-specifickou rezistencí, která byla výrazná již v předchozích pokusech realizovaných Petrželovou a Lebedou (2011), v nichž však byly použity izoláty *B. lactucae* z *L. sativa*.

U českého souboru byla zaznamenána náchylnost u 94 % interakcí. Nejvyšší komplexitou náchylnosti se projevily subpopulace CZ01, CZ02, CZ03, CZ06 a CZ08, které při reakcích s izoláty z *L. sativa* byla spíše rezistentní (Petrželová & Lebeda, 2011). Zcela náchylný fenotyp ke všem použitým izolátům byl v CZ subpopulacích hojně zastoupen stejně jako ve výsledcích získaných při jiném testování (Lebeda et al., 2008b).

Množství vnímavých reakcí UK souboru bylo ve srovnání s českým souborem nižší (76 %) a nebyly identifikovány kompletně náchylné subpopulace. Nejvíce vnímavá byla subpopulace UK12. Zajímavá byla interakce rostlin s izolátem 70/01, který byl popsán v rámci bakalářské práce (Křenová, 2013) a byl u něj detekován faktor virulence v11

komplementární k *Dm* genu respektive faktoru rezistence *L. sativa*. Po inokulaci tímto izolátem se u rostlin vyskytla pouze nízká intenzita sporulace.

Testované izoláty *B. lactucae* byly detailněji popsány na základě reakce s diferenčním souborem genotypů *Lactuca* spp. a tato data byla prezentována v bakalářské práci (Křenová, 2013). Prostřednictvím faktorů virulence byl také u každého izolátu stanoven unikátní fenotyp virulence. Z výsledků této práce bylo patrné, že izoláty *B. lactucae* jsou výrazně avirulentní na genotypch *L. sativa*, zatímco při reakcích s jednotlivými českými subpopulacemi *L. serriola* se vyznačovaly vysokou virulencí. To bylo víceméně potvrzeno i v případě testování britského souboru, kde bylo zachyceno rovněž nízké procento avirulentních interakcí. Většina detekovaných odolných reakcí UK jedinců byla vůči izolátu 70/01, tudíž tento izolát byl ze všech nejméně virulentní. Obecně lze tedy konstatovat, že izoláty *B. lactucae* pocházející z *L. serriola* mají nižší stupeň a spektrum virulence na genotypch *L. sativa* ve srovnání s genotypy *L. serriola*. Tato skutečnost potvrzuje již dříve zjištěné výsledky při studiu přírodního patosystému *Lactuca* spp.-*B. lactucae* (Lebeda et al., 2008; Lebeda a Petrželová, 2004)

Z hlediska fenotypů rezistence byly odhaleny nejenom rozdíly v rámci jednotlivých subpopulací, ale také mezi zkoumanými populacemi ze dvou různých zemí. Překvapivé bylo častější sdílení určitých R-fenotypů mezi evropskými subpopulacemi (Petrželová & Lebeda, 2011). Ojedinele se vyskytovaly i zcela unikátní R-fenotypy pro oba testované soubory jedinců *L. serriola*. Diverzita R-fenotypů CZ subpopulací byla vyšší než u UK subpopulací, avšak kompletně náchylný fenotyp ke všem použitým izolátům reprezentoval prakticky 80% všech českých jedinců. Pokud porovnáme tyto výsledky s výsledky prezentované Lebedou a Petrželovou (2008b) zjistíme, že došli k velmi podobným závěrům, ale na základě testů provedených s izoláty *B. lactucae* z *L. sativa*. Skutečnost, že jsou rostliny vysoce náchylné byla popsána již výše, stejně jako při studiu s izoláty z *L. sativa*, kdy byl tento R-fenotyp rovněž hojně zastoupen (Petrželová & Lebeda, 2011).

R-fenotyp složený z pěti vnímavých reakcí byl sice druhý nejčastější mezi UK jedinci, ale projevilo se jím pouze 17 % jedinců. V britském souboru převládal jak dominantní fenotyp z CZ souboru, tak i 3 další fenotypy, které byly v CZ subpopulacích zjištěny jako méně hojné. Tyto R-fenotypy měly různé kombinace náchylných a rezistentních reakcí k jednotlivým izolátům a procento jedinců, které je vykazalo se rovnalo 86 %. Specifický fenotyp rezistence pouze z jednou odolnou reakcí, a to k izolátu 70/01 vykazalo 48% jedinců britského souboru. Zmíněný R-fenotyp byl detekován i v CZ souboru.

Kromě některých českých subpopulací pak složení jednotlivých subpopulací zpravidla odpovídalo směsím různých fenotypů rezistence. Tento stav podporuje dřívější závěry (Lebeda et al., 2008b; Petrželová & Lebeda, 2011) o běžné existenci planých jedinců *L. serriola* s odlišnými R-fenotypy v jedné lokální populaci. Burdon a Thomson (1995) rovněž identifikovali v subpopulacích *Linum marginale* spektrum R-fenotypů rostoucích na jednom stanovišti. V tomto případě byla zjištěna relativně vysoká diverzita R-fenotypů, jejichž frekvence výskytu se v jednotlivých letech proměňovala v závislosti na tlaku patogenu *Melampsora lini*. V určitých letech jejich testování potvrdilo převahu pouze několika hlavních R-fenotypů a ostatní byly vzácné, ty však při změně podmínek prostředí nabývaly vyššího procentuálního zastoupení. Tato situace, kdy v subpopulacích dominuje menší počet fenotypů rezistence, zatímco ostatní zjištěné R-fenotypy se vyskytují spíše ojediněle, je patrná i z výsledků získaných v této práci u interakce *L. serriola* a *B. lactucae*. Na podobném principu fungují zřejmě i jiné přírodní patosystémy jako např. *Senecio vulgaris*-*Erysiphe fischeri* (Bevan et al., 1993). Je samozřejmě třeba si uvědomit, že každý přírodní rostlinný patosystém je velice specifický, jeho strukturu a chování nelze bez dostatečného množství informací generalizovat.

Pro každou studovanou subpopulaci byl stanoven stupeň heterogenity, který postihuje variabilitu rezistence jedinců *L. serriola* z hlediska zaznamenaného počtu R-fenotypů v jednotlivých subpopulacích. Často se jednotlivé subpopulace shodují v procentu odolných reakcí, ale liší se počtem zaznamenaných R-fenotypů. Z celkového pohledu lze říci, že heterogenita české a britské populace dosahovala nízkých hodnot. Většina CZ i UK subpopulací se shodovala ve stupni heterogenity až na některé subpopulace. Konkrétně se to týká subpopulací CZ15 a UK13, pro které byla stanovena nejvyšší hodnota heterogenity ze všech zkoumaných subpopulací. Hodnota u britské subpopulace byla bohužel silně ovlivněna malým počtem jedinců (4 jedinci) v této subpopulaci, nikoliv vysokým počtem R-fenotypů. Výše uváděné subpopulace však patřily už v minulosti k velmi heterogenním subpopulacím (Petrželová & Lebeda, 2011).

Na výrazné vnitropopulační rozdíly v heterogenitě rezistence souboru českých *L. serriola* upozornili ve své obsáhlé studii také Petrželová a Lebeda (2011), avšak ve vztahu k reakcím vůči rasám *B. lactucae* z *L. sativa*. Některé CZ subpopulace dokonce označili za nejvíce heterogenní ze všech zkoumaných. Testování však probíhalo s větším počtem izolátů a kromě britského souboru ke srovnávání použili ještě rostlinný materiál z Německa (D) a Nizozemí (NL). Z kapacitních a časových důvodů nebylo možné D a NL soubory v této práci testovat. I přesto však lze u zjištěných dat pozorovat vyšší

heterogenitu v rámci českých než britských subpopulací. Potvrzena také byla i vysoká homogenita některých subpopulací (CZ01, CZ02, CZ03, CZ04, CZ06, CZ08, CZ13, CZ14 a CZ16), na což upozornili ve své studii s izoláty *B. lactucae* z *L. sativa* již Petrželová & Lebeda (2011). Naprosto homogenní, s kompletně náchylným genotypem vůči všem izolátům, byly subpopulace CZ01, CZ02, CZ03, CZ06 a CZ08. Dříve nejvíce heterogenní subpopulace CZ10 (Petrželová & Lebeda, 2011) byla při tomto testování středně heterogenní, což opětovně poukazuje na odlišnosti virulence *B. lactucae* pocházející z *L. serriola* a z *L. sativa*.

Všechny UK subpopulace byly velmi homogenní kromě už zmíněné subpopulace UK13, kterou nelze z pohledu heterogenity hlouběji posuzovat. Oproti CZ subpopulacím byla velmi nízká i vnitropopulační variabilita heterogenity. Britské subpopulace *L. serriola* se zdají být ve svých reakcích na izoláty *B. lactucae* velmi odlišné od subpopulací českých, německých i holandských (Petrželová & Lebeda, 2011). Pro zachycení všech těchto odlišností a potvrzení této domněnky je však v budoucnu nutné dále testovat nejenom soubor z Velké Británie, ale i Německa a Nizozemí, a detailně srovnat reakce těchto evropských populací navzájem z pohledu jejich reakcí k izolátům *B. lactucae* z *L. serriola* a *L. sativa*. Tím bude také možné podrobněji poznat, zda existuje genetický drift mezi těmito populacemi, který je předpokládán (Lebeda, 2002; Lebeda et al., 2008).

7. ZÁVĚR

Předložená diplomová práce navazuje na výsledky studia českých subpopulací *L. serriola* zpracované již v bakalářské práci, a jejímž hlavním cílem bylo srovnání variability rezistence dvou evropských populací *L. serriola* k izolátům *B. lactucae* z planých populací *L. serriola*. Na základě získaných experimentálních dat lze vyvodit níže uvedené závěry.

Ve studovaných českých subpopulacích *L. serriola* byla zaznamenána výrazná převaha náchylných reakcí nad rasově-specifickou rezistencí, která byla naopak častější v britských subpopulacích. Efektivita rasově-specifické rezistence českých i britských subpopulací *L. serriola* k izolátům *B. lactucae* je však výrazně nižší ve srovnání s izoláty patogenu z *L. sativa*. Při testování obou souborů nebyla zjištěna žádná subpopulace ani jedinec, který by byl zcela rezistentní vůči všem 5 použitým izolátům. Použité izoláty *B. lactucae* se vyznačovaly vysokou virulencí na jednotlivých českých i britských subpopulacích, vyjma izolátu 70/01 při reakcích s jedinci britského souboru. Všechny izoláty byly výrazně avirulentní na genotypu *L. sativa*.

Prokázána byla intrapopulační i interpopulační variabilita fenotypů rezistence. Na základě interakcí hostitele s jednotlivými izoláty bylo determinováno celkem 18 různých R-fenotypů. Zjištěny byly jak zcela unikátní R-fenotypy, tak i R-fenotypy, které byly v obou souborech totožné. Ačkoliv byly reakce českých jedinců málo variabilní, diverzita R-fenotypů byla vyšší v CZ souboru. Jednotlivé subpopulace byly zpravidla složeny z kombinace několika R-fenotypů.

Na základě identifikovaných R-fenotypů byla stanovena heterogenita českých i britských subpopulací *L. serriola*. Převážnou většinu subpopulací lze, ve srovnání s předchozím testováním izoláty z *L. sativa*, označit spíše za homogenní. Jednotlivé české subpopulace *L. serriola* se významně lišily v heterogenitě reakcí ve srovnání se subpopulacemi britskými, které byly naopak více homogenní.

8. PŘEHLED LITERATURY

- Bartoš, P. (1988): Genetika rezistence a patogenity. In: Lebeda, A., Bartoš, P., Jendrulek, T.: Šlechtění rostlin na odolnost k chorobám. Sborník ČSAZ (120), 21–39.
- Brown, J. K. M. & Tellier, A. (2011): Plant-Parasite Coevolution: Bridging the Gap between Genetics and Ecology. *Annual Review of Phytopathology* 49, 345–367.
- Burdon, J. J. (1993): The structure of pathogen populations in natural plant communities. *Annual Review of Phytopathology* 31, 305–323.
- Burdon, J. J. & Thompson, J. N. (1995): Changed Patterns of Resistance in a Population of *Linum Marginale* Attacked by the Rust Pathogen *Melampsora Lini*. *Journal of Ecology* 83 (2), 199–206.
- Burdon, J. J., & Thrall, P. H. (2008). Pathogen evolution across the agro-ecological interface: implications for disease management. *Evolutionary Applications* 1 (1), 57–65.
- Burdon, J. J. & Thrall, P. H. (2009): Co-evolution of plants and their pathogens in natural habitats. *Science* 324 (5928), 755–756.
- Burdon, J. J., Wennström, A., Elmqvist, T. & Kirby, G. C. (1996): The Role of Race Specific Resistance in Natural Plant Populations. *Oikos* 76 (2), 411–416.
- Choi, Y. J., Thines, M., Runge, F., Hong, S. B., Telle, S., & Shin, H. D. (2011): Evidence for high degrees of specialisation, evolutionary diversity and morphological distinctiveness in the genus *Bremia*. *Fungal biology*, 115 (2), 102–111.
- Crute, I. R. & Pink, D. A. C. (1996): Genetics utilization of pathogen resistance in plants. *The Plant Cell* 8 (10), 1747–1755.
- D'Andrea, L., Broennimann, O., Kozłowski, G., Guisan, A., Morin, X., Keller-Senften, J. & Felber, F. (2009): Climate change anthropogenic disturbance and the northward range expansion of *Lactuca serriola* (Asteraceae). *Journal of Biogeography* 36 (8), 1573–1587.

- D'Andrea, L., Felber, F., & Guadagnuolo, R. (2008): Hybridization rates between lettuce (*Lactuca sativa*) and its wild relative (*L. serriola*) under field conditions. *Environmental Biosafety Research* 7 (2), 61–71.
- Delmotte, F., Bucheli, E. & Shykoff, J. A. (1999): Host and parasite population structure in a natural plant-pathogen system. *Heredity* 82, 300–308.
- Débarre, F., & Gandon, S. (2010). Evolution of specialization in a spatially continuous environment. *Journal of evolutionary biology* 23 (5), 1090–1099.
- De Vries, I. M. (1997): Origin and domestication of *Lactuca sativa* L. *Genetic Resources and Crop Evolution* 44, 165–174.
- Doležalová, I., Lebeda, A. & Křístková, E. (2001): Původ a variabilita kulturních forem salátu. *Živa* 1, 20–22.
- Drenth, A. (2004): Fungal epidemics—does spatial structure matter? *New Phytologist* 163 (1), 4–7.
- Ellstrand, N. C., Meirmans, P., Rong, J., Bartsch, D., Ghosh, A., de Jong, T. J., Haccou, P., Lu, B-R, Snow, A. A., Stewart, A. N., Strasburg, J. L., van Tienderen, P. H., Vrieling, K. & Hooftman, D. (2013): Introgression of crop alleles into wild or weedy populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44, 325–345.
- Farrara, B. F., Illott, T.W. & Michelmore, R. W. (1987): Genetic analysis of factors for resistance to downy mildew (*Bremia lactucae*) in species of lettuce (*Lactuca sativa* and *L. serriola*). *Plant Pathology* 36, 499–514.
- Frank, S. A. (1992): Model of plant-pathogen coevolution. *Trends in Genetics* 8 (6), 213–219.
- Garrett, K. A. & Mundt, C. C. (1999): Epidemiology in mixed host populations. *Phytopathology* 89, 984–990.
- Gilbert, G. S. (2002): Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology* 40 (1), 13–43.

- Gordon, T. R & Leveau, J. H. J. (2010): Plant Pathology: A Story About Biology. Annual Review of Phytopathology 48, 293–309.
- Hardham, A. R. (2007): Cell biology of plant-oomycete interactions. Cellular Microbiology 9 (1), 31–39.
- Hardham, A. R. (2009): The asexual life cycle. In: Oomycete Genetics and Genomics: Diversity, Interactions and Research Tools. Oxford: Wiley-Blackwell, 93–119.
- Kalina, T. & Váňa, J. (2005): Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii. Nakladatelství Karolinum, Praha. 606 pp.
- Kazda, J. & kol. (1997): Choroby a škůdci polních plodin, ovoce a zeleniny. V redakci časopisu Farmář a Zemědělské listy. 116 pp.
- Kůdela, V. (1989a): Etiologie biont. In Kůdela, V. (Ed.): Obecná fytopatologie (General plant pathology). Academia, Praha, 25–64.
- Křenová, J. (2013): Rezistence českých populací lociky kompasové (*Lactuca serriola* L.) vůči *Bremia lactucae* z *L. serriola*. Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palavkého, Olomouc.
- Křístková, E., Doležalová, I., Lebeda, A., Vinter, V. & Novotná, A. (2008): Description of morphological characters of lettuce (*Lactuca sativa* L.) genetic resources. Horticultural science 35 (3), 113–129.
- Kůdela, V., Bartoš, P., Čača, Z., Diribek, J., Frič, F., Lebeda, A., Šebesta, J., Ulrychová, M., Valášková, E. & Veselý, D. (1989): Obecná fytopatologie. Academia, Praha, 387 pp.
- Laine, A. L., Burdon, J. J., Dodds, P. N., & Thrall, P. H. (2011): Spatial variation in disease resistance: from molecules to metapopulations. Journal of Ecology, 99 (1), 96–112.
- Lanák, J., Šimko, K. & Vanek, G. (1969): Atlas chorob a škůdců ovocných plodin, révy vinné a zeleniny. Statní zemědělské nakladatelství, Praha, 329 pp.

- Latijnhouwers, M., De Wit, P. J. & Govers, F. (2003): Oomycetes and fungi: similar weaponry to attack plants. *Trends in microbiology* 11(10), 462–469.
- Lebeda, A. (1988):. Evoluční aspekty vztahu hostitel-parazit. In: Lebeda, A., Bartoš, P., Jendrulek, T.: Šlechtění rostlin na odolnost k chorobám. Sborník ČSAZ, č. 120, 48–55.
- Lebeda, A. (1989): Parazitismus (Parasitism). In Kůdela, V. (Ed.): *Obecná fytopatologie (General plant pathology)*. Academia, Praha, 69–76.
- Lebeda, A (1989): Specifičnost vzájemných vztahů mezi hostitelem a patogenem (Specificity of host-pathogen relationships). In Kůdela, V. (Ed.): *Obecná fytopatologie (General plant pathology)*. Academia, Praha, 87–107.
- Lebeda, A. (2002): Occurrence and variation in virulence of *Bremia lactucae* in natural populations of *Lactuca serriola*. In Spencer - Phillips, P. T. N., Gisi, U., Lebeda, A. (Eds.): *Advances in Downy Mildew Research*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 179–183.
- Lebeda, A., Bartoš, P. & Jendrulek, T. (1988): Šlechtění rostlin na odolnost k chorobám. Praha, Československá akademie zemědělská. 214 pp.
- 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 (2), 153-164.
- Lebeda, A., Doležalová, I., Astley, D. (2004b): Representation of wild *Lactuca* spp. (*Asteraceae*, *Lactuceae*) in world genebank collections. *Genetic Resources and Crop Evolution* 51 (2), 167–174.
- Lebeda, A., Doležalová, I., Feráková, V. & Astley, D. (2004a): Geographical distribution of wild *Lactuca* species (*Asteraceae*, *Lactuceae*). *The Botanical Review* 70 (3), 328–356.
- Lebeda, A., Doležalová, I., Křístová, E., Kitner, M., Petrželová, I., Mieslerová, B. & Novotná, A. (2009): Wild *Lactuca* germplasm for lettuce breeding: current status, gaps and challenges. *Euphytica* 170, 15–34.

- Lebeda, A., Křístková, E., Dehmer, K.J., Astley, D., van de Wiel, C. C. M. & van Treuren, R. (2007): Acquisition and ecological characterization of *Lactuca serriola* L. germplasm collected in the Czech Republic, Germany, the Netherlands and United Kingdom. *Genetic Resources and Crop Evolution* 54 (3), 555–562.
- Lebeda, A. & Petrželová, I. (2004): Variation and distribution of virulence phenotypes of *Bremia lactucae* in natural populations of *Lactuca serriola*. *Plant Pathology* 53, 316–324.
- Lebeda, A. & Petrželová, I. (2010): Screening for resistance to lettuce downy mildew (*Bremia lactucae*). In: Spencer, M. M., Lebeda, A. (Eds.): *Mass Screening Techniques for Selecting Crops Resistant to Disease*. International Atomic Energy Agency (IAEA), Vienna, Austria. Chapter 15, pp. 245–256.
- Lebeda, A., Petrželová, I. & Maryška, Z. (2008b): Structure and variation in the wild-plant pathosystem: *Lactuca serriola*-*Bremia lactucae*. *European Journal of Plant Pathology* 122 (1), 127–146.
- 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*). In: Spencer Phillips, P. T. N., Gisi, U. & Lebeda, A. (Eds.): *Advances in Downy Mildew Research*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 85–117.
- Lebeda, A., Pink, D. A. C. & Mieslerová, B. (2001): Host-parasite specificity and defence variability in the *Lactuca* spp.-*Bremia lactucae* pathosystem. *Journal of Plant Pathology* 83 (2) Special issue, 25–35.
- Lebeda, A. & Reinink, K. (1991): Variation in the early development of *Bremia lactucae* on lettuce cultivars with different levels of field resistance. *Plant Pathology* 40 (2), 232–237.
- Lebeda, A., Sedlářová, M., Petřivalský, M., Prokopová, J. (2008a): Diversity of defence mechanisms in plant-oomycete interactions: a case study of *Lactuca* spp. and *Bremia lactucae*. *European Journal of Plant Pathology* 122, 71–89.

- Lebeda, A. & Zinkernagel, V. (2003): Evolution and distribution of virulence in the German population of *Bremia lactucae*. *Plant Pathology* 52, 41–51.
- Lebeda, A., & Zinkernagel, V. (2003). Characterization of new highly virulent German isolates of *Bremia lactucae* and efficiency of resistance in wild *Lactuca* spp. germplasm. *Journal of Phytopathology* 151 (5), 274–282.
- Marks, M. & Prince, S. (1981): Influence of germination date on survival and fecundity in wild lettuce *Lactuca serriola*. *Oikos*, 326–330.
- Michelmore, R. & Wong, J. (2008): Classical and molecular genetics of *Bremia lactucae*, cause of lettuce downy mildew. *European Journal Plant Pathology* 122, 19–30.
- Michelmore, R., Ochoa, O., & Wong, J. (2009): *Bremia lactucae* and lettuce downy mildew. In: DOWNY MILDEW. Oomycete Genetics and Genomics: Diversity, Interactions and Research Tools, 241.
- Mieslerová, M., Lebeda, A., Petrželová, I. & Korbelová, P. (2013): Incidence of Lettuce Downy Mildew (*Bremia lactucae*) and Powdery Mildew (*Golovinomyces cichoracearum*) in Natural Populations of Prickly Lettuce (*Lactuca serriola*). *Plant Protection Science* 39, 24–32.
- Morel, J. B. & Dangl, J. L. (1997): The hypersensitive response and the induction of cell death in plants. *Cell Death and Differentiation* 4 (8), 671–683.
- McDonald, B. A & Linde, C. (2002): The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance. *Euphytica* 124, 163–180.
- Mysore, K. S. & Ryu, C. M. (2004): Nonhost resistance: how much do we know?. *Trends in plant science*, 9 (2), 97–104.
- Novotná, A., Doležalová, I., Lebeda, A., Kršková, M. & Berka, T. (2011): Morphological variability of achenes of some European populations of *Lactuca serriola* L.. *Flora* 206, 473–483.
- O'Connell, R. J. & Panstruga R. (2006): Tête à tête inside a plant cell: establishing compatibility between plants and biotrophic fungi and oomycetes. *New Phytologist* 171, 699–718.

- Petrželová, I. & Lebeda, A. (2000): Plíseň salátová, její genetická variabilita a rezistence salátu. *Rostlinolékař* 11 (6), 13–16.
- Petrželová, I. & Lebeda, A. (2004a): Occurrence of *Bremia lactucae* in natural population of *Lactuca serriola*. *Journal Pathology* 152, 391–398.
- Petrželová, I. & Lebeda, A. (2004b): Temporal and spatial variation in virulence of natural populations of *Bremia lactucae* occurring on *Lactuca serriola*. In: Spencer-Phillips, P. T. N., Jeger, M. (Eds.): *Advances in Downy Mildew Research*, Vol. 2. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 141–163.
- Petrželová, I. & Lebeda, A. (2004c): Comparison of virulence of *Bremia lactucae* isolates originating from *Lactuca sativa* and *Lactuca serriola*. *Acta fytotechnica et zootechnica* 7, 249–250.
- Petrželová, I. & Lebeda, A. (2011): Distribution of race-specific resistance against *Bremia lactucae* in natural populations of *Lactuca serriola*. *European Journal of Plant Pathology* 129 (2), 233–253.
- Prince, S.D. & Carter, R.N. (1977): Prickly Lettuce (*Lactuca serriola* L.) in Britain. *Watsonia* 11 (4), 331–338.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Chytrý, M., Kropáč, Z., Tichý, L. & Wild, J. (2005): Alien plants in temperate weed communities: prehistoric and recent invaders. *Ecology* 86, 772–785.
- Robinson, R. A. (1996): Chapter 10: Pathosystems: Wild Pathosystems and Crop Pathosystems. In: *Return to resistance*. Ag Access, Davis, California. 93–100.
- Sargent, J. A., Ingram, D. S., & Tommerup, I. C. (1977). Oospore development in *Bremia lactucae* Regel.: an ultrastructural study. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 198 (1131), 129–138.
- Scherm, H. & Bruggen, A. H. C. (1994): Weather variables associated with infection of lettuce by downy mildew (*Bremia lactucae*) in coastal California. *Phytopathology* 84, 860–865.

- Su, H., van Bruggen, A. H. C., Subbarao, K.V. & Scherm, H. (2004): Sporulation of *Bremia lactucae* affected by temperature, relative humidity, and wind in controlled conditions. *Phytopathology* 94 (4), 396–401.
- Tack, A. J. M., Thrall, P. H., Barrett, L. G., Burdon, J. J. & Laine, A.–L. (2012): Variation in infectivity and aggressiveness in space and time in wild host-pathogen systems: causes and consequences. *Journal of Evolutionary Biology* 25, 1918–1936.
- Wu, B. M., Subbarao, K. V. & van Bruggen, A. H. C. (2000): Factors affecting the survival of *Bremia lactucae* sporangia deposited on lettuce leaves. *Phytopathology* 90 (8), 827–833.
- Wu, B. M., van Bruggen, A. H. C., Subbarao, K. V. & Scherm, H. (2002): Incorporation of temperature and solar radiation thresholds to modify a lettuce downy mildew warning system. *Phytopathology* 92 (6), 631–636.

Elektronické zdroje:

URL: < <http://d-maps.com/m/europa/tchequie/tchequie24.gif> > [cit. 2013-2-25]

9. PŘÍLOHY

9.1. Tabulky

Tabulka 5. 1. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ01 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ01	1	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+
	3	+	+	+	+	+
	4	+	+	+	(+)	+
	5	+	+	+	+	+
	6	+	(+)	+	+	+
	7	+	+	+	+	+
	8	+	+	+	+	+
	9	+	+	+	(+)	+
	10
	11
	12	+	+	+	+	+
	13	(+)	+	+	+	+
	14	+	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	+
	16	+	+	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 2. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ02 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ02	1	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+
	3	+	+	+	+	+
	4	+	+	+	+	+
	5	+	+	+	(+)	+
	6	+	+	+	+	+
	7	+	+	+	+	+
	8	+	+	+	+	+
	9	+	+	+	+	+
	10	+	+	+	+	+
	11	+	+	+	+	+
	12	+	+	+	+	+
	13	(+)	+	+	+	+
	14	+	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	+
	16

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 3. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ03 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ03	1	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+
	3	+	+	+	+	+
	4	+	+	+	+	+
	5	+	+	+	+	+
	6	+	+	+	(+)	+
	7	+	+	+	+	+
	8	+	+	+	+	+
	9	+	+	+	+	+
	10	+	+	+	+	+
	11	+	+	+	+	+
	12	+	+	+	+	+
	13	+	+	+	+	+
	14	+	+	+	(+)	+
	15	+	+	+	+	+
	16	+	+	+	(+)	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 4. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ04 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ04	1	+	+	+	+	(+)
	2	+	+	+	(+)	(+)
	3	(+)	+	+	+	+
	4	+	+	+	+	+
	5	+	+	+	+	+
	6	+	+	+	+	+
	7	+	+	+	+	(+)
	8	+	+	+	+	(+)
	9	+	+	+	+	+
	10	+	+	+	+	(+)
	11	+	+	+	+	(-)
	12	+	+	+	+	+
	13	+	+	+	+	+
	14	+	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	+
	16	+	+	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce
 . = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 5. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ05 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ05	1	+	(-)	(-)	-	+
	2	+	+	+	+	+
	3	+	+	+	+	+
	4	+	+	+	+	+
	5	+	-	-	-	-
	6	+	-	-	+	-
	7	+	+	+	+	+
	8	+	+	+	+	+
	9	+	+	+	+	+
	10
	11	+	+	+	+	+
	12	+	+	+	+	(+)
	13	+	+	+	+	+
	14	(+)	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	+
	16	+	+	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 6. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ06 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ06	1	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+
	3	+	+	+	+	+
	4	+	+	+	+	+
	5	+	+	+	+	+
	6	+	+	+	+	+
	7	+	+	+	+	+
	8	+	+	+	+	+
	9	+	+	+	+	+
	10	+	+	+	+	+
	11	+	+	+	+	+
	12	+	+	+	+	+
	13	+	+	+	+	+
	14	+	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	+
	16	+	+	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce
 . = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 7. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ07 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ07	1	(+)	(-)	(-)	+	(+)
	2	+	+	(-)	+	(+)
	3	+	+	+	+	+
	4	(+)	+	+	+	+
	5	+	+	+	+	+
	6	+	+	+	+	(+)
	7	(+)	(+)	+	+	(+)
	8	+	(+)	+	+	(+)
	9	+	(+)	+	+	(+)
	10	+	+	+	+	(+)
	11	+	(+)	+	+	(+)
	12	+	(+)	+	+	(+)
	13	+	(+)	+	+	(+)
	14	+	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	(+)
	16	+	+	+	+	(+)

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 8. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ08 (*L. serriola*) s izoláty *B.lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ08	1	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+
	3	(+)	+	+	+	+
	4	+	+	+	+	+
	5	+	+	+	+	+
	6	+	+	+	+	+
	7	+	+	+	+	+
	8	+	+	+	+	+
	9	+	+	+	+	+
	10	+	+	+	+	+
	11	+	+	+	+	+
	12	+	+	+	+	+
	13	+	(+)	+	+	+
	14	+	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	+
	16	+	+	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce
 . = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 9. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ09 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ09	1	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+
	3	(+)	+	+	+	+
	4	+	(-)	+	+	+
	5
	6	+	-	+	+	+
	7	+	+	+	+	+
	8	+	(-)	+	+	+
	9	+	(+)	+	+	+
	10	+	+	+	+	+
	11	+	(-)	+	+	+
	12	+	+	+	+	+
	13	+	(-)	+	+	+
	14	+	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	+
	16	+	+	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, += náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 10. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ10 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ10	1	+	(-)	-	+	+
	2	+	+	+	(+)	+
	3	(+)	+	+	+	+
	4	+	(+)	+	+	+
	5	+	+	+	+	+
	6	+	(+)	+	(-)	+
	7	+	+	+	+	+
	8	+	+	+	(+)	(+)
	9	+	+	+	(+)	(+)
	10	+	+	+	+	+
	11	+	+	+	+	+
	12	+	+	+	(+)	(+)
	13	+	(+)	+	(+)	(+)
	14	+	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	+
	16	+	+	+	+	(-)

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 11. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ11 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ11	1	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+
	3	(+)	+	+	+	+
	4	+	+	+	+	+
	5	+	+	+	+	+
	6	+	+	+	+	+
	7	+	+	+	+	+
	8	+	+	+	+	+
	9	+	+	+	+	+
	10	+	+	+	+	+
	11
	12	+	-	+	+	+
	13	+	(+)	+	+	+
	14	+	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	+
	16	+	+	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 12. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ12 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ12	1	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+
	3
	4	+	+	+	+	+
	5	+	+	+	+	+
	6	+	+	+	+	+
	7	+	+	+	+	+
	8	+	+	+	+	+
	9	+	+	+	+	+
	10	+	+	+	+	+
	11	+	+	+	+	+
	12	+	-	+	+	+
	13	+	+	+	+	+
	14	+	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	+
	16	+	+	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 13. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ13 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ13	1	(+)	+	+	+	+
	2	(+)	+	(+)	+	(+)
	3	(+)	+	+	+	+
	4	(-)	+	(+)	+	(+)
	5	+	+	+	+	+
	6	+	+	+	+	+
	7	(+)	+	+	+	+
	8	(+)	+	(+)	+	(-)
	9	(+)	+	+	+	+
	10	(+)	+	(+)	+	+
	11	+	+	(+)	+	+
	12	+	-	+	+	(+)
	13	(+)	+	+	+	+
	14	(+)	+	+	+	+
	15	+	+	+	+	+
	16	+	+	+	(+)	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 14. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ14 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ14	1	+	(+)	+	+	(+)
	2	+	+	+	(-)	(+)
	3	+	+	(+)	(+)	+
	4	+	(+)	+	-	(+)
	5	+	(+)	(+)	-	(-)
	6	+	+	(+)	-	-
	7	+	+	(+)	(-)	(+)
	8	+	+	(+)	(-)	(+)
	9	+	+	+	(+)	(-)
	10	+	+	(+)	(+)	(-)
	11	(+)	+	+	-	(+)
	12	+	+	+	(+)	(-)
	13	+	(+)	(+)	(-)	(-)
	14	+	+	(+)	-	-
	15	+	(+)	+	-	(-)
	16	+	+	(+)	(-)	(+)

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 15. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ15 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ15	1	+	+	(+)	(-)	-
	2	+	(+)	(+)	(-)	+
	3	(+)	+	-	(-)	+
	4	+	+	(+)	(-)	+
	5	+	(-)	(+)	(-)	(+)
	6	+	(+)	+	-	(+)
	7	-	+	(-)	(-)	(+)
	8	(+)	+	(-)	(-)	(+)
	9	(-)	+	(+)	(-)	(+)
	10	+	+	(+)	(-)	+
	11	(+)	+	(+)	(-)	(+)
	12	(+)	-	(-)	(-)	(+)
	13	(-)	(+)	(-)	-	(+)
	14	(+)	+	+	(-)	+
	15	(+)	+	(-)	(-)	+
	16	+	+	(-)	(-)	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce
 . = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 5. 16. Kvalitativní vyhodnocení interakcí populace CZ16 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
CZ16	1	+	+	+	+	+
	2	+	(+)	+	+	+
	3	+	+	+	+	+
	4	+	+	+	(+)	+
	5	(-)	(-)	+	+	+
	6	+	(+)	+	(+)	+
	7	(+)	+	+	+	+
	8	+	+	+	+	+
	9	+	+	+	+	+
	10	(+)	+	+	+	+
	11	(+)	+	+	+	+
	12	(+)	.	+	+	+
	13	+	(+)	+	+	+
	14	+	+	+	+	+
	15	(+)	+	+	+	+
	16	(+)	+	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, += náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 6. 1. Kvalitativní vyhodnocení interakcí subpopulace UK3 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
UK 3	1	+	+	+	-	(+)
	2	(+)	-	(+)	(-)	+
	3	+	-	(-)	(+)	(+)
	4	+	-	(-)	(+)	+
	5	(+)	-	(-)	(-)	(+)
	6	(+)	-	-	(+)	+
	7	+	-	-	(+)	(+)
	8	(+)	-	-	(+)	(+)
	9	(+)	-	-	(+)	(-)
	10	+	-	-	(+)	+
	11	+	(-)	(-)	+	+
	12	+	(-)	(-)	(+)	+
	13	+	(-)	(-)	(+)	+
	14	+	(-)	(-)	(+)	+
	15	+	-	(+)	(+)	+
	16	+	(-)	(-)	(+)	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 6. 2. Kvalitativní vyhodnocení interakcí subpopulace UK4 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
UK 4	1	(+)	-	(-)	(-)	+
	2	(+)	-	(+)	(-)	+
	3	(+)	-	(-)	(-)	+
	4	+	-	(+)	(+)	+
	5
	6	+	-	-	(-)	+
	7	(+)	-	+	(+)	+
	8	+	-	+	(+)	+
	9	+	-	+	(+)	+
	10	+	-	(+)	(+)	+
	11	+	-	-	(+)	+
	12	(+)	-	(-)	+	+
	13	+	(-)	(-)	+	+
	14	+	(-)	-	+	(+)
	15	+	-	(-)	+	+
	16	+	-	-	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 6. 3. Kvalitativní vyhodnocení interakcí subpopulace UK5 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
UK 5	1	(+)	-	+	(+)	(-)
	2	+	-	+	+	(-)
	3	+	-	(+)	+	(+)
	4	(+)	-	(-)	(+)	-
	5	(-)	-	+	-	-
	6	(-)	-	+	-	-
	7	+	-	+	+	(-)
	8	+	-	+	+	(+)
	9	+	-	+	+	(+)
	10	(+)	-	+	+	(+)
	11	+	-	+	+	+
	12	+	-	+	+	(+)
	13	+	-	+	+	+
	14	-	-	+	+	(-)
	15	+	-	+	+	+
	16	+	+	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, += náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 6. 4. Kvalitativní vyhodnocení interakcí subpopulace UK6 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
UK 6	1	+	(-)	+	+	(+)
	2	(+)	-	+	(+)	(-)
	3	+	-	+	(+)	(+)
	4
	5	+	-	+	+	(+)
	6	+	-	+	+	(+)
	7	+	-	+	+	(+)
	8	(+)	(-)	+	(+)	(+)
	9	+	-	+	(+)	+
	10	+	-	+	(+)	+
	11	+	-	+	+	+
	12	+	-	+	+	+
	13	+	-	+	+	+
	14	+	-	+	+	(+)
	15	+	(-)	+	+	+
	16	+	-	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 6. 5. Kvalitativní vyhodnocení interakcí subpopulace UK7 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
UK 7	1	+	-	(+)	(-)	-
	2	+	-	(+)	(-)	-
	3	+	-	(+)	(-)	(-)
	4	+	-	+	+	(-)
	5	+	-	+	+	+
	6	+	-	+	(+)	-
	7	+	-	(+)	(+)	(-)
	8	+	-	+	+	(+)
	9	+	-	+	+	(-)
	10	+	-	+	+	(-)
	11	+	+	(+)	(+)	-
	12	+	-	(+)	(+)	(-)
	13	+	-	+	(+)	(-)
	14	+	-	+	(+)	(-)
	15	+	-	(-)	(+)	-
	16	+	-	(+)	(+)	(+)

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 6. 6. Kvalitativní vyhodnocení interakcí subpopulace UK8 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	61/1/07	19/1/07
UK 8	1	+	-	+	(-)	(+)
	2	+	-	+	+	(+)
	3	+	-	+	+	(+)
	4	+	-	+	(+)	(+)
	5	+	-	(+)	(+)	(+)
	6	+	-	+	+	+
	7	+	(-)	+	+	+
	8	+	-	+	+	+
	9	+	-	+	+	+
	10	+	-	+	+	+
	11	+	-	+	(+)	+
	12	+	-	+	+	+
	13	+	-	+	+	+
	14	+	-	+	+	+
	15	+	-	(+)	(-)	-
	16	+	-	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 6. 7. Kvalitativní vyhodnocení interakcí subpopulace UK9 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
UK 9	1	+	-	+	+	(+)
	2	+	-	+	(-)	+
	3	+	-	+	+	+
	4	+	(-)	+	+	+
	5	(+)	-	+	+	+
	6	(+)	-		+	+
	7	(+)	-	+	+	+
	8	(+)	-	+	+	+
	9	+	-			(-)
	10	+	-	+	+	+
	11	+	-	+	+	+
	12
	13	+	(+)	+	+	+
	14	(+)	(+)	+	+	+
	15	(+)	(-)	+	+	+
	16	(+)	-	+	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 6. 8. Kvalitativní vyhodnocení interakcí subpopulace UK11 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
UK 11	1	(+)	-	+	+	(+)
	2	(+)	-	+	+	+
	3	(-)	(+)	+	+	+
	4	(+)	-	+	(+)	(+)
	5	(-)	-	(+)	-	-
	6	-	-	+	+	(+)
	7	(+)	-	(+)	(-)	(+)
	8	(-)	(-)	+	(+)	(+)
	9	(-)	-	+	(+)	(+)
	10	(+)	-	(+)	(+)	+
	11	(+)	-	+	(-)	(+)
	12	(-)	-	(+)	+	+
	13	(+)	-	+	+	+
	14
	15	(+)	-	+	(+)	+
	16	(+)	-	+	+	(+)

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, += náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 6. 9. Kvalitativní vyhodnocení interakcí subpopulace UK12 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
UK 12	1	+	-	+	+	+
	2	(+)	-	+	+	+
	3	(+)	-	+	+	(+)
	4	+	-	+	+	+
	5	+	+	+	+	-
	6	+	+	+	(+)	+
	7
	8	+	-	+	+	+
	9	+	(+)	+	+	+
	10	+	(+)	+	+	+
	11	(+)	(+)	+	+	+
	12	+	(+)	+	+	+
	13	+	-	+	+	+
	14	+	-	(+)	+	+
	15	+	-	+	+	+
	16	(+)	-	(+)	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, += náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

Tabulka 6. 10. Kvalitativní vyhodnocení interakcí subpopulace UK13 (*L. serriola*) s izoláty *B. lactucae*

Číslo populace	Pořadové číslo jedince	Izolát <i>Bremia lactucae</i>				
		33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07
UK 13	13	(+)	(-)	(-)	(+)	+
	1	+	(-)	+	(-)	+
	2	+	-	(+)	+	+
	13Bulk	+	-	(+)	+	+

Vysvětlivky: - = rezistentní reakce, (-) = neúplná rezistence, (+) = heterogenní reakce, + = náchylná reakce

. = netestováno (data nejsou k dispozici)

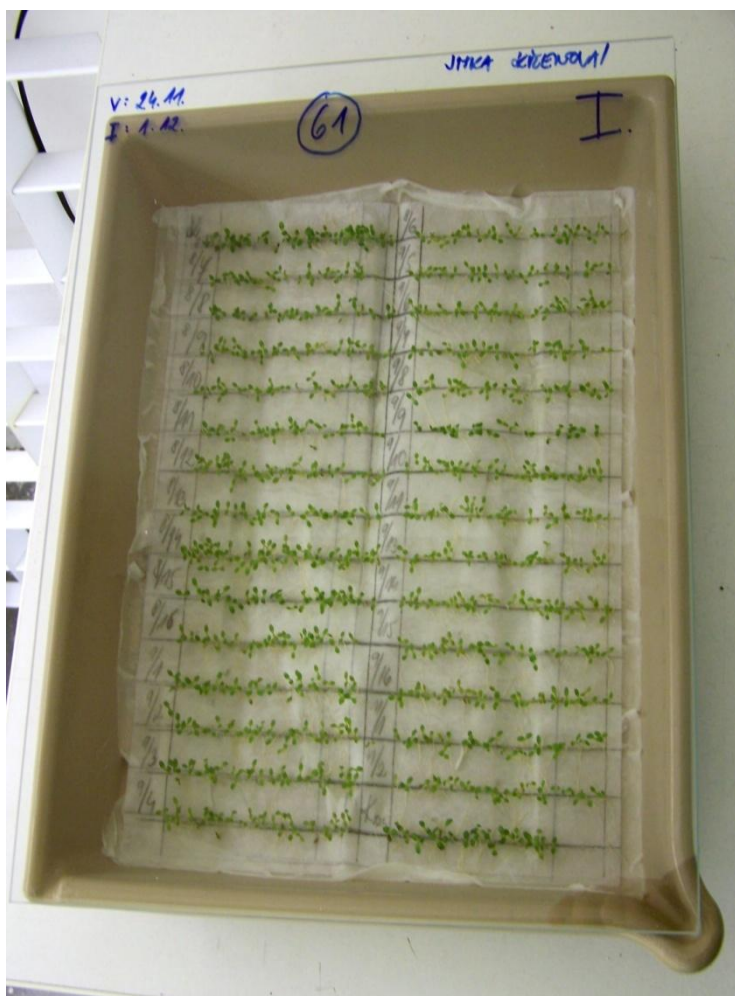
Tabulka 12. Přehled fenotypů rezistence *L. serriola* zaznamenaných v českém a britském souboru *L. serriola*

Fenotyp rezistence (R-fenotyp) / izolát <i>B. lactucae</i>					Celkový počet jedinců s R-fenotypem (absolutní hodnota/procenta)	Počet jedinců /populací s R-fenotypem	
33/98	70/01	16/1/03	19/1/07	61/1/07		CZ	UK
+	+	+	+	+	222 (56.9)	198/15	24/7
+	-	+	+	+	76 (19.5)	9/6	67/10
+	-	-	+	+	20 (5.1)	2/2	18/3
+	+	+	-	+	14 (3.6)	13/3	1/1
+	-	+	+	-	12 (3.1)	0/0	12/4
+	+	+	+	-	8 (2.1)	6/4	2/2
-	-	+	+	+	8 (2.1)	1/1	7/2
+	+	+	-	-	6 (1.5)	6/2	0/0
-	-	+	+	-	6 (1.5)	0/0	6/2
+	+	-	-	+	5 (1.3)	5/1	0/0
-	+	+	+	+	2 (0.5)	1/1	1/1
+	-	+	-	+	2 (0.5)	1/1	1/1
+	-	-	-	+	2 (0.5)	1/1	1/1
+	-	-	+	-	2 (0.5)	1/1	1/1
-	+	-	-	+	2 (0.5)	2/1	0/0
+	+	-	+	+	1 (0.3)	1/1	0/0
-	+	+	-	+	1 (0.3)	1/1	0/0
+	-	-	-	-	1 (0.3)	1/1	0/0
Celkem					390 (100)	249/16	141/10

9.2. Obrázky



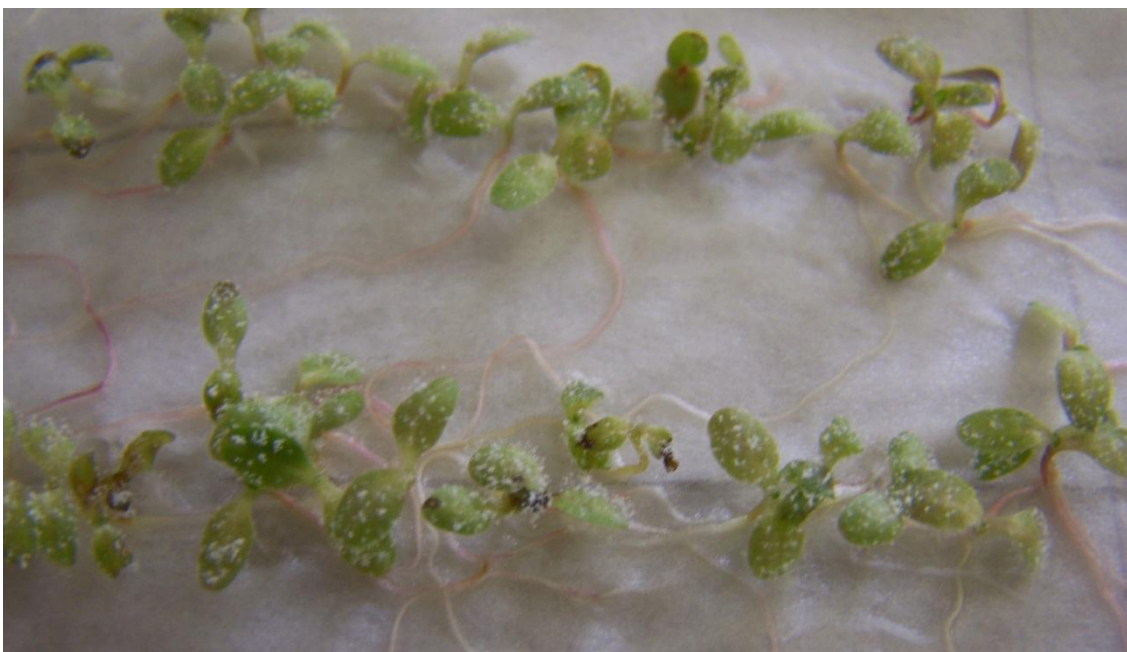
Obrázek 1. Pohled do kultivační místnosti



Obrázek 2. Ukázka výsevního truhlíku se založeným pokusem



Obrázek 3. Ukázka neúplné rezistence *L. serriola* (1. řádek) a rezistence (2. řádek) po inokulaci izolátem *B. lactucae*



Obrázek 4. Ukázka zcela náchylných jedinců *L. serriola* po inokulaci izolátem *B. lactucae*