

BIOTROFNÍ HOUBY A PERONOSPORY PLANĚ ROSTOUCÍCH ROSTLIN



MICHAELA SEDLÁŘOVÁ

BARBORA MIESLEROVÁ

ZUZANA DRÁBKOVÁ TROJANOVÁ

ALEŠ LEBEDA

Autorský kolektiv:

Doc. RNDr. Michaela Sedlářová, Ph.D. (MS)

Doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D. (BM)

Mgr. Zuzana Drábková Trojanová, Ph.D. (ZDT)

Prof. Ing. Aleš Lebeda, DrSc. (AL)

Pracoviště:

Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci,
Šlechtitelů 27, 783 71 Olomouc-Holice

Recenzenti:

Prof. Dr. Ing. Libor Jankovský – Ústav ochrany lesů a myslivosti, Lesnická
a dřevařská fakulta, Mendelova univerzita v Brně

Doc. Ing. Ivana Šafránková, Ph.D. – Ústav pěstování, šlechtění rostlin
a rostlinolékařství, Agronomická fakulta, Mendelova univerzita v Brně

RNDr. Jaroslava Marková, CSc. – Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta,
Univerzita Karlova, Praha

Citace této knihy (How to cite this book): Sedlářová M., Mieslerová B., Drábková
Trojanová Z., Lebeda A. (2021): Biotrofní houby a peronosporý planě rostoucích rostlin
(Biotrophic fungal and oomycete parasites of wild plants). Česká fytopatologická
společnost, Praha, 168 str.

© Autoři, 2021

Vydavatel: Česká fytopatologická společnost, Praha, 2021

ISBN 978-80-903545-7-9 (On-line)

ISBN 978-80-903545-6-2 (Print)

Tisk: Moravské zemské muzeum, Zelný trh 6, 659 37 Brno

S finanční podporou OPVVV CZ.02.2.69/0.0/0.0/16_015/0002337

Univerzita Palackého jako komplexní vzdělávací instituce



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání


MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY

Poděkování

projektům řešeným v minulosti...

MSM 6998959215 Variabilita složek a interakcí v rostlinném patosystému a vliv faktorů prostředí na jejich projev (MŠMT ČR)

FRVŠ 78/2009 Praktická fytopatologie (MŠMT ČR)

CZ.1.07/2.2.00/28.0171 FytoChem – mezioborová integrace výuky zaměřená na rostlinnou biochemii a fytopatologii (MŠMT ČR)

...v současnosti...

Dotace MZe ČR „Národní program konzervace a využívání genetických zdrojů mikroorganismů a drobných živočichů hospodářského významu, č. j. 51834/2017-MZE-17253“ – Sbirka fytopatogenních mikroorganismů UPOC

...kolegům z odborných společností...

Česká fytopatologická společnost

Česká vědecká společnost pro mykologii

ACTAEA – společnost pro přírodu a krajinu

...i osobní

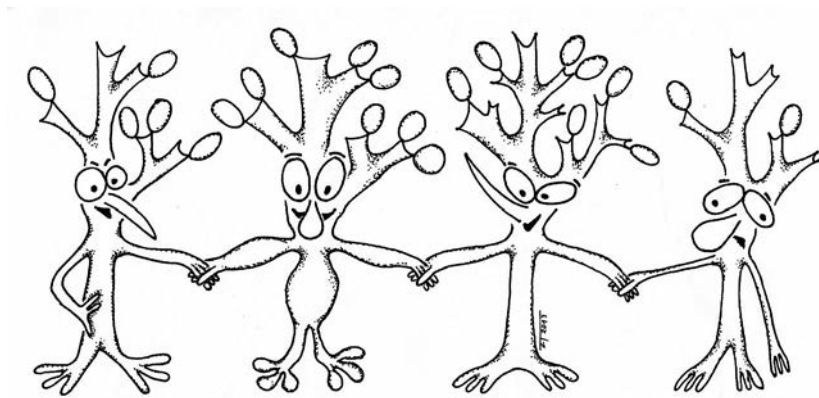
MS děkuje rodičům, přátelům a partnerovi za lásku, trpělivost, společné toulky v terénu; AL za odkrytí krásy oboru fytopatologie; za spolupráci kolegům (nejen z ČFS a ČSVM) i studentům

BM děkuje svým rodičům za předání lásky k přírodě a ke všemu živému, partnerovi za podporu a všem svým učitelům za inspiraci

ZDT děkuje svým rodičům a pedagogům za otevření dveří do fascinujícího světa (nejen) mikroskopických organismů

AL ve vztahu k tématu této knihy děkuje prof. Dr. I. R. Crutemu (UK), který mu pomohl v počátcích studia *B. lactucae*; dále pak Dr. J. J. Burdonovi (Austrálie), jež mu dal řadu impulzů k výzkumu přírodních rostlinných patosystémů; oběma pak za skutečné a dlouholeté přátelství

Věnováno našim učitelům, studentům a blízkým,
kteří s námi sdílejí chvíle našeho života
a jsou pro nás zdrojem inspirace.



„Kluci, vemte mě do party, vždyť jsem taky součástí celkové variability...“

Obsah

Úvod	5
Obecná část	7
Historie studia mykóz planě rostoucích rostlin v Olomouci a na Moravě	8
Houby a houbám podobné organismy	14
Ekologické skupiny a potravní strategie hub	18
Vymezení biotrofních hub	21
Klasifikace ekofyziologických strategií parazitů (nejen biotrofních) a jejich vlivu na rostlinu	27
Choroba, symptomy, patosystém	29
Interakce biotrofních parazitů s hostitelskou rostlinou v detailech	32
Vazba biotrofů na hostitele, patogenní variabilita, „host jumps“	45
Metody determinace původců mykóz rostlin	48
Speciální část	52
Peronospory	53
Albugo	66
Padlí	70
Rzi	88
A pro doplnění fakultativní biotrofové	
Taphrinales – kadeřavky, palcatky, prvohouby	123
Paličkovice	129
Sněti	135
Literatura	145
Summary	167

Úvod

Choroby rostlin vzbuzují pozornost lidstva již od starověku, především pokud postihují významné zemědělské plodiny, snižují jejich výnos, a tak ohrožují výživu populace (Schumann a D'Arcy, 2012). Epidemie chorob rostlin a jejich původců, včetně biotrofních hub a oomycetů, ovlivňovaly lidstvo od počátků civilizace a zemědělství. Hospodářský a geopolitický význam však začaly nabývat od ca 18. století, kdy jejich epidemie nějak souvisely s revolucemi, migračními vlnami, změnami politického uspořádání a dokonce i válkami (Zadoks, 2008). Všechny tyto aspekty vedly v 18. století k položení základů **fytopatologie**, jako vědní disciplíny zabývající se chorobami rostlin a jejich epidemiemi v kontextu prostředí. Zpočátku se pozornost vědců obracela k rozpoznání původců chorob, porozumění jejich životním strategiím a vlivu na rostliny, a později zejména pak k možnostem ochrany plodin, což vedlo ke vzniku samostatného oboru **rostlinolékařství**, a to včetně českých zemí (Kúdela et al., 2020).

Planě rostoucí rostliny zůstávaly a v podstatě stále zůstávají stranou zájmu, pokud nemají ekonomické využití, nebo nejsou možným zdrojem inokula patogenu pro příbuznou plodinu. Dynamika jak **přírodních**, tak i **kulturních rostlinných patosystémů** (Robinson, 1976) (systémů zahrnujících plané či kulturní, člověkem záměrně pěstované, rostliny a jejich patogeny ve vztahu k faktorům prostředí) se v mnohém odlišuje. U přírodních patosystémů bývá zachována dynamická rovnováha v interakcích hostitele a patogenu, a to mimo jiné díky časoprostorové strukturovanosti společenstev a úrovni genové rozmanitosti v populacích obou partnerů. U kulturních patosystémů se poměrně úzká genová základna vyšlechtěných odrůd příslušných plodin a jejich pěstování v monokultuře významně podepisuje na vysokém stupni zranitelnosti populací těchto rostlin. Interakce s virulentním a agresivním genotypem patogenu pak může způsobit intenzivní napadení, rozsáhlé poškození pletiv a orgánů, případně i rychlou destrukci hostitele. Současná intenzivní zemědělská produkce je přímo spojena se šlechtěním odolnějších odrůd plodin, velmi často s dominantními geny rezistence. Tato strategie zpětně vyvíjí silný tlak na selekci vhodných mutací u patogenu (McDonald a Linde, 2002), které odolnost překonají a způsobí tak vážné hospodářské škody u příslušných plodin. Tento proces bývá v literatuře nazýván jako „**boom-bust**“ cyklus (Tronsmo et al., 2020) (nemáme pro něj přesný český

termín, dalo by se volně přeložit jako cyklus, kde se střídají fáze prosperity a krachu, ve zkratce tedy „nahoru a dolů“), který se může po nějaké době opakovat, což se také často děje. Nejlepší obranou rostlin proti rychle se měnícím patogenům se jeví jejich genetická variabilita. Nesčetné studie ukazují, že vyšší rozmanitost fenotypů a genotypů rostlin vede k vyšším úrovním rezistence a její trvanlivosti, a to jak na individuální, tak i populační úrovni (McDonald a Linde, 2002).

Změny v přístupu k zemědělské produkci staví na aktuálních poznacích mnoha biologických a zemědělských oborů, v čele s fytopatologií a šlechtěním rostlin. Do popředí se tak dostává systémový přístup k managementu chorob, **integrovaná ochrana rostlin** (Barzman et al., 2015; Tronsmo et al., 2020), včetně využívání alternativních zdrojů rezistence ve **šlechtění**, např. genů původem z planě rostoucích rostlin (tzv. progenitorů). Do těchto strategií v posledních desetiletích významně vstupují i metody **rostlinných biotechnologií** (Lebeda et al., 1988; Niks et al., 2019). Pochopení interakcí rostlin a jejich patogenů, a poznání fungování kulturních vs. přírodních patosystémů, tak může inspirovat k navržení nových způsobů ochrany plodin vstřícnějších k životnímu prostředí (Burdon a Thrall, 2014).

Publikace, vydávané u nás i v zahraničí, bývají z pochopitelných důvodů zaměřeny především na patogeny a choroby hospodářsky významných rostlin. Za zmínku stojí, že již roku 1900 začal vydávat pozdější profesor a první rektor Vysoké školy zemědělské v Brně (dnešní MENDELU) František Bubák „Zprávy o chorobách kulturních rostlin v Čechách“. Druhová diverzita fytopatogenních peronospor (oomycetů či řasovek, jak jsou nověji nazývány dle příbuznosti s řasami) a hub infikujících planě rostoucí rostliny je v ČR vysoká, i když často uniká naší pozornosti. Proto jsme se rozhodli zpracovat tuto příručku, která může posloužit nejen studentům fytopatologických a botanických předmětů na VŠ, odborníkům ze zemědělské praxe a ochrany přírody, ale i učitelům a studentům nižších stupňů škol, či jako náhled do rozmanitosti přírody všem zájemcům z řad široké veřejnosti.

V publikaci, kterou držíte v ruce, se její autoři zaměřili na úzkou skupinu biotrofních parazitů, původců mykóz, se kterými se lze běžně setkat především v naší přírodě u planě rostoucích rostlin, ale i u jim příbuzných kulturních plodin.

V Olomouci, jaro 2021

Obecná část



*„Já vím, že seš submikroskopickéj, ale nezvládl bys trochu upravit poměr sil
v našem patosystému?“ Helianthus annuus – Plasmopara halstedii –
Plasmopara halstedii virus (ZDT)*

Historie studia mykóz planě rostoucích rostlin v Olomouci a na Moravě

Rozvoj fytopatologické mykologie nastal v polovině 19. století, kdy jí vévodil etiologický pohled, reprezentován aktivitami Prévosta, Tilleta, de Baryho a některých dalších, jak shrnují např. Ward (1905) a Ainsworth (1981). Důležitou roli v rozvoji oboru hrál vývoj mikroskopických a kultivačních metod, později pak i metod molekulárních. V našem díle navazujeme na výzkumnou činnost řady zapálených amatérských i profesionálních mykologů a fytopatologů, kteří většinou stavěli na svých znalostech botaniky. Historie bádání v oblasti fytopatologické mykologie v našich zemích je poměrně bohatá (Skalický, 1985; Prášil a Marková, 2017). Zde uvedeme pouze několik významných osobností, úzce spjatých s oblastí Moravy a okolí Olomouce, kteří publikovali studie o mykózách planě rostoucích rostlin. Předem se omlouváme řadě vynikajících odborníků, které zde nemáme prostor jmenovat.

Polyhistor, astronom a mykolog, profesor Techniky v Brně, ale i sekretář Přírodozkumného spolku v Brně prof. **Gustav Niessl von Mayendorf** (1839–1919), je známý svou zásluhou o publikaci Mendelovy objevitelské práce o dědičnosti u hrachu v r. 1866. Mimo jiné také přispěl k rozvoji mykologie a fytopatologie, když publikoval „Přípravné práce na kryptogamní flóře z Moravy a rakouského Slezska“ (Niessl, 1864).

Mikroskopické houby parazitující na živých hostitelích studoval zakladatel české fytopatologie prof. **František Bubák** (1866–1925), který se však primárně zaměřoval především na kulturní rostliny. Je autorem dvou monografií: Houby české – 1. díl **Rezy** (1906) a 2. díl **Sněti** (1912). Byl prvním docentem (1901) a prvním profesorem (1919) v oboru fytopatologie (Kůdela, 2000). Po vzniku samostatné ČSR působil na nově vznikajících VŠ, jak na Vysoké škole zemědělské (VŠZ) v Brně (1919), tak na České vysoké škole technické v Praze (od r. 1920), kde s ním krátce působil i autor první **Monografie českých padlí** z r. 1923 prof. PhDr. **Jaromír Klika**, DrSc. (1888–1957). Tento významný geobotanik a propagátor ochrany přírody se v letech 1913–1926 věnoval parazitickým mikromycetům cévnatých rostlin, později se pak zejména orientoval na dendrologii a geobotaniku (Svrček a Urban, 1988).

Před 1. světovou válkou v Olomouci a okolí bádál v oboru fytopatologické mykologie RNDr. **Richard Picbauer** (1886–1955), který se od r. 1906 účastnil práce v Přírodovědeckém klubu v Prostějově, od roku 1908 učil ve Chválkovicích a následně v letech 1910–1914 v Hodolanech. Od roku 1919 působil v Brně a vědecké činnosti se naplno věnoval od r. 1924, kdy začal pracovat ve fytopatologické sekci Zemských výzkumných ústavů zemědělských v Brně, kde zpracoval fytopatologický herbář a spolupracoval s prof. Dr. Ing. **Eduardem Baudyšem**, DrSc. (1886–1968). Během svého života publikoval 49 prací (Baudyš, 1957), především s popisy a nálezy nových druhů původců mykóz, zaměřoval se mimo jiné na rzi, sněti a plísně z oblasti Moravy, Čech, Slovenska (např. Picbauer, 1941).

Vlastivědné muzeum v Olomouci spravuje herbářové položky MUDr. **Leo Franze Cernika** (1878–1943), původem z Enzersdorfu u Vídně, který od roku 1916 působil v Olomouci a kromě praxe v Krajské nemocnici se věnoval výzkumu nižších hub a fytopatologii. Financoval velkou část nákladů na tisk spolkového časopisu *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn*, ve kterém v 15 pokračováních (mezi lety 1928 a 1942) popsal, na základě kreseb a fotografií typických symptomů, 2150 chorob a teratologických malformací rostlin olomoucké flóry (Cernik, 1942; Schirmeisen, 1942).

Mezi osobnostmi, které zasvětily svůj život parazitickým mikromycetům, je potřeba zmínit RNDr. **Jiřího Müllera** (1925–2018) původem z Blanska, který se už od roku 1949 věnoval ve volném čase rzím, snětím a fytopatogenním plísním Moravského Krasu (Müller, 2000). Podílel se na vedení dvou diplomantek z PřF Masarykovy Univerzity v Brně. Při publikování významných nálezů rzí spolupracoval s doc. Ing. **Ivanou Šafránkovou**, Ph.D., odbornicí na choroby okrasných rostlin z AF MENDELU (Šafránková a Miller, 2007). Spolu se svým následovníkem Mgr. **Petrem Kokešem** jsou také autory checklistu mikroskopických hub a oomycetů širšího regionu Moravy a Slezska, který vycházel především z podrobných literárních údajů (hodnotný je přehled literatury, shrnující práce fytopatologů již od Niesslovy mykoflóry Moravy a Slezska z r. 1864). Článek shrnuje 736 taxonů, z toho 622 na planě rostoucích rostlinách (Kokeš a Müller, 2004).

Nálezy z oblasti Moravy také zahrnuje publikace **Katalog rzí České a Slovenské republiky**, která je výsledkem celoživotního díla a lásky ke rzím prof. RNDr. **Zdeňka**

Urbana, DrSc. (1923–2000) a RNDr. **Jaroslavy Markové**, CSc. (*1947) z PŘF UK v Praze (Urban a Marková, 2009). Kniha staví na excerpce literárních údajů (330 citací), studiu vybraných kritických herbářových položek a vlastních sběrech. Je cenným zdrojem údajů o 376 druzích rzí, které se vyskytují nebo dříve vyskytovaly na území České a Slovenské republiky.

S olomouckým regionem je úzce spjata činnost **Výzkumného a šlechtitelského ústavu zelinářského (VŠÚZ) v Olomouci** (1951–1994), který byl v r. 1994 zrušen (Lebeda, 1994), část odborníků a budov VŠÚZ přešla na **Univerzitu Palackého (UP)** a do **Státní rostlinolékařské správy (SRS)** (od r. 2014 sloučena s **ÚKZÚZ**); podrobnosti viz Horký a Spáčil (2017). Do struktury VŠÚZ (a později VJH Sempra) také patřila Šlechtitelská stanice ve Smržicích u Prostějova (Lebeda, 1987a), kde od roku 1975 působil Ing. Aleš Lebeda jako šlechtitel specialista-fytopatolog. Na tomto pracovišti založil a v letech 1975–1994 vedl fytopatologickou laboratoř (Kůdela et al., 2011), která se zabývala vývojem metod testování a testováním šlechtěných druhů zelenin na rezistenci k širokému spektru patogenů (virů, bakterií, oomycetů, hub a škůdců) (Lebeda, 1986). Na ŠS Smržice byl v letech 1975–1994, jako na jednom z prvních pracovišť v tehdejší Československu (ČSSR), rozpracován komplexní, experimentální a metodicky exaktní program a přístup ke šlechtění rostlin na rezistenci k chorobám (Lebeda, 1987b; Lebeda et al., 1988). Rovněž zde byly položeny základy experimentálního studia biotrofních parazitů (oomycetů a hub) rostlin. Po privatizaci ŠS Smržice v roce 1994 a její transformaci na firmu SEMO s.r.o. doc. Ing. A. Lebeda, DrSc. přijal pracovní nabídku PŘF UP v Olomouci, kam nastoupil 1. června 1994. Po přechodu na PŘF UP začal významně rozvíjet obor fytopatologie a výzkum genových zdrojů rostlin na Katedře botaniky PŘF UP v Olomouci (Lebeda a Kincl, 1996). Zde prof. Ing. **Aleš Lebeda**, DrSc. (*13. 4. 1951, Brno) založil nejen laboratoř fytopatologie, ale i sbírku fytopatogenních mikroorganismů a pracovní sbírku genových zdrojů rodu *Lactuca*, *Solanum* a čeledi Cucurbitaceae. V letech 1995–2010 vykonával i funkci vedoucího Katedry botaniky. Ze širokého spektra jeho odborných činností zmíňme alespoň celoživotní studium peronospor a padlí infikujících zeleniny a jejich plané progenitory, včetně studia mechanismů rezistence u genových zdrojů salátu, rajčat a dýňovitých. Pod jeho vedením se náš tým poslední čtvrtstoletí zabývá komplexním výzkumem variability složek a interakcí v přírodních a v kulturních rostlinných patosystémech na různých

úrovních jejich organizační hierarchie, včetně vlivů abiotických faktorů prostředí na jejich projev. Na toto téma inicioval dva velké projekty MŠMT ČR (tzv. Záměry): „Stresová a patologická biologie, biochemie a bioenergetika rostlin“ (MSM 153100010; 1999–2004) a „Variabilita složek a interakcí v rostlinném patosystému a vliv faktorů prostředí na jejich projev“ (MSM 6998959215; 2005–2011). U druhého jmenovaného Záměru byl hlavním řešitelem. Oba tyto projekty významně přispěly k rozvoji fytopatologie jako interdisciplinárního biologického oboru na PŘF UP v Olomouci. V roce 2018 zde byl akreditován navazující **studijní program Fytopatologie**.

Prof. A. Lebeda byl v r. 1996 (společně s prof. V. Táborským) zakládajícím členem **České fytopatologické společnosti (ČFS)**, které v letech 2007–2012 předsedal (místopředseda v letech 1996–2007 a 2012–2020). Dlouhodobě je také aktivní v redakčních radách vědeckých časopisů, např. od r. 1990 jako člen, od r. 2006 pak působí jako editor-in-chief časopisu **Plant Protection Science** (ISSN 1212-2580 (Print) nebo ISSN 1805-9341 (on-line)) vydávaného ČAZV v Praze (Lebeda et al., 2014); od roku 1995 dosud je členem redakční rady časopisu **Czech Mycology**, dále pak **Vavilovia** (od roku 2018 – dosud); v letech 2008–2010 byl také členem redakční rady časopisu **Fungal Ecology**.

Je autorem stovek publikací a desítek kapitol v knihách, jako editor se zasadil o vydání následujících sborníků a knih zaměřených na peronosporu a padlí (podrobné citace uvedeny v seznamu literatury): **Plíseň okurková (Cucurbit downy mildew)** (Lebeda, 1990); **Protozoa a Chromista – Taxonomie, biologie a hospodářský význam** (Lebeda et al., 2006); **The Downy Mildews – biology, mechanisms of resistance and population ecology** (Lebeda et al., 2011); **Mass screening techniques for selecting crops resistant to disease** (Spencer a Lebeda, 2010); **The Downy Mildews – genetics, molecular biology and control** (Lebeda et al., 2008); **Advances in Downy Mildew Research** (Spencer-Phillips et al., 2002; Lebeda a Spencer-Phillips, 2007) a **Padlí kulturních a planě rostoucích rostlin** (Lebeda et al., 2017).

Prof. Lebeda inicioval mimo jiné setkávání odborné vědecké komunity zaměřené na **přírodní rostlinné patosystémy**, přičemž první mezinárodní konferenci **Wild Plant Pathosystems** uspořádal ve dnech 2.–5. 7. 2013 v Olomouci, spolu s čestným prezidentem Dr. Jeremy J. Burdonem (CSIRO, Canberra, Austrálie) (Lebeda a Burdon, 2013a). Z této konference vzešla dvě

speciální čísla časopisů: „Wild Plant Pathosystems“ Plant Protection Science (Lebeda a Burdon, 2013b); „Wild Plant Pathosystems“ European Journal of Plant Pathology (Lebeda et al., 2014). Druhá konference proběhla 28.–31. 8. 2016 ve Finsku v Helsinkách (Anonymous, 2016) a 3. konferenci organizoval 16.–19. 9. 2019 prof. Dr. Marco Thines (Frankfurt am Main, Německo) (Prinz a Thines, 2019).

Vášeň pro studium interakcí rostlina-patogen je nakažlivá a s nadsázkou lze říci, že na PŘF UP v Olomouci „infikovala“ řadu studentů a spolupracovníků i ze spolupracujících kateder (K. buněčné biologie a genetiky, K. biochemie, K. biofyziky), kteří se dodnes věnují „**sviňuchám**“ (doc. RNDr. Lenka Luhová, Ph.D. KBC PŘF UP, ústní sdělení, 1999). Mezi členy našeho pracoviště K. botaniky, kteří dlouhodobě studují biotrofy, jsou doc. Ing. **Eva Křístková**, Ph.D. (genové zdroje Cucurbitaceae a *Lactuca* spp., padlí a plíseň tykvovitých), RNDr. **Božena Sedláková**, Ph.D. (padlí a plíseň tykvovitých, fungicidní ochrana), RNDr. **Miloslav Kítner**, Ph.D. (molekulární metody v determinaci a fylogenezi peronospor a padlí) a členky autorského kolektivu, jejichž stručné představení uvádíme dále.

Doc. RNDr. **Michaela Sedlářová**, Ph.D. od roku 1997 zaměřuje svůj zájem na mechanismy interakce rostlina-patogen na buněčné a biochemické úrovni (resp. úloha signálních molekul, zejména ROS a NO, při stresu *sensu lato*), zobrazovací metody či patosystémy slunečnice – *Plasmopara halstedii* a lociky – *Bremia lactucae*, ale také na terénní studium biotrofních parazitů planě rostoucích rostlin (Sedlářová, 2017) a mikrofotografii. Vedla dva projekty zaměřené na rozvoj výuky fytopatologie: Praktická fytopatologie (FRVŠ 78/2009) a FytoChem – mezioborová integrace výuky zaměřená na rostlinnou biochemii a fytopatologii (CZ.1.07/2.2.00/28.0171).

Doc. RNDr. **Barbora Mieslerová**, Ph.D. se od roku 1996 komplexně zabývá zástupci řádu Erysiphales (taxonomií, projevy interakcí na fenotypové, buněčné a biochemické úrovni, vlivy vnějších faktorů, biologickou ochranou), především pak padlím na rajčatech (*Pseudoidium neolycoopersici*) a locikách (*Golovinomyces orontii* a nyní nově popsáným druhem *G. bolayi* (Braun et al., 2019; Mieslerová et al., 2020c)), či okrasných, léčivých rostlinách a stromech v přírodě ČR. Pod jejím vedením zpracovala Mgr. Veronika Petřeková diplomovou práci o padlí, která byla vybrána nakladatelstvím Academia k vydání v knižní

podobě (Petřeková, 2018). Je spoluautorkou knih s didaktickým přesahem **Houby a houbám podobné organismy v biotechnologiích** (Mieslerová et al., 2016) a **Padlí kulturních a planě rostoucích rostlin** (Lebeda et al., 2017).

Mgr. **Zuzana Drábková Trojanová**, Ph.D. během svého studia na KB PŘF UP v letech 2007–2017 pod vedením M. Sedlářové zkoumala patologickou morfologii a anatomii rostlin, změny vyvolané biotrofními parazity a svou energii také věnovala patosystému slunečnice – *Plasmopara halstedii* – *Plasmopara halstedii virus* (studiu patogenní variability, interakcím rostlina-patogen po biochemické stránce, změnám primárního metabolismu rostliny či fytopatologické ilustraci – je autorkou většiny obrázků v této knize). Působila jako pedagog ekologické výchovy v Horažďovicích, nyní na MD.



Všichni členové autorského kolektivu (zleva BM, MS, ZDT, AL) se podíleli na řadě projektů, výuce i popularizaci fytopatologie a vítají příležitost přiblížit vám knižní formou fascinující svět parazitických biotrofních mikromycetů a peronospor, který je jim blízký.

Houby a houbám podobné organismy

Houby jsou eukaryotické heterotrofní organismy, které jsou charakterizovány osmotrofní výživou, tj. přijímají živiny absorpcí přes buněčnou stěnu, a rozmnožují se nejčastěji pomocí spor (ať již pohyblivých nebo nepohyblivých) (Webster a Weber, 2007). Vzhledem k převážně skrytému růstu mycelia v substrátu a „náhlé“ fruktifikaci hub si lidé dlouho nedokázali jejich často masivní výskyt vysvětlit. Od 18. století, kdy Linné položil základy klasifikace organismů, bylo na ně pohlíženo jako na „nezelené rostliny“. Počáteční práce byly mikroskopické, od poloviny 19. století pak postupně doplněné o experimentální přístup a nástin fyziologie (Ainsworth, 1981; Ward, 1905). V původních taxonomických studiích byly řazeny k tajnosnubným rostlinám (Cryptogamae, kryptogamy; např. Tichý a Scháněl (1957)). Vzbuzovaly však nelibost až frustraci pravověrných botaniků, protože se vlastnostmi vymykaly jejich očekávání (Niessl, 1864).

Postupně se náhled na houby měnil (Petersen a Hawksworth, 2016), ve 20. století byly uznány jako samostatná říše **Fungi** na roveň živočichům a rostlinám (nejen na základě odlišnosti v syntéze aminokyseliny lysinu), a nejnověji jsou spolu s živočichy zařazovány do superskupiny Opisthokonta (Adl et al., 2019). Na začátku 21. století se umělý systém „hub“ přiblížil fylogeneticky přirozenému členění. Na základě molekulárních studií bylo několik skupin organismů, dříve pojímaných jako houby, přeřazeno do jiných vývojových větví eukaryot, i když jim stále tradičně přináleží označení „houbám podobné organismy“ nebo „houbové organismy“ (Mieslerová et al., 2016). Taxony mohou být monofyletické – s jediným společným předkem zahrnují všechny jeho potomky (základní požadavek na přirozené biologické taxony); polyfyletické – bez blízkého společného předka; či parafyletické – nezahrnují všechny potomky společného předka. Fylogenetické stromy jsou u hub skládány na základě kombinace výsledků studia konzervativních genů kódujících velkou (LSU) a malou podjednotku (SSU) ribozómu (18S rRNA, resp. 28S rRNA) a podjednotky RNA polymerázy (např. RPB1 a RPB2). Názory na monofyletismus resp. polyfyletismus či parafyletismus jednotlivých skupin a jejich příbuznost se však mění kontinuálně s tím, jak je zpřesňují data nově

získávaná molekulárními studii, v současnosti např. v rámci mezinárodního projektu „Outline of *Fungi* and fungus-like taxa“ (Wijayawardene et al., 2020).

Nomenklatura (pojmenovávání) hub *sensu lato* spadá pod “**International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code)**“ (Turland et al., 2018). V současné době překotného vývoje mykologie jsou cenným zdrojem pro vyhledávání platných jmen, zadávání molekulárních dat a publikaci nových druhů on-line databáze. Výbor pro nomenklaturu hub uznává nomenklaturní úložiště **Index Fungorum** na adrese **www.indexfungorum.org** (mezinárodní projekt od 90. let 20. století; databázi od r. 2015 spravují Royal Botanic Gardens Kew, Velká Británie) a **MycoBank** (se sídlem ve Westerdijk Fungal Biodiversity Institute (do r. 2017 nesl název CBS-KNAW Fungal Diversity Center) v nizozemském Utrechtu) na adrese **www.mycobank.org** (nyní ve vlastnictví Mezinárodní mykologické asociace; v době psaní tohoto textu 10. 3. 2021 jejich cloudové úložiště ve Štrasburku vyhořelo, naštěstí byly zachráněny zálohy dat v Roubaix, Francie) (Petersen a Hawksworth, 2016). Morfologii, fylogenezi hub a jejich význam pro člověka kombinuje od r. 2014 databáze **Faces of Fungi** <https://www.facesoffungi.org> (Jayasiri et al., 2015).

Jednou ze skupin „houbám podobných organismů“, kterým budeme věnovat pozornost, je oddělení **Oomycota** (syn. **Peronosporomycota**) řazené do říše Stramenopiles, superskupiny (T)SAR, česky známé jako peronospory, oomycety či jako řasovky, ale také jako „houby vaječné“ nebo „plísňě vaječné“ (Kalina a Váňa, 2005). Zástupci vzhledem připomínají houby (mají vláknitou stélku, tvoří pohyblivé spory ve sporangíích), ale jsou příbuzné řasám (plastidy ztratili až druhotně), jejich buněčná stěna je tvořena převážně celulózou, mají odlišné biosyntetické dráhy a alespoň jeden bičík zoospor opatřený nápadným vlášením. Najdeme mezi nimi řadu fytopatologicky významných druhů ve 4 (5) rádech, včetně biotrofních zástupců (Fawke et al., 2015; McGowan a Fitzpatrick, 2020). V dalších částech této publikace se budeme podrobně zabývat především biotrofy z čel. Peronosporaceae, které bývají označovány jako **peronospory**, „downy mildews“, či ve starší české literatuře „nepravá padlí“ (Baudyš, 1927).

Houby (**Fungi**, Mycetalia), jejichž buněčná stěna je tvořena převážně chitinem a zásobní látkou je glykogen, jsou v současnosti rozdělovány různými autory do oddělení, jejichž počet kolísá od 9 (Naranjo-Ortiz a Gabaldón, 2019) až do 19

(Wijayawardene et al., 2020). Přestože chápeme, že naše poznání se posouvá a bude se i nadále zrychleně měnit s rozvojem dostupných metod bádání a počítačové techniky, z didaktického pohledu je to noční můra mnoha pedagogů i studentů. Vědomi si faktu, že taxonomie hub v době, kdy budete tyto řádky číst, může být již zcela odlišná, jmenujme si alespoň ustálené skupiny se zaměřením na fytopatogeny: **Opisthosporidia** (zoosporické organismy zahrnující vnitrobuněčné parazity hub, oomycetů a řas (Cryptomycota) či živočichů (Microsporidiomycota) se špatně definovanými vegetativními stadii často bez buněčné stěny; nově je skupina považována za parafyletickou); **Chytridiomycota** (fylogeneticky nejstarší, často jednobuněčné i vláknité „pravé“ houby s pohyblivými sporami a vazbou na vodní či vlhké prostředí, mezi nimiž najdeme i vnitrobuněčné parazity rostlin), z nichž se v současnosti vydělilo odd. Blastocladiomycota (parazitě řas, živočichů i rostlin) a Neocallimastigomycota (žijící symbioticky v trávicím traktu přežvýkavců); **Mucoromycota** (vláknité mikroskopické houby s nepohyblivými sporami ve sporangiiích, často saprofyticky navázané na rostliny), z nich jsou někdy vydělována odd. Glomeromycota (žijící v endomykorhize s rostlinami) a Zoopagomycota (vláknité mikroskopické houby s nepohyblivými sporami ve sporangiiích vázané na živočichy); a nakonec dvě nejznámější a nejstabilnější skupiny: **Ascomycota** (houby vřeckovýtrusé, h. vřeckaté, askomycety) a **Basidiomycota** (houby stopkovýtrusé, bazidiomycety) (Mieslerová et al., 2016).

Askomycety jsou nejpočetnější skupinou hub, odhaduje se, že zahrnují až 60 % všech známých druhů (Hyde et al., 2020; Wu et al., 2019). Vyznačují se článkovaným myceliem s jednoduchým pórem v přepážkách a pohlavně vzniklými diploidními **vřecky = asky** (latinsky *asci*, v jednotném čísle *ascus*), které po meióze tvoří endogenně haploidní **vřeckospory = askospory**. Její zástupci jsou velmi variabilní, od jednobuněčných forem přes pseudomycelia kvasinek, po rozsáhlá mycelia dalších vřeckatých zástupců, přičemž nejdvozenější druhy vytvářejí vřecka v makroskopických plodnicích zvaných **askomata**, kde jsou vřecka tvořena ve výtrusorodé vrstvě zvané **thecium** či pseudohymenium. U mnoha vláknitých forem převažuje v životním cyklu nepohlavní rozmnožování pomocí exogenní tvorby nepohyblivých spor, **konidií**, často seskupených do nápadných útvarů označovaných jako **konidiomata** (Klán, 1989; Hrouda, 2015). V této skupině hub také najdeme nejvíce původců mykóz rostlin, z biotrofů se dále zaměříme na kadeřavkovité

(čel. Taphrinaceae, ř. Taphrinales), paličkovcovité (čel. Clavicipitaceae, ř. Hypocreales) a podrobně především na **padlí** (čel. Erysiphaceae, ř. Erysiphales), označované také jako „powdery mildews“, moučnatky či ve starší literatuře „nepravé plísně“ (Braun a Cook, 2012; Lebeda et al., 2017; Petřeková, 2018).

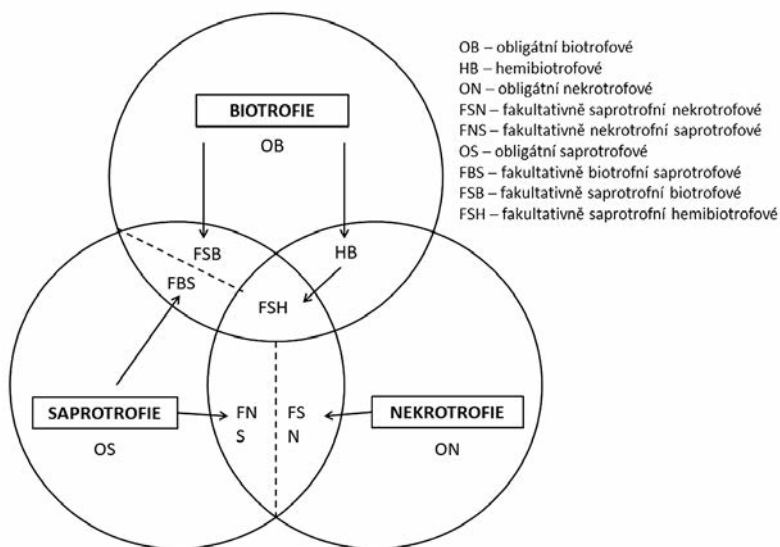
Bazidiomycety lze charakterizovat jako houby, u kterých v životním cyklu převažuje dikaryotická (dvojjaderná) fáze*, jako výsledek pohlavního procesu tvoří **bazidie**, které exogenně produkují **bazidiospory**, v přepážce mezi sousedními buňkami jejich hyf (kromě rzí) je různě utvářený **dolioporus**, soudečkovitě ztloustlý otvor krytý membránou, a tvoří přezky, kterými přechází jedno ze dvou jader do sousední buňky. Také tato skupina se vyznačuje velkou variabilitou forem. Ojedinělé jsou druhy s jednobuněčnými kvasinkovými stadii, daleko častěji zástupci tvoří rozsáhlá mycelia, u odvozenějších skupin i nápadné velké plodnice, **bazidiomata**, ve kterých jsou bazidie většinou tvořeny ve výtrusorodém roušku zvaném **hymenium**. Převažující **teleomorfy** (pohlavní stadia) svou rozmanitostí zastihují nepohlavní rozmnožování (fragmentace stélky, různé druhy konidií), a tak poměrně nenápadné **anamorfy** (nepohlavní stadia) unikají naší pozornosti (Klán, 1989; Hrouda, 2015). Poté, co byl upřednostněn fylogenetický pohled na jejich systematické třídění nad morfologickým, můžeme najít ve stejném taxonu druhy s odlišnými typy plodnic. Nás budou dále zajímat biotrofní mikroskopické druhy, které způsobují významné choroby rostlin. Zaměříme se na **sněti** (dnes řazeny do ř. Ustilaginales a Urocystidales, tř. Ustilaginomycetes a ř. Tilletiales, tř. Exobasidiomycetes, odd. Ustilaginomycotina) a především **rzí** (ř. Pucciniales (syn. Uredinales), tř. Pucciniomycetes, odd. Puccinomycotina), které se vyznačují komplexními životními cykly (Lorrain et al., 2019; Marková, 2006).

V následujícím textu jsou citovány číslované obrázky, které jsou ve speciální části doplněny pro dokreslení variability zástupců dané skupiny řadou ilustrativních fotografií se zeleným popisem, bez číselného označení.

* U bazidiomycetů většinou platí převaha dikaryotického mycelia. Výjimky zahrnují např. václavky s diploidním myceliem, kde je dikaryotická fáze velmi krátká bezprostředně po somatogamii, či zvláštnosti jako dedikaryotizace u dřevožijných hub, např. u penízovky sametonohé, hlívy, atd.

Ekologické skupiny a potravní strategie hub

Houby v ekosystémech hrají širokou škálu rolí (Dix a Webster, 1995), s čímž souvisí i způsob jejich výživy (Obr. 1). Nejdůležitější úlohou hub je, spolu s bakteriemi, jejich zapojení do koloběhu živin **rozkladem odumřelé** (převážně rostlinné) **hmoty**; v tomto případě jde o **saprotrofní** výživu. Houby disponují řadou enzymů, pomocí nichž jsou schopny rozkládat polysacharidy (škrob, celulóza, hemicelulózy), mastné kyseliny, delší řetězce uhlovodíků i polyaromatické sloučeniny, jako je např. lignin (Watkinson et al., 2015).



Obr. 1. Rozdělení hub a houbám podobných organismů podle trofických nároků (Mieslerová et al. (2016), upraveno podle Cooke a Whipps, 1993).

Řada hub žije alespoň část životního cyklu v určitém stupni **symbiocy** s dalšími organismy. Na poměrně široké škále interakcí, řízených způsobem výměny živin, najdeme vztahy od vzájemně prospěšných (**mutualismus/ mutualistická**

sympióza), mezi které se počítají různé typy **mykorhiz** (vztah mycelia hub s kořeny cévnatých rostlin), přes vztahy částečně prospěšné či neutrální pro všechny zúčastněné, jako je **lichenismus** nebo **endofytismus**, až po vztahy striktně parazitické (**parazitická sympiόza**), kde má ze soužití prospěch jen jeden organismus (parazit) a hostitelský organismus je v krajním případě zničen (**parazitický patogenismus**). Zdrojem živin pro houbové parazity mohou být řasy, peronosporý (oomycety/řasovky), rostliny, živočichové, ale i jiné druhy hub. Existuje mnoho přechodů mezi jednotlivými kategoriemi (Obr. 1), a v mnoha případech není ujasněno, jak moc je určitý typ vztahu pro jednotlivé aktéry přínosný či škodlivý (Cooke a Whipps, 1993; Mieslerová et al., 2016).

S rozvojem technik molekulární biologie a systémovým přístupem genomiky, transkriptomiky, proteomiky atd. postupně poznáváme bohatost a komplexnost interakcí rostlin s mikroskopickými biotrofními houbami (Bindschedler et al., 2016). Ty mohou být v pletivech rostlin po nějakou dobu přítomny asymptomaticky jako endofyty či symbionty (Koukol a Haňáčková, 2017), i když je jinak známe jako patogeny, tj. původce chorob rostlin (Ploch a Thines, 2011). Někteří autoři považují endofyty za extrémní formy apoplastické biotrofie (Spanu a Panstruga, 2017). Někdy však nelze jednoduše rozhodnout, do jaké skupiny houbový organismus zařadit. Spíše můžeme hovořit o kontinuální škále, na které se organismus vyskytuje s větší či menší pravděpodobností a tato pozice se může měnit v průběhu evoluce, životního cyklu, podmínek prostředí atd. od generalistů po specialisty. Další kontinuum pak nacházíme v případě více či méně specializovaných interakcí mezi hostitelskou rostlinou a parazitem (Barrett et al., 2009; Thines, 2019). S jistotou lze pouze říci, že naše poznání není konečné a bude se dále rozvíjet s novými metodickými přístupy (Jayawardena et al., 2021; Salcedo et al., 2021).

V postgenomové éře se nám také odkrývá nový pohled na pozadí ekologických vztahů organismů. Pro úspěšnou kolonizaci a získávání živin z hostitele jsou nezbytné geny kódující CAZymy, tzn. enzymy interagující se složitými sacharidy, podílející se na rozkladu složek rostlinných buněčných stěn a asimilátů pro výživu (Kameshwar et al., 2019; Withers et al., 2020), signální transdukcii, transport živin a vody nebo efekторы modulující imunitu hostitele (Jaswal et al., 2020; Pradhan et al., 2021). Protože potravní nabídka je jednou z hlavních motivací, tak i životní styl hub bývá spojován nejčastěji právě

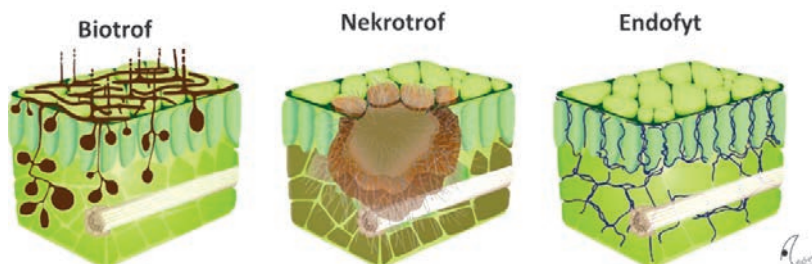
s obsahem CAZymů (Duplessis et al., 2014; Kameshwar et al., 2019). Bylo také zjištěno, že transkriptom (souhrn RNA vznikajících v buňce) u hub, oomycetů a dalších eukaryot, které žijí v úzkých asociacích s rostlinami, se liší podle hostitelské rostliny tak, aby kolonizace byla co nejúspěšnější (shrnuje Petre et al., 2020). Příklad sekvenční studie provedené u plísňě révy vinné, kde její autoři odhalili v lézích *Plasmopara viticola* 283 nových RNA virů, ukazuje, že organismy spolunažívají v dosud netušené míře, a že i u chorob s typickými symptomy se může jednat o velmi bohatá mikrobiální konsorcia (Chiapello et al., 2020).



*„To víš, že nám to spolu ladí! Jsem přece Tvůj obligátní biotrof.
Půjdu s Tebou třeba až na konec světa!“ (ZDT)*

Vymezení biotrofních hub

Pokud se zaměříme na vztahy patogenů s rostlinami, můžeme rozlišit několik strategií, ke kterým se původci mykóz, tj. **fytopatogenní houby**, uchylují. **Biotrofní** fytopatogeny vytvářejí potravní vztah s živými buňkami hostitelských rostlin (Obr. 2), aniž by je záměrně usmrcovaly v průběhu infekčního procesu, přičemž k získávání živin zpravidla využívají specializované hyfy – **haustoria** (Lewis, 1973). Biotrofové jsou často specificky vázáni na svého hostitele či okruh hostitelů, a předpokládá se dlouhodobý koevoluční vztah obou partnerů, který je podmíněn geneticky (Duplessis et al., 2013, 2014; Thines, 2019). Takové organismy (až na naprosté výjimky) nelze pěstovat na živných médiích (v tzv. axenické kultuře), ale pouze na vhodných hostitelských rostlinách (Lebeda a Bartoš, 1988; Spencer a Lebeda, 2010). Takovou výjimkou jsou např. sněti, jejichž kvasinková stadia v axenické kultuře omezeně rostou, ale pro svůj další vývoj a reprodukci vyžadují sněti hostitelskou rostlinu. Druhým extrémem jsou fytopatogeny **nekrotrofní**, což je skupina hub produkující poměrně účinné toxiny, kterými rychle usmrtí hostitelské buňky (Obr. 2), a z nich pak čerpají živiny. Tyto vztahy s hostitelem nebývají příliš specifické (i když v některých interakcích je známa produkce specifických toxinů (např. Lebeda a Švábová, 2010)), proto je lze snadno pěstovat na živných médiích (Dhingra a Sinclair, 2019; Trigiano et al., 2007). Názvy obou skupin parazitů vznikly na základě řeckých pojmů βίος [víos] = život / νεκρός [nekrós] = mrtvý / σαπρός [sapro] = hnijící + τροφή [trofí] = jídlo.



Obr. 2. Srovnání působení biotrofů, nekrotrofů a endofytů na pletiva rostlin (BM, upraveno podle Garcíá-Guzmán a Heil, 2014).

Za původní životní strategii mikroorganismů je v současnosti pokládána dříve zmíněná **saprotrofie**, z níž se vyvinuly další symbiotické přístupy k získávání živin. Biotrofní parazité rostlin, kteří si během evoluce vytvořili mechanismy k proniknutí do hostitelských pletiv a buněk, získali výhodu v široké konkurenci dalších mikroorganismů díky možnosti čerpat živiny od svého hostitele relativně stabilně v čase. **Fakultativním biotrofům** zůstala i schopnost růstu na mrtvém materiálu (tj. saprotrofie), a to po biotrofní fázi, která tvoří hlavní část jejich životního cyklu. Po biotrofní fázi může následovat silně redukováná saprotrofní fáze (jedná se např. o kvasinková stadia po vyklíčení chlamydospory u sněti), kdežto **obligátní biotrofové** tuto možnost ztratili a jsou tedy ve svém životním cyklu nutričně zcela odkázáni na hostitelskou rostlinu (Spanu a Panstruga, 2017). Pro doplnění je potřeba zmínit ještě alespoň dvě další přechodové kategorie. **Hemibiotrofní parazité** zahajují infekční proces jako biotrofové, ale následně mění expresi genů a kontrolovaně přecházejí do fáze nekrotrofní (Chowdhury et al., 2017), přičemž asi nejznámějším příkladem je plíseň bramborová (*Phytophthora infestans*). **Saprotrofní nekrotrofové** střídají výživu nekrotrofní (usmrcují buňky hostitele pomocí toxinů) s dlouhodobým přežíváním na odumřelých zbytcích, tj. saprotrofií; příkladem mohou být půdní druhy rodu *Pythium*, způsobující padání klíčnic rostlin. Zařazení organismů do jednotlivých kategorií (Obr. 1) není vždy jednoznačné, existuje řada přechodů (podrobněji Cooke a Whipps, 1993; Barrett et al., 2009; Mieslerová et al., 2016).

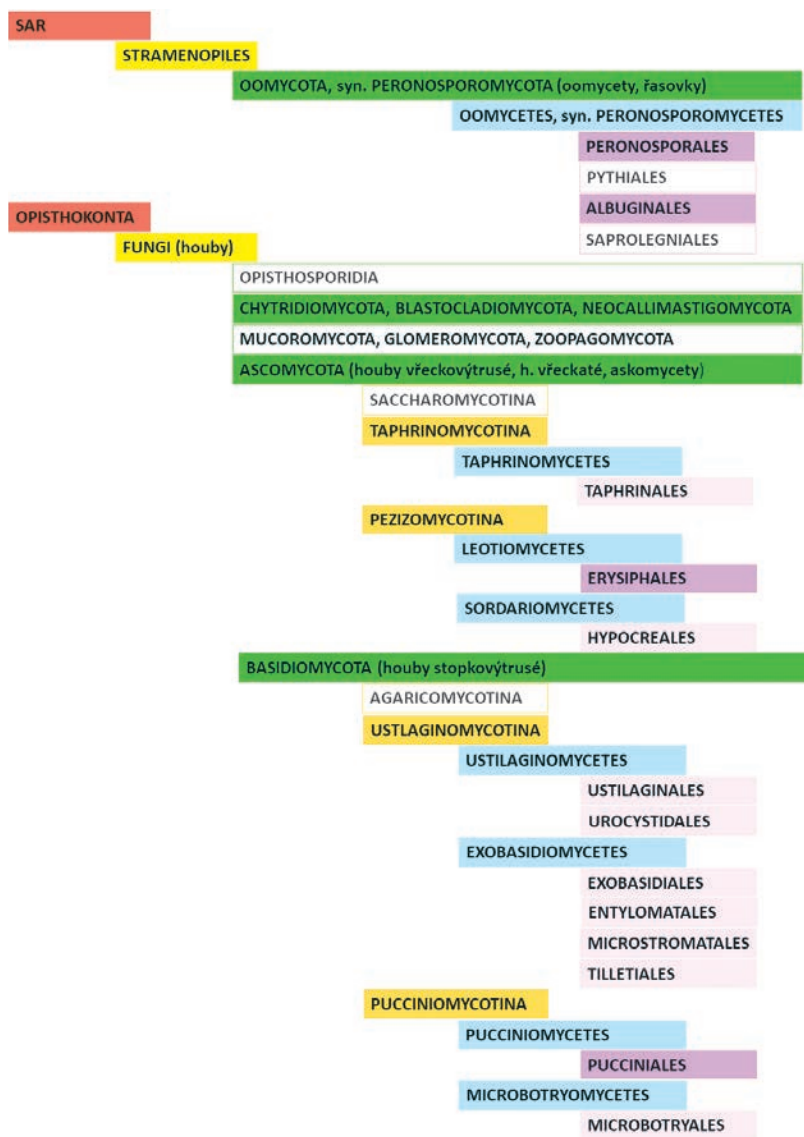
Výše zmíněný koncept potravních strategií a používaná terminologie (od biotrofie po nekrotrofii) byly vytvořeny pro patogenní houby, resp. houbové organismy před téměř půlstoletím (Lewis, 1973). Biotrofními parazity jsou i nebuněčné formy mikroorganismů, které se bez hostitelské buňky nemohou replikovat (viry, viroidy, virusoidy, priony). V rámci prokaryot je situace složitější, u bakterií není strategie tak jasně vymežitelná, proto i literární údaje udávané pro jednotlivé druhy nejsou jednoznačné (Kraepiel a Barny, 2015); výjimkou jsou fytoplazmy, které lze považovat za biotrofní patogeny (Rao et al., 2018). V rámci archeí pak patogenní druhy dosud nejsou známy.

Další text bude věnován biotrofním původcům mykóz *sensu lato*, které v rámci systému organismů najdeme v mnoha taxonomických skupinách. Postavení nejvýznamnějších řádů hub a houbových organismů, které zahrnují

biotrofní parazity rostlin, je fialově označeno v Obr. 3. Pomíjíme zde obligátní biotrofy z odd. Chytridiomycota s endofytickou stélkou jako je např. rakovinec bramborový, *Synchytrium endobioticum*; podrobnosti čtenáři najdou např. v článku van de Vossenberga et al. (2019).

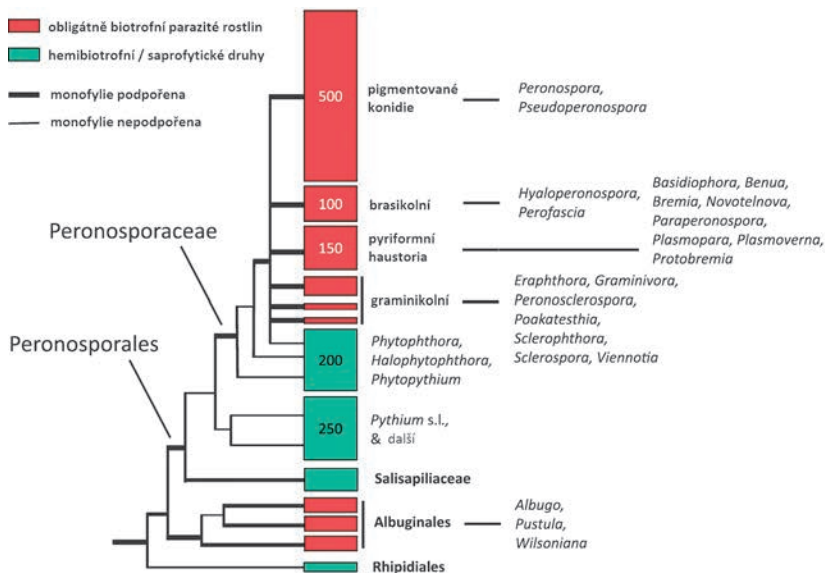
Schopnost infikovat hostitele a využívat jeho asimiláty a lipidy pro vlastní reprodukci získávali zástupci těchto fylogeneticky vzdálených skupin nezávisle a opakovaně (Kemen a Jones, 2012; Duplessis et al., 2013; Fawke et al., 2015; Thines a Choi, 2016; Jiang et al., 2017; McGowan a Fitzpatrick, 2020). Uvedenou skutečnost u oomycetů demonstruje Obr. 4. Analýza genomů parazitických hub ukazuje na rozdíly v jejich velikosti, struktuře a ve vývoji biotrofního u skupin peronospor (Peronosporales), padlí (Erysiphales), sněť (Ustilaginomycetes) a rzí (Pucciniomycetes). Na evoluci genomu oomycetů a hub se zřejmě výrazně podílel horizontální genový transfer z bakterií (hlavně u rodu *Phytophthora*), který stojí za konvergencí evoluce u tak vzdálených říší. Předpokládá se, že rozdílná aktivita transponovatelných elementů (TE) během vývoje odlišně utvářela různé oblasti jejich genomu. Zjednodušeně lze říci, že u padlí najdeme genom největší, cca 120–160 Mb, ale počet genů cca 6,5 tisíc je srovnatelný se sněťmi nesoucími genom se zlomkovou velikostí, cca 19–26 Mb. Na druhé straně násobně více genů (15–22 tisíc) obsahují genomy peronospor a rzí srovnatelné velikosti cca (32–)70–120(–295) Mb, u kterých se vytvářejí sofistikovaná haustoria (viz Tab. 1). Rozdíly mezi těmito skupinami biotrofních hub jsou hlavně v počtu genů kódujících enzymy metabolismu cukrů (u rzí výrazně vyšší než u sněť a padlí, výrazně nižší u peronospor). U obligátních biotrofních parazitujících na listech rostlin byly také zjištěny konvergentní ztráty genů, kódujících alkoholdehydrogenázu a enzymy regulující příjem dusíku a síry v anorganické formě, které mohou odrážet jejich adaptaci na fylosféru, resp. vytvořenou závislost na ní (Duplessis et al., 2013; Fawke et al., 2015).

Kolonizaci padlími a sněťmi, i jejich sporulaci, podmiňuje vylučování mastných kyselin ABC transportními proteiny, které rostlinám slouží pro udržení mutualistického soužití s arbuskulárně mykorhizními houbami, a tak pravděpodobně stálo i za přechodem rostlin na souš (Bouwmeester, 2021). Bylo zjištěno, že zástupci obou skupin výše zmíněných biotrofních hub v interakci s hostitelskou rostlinou indukují expresi jejich genů, zapojených do biosyntézy mastných kyselin (Jiang et al., 2017).



Obr. 3. Biotrofní parazitismus na rostlinách vznikl nezávisle u několika řádů (fialová) v systému hub a houbových organismů (taxonomie podle Naranjo-

Ortiz a Gabaldón, 2019 a <http://lifemap.univ-lyon1.fr/explore.html>). Označení taxonomických jednotek: červená, superskupina; žlutá, říše; zelená, oddělení; oranžová, pododdělení; modrá, třída; fialová, řád (tmavě fialová = obligátní biotrofové; světle fialová = fakultativní biotrofové); bez barvy, skupina nezahrnuje biotrofní parazity rostlin (MS a BM).



Obr. 4. Fylogeneze Oomycetes (syn. Peronosporomycetes) s vymezením biotrofie a přibližným počtem známých druhů; brasikolní – vázané na rostliny z čel. Brassicaceae, graminikolní – vázané na rostliny čel. Gramineae, syn. Poaceae (MS, upraveno podle Thines a Choi, 2016).

„Obligátního biotrofa si představme jako intrikujícího salónního šermíře – svou oběť si pečlivě vybírá (úzký hostitelský okruh), hostitele napadá sofistikovaně. Při vzájemném „oškubávání“ šetří energii (stejně jako hostitel rozpoznává útok patogena i patogen rozpoznává hostitele a produkuje specifické typy látek, které ho uchlácholí – efekty). Rostlina má šanci bránit se, patogen může být schopen se přizpůsobit a odpovědět dalším, jiným protiútokem, nebo zvolit jiného partnera ke hře („host-jumps“). Rostlina se ubrání tehdy, když se napadená buňka rychle obětuje ve jménu vyššího dobra a spáchá noblesní sebevraždu (hypersenzitivní reakce).“ (ZDT a MS)

Tabulka 1. Srovnání biologických charakteristik významných skupin biotrofních parazitických peronospor a hub (kompilováno z níže uvedených prací, MS).

Oddělení	Oomycota		Ascomycota		Basidiomycota	
	Peronosporales, Peronosporaceae	Taphrinales	Clavicipitales	Erysiphales	Pucciniales	Ustilaginales Tilletiales Urocystidales
Řád (čleď)						
Česky	Peronosory	Kadeřavky	Paiřkovicé	Padlí	Rzi	Sněti
Biotrofie	Obligátní	Fakultativní	Fakultativní	Obligátní	Obligátní	Fakultativní
Penetrace	Přímá	Přímá / Neřímá ^A	Přímá	Přímá	Neřímá / Přímá ^B	Přímá
Apresorium	+	- ^A	-	+	+ / - ^B	-
Typ mycelia	Intercelulární	Intercelulární ^A	Intercelulární	Epifytické ^C	Intercelulární	Intercelulární
Kvasinková stádia	-	+	-	-	-	+
Haustorium	+	-	-	+	+	Intracelulární, hyfy
Kultivace agar	-	+	+	-	-	omezeně
Strategie	Deblitátor	Deblitátor / Kastrátor	Kastrátor	Deblitátor	Deblitátor	Kastrátor / Deblitátor
Velikost genomu (Mb)	32,1-115,9 (-295,3) ^D	12-15,7 ^E	26,6-52,3 ^F	120-180 ^G	68-101 ^G	19-26 ^G
Geny pro CAZymy	95 ^G	242-281 ^E	268 ^H	141 ^G	283-305 ^G	173-188 ^G

^A u kadeřavek / palcatek je popisována přímá penetrace přes kutikulu a buněčnou stěnu či přes průduchy na abaxiální (spodní) straně listů, růst intercelulární mezi epidermálními buňkami nebo i v mezofylu (Svetaz et al., 2017)

^B u rzi je popisována u bazidiospor přímá penetrace klíční hyfou bez apresoria, u aeciospor a urediospor nepřímá penetrace přes průduchy a tvorba váčku v substomatární (podprůduchové) dutině (Webster a Weber, 2007)

^C výjimkou je např. rod *Levellula* s intercelulárním myceliem uvnitř hostitelských pletiv (Braun a Cook, 2012)

^D Kernen a Jones (2012), Fawke et al. (2015), McGowan a Fitzpatrick (2020)

^E Wang et al. (2020)

^F Wyka et al. (2021)

^G Duplessis et al. (2013); Doehlemann et al. (2014); Hacquard (2014)

^H Oeser et al. (2017)

Klasifikace ekofyziologických strategií parazitů (nejen biotrofních) a jejich vlivu na rostlinu

Rozmanitost patogenů rostlin je neobyčejně rozsáhlá, což se týká i hub a peronospor (syn. oomycetů). Každý rostlinný druh mohou infikovat desítky až stovky různých druhů patogenů, kteří mají velký vliv nejen na jedince, ale i na populace a společenstva rostlin (Burdon, 1993). Mohou způsobovat narušení životních funkcí rostlin, jako je např. snížení životnosti a fitness, kompetičních schopností, redukci nebo znemožnění jejich nepohlavní a pohlavní reprodukce, snížení produkce semen a jejich vitality, v extrémním případě mortalitu hostitelů. Patogeny tedy v interakcích s rostlinami působí jako významný selekční faktor a hrají zásadní roli v jejich koevoluci, resp. evoluci (Burdon a Laine, 2019). Všechny tyto skutečnosti se týkají jak kulturních, tak i přírodních rostlinných patosystémů. Z hlediska působení na rostliny byly definovány tři kategorie patogenů (včetně hub a peronospor), a to na základě toho, které základní funkce rostliny ovlivňují. Jedná se o tyto skupiny: oslabovači (debilitators), kastrátoři (castrators) a zabijáci (killers), přičemž tyto patogeny mohou v rostlině působit nesystémově (lokálně) nebo systémově (Burdon, 1991, 1993).

Oslabovači (debilitátoři) – napadají zelené (asimilující) orgány rostlin (nejčastěji listy a plody) a snižují výtěžek fotosyntézy. Na napadených orgánech způsobují menší nebo větší léze, které mohou nekrotizovat (původci listových skvrnitostí, peronospory), případně vytvářejí rozsáhlé povlaky ektotrofního mycelia (padlí). Z biotrofních a v této knize uváděných skupin, je třeba s touto strategií uvést peronospory, kadeřavky (syn. palcatky), padlí, listové sněti a rzi (Burdon, 1993).

Kastrátoři – napadají pohlavní reprodukční orgány rostlin a částečně nebo úplně znemožňují hostitelské rostlině vývoj květů, plodů a semen, tedy sexuální reprodukci. Typickými příklady jsou paličkovice (Oeser et al., 2017), obilné sněti (Begerow et al., 2014) a květní sněti (zástupci řádu Microbotryales, dnes řazeného mezi rzi). Zajímavou strategií mají právě posledně jmenovaní parazité; květní sněti rodu *Microbotryum* hostitelskou rostlinu kastrují (přemění tyčinky na kupky spor, sori) a navíc využívají její opylovače k vlastnímu šíření na nové rostliny v populaci (Kasner et al., 2021). Také některé další rzi využívají opylovače pro své šíření, např. u zástupců r. *Puccinia* se

setkáváme s jevem zvaným květní mimikry („**floral mimicry**“). Rzi při něm inhibují kvetení aeciálního hostitele a přeprogramují jeho metabolismus tak, že vrcholové listy se přetvářejí na žluté pseudokvěty změnou jejich tvaru, velikosti, barvy, viditelnosti v UV a tvorby medovice pro přilákání hmyzu (Cano et al., 2013; Sedlářová a Vinter, 2007).

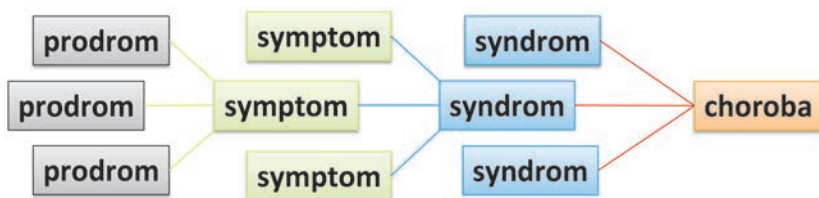
Zabijáci – způsobují preemergentní nebo postemergentní usmrcení rostlin. Napadají jak podzemní, tak i nadzemní orgány rostlin (např. druhy rodu *Pythium*, *Phytophthora*, *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Verticillium*). Často napadené orgány produkcí toxinů usmrcují, tuto strategii mají nekrotrofní a hemibiotrofní druhy hub (ze skupin zmíněných v Obr. 3 např. zástupci ř. Pythiales, či v Obr. 4 a 5 uvedené *Phytophthora* spp., které lze pěstovat axenicky). Nemusí však jít pouze o usmrcení napadených orgánů, ale i usmrcení celé rostliny, což se děje v případě silných systémových infekcí nebo infekcí vodivého systému rostlin (tzv. tracheomykózy, původci vaskulárního vadnutí) způsobené houbami rodů *Fusarium*, *Ophiostoma* a *Verticillium* (v tomto případě se však nejedná o biotrofní houby). Tento efekt mohou vyvolávat i viry a fytoplazmy (Burdon, 1993).



Obr. 5. Plíseň bramborová (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) je příkladem hemibiotrofní peronospory se strategií zabiják (killer) (MS).

Choroba, symptomy, patosystém

Choroba rostliny bývá definována jako odchylka od normálního fungování fyziologických procesů, která působí dostatečně dlouhou dobu, aby způsobila narušení nebo zastavení životní aktivity (Kůdela et al., 1989) či narušení životních procesů. Toto narušení překračuje meze přípustné variability natolik, že homeostatické mechanismy nejsou schopny následky narušení napravit, takže postižená rostlina začne strádat, její vitalita, růstová i produkční výkonnost a životnost klesá (Kůdela et al., 2013). Za choroby *sensu stricto* jsou pak považovány ty, které jsou vyvolány biotickými agens, ať už rostlinu infikují nebo ne (mohou ovlivňovat rostlinu např. sekrecí látek, tzv. exopatogenismus). Z kvalitativního hlediska můžeme v průběhu choroby rozeznávat fázi latence (inkubační doba), prodromální (nespecifické patologické projevy), stadium rozvinutých příznaků (symptomy choroby, které se skládají v syndrom ukazující na danou chorobu), a případnou rekonvalescenci nebo naopak smrt (Obr. 6).

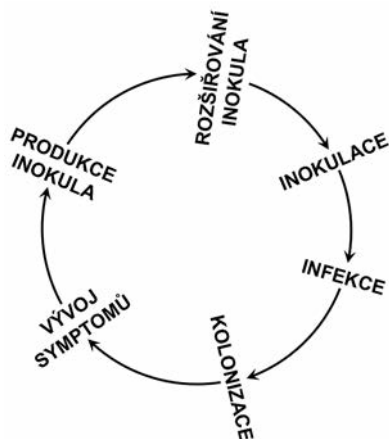


Obr. 6. Vztah mezi prodromy, symptomy, syndromy a chorobou (MS).

Pokud se jedná o infekční bionózu způsobenou houbovým organismem, je to **mykóza**. Obecné schéma **infekčního cyklu hub** od inokulace po diseminaci demonstruje Obr. 7, přičemž efektivní šíření patogenu v populaci hostitelské rostliny je primárně zajišťováno prostřednictvím infekčních propagulí (např. spor, zoospor, sporangiospor, konidií) nepohlavního rozmnožování, které je energeticky a časově méně náročné. Houby mohou být dle své životní strategie (viz následující kapitoly) vázány na hostitele pouze část svého životního cyklu nebo u obligátních biotrofů se bez něj neobejdou (s výjimkou dormantního

stadia, např. oospory u peronospor). Podrobnosti k posloupnosti procesů během infekce a jejich terminologii najdou čtenáři v učebnici Obecná fytopatologie (Kůdela et al., 1989).

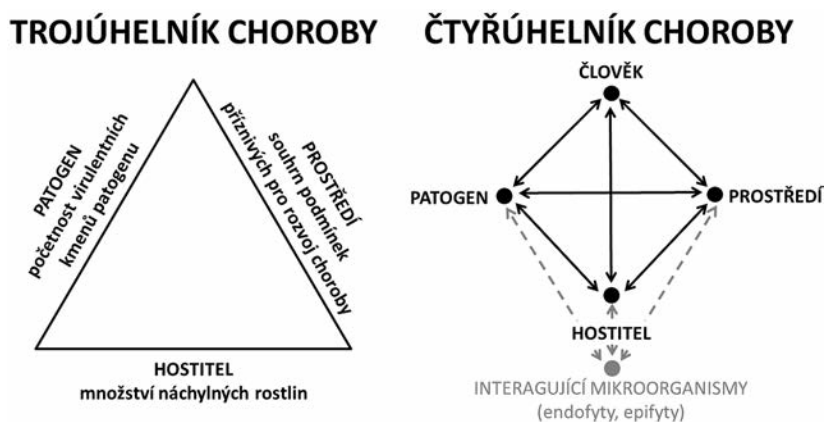
U mykóz se na vzniku charakteristických symptomů podílejí jednak změny buněk, pletiv a orgánů hostitelské rostliny (Sedlářová a Vinter, 2007), doplněné o typické struktury houbových patogenů (i různě modifikované): hyfy, plodnice, typické reprodukční propagule (Mieslerová et al., 2016). Ve vzájemné kombinaci tyto atributy přispívají k fenotypovému, mikroskopickému nebo kultivačnímu určení původce choroby, které se dále také opírá o určení hostitelské rostliny, anatomické příznaky, fyziologické a molekulární markery (Dhingra a Sinclair, 2019; Sankaran et al., 2010; Salcedo et al., 2021).



Obr. 7. Zjednodušené schéma infekčního cyklu (může být součástí delšího životního cyklu) houbových patogenů (ZDT, upraveno podle Agrios, 2005).

Studium ekologických vztahů rostlin a mikroorganismů, doplněné moderními molekulárními metodami, nám potvrzuje platnost konceptu choroby a umožňuje detailní studium epidemie choroby, jejíž rozvoj je podmíněn spolupůsobením všech složek patosystému. V přírodním rostlinném patosystému vzájemně interagují **rostlina – patogen – podmínky prostředí** (tzv. **trojúhelník choroby**), v kulturním rostlinném patosystému je dalším

významným faktorem člověk (**čtyřúhelník choroby**) (Obr. 8). S rozvojem molekulárních technik, především s rostoucí dostupností a snížením ceny sekvenování, byly v pletivech kulturních rostlin detekovány endofyty, z nichž např. bakterie rodu *Bacillus* jsou používány v prostředcích biologické ochrany rostlin (Khalaf a Raizada, 2018). Na základě aktuálních poznatků by tedy bylo možné model vzniku a intenzity choroby rozšířit o další faktor, tj. **antagonistické mikroorganismy** přítomné endofyticky v pletivech rostlin.



Obr. 8. Trojúhelník a rozšířený čtyřúhelník choroby, které vyjadřují vztahy mezi jednotlivými kritérii či komponenty vzniku choroby a její epidemie v přírodním, resp. kulturním rostlinném patosystému (množstvím náchylných rostlin, početností virulentních kmenů patogenu, dlouhodobě příznivými podmínkami prostředí, působením člověka a interagujícími endofytickými mikroorganismy) (ZDT, MS, AL, upraveno podle Agrios, 2005).

Potenciální schopnost jednotlivých kmenů mikroorganismů způsobovat chorobu u určitých genotypů rostlin je označována jako **patogenita**. Jejimi determinantami jsou geny patogenity. Patogenita daného mikroorganismu je tvořena dvěma aspekty: kvalitativním je **virulence** (tj. schopnost překonávat specifické geny rezistence; je většinou založena monogenně) a kvantitativním je **agresivita** (tj. stupeň patogenity; často je založena polygenně) (Kůdela et al., 1989).

Interakce biotrofních parazitů s hostitelskou rostlinou v detailech

Obligátně biotrofních je asi čtvrtina houbových parazitů rostlin (Gryndler et al., 2013). Pro lepší porozumění biotrofům a jejich interakcí s hostiteli je nutné zmínit několik základních informací o jejich životním a infekčním cyklu (Obr. 7). Většina těchto organismů produkuje disperzní jednotky, **spory** či **sporangia**, které jsou přenášeny větrem nebo vodou (déšť, půdní voda) a v určitém procentu případů se dostanou do kontaktu s vhodnou hostitelskou rostlinou (tento proces se nazývá **depozice inokula** nebo **inokulace**), kde za příhodných podmínek prostředí vyklíčí. Proces **klíčení** (germinace) může proběhnout na rostlině se **základní kompatibilitou** (lze říci se základní slučitelností, tedy na hostiteli) nebo **základní inkompatibilitou** (v neslučitelném vztahu, tedy na nehostiteli) (Lebeda, 1984, 1988), ale někdy i na umělém živném médiu, případně za vhodných podmínek prostředí dokonce i na inertním materiálu (např. sklo, hliníková folie atd.). Ze strany parazita buď dojde k **rozpoznání** vhodného hostitele a jeho vývoj pokračuje dál, nebo je vývoj zastaven. Skutečností však je, že i v případě inkompatibilní interakce (včetně nehostitelské rezistence) může houba nebo peronospora penetrovat do epidermální buňky rostliny (Lebeda a Reinink, 1994; Lebeda et al., 2001b; Lucas et al., 1995) a její vývoj je zastaven později.

Ochrana od počáteční invaze patogenů je dosažena pomocí pasivní obrany, jako jsou fyzikální a/nebo chemické bariéry, později rostlina rozvíjí indukované obranné reakce v návaznosti na interakci s patogenem.

Hostitelské rostliny obecně využívají dvě propojené úrovně obrany proti narušení svých buněk:

1/ **PTI** („pattern triggered immunity“) – **konzervativní obranný mechanismus vyvolaný „molekulárním vzorem“** patogena (PAMPs)/mikroorganismu (MAMPs)/narušením buňky (DAMPs), tj. „pathogen/microbe/damage associated molecular patterns“. Tento typ obrany je několikastupňový, po navázání na receptor rostlinné buňky „molekulární vzor“ spouští řadu procesů: signalizaci Ca^{2+} (k uzavření průduchů), produkci ROS, hypersenzitivní reakci (HR), aktivaci MAP

kinázové kaskády, aktivaci transkripčních faktorů, tvorbu PR (pathogenesis-related)-proteinů, u biotrofů aktivaci signální dráhy kyseliny salicylové (vedoucí k systémové získané rezistenci, SAR) vs. u nekrotrofů kyseliny jasmonové a etylenu. Jednotlivé kroky mohou být inhibovány molekulami produkovanými patogeny, tzv. **efektory**, což vede k náchylnosti rostliny, tzv. **ETS** („effector triggered susceptibility“);

2/ **ETI** („effector triggered immunity“) – specializovanější **obrný mechanismus spouštěný efektozem**. K rozpoznání těchto molekul produkovaných patogeny k překonání PTI rostliny vytvářejí v cytoplazmě nukleotid-vazebné receptory bohaté na leucin (NBS-LRR, viz dále) a spouštěné signály jsou opět amplifikovány hormony.

Amplituda obranných mechanismů ve vztahu ke koevoluci rostlina-patogen byla popisována modely „cik-cak“ (Jones a Dangl, 2006) či nověji „ledovec“, kde jsou zahrnuty i molekuly kódující náchylnost rostliny (Thordal-Christensen, 2020). U interakcí rostlina-*Phytophthora* spp. pak autoři hovoří o kontinuu obranných reakcí mezi PTI a ETI (Naveed et al., 2020). Nejnovější experimenty u *Arabidopsis thaliana* ukázaly, že nelze úplně oddělit působení PTI a ETI a že teprve souhra a pozitivní interakce mezi těmito dvěma systémy (tzv. „vzájemná potenciace“) vede k imunitě (rezistenci) rostlinné buňky (Ngou et al., 2021; Yuan et al., 2021). V této souvislosti se nyní začíná hovořit o tzv. „imunitním termostatu“ rostlin (Thoms et al., 2021).

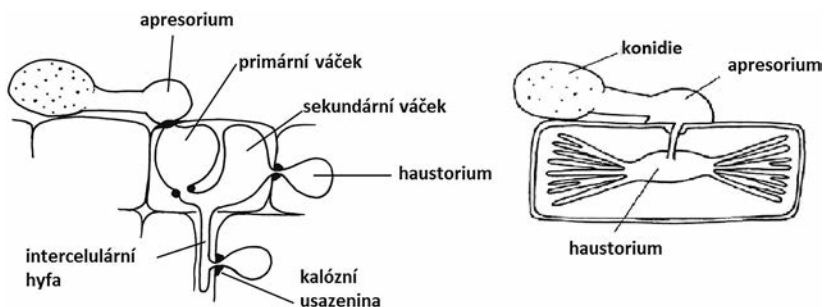
Biotrofní parazité se dlouhodobě vyvíjejí v interakci (koevoluci) se svými hostiteli a prostředím. Tato koevoluce je geneticky podmíněná a oba partneři během ní průběžně upravují svou genovou výbavu (Barrett et al., 2009; Thines, 2019). Na straně obligátně biotrofního parazita jsou životně důležité geny kódující **efektory** (látky zejména proteinové povahy), které mají za úkol vyhýbat se rozpoznání hostitelem a ovlivňovat jeho PTI obranu, pokud je spuštěna, ve svůj prospěch (např. přerušením signalizace z receptorů či potlačením sekrece antimikrobiálních látek) (Bozkurt et al., 2012; Jaswal et al., 2020; Pradhan et al., 2021). Na straně hostitele jsou to „imunitní“ geny, hlavně R geny, kódující receptory lokalizované na plazmatické membráně i v cytoplazmě (R proteiny), které po rozpoznání PAMPs či efektorů spouštějí obranné mechanismy (Fawke et al., 2015). Koncept genetické podstaty rasově specifických interakcí tzv. „**gene-for-gene**“ zavedl H. H. Flor již v polovině

20. století (Flor, 1947), a to na základě své práce se rzí *Melampsora lini* na lnu (*Linum usitatissimum*). U této interakce hostitel-parazit popsal monogenní dědičnost jak rezistence u hostitele, tak (a)virulence u parazita, kódovanou páry odpovídajících genů, přičemž tato koncepce byla v následujících letech dále rozpracována (Flor, 1971). V posledních desetiletích došlo k hlubšímu objasnění fungování mechanismů genetické interakce u řady patosystémů. Poznání funkce **S genů** („susceptibility genes“), které jsou přímo nebo nepřímo zodpovědné za náchylnost rostliny (Eckardt, 2002), přineslo možnost umlčením těchto genů navodit rezistenci (Zaidi et al., 2018). Přes množství získaných informací výzkum genetiky interakcí hostitel-patogen a jejich koevoluce není zdaleka u konce (Burdon a Laine, 2019).

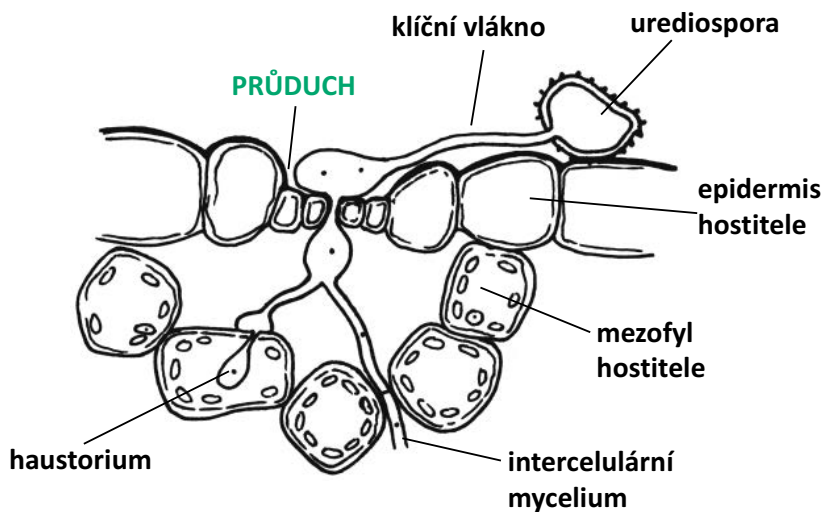
„Imunitní“ geny rostlin (vyvinuly se podobně jako u živočichů, pocházejí z jejich společného předka) bývají klasifikovány do několika tříd. Hlavní jsou **NBS-LRR geny** (jejich proteinové produkty obsahují Nucleotide Binding Site a Leucine Rich Repeats, v cytoplazmě rozpoznávají efektory specializovaných parazitů), dále na plazmatické membráně lokalizované **PRR** (pattern recognition receptors), a **R geny** kódující receptory rozpoznávající elicitory/PAMPs či nověji nazývané „invazní molekuly“ z apoplastu (Raaymakers a Van den Ackerveken, 2016; Kanyuka a Rudd, 2019). Většina genů rezistence je dominantních, ale např. monogenní rezistence ječmene vůči padlí je podmíněna recesivními alelami *mlo* genu (Kusch a Panstruga, 2017). Odpovídající geny „**avirulence**“ u parazita jsou pak popsány termínem, který označuje souhrnně geny kódující determinanty specifity interakce s hostitelem, „invazní molekuly“: jednak molekuly charakteristické pro daný mikroorganismus ze strukturního hlediska (PAMPs/MAMPs), jednak produkované efektory (Bozkurt et al., 2012).

Část biotrofů je schopna **přímé penetrace** skrz kutikulu a epidermis do buněk hostitele pomocí specifických enzymů a mechanického tlaku (peronosporý a padlí tvoří apresorium, hyfy sněť a bazidiosporý rzí pronikají přímo) (Obr. 9).

Jiné skupiny dávají přednost **nepřímé penetraci**, tedy průniku přes přirozené otvory, zejména průduchy, ke kterým jejich klíčící vlákno směřuje na základě rozpoznání odlišné koncentrace CO₂ (klíčící aeciosporý a urediosporý rzí (Obr. 10); z oomycetů *Albugo candida*; další biotrofové tuto cestu upřednostní, když jsou náhodou v blízkosti průduchů) (Lebeda a Reinink, 1991; Webster a Weber, 2007).



Obr. 9. Srovnání klíčení a vývoje primárních infekčních struktur peronospor (vlevo, *Bremia lactucae*) a padlí (vpravo, *Blumeria graminis*) na kompatibilních hostitelských rostlinách (ZDT, upraveno podle Sargent et al., 1973; Bracker, 1968).



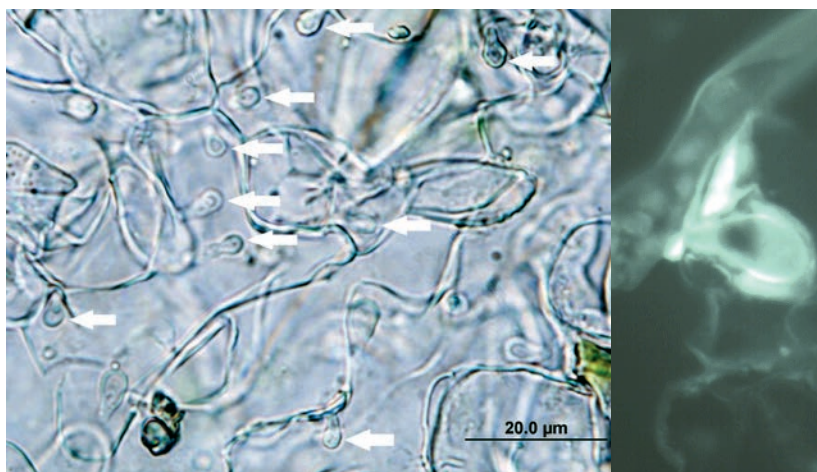
Obr. 10. Obecné schéma klíčení urediospory, nepřímé penetrace přes průduch a kolonizace hostitelského pletiva rzí (ZDT, upraveno podle Agrios, 2005).

Při přímé penetraci parazit využívá enzymů (Lebeda et al., 2001a) a štěpí složky buněčné stěny (celulózu, hemicelulózu, pektin) na podjednotky, které pak rostlina může rozeznat (DAMPs), stejně jako chitin, který je hlavní složkou buněčných stěn hub (PAMPs), čímž se spouští PTI obrana. Proti invazi biotrofu pronikajících přímo přes buněčnou stěnu může pomoci **papila** (Obr. 11), tj. ztlustlina tvořená apozicí vrstev buněčné stěny pod místem penetrace, která v některých případech zaškrtní penetrační hrot klíčního vlákna (Hückelhoven, 2014; Chowdhury et al., 2014). I když nám dosud nejsou známy přesné nuance tohoto mechanismu, proces tvorby a molekulární složení papil byly popsány podrobně v interakci ječmene a padlí travního *Blumeria graminis* (Chowdhury et al., 2014). Nejdříve dochází k ukládání kalózy a arabinoxylanu. V zesíťování polysacharidů, a tedy i v „polapení“ penetračního hrotu, hrají důležitou roli peroxid vodíku a kyselina ferulová. U nepenetrovaných papil byla zaznamenána dostatečně rychlá apozice celulózy a arabinoxylanu v jejich vnější vrstvě. Celulóza syntáza je dynamicky přesouvána na plazmatické membráně podél mikrotubulů. Stále zůstává k dořešení přesné načasování interakce a úloha enzymů a efektorů biotrofa, které interferují s obranou hostitelské buňky (Hückelhoven, 2014). Nicméně víme, že pokud reakce buňky není dostatečně rychlá, zmíněné polymery se nevytvorí v dostatečné míře, nebo průnik parazita tuto strukturní obranu vůbec nespustí, tak dochází ke **kolonizaci** hostitelské buňky s více či méně destruktivními následky (Glazebrook, 2005).



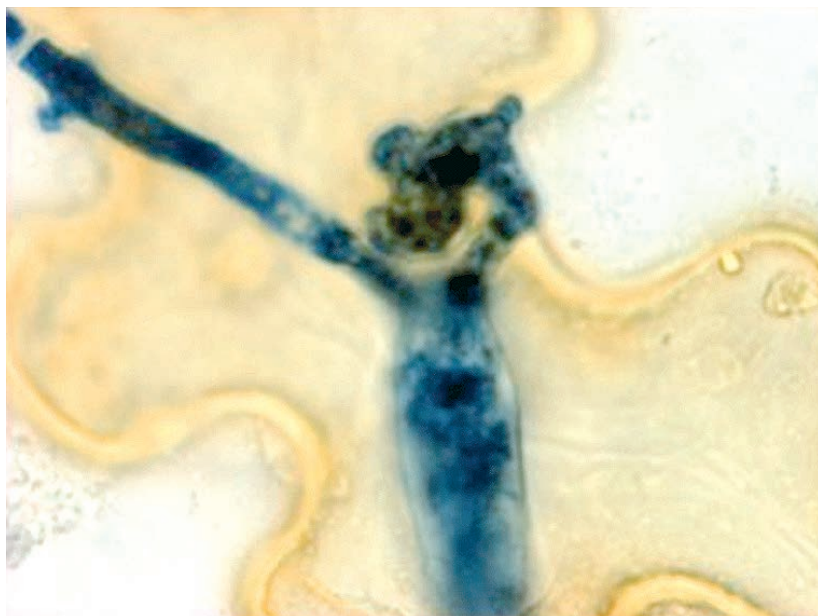
Obr. 11. Papila v epidermis hrachu (*Pisum sativum* L.) 72 h po inokulaci padlím rajčatovým (*Pseudoidium neolycopersici* (L. Kiss) L. Kiss) (BM).

Mezi faktory, které ovlivňují míru kolonizace hostitelského pletiva, patří především dostupnost živin. Efektory patogenů mohou zvýšit expresi genů, kódujících enzymy zapojené do metabolismu aminokyselin, mastných kyselin či transportérové proteiny, které přímo přispívají k prosperitě patogenu zvýšením hladiny sacharózy v apoplastu (Thordal-Christensen, 2020) či lipidů (Jiang et al., 2017). Kontakt s hostitelskou buňkou a čerpání živin (cukrů, aminokyselin, lipidů) biotrofům zprostředkovává speciálně uzpůsobená hyfa, která invaginuje (vchlipuje) plazmatickou membránu, tzv. **haustorium** (Szabo a Bushnell, 2001), v češtině s krásným, ale v podstatě nepoužívaným názvem „střebaďlo“ (BioLib, 2021). Jeho tvar je nejčastěji hruškovitý = pyriformní (viz Obr. 12), ale může se různit od nezřetelných až po bohatě rozvětvené u padlí travního (*Blumeria graminis*) (Obr. 9). Kolem krčku haustoria dochází k ukládání kalózy. Rozhraní haustorium-extrahaustoriální membrána využívají obligátní parazité i ke komunikaci s hostitelem prostřednictvím **efektorů** (Jaswal et al., 2020). Aby mohli udržet intimní vztah s hostitelskou rostlinou, musí potlačovat imunitní reakce, které sami spouští. Zejména peronospory, resp. oomycety vylučují množství efektorových proteinů, které mění fyziologický stav rostliny ve prospěch kolonizace (Fawke et al., 2015). U rzi je známo několik efektorů, které mohou být sekretovány a translokovány do cytoplazmy nebo jádra invadované buňky (podrobně shrnují Lorrain et al., 2019). V dosavadních studiích bylo zjištěno, že extrahaustoriální membrána, tvořená hostitelskou buňkou v kontaktu s padlím, sdílí vlastnosti membrány endoplazmatického retikula a umožňuje translokaci bílkovin, kdežto u peronospor je podobná plazmatické membráně nebo tonoplastu (Thordal-Christensen, 2020).



Obr. 12. Pyriformní haustoria – vlevo označeny šipkami u větrenatky mrkvové (*Plasmopara nivea* (Unger) J. Schröt.) v pletivu bršlice kozí nohy (*Aegopodium podagraria* L.), vpravo detail haustoria plísně salátové (*Bremia lactucae* Regel), kolem kterého při infekci locik dochází k ukládání kalózy, což je patrné v podobě světlého autofluorescenčního materiálu (MS).

Hostitelské organismy si vyvinuly, během dlouhé koevoluce s biotrofními parazity, ETI obranné strategie vůči napadení, z nichž pozornost budí zejména přísně specifická **hypersenzitivní reakce** (HR) (Harris et al., 2020). V případě překonání PTI biotrofním patogenem rostlina raději obětuje několik buněk, než by riskovala rozsáhlejší poškození. HR je v podstatě smrt jedné (primárně penetrované) nebo několika okolních buněk (Obr. 13), která je spuštěna na základě rozpoznání parazita (analogická apoptóze u živočichů). Odumření buňky biotrofnímu parazitu znemožní čerpání asimilátů, a tak zabrání jeho dalšímu vývoji (Stakman, 1915; Heath, 2000). Logicky tedy není účinná vůči nekrotrofům, kteří buňky naopak primárně sami usmrcují (Ghozlan et al., 2020; Glazebrook, 2005).



Obr. 13. Hypersenzitivní reakce (hnědavé zbarvení) epidermální buňky listu lilku rajčete (*Solanum lycopersicum* L.) po infekci padlím *Pseudoidium neolycopersici* (L. Kiss) L. Kiss; konidie (oválný útvar), klíční vlákna a apresorium zbarveny modře (BM).

Důležité je načasování HR, protože pokud dojde k usmrcení vlastních buněk hostitele se zpožděním, tak parazit stihne kolonizovat i další okolní buňky a dochází k rozšíření infekce, tedy invazi (inter- nebo intracelulární) v pletivu. Tento proces byl v posledních desetiletích předmětem intenzivních studií, které přinesly informace o **TIR-NLR** receptorech (R-proteinech, kódovaných R geny), rozpoznávajících efekty parazita (Saur a Hüchelhoven, 2021; Zhou a Zhang, 2020). Významnou roli během HR hrají signální kaskády a do narušení biomolekul je zapojen oxidační stres, tj. nadprodukce reaktivních forem kyslíku (reactive oxygen species, ROS) a dusíku (reactive nitrogen species, RNS), viz Obr. 14 (Sedlářová et al., 2016).



Obř. 14. Lokalizace NO (zelený signál) v epidermálních buňkách lociky salátu (*Lactuca sativa* L.) po infekci plísni salátovou (*Bremia lactucae* Regel) (MS).

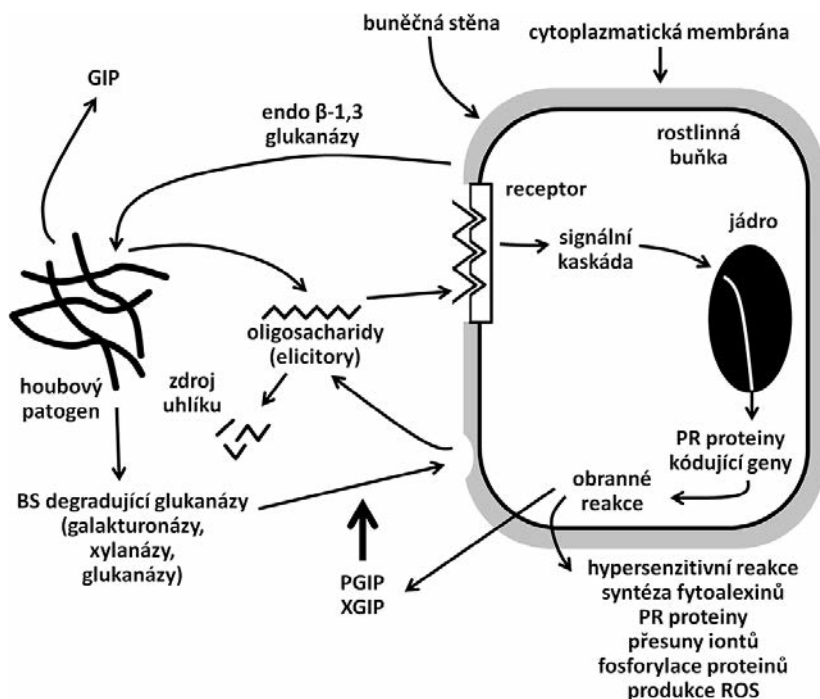
Podrobný sled kroků vedoucích k HR byl studován mimo jiné na modelovém patosystému *Arabidopsis thaliana*-*Hyaloperonospora arabidopsidis*, ale dlouho nebyl jednoznačně vysvětlen (Slusarenko a Schlaich, 2003). Díky rozvoji molekulárních a proteomických metod bylo před několika měsíci objasněno, že za HR stojí přímo patogenem spuštěné přestavení komplexu „imunitních“ receptorů NLR hostitelské buňky za vzniku holoenzymu, který přímo naruší celistvost plazmatické membrány a buňka umírá. Jak shrnuje Ma et al. (2020) dva týmy nezávisle ukázaly, že již déle známé TIR-NLR receptory, po navázání specifického efektoru (od daného kmenu parazita), změní svou konformaci a v tetramerním uspořádaní se odhalí aktivní místo nikotinamid adenin dinukleotid (**NAD**) **hydrolázy** (souvisí s rezistencí, proto se nově hovoří o tzv. **rezistosomu**). Pokud k HR hostitelské buňky dojde velmi brzy po penetraci, je obrana vůči nezvanému biotrofnímu „návštěvníkovi“ extrémně účinná (Ma et al., 2020).

Zpráva o HR spuštěné biotrofním patogenem se v rámci rostliny šíří prostřednictvím elektrických signálů, kyseliny salicylové, S-nitrosoglutathionu (GSNO) a dalších molekul i do neinfikovaných částí rostliny, kde se aktivuje exprese obranných genů. Tato **systemově získaná rezistence** („systemic acquired resistance“, **SAR**) je využívána k nastartování obrany rostlin (Walters, 2010; Walters et al., 2007).



SAR = „systemic acquired resistance“ (ZDT)

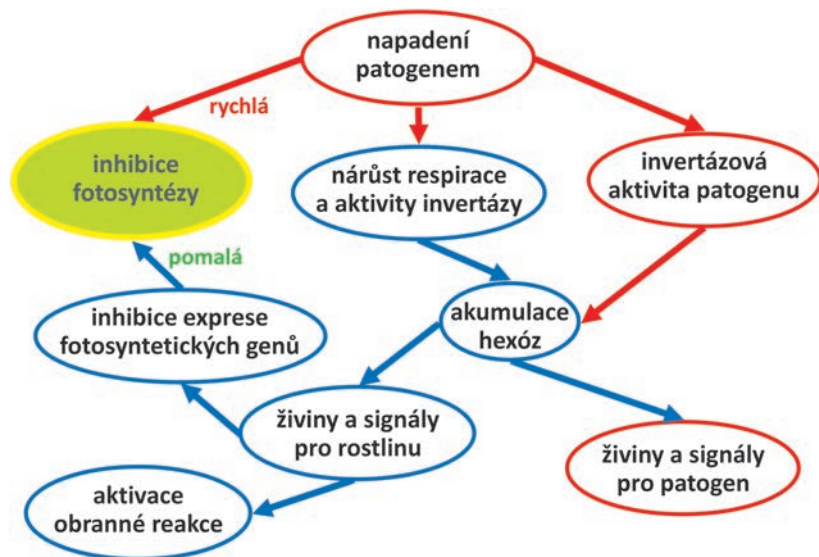
Infekční cyklus obligátních biotrofních parazitů je shodný s jejich životním cyklem (Obr. 7), proto je pro ně mimořádně důležité snažit se chovat nenápadně, obejít obranu rostliny a při čerpání živin narušit hostitele jen v míře, která jim ještě umožní **sporulaci**, tj. vytvoření disperzních částic. Do narušení buněčných stěn a čerpání asimilátů obligátními biotrofy se zapojují až stovky CAZymů (Duplessis et al., 2013; Oeser et al., 2017; Withers et al., 2020), v čele s enzymy štěpícími polysacharidy (především celulózu, hemicelulózu, lignin, pektin, škrob, inulin) nebo s hojně studovanou invertázou, tj. enzymem katalyzujícím hydrolýzu sacharózy na fruktózu a glukózu (Tauzin a Giardina, 2014) (Obr. 15 a 16).



Obr. 15. Zjednodušené schéma molekulární interakce mezi patogenem a buňkou hostitelské rostliny: zaměřeno na úlohu proteinů inhibujících glukanázy (PGIPs = polygalacturonase inhibiting proteins, XGIPs = xylanases and glucanases inhibiting proteins) v obraně rostlin proti penetraci hub (ZDT, upraveno podle <http://www.ccrcc.uga.edu/~mao/plapath/PPTtext.htm>)

Čerpáním živin důležitých pro svůj růst biotrofní parazité v rostlině mění směr transportu asimilátů, tedy asimilační proud mezi místy, které jsou jejich zdroji a úložnými místy, známý jako „**source-sink**“. Při silné infekci a v delším časovém horizontu mohou inhibovat fotosyntézu či způsobit rozklad fotosyntetických pigmentů rostliny (Ayres et al., 1996). Křehkou rovnováhu ve vztahu s hostitelskou rostlinou tak biotrofní parazité balancují úpravou hladiny fytohormonů (především ze skupiny cytokininů), které mají antisenescenční účinky. Makroskopicky pak můžeme zaznamenat tzv. zelené ostrůvky („**green**

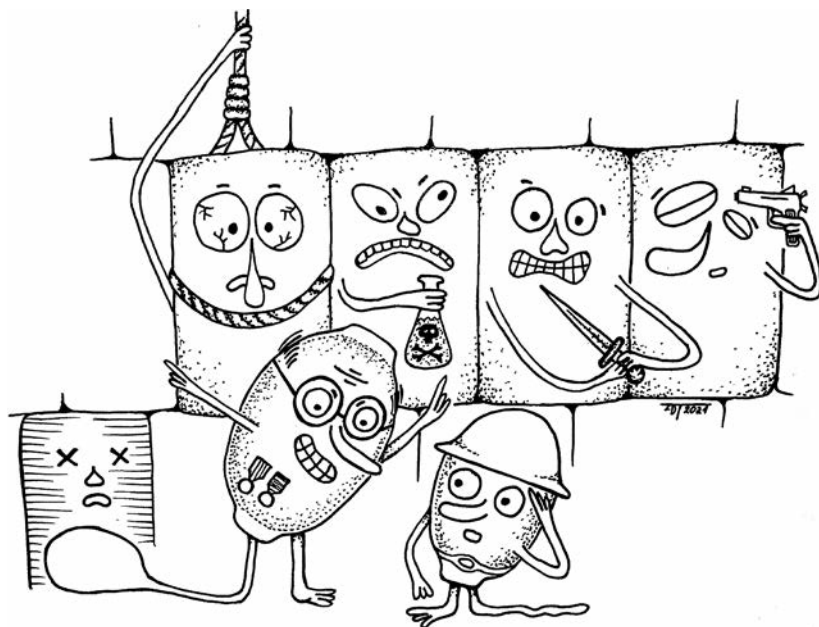
islands“) kolem místa infekce např. padlí, kde není fotosyntéza narušena (Haspelová-Horvatičová, 1981).



Obr. 16. Změny v primárním metabolismu rostliny vlivem infekce biotrofními houbovými parazity a zpětnovazební inhibice fotosyntézy (ZDT a MS, upraveno podle Berger et al., 2007).

Poslední dekády přinesly objasnění molekulárních mechanismů v řadě interakcí hostitel-patogen. Všechny geny rostlin, které usnadňují patogenu infekci a podporují kompatibilitu, lze považovat za geny náchylnosti, **S geny** („susceptibility genes“) (Eckardt, 2002). Kódují molekuly, které se podílejí na: 1/ navázání vztahu patogenu s rostlinou, 2/ modulaci obrany hostitele nebo 3/ výživě patogenů (Fawke et al., 2015). Mutace nebo ztráta S genu tak snižuje schopnost patogenu vyvolat chorobu. Znalost těchto principů otevřelo dveře pro nové postupy ve šlechtění odolných odrůd plodin např. pro cílenou editaci genů pomocí systému CRISPR-Cas9 popsáno původně u bakterií jako součást jejich adaptivní imunity (Zaidi et al., 2018; Sánchez-Martin a Keller, 2019; Kieu et al., 2021).

Každá interakce hostitel-patogen je jedinečná v jednotlivých etapách vzájemného kontaktu obou partnerů, např. v aktivaci, lokalizaci, časovém rozvržení a rozsahu obranných reakcí. Existuje široké spektrum obranných mechanismů, a to strukturních i biochemických, kterými rostliny mohou vývoj parazita účinně zastavit. Detailněji o obraně rostlin snad někdy příště...



Ustupujeme! Nepřítel je odhodlaný k hypersenzitivní reakci... (ZDT)

Vazba biotrofního parazita na hostitele, patogenní variabilita, „host jumps“

Pro biotrofního parazita je tedy základním předpokladem jeho úspěšného vývoje kontakt s náchylnou hostitelskou rostlinou a navázání **kompatibilního** vztahu, který bude během vegetační sezóny stabilní, umožní jeho reprodukci, a následné rozšíření v populaci hostitele. V přírodě neustále dochází ke změnám v DNA organismů, a tak i parazit musí pohotově reagovat na změny genomu u hostitele – podle struktury populace hostitele jsou selektovány kmeny (patotypy, rasy) schopné překonat obranné mechanismy v dané sezóně i v delším časovém horizontu, což je popsáno jako koevoluce hostitele a parazita (Burdon a Laine, 2019). Nejvhodnější strategií je při úzkém hostitelském okruhu diverzifikace patogena, kdy jsou v jeho populaci přítomny formy s různou genetickou výbavou. Pro odlišení různých úrovní vnitrodruhové xenopatické (patogenní) specializace parazita, nejčastěji houbového (aniž by bylo možné jejich morfologické rozlišení), se v různých patosystémech používají neformální pojmy (např. Holliday, 1998; převážně mimo taxonomické a nomenklatorické pojetí), jejichž výklad je nejednotný a které mnozí autoři používají v odlišném pojetí (Jayawardena et al., 2021; Lebeda et al., 2011, 2017; Spring et al., 2018).

V rámci určitého druhu patogena mohou někteří jedinci (izoláty) napadat pouze vybrané druhy hostitelských rostlin. Tito jedinci tvoří skupiny nazývané specializované formy (j. č. **forma specialis**, mn. č. *formae speciales*). Toto vnitrodruhové rozlišení je součástí botanické nomenklatury, a tedy i vědeckého názvu patogena (např. *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*, *Puccinia graminis* f. sp. *avenae*). U biotrofních parazitů se však často setkáváme s ještě extrémnější patogenní specializací, a to na jednotlivé genotypy v populaci hostitelské rostliny. Jde o jedince (izoláty), kteří mohou napadat (tedy být virulentní) pouze určité genotypy (odrůdy, linie) jednoho hostitelského druhu. Tyto rozdíly ve virulenci jsou klasifikovány jako **fyzilogické rasy** (zkráceně **rasy**) a označované nejrozličnějšími alfabetskými a číselnými kódy (tzv. „nomenklatorická deskripce“), nověji často pouze číselným kódem, který odpovídá fenotypu virulence (Spring et al., 2018). Označení rasy se obvykle uvádí za latinským názvem patogenu, ale není součástí jeho vědeckého jména. Pojem **patotyp** pak je

požíván pro skupiny izolátů, které jsou schopné napadat genotyp nebo skupinu genotypů hostitele v rámci druhu, ale i v rámci rodu, případně čeledi, a tím popisuje rozsah hostitelského okruhu daného izolátu patogena (Holliday, 1998; Lebeda et al., 2006, 2011, 2017). U některých patogenů (např. *Blumeria graminis*, *Plasmopara halstedii*) je však patotyp používán jako synonymum rasy (Lebeda et al., 2017; Spring et al., 2018).

Při dlouhodobém studiu tak můžeme v různých letech a oblastech (tzv. „spatio-temporal studies“) zaznamenávat v populaci biotrofního patogena rasy/patotypy s různou komplexitou virulence a liší se různou frekvencí faktorů virulence (v-faktorů) (viz např. Lebeda et al., 2021). Koncept determinace a denominace ras, ne však pouze jejich „nomenklatorickou“ deskripcí, ale na bázi přítomnosti jejich v-faktorů a v-fenotypů v populaci patogena, umožnil aplikaci populačně genetických metod při popisu struktury a dynamiky virulence patogenních populací (Lebeda, 1981, 1982). Tato koncepce významně přispěla k rozvoji exaktního šlechtění příslušných plodin na rezistenci (Lebeda et al., 1988; Niks et al., 2019), a to na úrovni přesně definovaných rasově specifických genů rezistence (např. Parra et al., 2016). Z pochopitelných důvodů je populační dynamika virulence nejlépe prostudována u kulturních patosystémů (z našich studií můžeme uvést patosystémy *Lactuca sativa-Bremia lactucae* (Lebeda a Zinkernagel, 2003; Petrželová et al., 2013), *Helianthus annuus-Plasmopara halstedii* (Drábková Trojanová et al., 2018), tykvovitě-*Golovinomyces orontii*, *Podosphaera xanthii* (Lebeda et al., 2018, 2021), tykvovitě-*Pseudoperonospora cubensis* (Lebeda et al., 2013; Thomas et al., 2017)). V posledních letech se toto studium začíná orientovat i na přírodní patosystémy, které s kulturním úzce souvisejí (např. *L. serriola-B. lactucae* (Lebeda a Petrželová, 2004; Lebeda et al., 2008a; Petrželová a Lebeda, 2011), *Lactuca* spp.-*Golovinomyces orontii* (syn. *G. bolayi*) (Lebeda et al., 2012, 2013; Mieslerová et al., 2013, 2020a)). Zavedené molekulární markery nejsou dosud schopné postihnout biologickou variabilitu virulence na úrovni interakce s hostitelem (např. Kitner et al., 2015; Pirondi et al., 2016), proto nepostradatelným přístupem v tomto směru stále zůstávají tzv. patotesty (Obr. 17), které vyhodnocují variabilitu virulence patogena na souboru diferenciacních linií pro daný hostitelský okruh, což vede ke stanovení příslušné rasy, případně fenotypu virulence („v-phenotype“) (Lebeda et al., 2008a; Lebeda a Petrželová, 2010).

Mezi jednotlivými laboratořemi existují rozdíly v metodách a materiálech používaných při stanovení patotypů/ras, a proto je důležitá mezinárodní spolupráce, srovnávání metod inokulace a hodnocení, unifikace diferenciačních souborů a způsobů denominace ras, včetně publikace zavedených postupů. K získání lepšího přehledu o této problematice lze případným zájemcům doporučit např. publikace Spencer a Lebeda (2010), Spring et al. (2018) a Lebeda et al. (2016).



Obr. 17. Sporulace *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. & De Toni v polních podmínkách vlevo a stanovení fenotypu virulence na diferenciačním souboru genotypů slunečnice vpravo (MS).

Z dlouhodobého pohledu, časoprostorové změny patosystému a fixované genetické změny mohou dosáhnout intenzity, kdy vznikají nové mikrodrusy obligátního parazita (Ploch et al., 2019). Analýzy hostitelského okruhu a genomových dat u skupin obligátních biotrofů s extrémní specializací na hostitele odhalují, že nové druhy u nich také často vznikají „přeskokem“ (jump, jumping) na jiný druh hostitelské rostliny, tzv. „host-jumps“. Tento fenomén je znám u peronospor (Thines, 2019), květních sněží (čel. Microbotryales), dnes zařazených mezi rzi (Refrégier et al., 2008), nebo u „typických“ rzí (Ploch et al., 2019; Thines, 2019).

Interakce rostlin s biotrofními parazity jsou složitým bludištěm, jímž se vědci prolétají, s poznáním každého nového aspektu vyvstává více otázek, než bylo zodpovězeno...

Metody determinace původců mykóz rostlin

Postupy vedoucí k určení druhu mikroorganismu, který je původcem dané mykózy, jsou dodnes založeny v běžné praxi především na **určení hostitelské rostliny a symptomech** choroby (ty mohou být kombinací změn pletiv či orgánů rostliny, dále pak tvorby typických infekčních a reprodukčních struktur houbového patogenu), nověji často doplněné o **molekulární metody** (jedno- nebo multilokusové, sekvenování, atd.) (Kitner a Michalcová, 2017; Salcedo et al., 2021). Především u posledně jmenovaných analýz je nutné pamatovat na **Kochovy postuláty**, tj. ověřit, zda izolovaný mikroorganismus opravdu vyvolává dané onemocnění, nebo byl pouze zaznamenán jako průvodní druh nebo kontaminace (Dhingra a Sinclair, 2019; Trigiano et al., 2007).



Zakladatel fytopatologie Heinrich Anton de Bary (Tainter a Palmer, 1998).

Ve fytopatologické mykologii se vesměs používají metody přímé detekce: **kultivační postupy** (u obligátních biotrofů kultivace na živých rostlinách nebo čerstvě oddělených pletivech z orgánů hostitelských rostlin), **mikroskopická detekce** (světelná a elektronová mikroskopie), **detekce mikrobiálních produktů** (biochemické testy) a **molekulové markery** (analýza DNA, RNA, proteinových profilů, lipidů, či jiných specifických molekul) (Tronsmo et al., 2020; Waller et al., 2001). Vyhodnocení mikroskopických, kultivačních a biochemických znaků hub je založeno na srovnání s popisy známých rodů a druhů uvedených v literatuře, u molekulových znaků na srovnání s **databázemi**, většinou umístěnými na veřejně přístupných webech (Mycobank, GenBank), případně s lokální databází optimalizovanou pro potřeby daného pracoviště (Tronsmo et al., 2020).

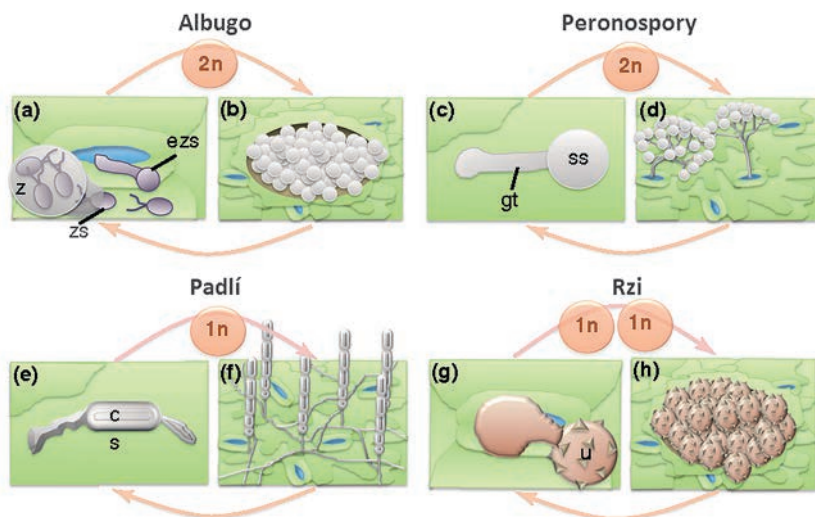


Fytopatologie využívá metod molekulární biologie (Tainter a Palmer, 1998).

Komplikovanost mykologických studií je pak zvýšena např. střídáním anamorfního a teleomorfního stadia u jediného druhu, či faktem, že druh tvoří během životního cyklu morfologicky odlišné typy výtrusů (mikro- vs. makrokonidie) a útvary k přežití nepříznivých podmínek (např. sklerocia). Extrémním případem jsou pak druhy rzí, které během životního cyklu mohou tvořit až 5 typů výtrusů a střídat hostitele (makrocyclické heteroecické druhy). Svá specifika nese studium mykóz dřevin. Podstatnou úlohu při vzniku infekce těchto dlouhověkých organismů hraje predispozice jako důsledek působení stresorů v kombinaci s genetikou hostitele. Exogenní patogeny nebo v pletivech endofyticky dlouhodobě rostoucí oportunní (podmíněné) patogeny při narušení rovnováhy dostávají šanci. Velmi důležité jsou u dřevin strukturní obranné mechanismy – pokud jsou účinné, dokáží efektivně oddělit infikované části (Shigo, 1985).

„Zvířata se uzdravují, stromy vnitřně rozčleňují. Celý život snášejí zranění a infekce. Vytvářejí bariéry, díky kterým odolávají šíření mikroorganismů, které je napadají.“ (Shigo, 1985)

V praxi je pro základní determinaci stále využíváno vizuální hodnocení. Srovnání morfologie rozmnožovacích orgánů obligátních biotrofních parazitů přehledně shrnuli ve své práci Kemen a Jones (2012) a je demonstrována v obr. 18. Jak již bylo zmíněno v kapitole Houby a houbám podobné organismy, v životním cyklu u tř. Oomycetes (syn. Peronosporomycetes), zástupců čel. Peronosporaceae a Albuginaceae, převládá diploidní stadium, zatímco u hub jak vřeckovýtusých (ř. Erysiphales), tak stopkovýtusých (ř. Pucciniales, syn. Uredinales) převažuje fáze haploidní, u rzí v podobě dikaryonu ($n + n$). Podobnosti v morfologii u nepohlavního rozmnožování však najdeme napříč systémem, u čel. Peronosporaceae a ř. Erysiphales (disperzní jednotky se tvoří vně hostitelského pletiva na nosných hyfách, konidiosporangioforech resp. konidioforech), resp. u čel. Albuginaceae a ř. Pucciniales (masa spor se tvoří hromadně v pustulích a uvolní se protržením pokožky) (Trigiano et al., 2007; Kemen a Jones, 2012).



Obr. 18. Nepohlavní životní cykly biotrofních parazitů (MS – upraveno podle Kemen a Jones, 2012).

Moderní taxonomické i fylogenetické studium peronospor i hub vyžaduje polyfázický přístup (dlouhodobé zkoumání jejich morfologie a ultrastruktury, životních cyklů, ekologických vztahů, hostitelského okruhu, genomu, které je založené na velkém množství sběrů). Nicméně pojetí druhu zůstává problematikou, která je ve fytopatologii dlouhodobě diskutována. Aktuálně byly publikovány pokyny, jak při vymezení druhu u fytopatogenních hub postupovat (Jayawardena et al., 2021).

V následujícím textu se blíže seznámíme s nejvýznamnějšími skupinami obligátních, okrajově i fakultativních, biotrofních parazitů rostlin a jejich konkrétními druhy, se kterými se můžeme na planých rostlinách setkat. Autoři jsou si vědomi faktu, že biotrofní parazité rostlin se však vyskytují i v dalších skupinách hub a houbových organismů, jejich výčet tedy nebude úplný.

Speciální část



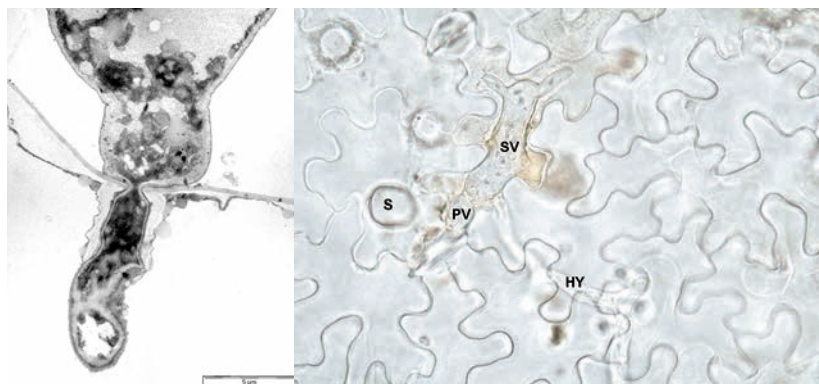
„I v nedokonalosti lze najít krásu“

Konidiosporangiofor plísně tykvovitých
Pseudoperonospora cubensis (Berkeley & Curtis) Rostovzev (MS).

Peronospority

Čeď **Peronosporaceae** (řád Peronosporales, tř. Oomycetes (Peronosporomycetes), odd. Oomycota (Peronosporomycota), říše Stramenopiles) prošla v posledních letech řadou změn na základě studia molekulárních znaků, především sekvencí opakujících se elementů v ITS2 (druhém vnitřním spaceru rDNA = genových sekvencí DNA přepisovaných do RNA velkých podjednotek ribozomů). Jejich taxonomií se dlouhodobě zabývá skupina prof. Marca Thinese, Ph.D. (Frankfurt n/M, Německo). Dnes tato čeď zahrnuje jak hemibiotrofní rod *Phytophthora*, tak především cca 20 rodů **obligátních biotrofních parazitů** krytosemenných rostlin označovaných jako **peronospority**, „downy mildews“, pravé plísňe, či nepravá padlí (Thines a Choi, 2016). Peronospority mohou pronikat do rostliny přes kořeny a způsobovat **systémové infekce** (provázené růstovými deformacemi či odumíráním pletiv), nebo častěji infekce **lokální** na fotosyntetizujících orgánech, zejména pak listech (typické jsou chlorotické, žilnatinou ohraničené skvrny na listech, ze spodní strany se sporulací) (Lebeda a Schwinn, 1994). Mnozí zástupci jsou kosmopolitně rozšířeni a působí značné ekonomické škody snížením výnosu plodin, zvláště pokud se v jejich populacích vyvine rezistence k používaným fungicidům (Gisi a Sierotzki, 2015; Savory et al., 2011). Od pravých hub se tyto mikroskopické, houbám podobné organismy liší přítomností celulózy a hydroxyprolinu v buněčné stěně, rozdílným způsobem syntézy aminokyseliny lysinu přes dráhu diaminopimelové kyseliny, trubicovitými mitochondriálními kristami a přítomností mastigonemat na jednom ze dvou bičíků pohyblivých zoospor (Dick, 2001; Beakes et al., 2014). Poslední ze znaků poukazuje na blízký vztah k vodnímu prostředí (*Plasmopara*, *Pseudoperonospora*), i když odvození zástupci čel. Peronosporaceae jsou již dobře adaptováni na terestrické prostředí a bičíkatá stadia netvoří (*Bremia*). Molekulární studie ukázaly na fylogenetickou příbuznost skupiny s hnědými řasami a rozsivkami, a tak bylo celé odd. Oomycota (Peronosporomycota) přearženo do říše Stramenopiles (Adl et al., 2019). Analýza genomů oomycetů odhalila, že za podobností jejich způsobu života s houbami stojí mnohonásobný **horizontální genový transfer**, kterým získaly geny pro enzymy štěpící buněčné stěny rostlin, zajišťující příjem dusíku, fosfátů a cukrů z prostředí (McGowan a Fitzpatrick, 2020).

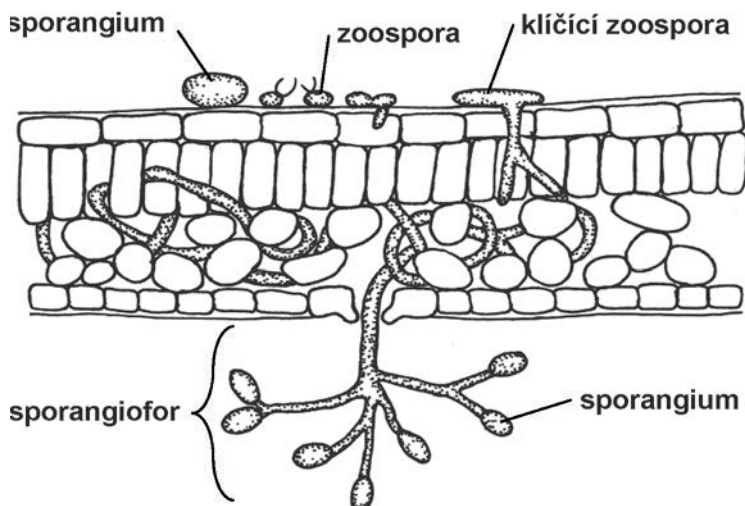
Po vyklíčení jednojaderné zoospory, aplanospory, konidiospory nebo pohlavně vzniklé oospory se obvykle tvoří klíčící hyfa s apresoriem, které pomáhá k uchycení na povrchu epidermis a iniciaci následné **přímé penetrace** přes buněčnou stěnu (Obr. 19.; Sargent et al., 1973), méně často přes přirozené otvory (např. průduchy nebo poraněním); **nepřímá penetrace** přes průduchy je pravidlem např. u *Pseudoperonospora cubensis* (Savory et al., 2011). **Intercelulární mycelium** s dobře vyvinutými **haustorií** tvoří eukarpní cénocytickou vláknitou stélku, u níž se přehrádky vyskytují vzácně, obvykle oddělují reprodukční orgány. Intenzivní růst mycelia a čerpání látek vede k odumírání buněk, které se projeví chlorotizací a později **nekrotizací** pletiv (Lebeda et al., 2001, 2002). **Nepohlavní rozmnožování** je rychlé (vegetativní cyklus trvá 5–14 dní) a děje se prostřednictvím zoosporangií nebo konidiosporangií, které se tvoří na větvených konidiosporangioforech prorůstajících z pletiva průduchy ven (Obr. 20, 21), logicky tedy ve větší míře na spodní straně bifaciálních listů. Anglické označení peronospor „downy mildews“ (Spencer, 1981) pak odkazuje na chmýřitý vzhled těchto povlaků.



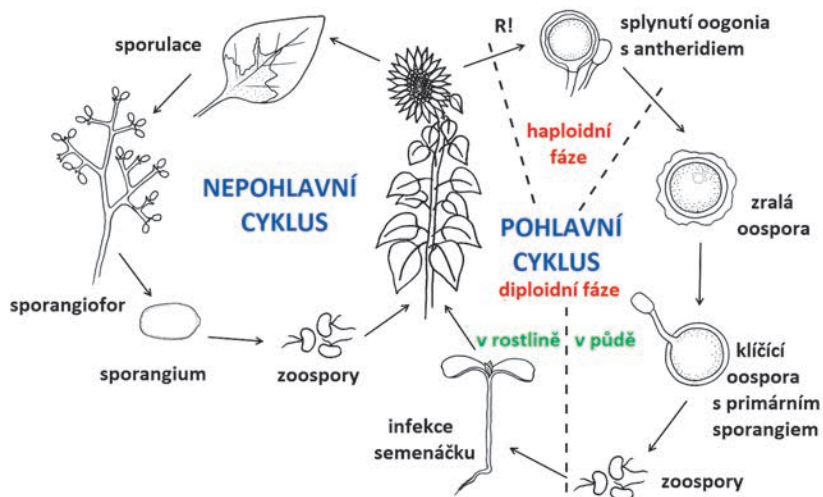
Obr. 19. Detail penetrace buněčné stěny hostitele zobrazený v TEM a tvorba primárních infekčních struktur plísně salátové (*Bremia lactucae* Regel) v epidermis lokiky salátové (*Lactuca sativa* L.): S – spora, PV – primární váček, SV – sekundární váček, HY – hyfa infikující pletiva (MS).



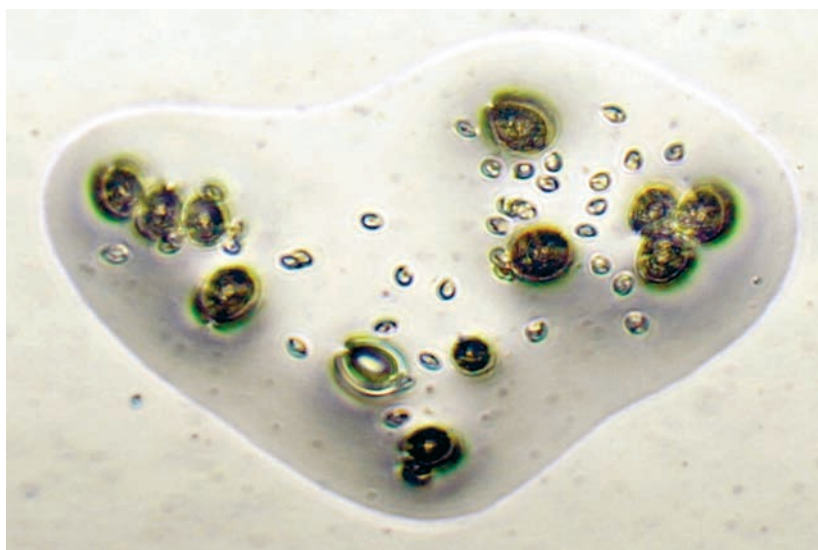
Obr. 20. Detail sporulace *Bremia lactucae* Regel na listu lociky (MS, 3. 10. 2007).



Obr. 21. Obecné schéma klíčení sporangia, penetrace a kolonizace hostitelských pletiv a sporulace u peronospor (ZDT).



Obr. 22. Životní cyklus *Plasmodium halstedii* (Farl.) Berl. & De Toni (ZDT).



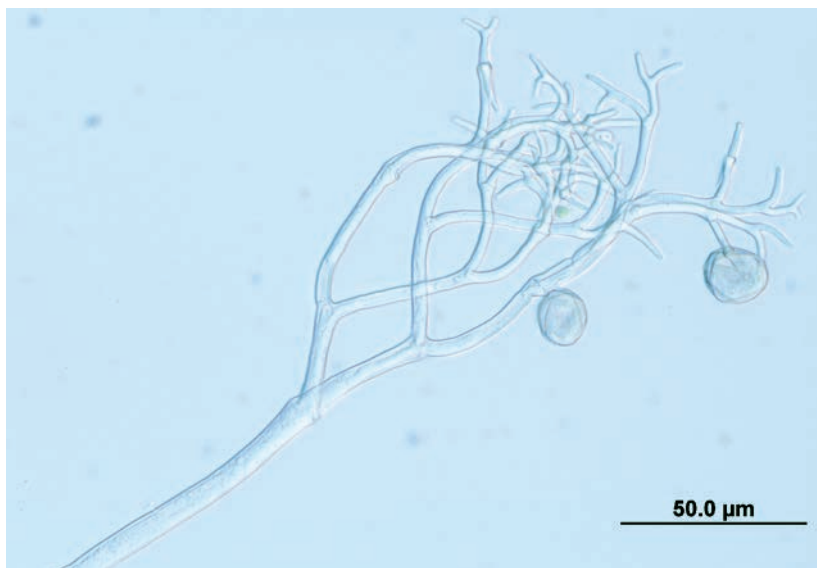
Obr. 23. Zoosporangia a zoospory *P. halstedii* v kapce vody (ZDT).

Pohlavní proces (**oogametangiogamie**) většinou nastává ke konci vegetačního období hostitele, kdy v pletivech kopulují samičí **oogonia** (obvykle s jednou oosférou) se samčím **antheridiem**. Podle způsobu pohlavního rozmnožování rozlišujeme druhy **homothalické** – na stélce pocházející z jedné spory vznikají gametangia samčí i samičí, jejichž geneticky identická jádra splývají (*Plasmopara*; Obr. 22) či **heterothalické** – v rámci druhu existují dvě skupiny kmenů stélek, tzv. „mating types“ (párovací typy) nebo „compatibility types“; obecně se označují + a -, např. u *Bremia lactucae* B1 a B2 (Lebeda a Blok, 1990). V tomto případě, i když se na stélce tvoří gametangia obojího pohlaví, nedochází mezi mycelii stejného kmene k pohlavnímu procesu, protože je brzděn homologickým párem genu inkompatibility (*Bremia*) (Michelmore, 1981; Michelmore et al., 1988). V přírodě dochází i k parasexuálnímu procesu (fúzi mycelií a crossing-overu), který je alternativou k vertikálnímu přenosu genů a v časově kratším úseku tak poskytuje organismům možnost zvýšení patogenní variability druhu a rozšíření úspěšných fyziologických ras/patotypů v průběhu vegetační sezóny, jako např. u homothalické *Plasmopara halstedii* (Spring a Zipper, 2016). Z oplozené oosféry se vyvíjí zygota a poté vytrvalá tlustostěnná **oospora**, vyznačující se konstitutivní dormancí. Oospory se někdy vytvářejí v pletivech jiných částí rostliny, než ve kterých parazit sporuluje, a šíří se po rozkladu těchto pletiv (Chater et al., 2020). Oospory mohou přezimovat nebo i přežít v půdě řadu let; klíčí **klíčným vláknem** nebo zoosporangiem, ze kterého se uvolňují **zoospory** (Obr. 23; Morgan, 1978).

Sekvenační studie ukázaly, že velikost genomu je u čel. Peronosporaceae velmi variabilní, v průměru srovnatelná s velikostí genomu rzí (viz Tab. 1), někdy však násobně větší, což souvisí s navýšením počtu efektorových genů (Kemen a Jones, 2012; Fawke et al., 2015; McGowan a Fitzpatrick, 2020). Analýzy RNA (např. u patosystému *Cucumis sativus-Pseudoperonospora cubensis*) také ukazují, že vývoj a patogenese biotrofního parazita jsou řízeny analogicky s úvodními fázemi růstu hemibiotrofů (*Phytophthora* spp.) a je zřejmé, že interakce s biotrofním parazitem spouští transkripci tisíců genů u hostitelské rostliny (Adhikari et al., 2012; Savori et al., 2012).

Důležitým znakem oomycetů je, že většinu svého životního cyklu prožijí v diploidní fázi, haploidní jsou pouze gametangia. Cénocytické mycelium (bez přepážek) je mnohojaderné a jednotlivá jádra se mohou lišit svou genetickou

výbavou (**heterokaryóza**). Peronospory si zasloužily pozornost vědců a zemědělců především díky rozsáhlé variabilitě virulence, tj. rychlému překonávání genů rezistence (Lebeda a Schwinn, 1994; Lebeda a Zinkernagel, 2003) a vzniku rezistence k fungicidům (Gisi a Sierotzki, 2015; Lebeda a Cohen, 2012; Thind, 2012). Nedávno publikované výsledky u původce plísně salátové (*Bremia lactucae*) pomáhají vysvětlit fenotypové důsledky vysokého výskytu heterokaryózy na fitness peronospor (vyšší míra sporulace, kvalitativní rozdíly ve virulenci), kdy selekční tlak působí na populaci jader v céncytických myceliích. To poskytuje patogenu větší evoluční flexibilitu, tj. možnost rychlejší adaptace na různé geny rezistence u hostitele, i další faktory prostředí (včetně aplikovaných fungicidů). V rámci čel. Peronosporaceae tak výhoda života v podobě heterokaryonů a jejich nepohlavní rozmnožování ve formě mnohojaderných (monosporangiózně vzniklých) konidií, ve srovnání s tvorbou mnoha jednojaderných zoospor v zoosporangiu, mohla být jednou z hnacích sil evoluce (Fletcher et al., 2019).



Obr. 24. Konidiofor *Peronospora sparsa* Berk. z ostružiníku maliníku (*Rubus idaeus* L.) (MS, 10. 10. 2013, Sv. Kopeček u Olomouce).

Determinace peronospor je založena na několika základních principech:

1/ **srovnávací morfologie stélky a rozmnožovacích orgánů** (metoda levná, vyžaduje určovací literaturu a zkušenost, světelnou či skenovací elektronovou mikroskopii), tvar **haustorií** (druhy s elipsoidními až hruškovitými haustorií zahrnující rody *Basidiophora*, *Benua*, *Bremia*, *Paraperonospora*, *Plasmopara*, *Plasmoverna* a *Protobremia* tvoří monofyletickou skupinu vs. větvená haustoria např. u *Peronospora parasitica*), **konidiosporangiofory** (Obr. 24; velikost, tvar a způsob větvení), morfologie **konidiospor/zoosporangíí** a jejich uchycení na sterigmatech u nosných hyf, **gametangií** (tvar, velikost, vzájemné umístění – uspořádání antheridia a oogonia může být paragynní – pohlavní orgány rostou vedle sebe (*Bremia*), či amfigynní – oogonium prorůstá skrz antheridium, které zůstává jako límeček u jeho báze (*Phytophthora*)), či **oospor** a způsobu jejich **klíčení** (Riethmüller et al., 2002; Voglmayr, 2008);

2/ **znalost hostitelského okruhu** – většina peronospor má úzkou vazbu na hostitele (Constantinescu, 1991; Gäumann, 1923); koevoluce a rychlá mikroevoluce se odráží ve vysoké vnitrodruhové variabilitě – nové formae speciales/patotypy/fyziologické rasy, možné „host jumps“ (Thines, 2019);

3/ **molekulární znaky** – studium monolokusovými či multilokusovými metodami, jako molekulární markery se využívají hlavně oblasti ITS rDNA (ITS1, 5.8S rDNA, a ITS2), LSU, SSU, *cox2*, *β-tubulin* (Choi et al., 2011; Thines, 2014; Salcedo et al., 2021) či proteinové profily (hmotnostní spektrometrie, Chalupová et al., 2014).

Fytopatologickým a šlechtitelským aspektům studia peronospor se od roku 1976 věnuje prof. Ing. A. Lebeda, DrSc., který přinesl na KB PŘF UP v Olomouci téma plísňě salátové (Lebeda et al., 2002, 2008a; Petrželová et al., 2013) a p. okurkové (Lebeda a Cohen, 2011; Lebeda et al., 2018), od r. 2007 p. slunečnicové (Drábková Trojanová et al., 2018; Sedlářová et al., 2020; Trojanová et al., 2017) a nověji také problematiku *Pseudoperonospora humuli* (Kitner et al., 2021). Komplexní výzkum peronospor, jako hospodářsky významné skupiny obligátních biotrofů, ve spolupráci s prof. A. Lebedou rozvíjela řada jeho studentů a spolupracovníků, zmiňme alespoň RNDr. Irenu Petrželovou Ph.D., která nyní působí ve VÚRV v Olomouci a Mgr. Z. Drábkovou Trojanovou, Ph.D. Peronospor byly tématem prací i dalších doktorandů (abecedně: M. Jemelková, J. Pavelková, J. Urban).

Dlouhodobě k posunu hranic našeho poznání o čeledi Peronosporaceae přispívají na našem pracovišti doc. RNDr. M. Sedlářová, Ph.D., doc. Ing. E. Křístková, Ph.D., RNDr. B. Sedláková, Ph.D. a RNDr. M. Kitner, Ph.D. Peronospor, jako původce onemocnění rostlin nebo co by modelové organismy, zkoumají a používají také kolegové na některých dalších pracovištích v České republice (ČZU a VŠCHT v Praze, MENDELU v Brně, některé výzkumné ústavy zemědělské), ale není nám známo, že by se věnovali této skupině dlouhodobě, systematicky a komplexně. Jedním z důvodů je možná právě obligátní biotrofie peronospor a jejich časově i materiálově náročná subkultivace, protože pro dlouhodobé udržování životných izolátů (ostatně jako u všech biotrofů) je nutné mít dostatečnou zásobu osiva linií hostitelského druhu, pokud možno bez genů rezistence (tzn. náchylných genotypů), které však většinou není možné komerčně získat, protože semenářské firmy se jimi nezabývají. Ojedinelou v ČR tak zůstává kolekce peronospor ve Sbírce fytopatogenních organismů UPOC, kterou naše pracoviště založilo v roce 1994 jako pokračování sbírky prof. A. Lebeda na ŠS Smržice (Lebeda, 1987a) a od roku 1996 ji udržuje v rámci Národního programu konzervace a využívání genetických zdrojů mikroorganismů (MZE ČR) (Anonymous, 2014).



Plíseň salátová (*Bremia lactucae* Regel, nyní *B. sonchicola* (Schltl.) Sawada) na mléči zelinném (*Sonchus oleraceus* L.) (MS, 14. 8. 2009, Olomouc a detail konidioforu *B.l.* ze sbírky UPOC).



Peronospora alsinearum Caspary na ptačinci prostředním (*Stellaria media* (L.) Vill.) (MS, 13. 4. 2019, Olomouc a 27. 4. 2017, Velemín).



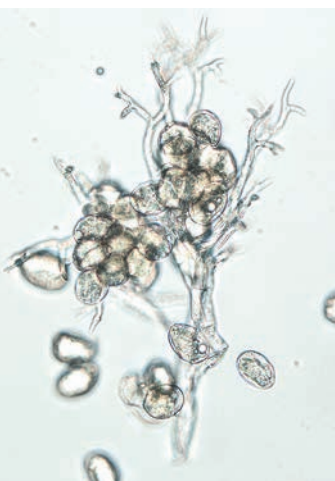
Peronospora bulbocapni Beck na dymnivce duté (*Corydalis cava* (L.) Schweigg. & Körte) (MS, 10. 4. 2021, NPR Ramena řeky Moravy, CHKO Litovelské Pomoraví).



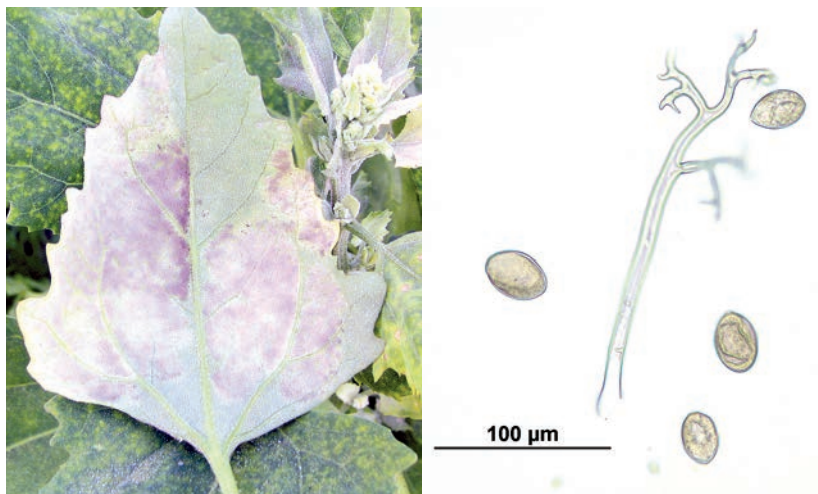
Peronospora dentariae Rabenh. na kyčelnici žláznaté (*Dentaria glandulosa* Waldst. et Kit.) (MS, 17. 4. 2011, PR Království, Grygov).



Peronospora ficariae Tul. na orseji jarním (*Ficaria verna* Huds.) (MS, 14. 4. 2021, Rozárium, Olomouc).



Peronospora valerianae Trail na kozlíčku polníčku (*Valerianella locusta* (L.) Laterr.) (MS, 14. 4. 2021, soukromá zahrada, Olomouc).



Peronospora variabilis Gäumann na merlíku bílém (*Chenopodium album* L.) (MS, 13. 9. 2006, Olomouc).



Plasmopara pusilla (de Bary) J. Schröt. na *Geranium* sp. (ER, 22. 4. 2019, Ile-Alatau, Kazachstán).



Plasmopara nivea (Unger) Schröter na bršlici kozí noze (*Aegopodium podagraria* L.) (MS, 20. 6. 2010, Huslenky a BM, 1. 6. 2013, Olomouc; detail sporangioforu MS).

Albugo

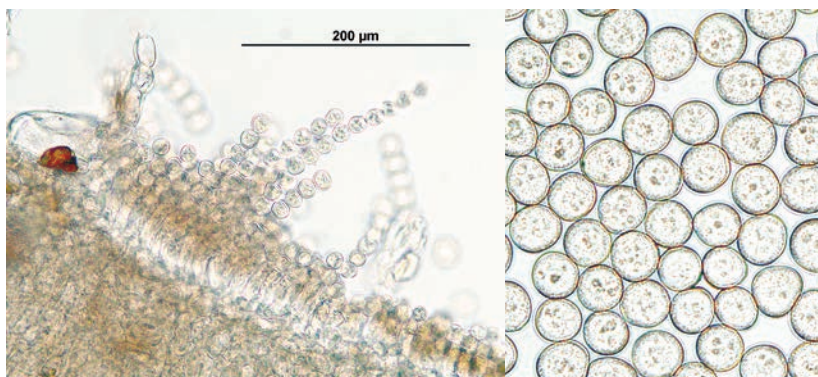
Čeď Albuginaceae (řád Albuginales, tř. Oomycetes (Peronosporomycetes), odd. Oomycota (Peronosporomycota), říše Stramenopiles) podle molekulárních studií zahrnuje zatím 3 rody (*Albugo*, *Pustula*, *Wilsoniana*) (Thines a Choi, 2016). Nejznámějším druhem této skupiny je albugo bělostné, *Albugo candida*, původce bílé puchýřnatosti u rostlin z čel. Brassicaceae, Cleomaceae a Capparaceae. Tito obligátní biotrofní parazité rostlin vytvářejí shluky spor pod pokožkou jako rzi a díky této morfologické podobnosti jsou označováni jako „white (blister) rusts“ (česky „bílá rez“). Na rozdíl od rzí však je možné odlišit primární sporangium a následně vznikající, morfologicky odlišná, sekundární sporangia (Heller a Thines, 2009). Albuga mohou infikovat rostliny jak lokálně, tak i systémově. Na stoncích, listech a květenstvích se jeví jako hmota bílých nebo krémově zbarvených pustulí o průměru asi 2 mm vyplněných sporangii (Chater et al., 2020). Nové **pustuly** se tvoří radiálně, zatímco starší pustuly uprostřed postupně splývají. Systémová infekce u hostitelské rostliny, díky narušení rovnováhy fytohormonů, způsobuje zkroucení, abnormální formy růstu, případně sterilizaci květenství (Dixon, 2006).

Nejlépe je životní cyklus prostudován u *Albugo candida*. Po uvolnění z pustul se zoosporangia šíří větrem, deštěm a hmyzem. Po depozici na náchylné rostlině tvoří každé zoosporangium asi šest zoospor (bez buněčné stěny, ledvinovitého tvaru se dvěma bičíky uloženými bočně), které za vhodných vlhkostních a světelných podmínek vytvářejí klíční vlákna a penetrují epidermis. Podobně jako peronospory tvoří albuga **mycelium intercelulární**, v jejich případě ale s malými, okrouhlými haustorii (Chater et al., 2020). Nepohlavní rozmnožování zajišťují tlustostěnné sporogenní hyfy, které odškrubují řetízky zoosporangií, pohlavní rozmnožování oogametangia a z nich vzniklé **oospory**, vždy v pustulách pod epidermis (Agrios, 2005). Tlustostěnné oospory s třívrstvou buněčnou stěnou jsou klidové (dormantní) formy a slouží k přečkání nepříznivých podmínek. Na jaře klíčí dvěma způsoby v závislosti na teplotě, nad 18 °C klíčním vláknem, při 10–18 °C váčkem se zoosporami. Heller a Thines (2009) popsali podrobně způsob, jakým pustuly zástupců čel. Albuginaceae vznikají pod epidermis. Primární sporangia pronikají z mezofylu

a pevně se přichycují k vnitřním buněčným stěnám epidermis. Během zrání pak buňky v pustulách procházejí výraznými cytologickými změnami, jako je vakuolizace a tvorba vezikulů, v nichž se tvoří **enzymy štěpící buněčné stěny**, které tak aktivně zprostředkovávají otevření pustul a následné uvolňování sekundárních sporangií (Heller a Thines, 2009).

Pohlavní rozmnožování vedoucí k produkci oospor u *Albugo* na kokošce pastuší tobolce je popisováno jako vzácné (Sansome a Sansome, 1974). Pokud k němu dochází, pak ve všech infikovaných částech rostliny, což naznačuje, že *Albugo candida* je heterotalický druh. Častěji se vyskytuje při souběžné infekci těchto rostlin *Hyaloperonospora parasitica*, která pohlavní proces pravděpodobně stimuluje. Ingram a Robertson (1999) popisují soužití těchto dvou druhů jako časté. Chater et al. (2020) uvádějí, že pustuly *Albugo* a sporulace *Hyaloperonospora* spp. se vyskytují vedle sebe nebo smíšené, např. *A. candida* s.l. a *H. nasturtii-aquatici* na listech řeřišnice křivolaké (*Cardamine flexuosa* With.). Zajímavým zjištěním bylo, že infekce albugy (často přítomnými v pletivu asymptomaticky) předurčuje rostlinu k rozvoji infekce peronosporami (Ploch a Thines, 2011; Thines, 2019). Současné studie ukazují, že specializace na různé druhy hostitelských rostlin byla u *A. candida* ovlivněna způsobem reprodukce (pohlavní vs. nepohlavní), polyploidizací patogenu a průběhem domestikace jejich hostitelů (Jouet et al., 2019). Druh *A. candida* v současnosti zahrnuje vysoký počet fyziologických ras, které se liší genetickou konstitucí a virulencí a jsou specializovány na odlišné hostitelské druhy v rámci čeledi Brassicaceae (McMullan et al., 2015). Tyto poznatky mají velký praktický potenciál i ve šlechtění rostlin na rezistenci.

Pro determinaci jsou důležité morfologické znaky sporangií a oospor (velikost, tvar, apikální papíla), zoospor (tvar a umístění bičičků) a samozřejmě také hostitelský okruh a molekulární markery (Ruhe et al., 2016).



Albugo bělostné (*Albugo candida* (Pers.) Roussel) na kokošce pastuší tobolce (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.) (MS, 9. 4. 2013, La Gomera), na *Arabis recta* Vill. (ER, 19. 4. 2019, pohoří Syugaty, Kazachstán) a detaily řezu pustulou a spor (ZDT, 6. 11. 2007).



Pustula tragopogonis (Pers.) Thines na *Ambrosia artemisiifolia* L. (ER, 8. 6. 2020, Ile-Alatau, Kazachstán).



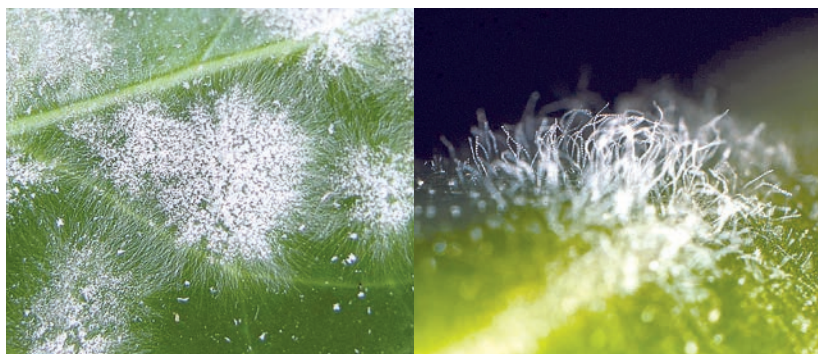
Wilsoniana bliti (Biv.) Thines, syn. *Albugo bliti* (Biv.) Kuntze, na *Amaranthus retroflexus* L. (ER, 3. 7. 2019, Ile-Alatau, Kazachstán).

Padlí

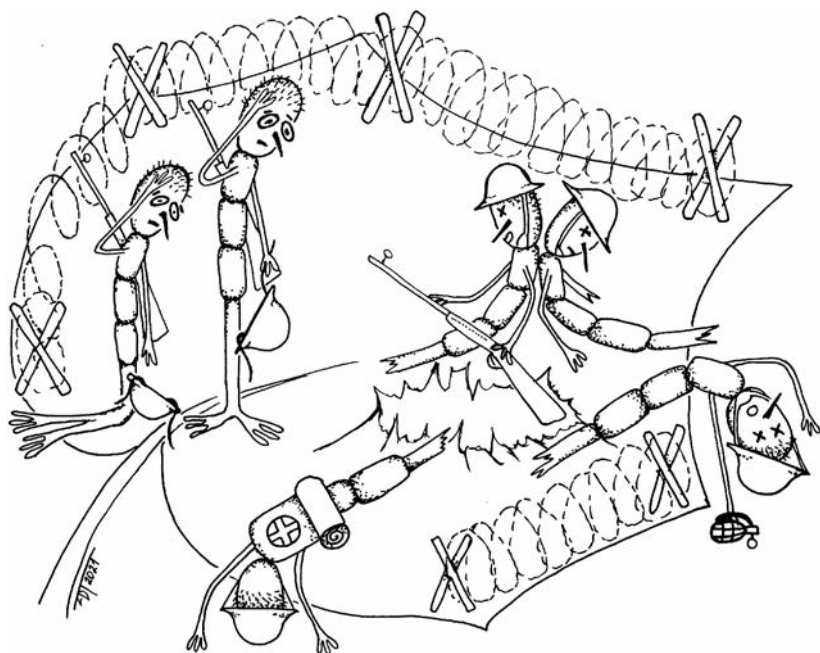
Řád Erysiphales (tř. Leotiomycetes, pododd. Pezizomycotina, odd. Ascomycota) reprezentuje, podle posledních odhadů, kolem 900 druhů padlí (Kiss et al., 2020). Jeho zástupci jsou vysoce specializovaní obligátní parazité krytosemenných rostlin (Angiospermae), a počet jejich hostitelů převyšuje 10 000 druhů (ca 9 400 dvouděložných a 650 jednoděložných rostlin) (Braun a Cook, 2012). Tito parazité jsou kosmopolitně rozšířeni a vyskytují se v různých biomech. Lze je poměrně snadno rozlišit na základě **symptomů** v podobě bílých povlaků mycelia (Obr. 25), buď ve formě jednotlivých kolonií, nebo souvislých povlaků na zelených částech rostlin, jako jsou listy, stonky, květní stopky, či na květech a plodech (Lebeda et al., 2017). Většina zástupců padlí jsou ektoparazité (12 rodů), produkující vegetativní mycelium a konidie epifytický na povrchu orgánů hostitele. Čtyři rody zahrnují endoparazity, z čehož pouze zástupci rodu *Leveillula* vytvářejí pravé endofytické hyfy, ze kterých vznikají konidiofory a konidie, jež prorůstají z pletiv ven průduchy (Takamatsu, 2013). Napadají jak širokou škálu plodin a okrasných rostlin s odpovídajícím ekonomickým dopadem, tak i mnoho planých druhů rostlin (Lebeda et al., 2017; Petřeková, 2018). Samotná padlí patří primárně do skupiny oslabovačů (debilitators), rostliny tedy primárně neusmrcují, ale jsou zodpovědné za ztráty vody a živin, zvyšují respiraci a transpiraci, odčerpávají asimiláty vzniklé fotosyntézou, a tak brzdí růst a vývoj rostlin, v extrémním případě mohou způsobovat opad listů, čímž snižují tvorbu plodů a redukuje výnos (Glawe, 2008; Spencer, 1978). U padlí došlo k extrémní adaptaci na suché teplé počasí ztrátou genů kódujících **hydrofobiny** (Spanu et al., 2010). Tyto na cystein bohaté proteiny ve svrchní vrstvě buněčné stěny, které regulují pohyb vody přes buněčnou stěnu, pomáhají houbám v přichycení hyfy, u patogenů navíc pomáhají při tvorbě apresorií, případně haustorií. Důsledkem pak je rozšíření padlí převážně v temperátní zóně a jejich nižší zastoupení v humidních tropických oblastech (Weltzien, 1978), kde každodenní srážky mohou spory splachovat z povrchu rostlin.

Původní taxonomické systémy ř. Erysiphales byly založeny především na morfologických znacích **teleomorfy/holomorfy** (Braun et al., 2002). Apendixy chasmothecii byly dlouho používány jako důležité morfologické identifikátory

při vymezení rodů a druhů padlí. Molekulárně biologické metody však odhalily, že skupiny s jednoduchými mycelioidními přívěsky jsou polyfyletické a vyvíjely se v důsledku mnohonásobné konvergentní evoluce. V determinaci se proto začala více uplatňovat anamorfní stadia, tedy morfologie konidioforů s konidiemi, hlavně způsob produkce konidií – buď jednotlivě (typ *Pseudoidium*) nebo v řetězcích (typ *Euoidium*), na úkor teleomorfních stadií (Braun et al., 2002). Díky poznatkům získaným po zavedení analýz rDNA sekvencí, byla čeleď Erysiphaceae rozdělena do pěti hlavních tribů: Erysipheae, Golovinomyceteeae, Cystotheceae, Phyllactinieae a Blumerieae (Takamatsu, 2013). Tribus Golovinomyceteeae byl dále rozdělen na tři subtriby Neoerysiphinae, Golovinomycetinae, Arthrocladiellinae. Stejně tak tribus Cystotheceae na dva subtriby Cystothecinae a Sawadaeinae (Braun et al., 2002). Zajímavé informace odhalila analýza genomů padlí, které patří k největším u hub (120–180 Mb). Především pak u padlí *Blumeria graminis* na obilninách je diskutována role repetitivních sekvencí a transponovatelných elementů bohatě zastoupených v DNA (Duplessis et al., 2013; Hacquard, 2014). Genom *B. graminis* f.sp. *tritici* byl již sekvenován a ukazuje se, že je mozaikou haploskupin, které existovaly již před domestikací pšenice. Diverzita současných izolátů napovídá, že u tohoto druhu padlí nedošlo ke ztrátě genetické diverzity ani po domestikaci pšenice před cca 10 000 lety (Wicker et al., 2013).



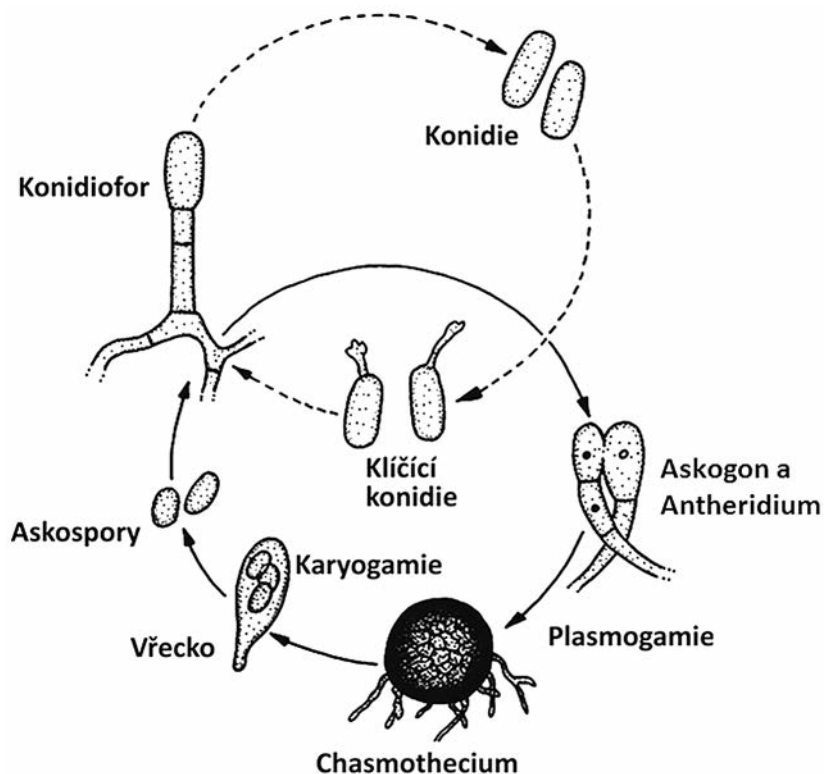
Obr. 25. Detail kolonií padlí *Erysiphe euonymi-japonici* U. Braun & S. Takam. na listu brslenu *Euonymus fortunei* (Turcz.) Hand.-Mazz. vlevo a konidioforů *Golovinomyces orontii* (Castagne) Heluta na listu okurky seté (*Cucumis sativus* L.) vpravo (MS).



Padlí... (ZDT)

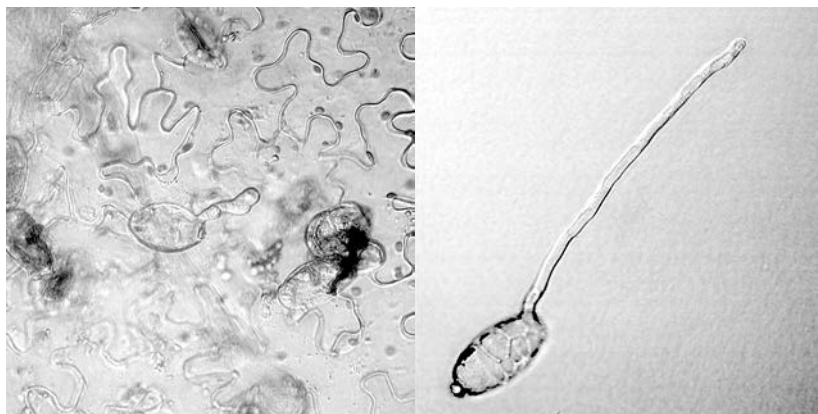
Infekční (životní) cyklus padlí (Obr. 26) je iniciován konidiami nebo askosporami klíčovými na vhodném substrátu, ale infekce může také vzniknout z mycelia přezimujícího v dormantních pupenech nebo z trvalého přezimujícího mycelia. Zahájení infekce z askospor je spíše vzácné, především u travních padlí (Kuhn et al., 2016). Primárním zdrojem inokula jsou nejčastěji konidie, jejichž klíčící vlákno tvoří apresorium (Obr. 27), které iniciuje tvorbu penetračního hrotu. Penetrace padlí je přímá přes buněčnou stěnu a v epidermálních buňkách se tvoří haustorium. Nepřímou penetraci prostřednictvím průduchů využívá např. endofytní rod *Leveillula*, který haustoria vysílá do mezofylových buněk. Při úspěšné infekci náchylného hostitele se rozrůstá přehrádkované mycelium s jednoduchým pórem (většinou epifytnicky, případně intercelulárně u rodu *Leveillula*), které zahajuje na konidioforech (Obr. 28 a 29) tvorbu konidií = **sporulaci** (Butt, 1978). Při

vhodných podmínkách (velmi často na konci vegetační sezóny) dochází ke tvorbě **gametangií** (samčí **antheridium** a samičí **askogon**), jejich kopulaci a tvorbě vytrvalých **chasmothecií** (plodnic obsahujících aska/vřecka s haploidními askosporami/vřeckosporami). Celý proces je silně ovlivněn hostitelem a podmínkami prostředí. Různé druhy padlí se výrazně liší v tom, zda vůbec chasmothecia vytvářejí a na jakých hostitelích. Chasmothecia představují novou kombinaci genetického materiálu, jsou tedy významná jak pro samotnou evoluci patogena, tak pro přežívání nepříznivých podmínek, chladu v zimě i vysokých teplot v létě (Lebeda et al., 2017).

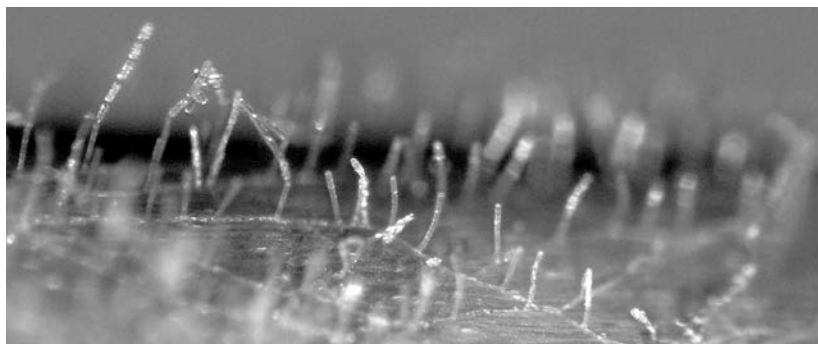


Obr. 26. Životní cyklus padlí (ZDT, upraveno podle Braun a Cook, 2012).

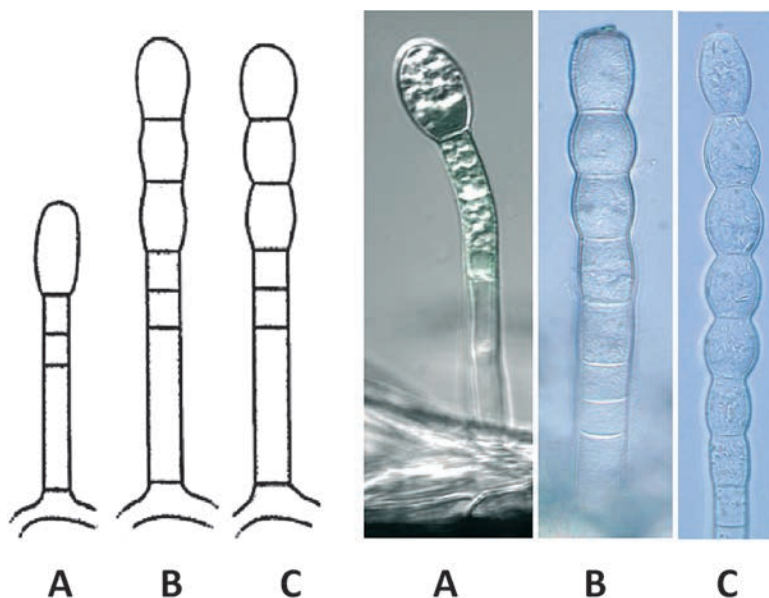
Pro mnoho zástupců řádu Erysiphales je charakteristická jejich vyhraněná **hostitelská specializace**. V rámci padlí se vyskytují druhy **polyfágní**, s velice širokým hostitelským okruhem, které parazitují na druzích a rodech různých čeledí, např. *Golovinomyces bolayi*; druhy **oligofágní**, které parazitují na různých druzích a rodech hostitelů v rámci jedné čeledi, např. *Blumeria graminis* na čeledi Poaceae; i druhy **monofágní**, které parazitují pouze na jednom druhu hostitelské rostliny, např. *Phyllactinia liriiodendri* na liliovníku tulipánokvětém (*Liriodendron tulipifera*). Častá bývá vazba padlí na jeden rod hostitele – např. *Erysiphe alphetoides* (Griffon & Maublanc) Braun & Takamatsu na duby, *E. flexuosa* (Peck) Braun & Takamatsu na jírovce. Biologická specializace padlí se promítá i do poddruhových jednotek, jako jsou formae speciales, patotypy nebo fyziologické rasy. Poslední dvě jmenované kategorie vyjadřují stupeň patogenní specializace daného izolátu nebo populace padlí (Lebeda et al., 2017).



Obr. 27. Klíčení konidie *Pseudoidium neolycopersici* (L. Kiss) L. Kiss – vlevo na epidermálním stripu z listu rajčete a vpravo na podložním skle se 4 % agarózou (MS).



Obr. 28. Mycelium padlí roste většinou na povrchu orgánů a postupně tvoří konidiofory – vlevo nejstarší vpravo mladší (*Erysiphe pisi* DC) (MS).

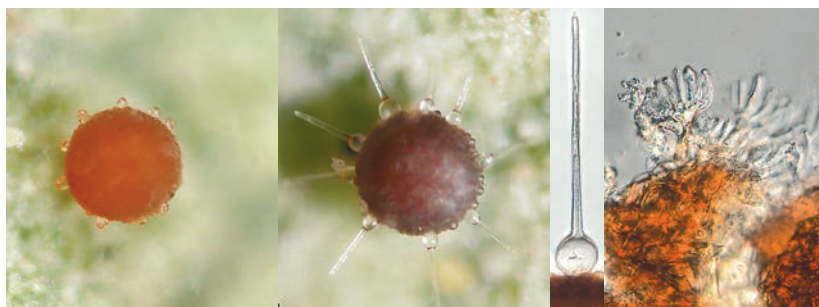


Obr. 29. Typy konidioforů (podle Braun a Cook, 2012): A, konidie dozrávající jednotlivě (typ *Pseudoidium*); B, konidie dozrávající v řetězcích (typ *Euoidium*), okrajové linie vlnité (sinuátní); C, konidie dozrávající v řetězcích (typ *Euoidium*), okrajové linie vroubkované (krenátní) (Kresba ZDT, fotografie MS).

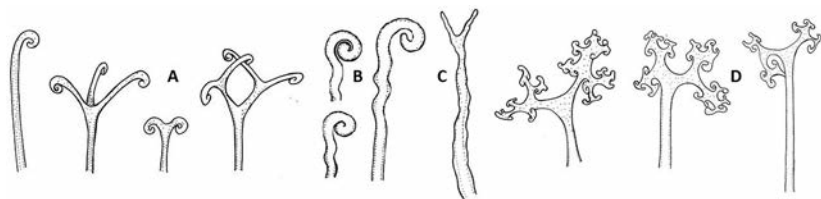
Určování padlí do druhů je komplikovaný proces, který je v ostrém kontrastu s tím, jak jednoduše lze tyto biotrofní patogeny zařadit do řádu. Důležité stále zůstává mikroskopické studium **morfologických znaků** anamorfy (uspořádání konidií na konidioforech (Obr. 29), přítomnost fibrozinových tělísek v konidiích (Obr. 30), způsob klíčení konidií, rozměry konidioforů, tvar bazální buňky), ale také teleomorfy (tvar apendixů chasmothecia, počet věreck; Obr. 31–34). Dalším hlediskem je **hostitelský okruh**, tzn. seznam možných hostitelů daného druhu padlí. Neopstradatelnými se staly **molekulární metody** (Kitner a Michalcová, 2017). Genové markery doporučené pro rozlišení na úroveň rodu jsou **ITS**, LSU a SSU, na úroveň druhu pak sekvence genů kódujících **β -tubulin**, chitin syntázu 1, kalmodulin, EF1- α (telomerázový elongační faktor 1 α), Tsr1 a **Mcm7** (Minichromosome Maintenance Complex Component 7). Zejména Mcm7 je doporučován pro rozlišení mezi blízce příbuznými, fylogeneticky mladými druhy padlí jak při samostatném použití, tak v tandemu s ITS (Ellingham et al., 2019). Na základě využití molekulárních metod již došlo k rozpadu několika širěji pojatých druhů padlí, např. *Golovinomyces orontii* (Braun et al., 2019), a stává se téměř nadlidským úkolem udržet si přehled ve stále se měnícím pojetí jednotlivých druhů padlí.



Obr. 30. Při světelné mikroskopii konidií a určení původce padlí dýňovitých (tykvovitých) jsou důležitým znakem pro zařazení do r. *Podospaera* fibrozinová tělíska – vlevo jejich pozitivní průkaz v 3 % KOH u *Podospaera xanthii* (Castagne) U. Braun & Shishkoff (AL a EK), vpravo nepřítomny u *Golovinomyces orontii* (Castagne) V. P. Heluta s. lat. (MS, 2010, sbírkové kmeny z kolekce UPOC).



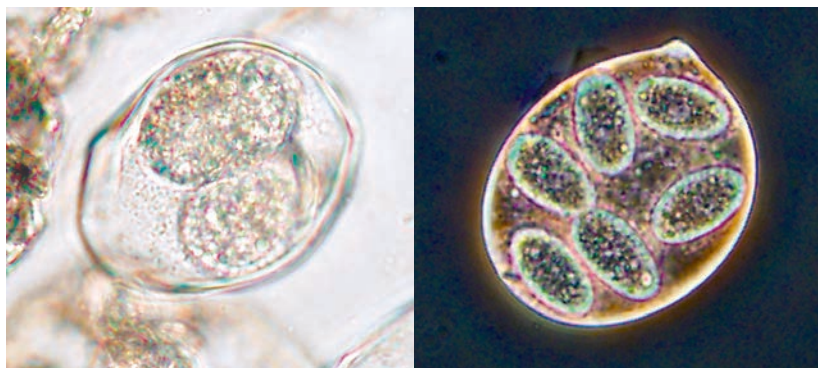
Obr. 31. Dozrávání a postupná pigmentace chasmothecií, nahoře *Erysiphe trifolii* Grev., dole *Phyllactinia fraxini* (de Candolle) Fuss – vlevo ještě světlé chasmothecium bez přívěsků, uprostřed dobře vyvinutá plodnička s tmavě pigmentovanou vnější vrstvou buněk a apendixy, a vpravo *Phyllactinia orbicularis* (Ehrenb.) U. Braun – detail lahvicovitých apendixů a penicilátních buněk (MS).



Obr. 32. Příklady morfologie appendixů chasmothecií padlí: spirálovitě stočená u A – *Sawadaea bicornis* (Wallr.) Homma a B – *Erysiphe flexuosa* (Peck) U. Braun & S. Takam., C – jednoduše větvená u *E. caulicola* (Petr.) U. Braun a D – dichotomicky větvená u *E. syringae* Schwein. (VP).



Obr. 33. Roztlakový preparát chasmothecia padlí *Erysiphe circaeae* Junell na čarovníku prostředním (*Circaea × intermedia* Ehrh.) z čeledi Onagraceae s viditelnými asky a askosporami (SO).



Obr. 34. Diagnostickým znakem u padlí je také počet spor v asku – vlevo *Golovinomyces sordidus* (Junell) Heluta, kde askus obsahuje 2(–3) askospory, vpravo *Erysiphe syringae-japonicae* (Braun) Braun & Takamatsu, kde se v asku tvoří (5–)6–8 askospor (MS).

Parazitickým mikromycetům české a slovenské květeny se na počátku své vědecké činnosti (do r. 1926) věnoval prof. PhDr. Jaromír Klika, DrSc., jehož významnou obecně mykologickou a taxonomickou prací byla první monografie věnovaná českým padlím (Klika, 1923). Padlí na území Slovenska (ve slovenštině múčnatky) studoval a v monografii shrnul Ing. Cyprián Paulech, CSc. (Paulech, 1995). Další monografie o padlím na našem území vznikly až nedávno na KB PŘF UP v Olomouci a jsou vyvrcholením desítek let studia této skupiny biotrofů pod vedením prof. Ing. A. Lebedy, DrSc. (Lebeda et al., 2017; Petřeková, 2018), včetně monografického zpracování problematiky fungicidní rezistence padlí dýňovitých (Lebeda et al., 2010). K posunu hranic našeho poznání o ř. Erysiphales přispívají především doc. RNDr. B. Mieslerová, Ph.D., doc. Ing. E. Křístková, Ph.D., RNDr. B. Sedláková, Ph.D., doc. RNDr. M. Sedlářová, Ph.D. a RNDr. M. Kitner, Ph.D. Na našem pracovišti se zabýváme nejen studiem mechanismů interakce padlí s genovými zdroji kulturních plodin, např. lilek rajče (Lebeda et al., 2014, 2017), salát (Lebeda a Mieslerová, 2011; Mieslerová et al., 2013, 2020c), ale i padlím na dřevinách (Mieslerová et al., 2020b), rostlinách botanických zahrad a planých rostlin. Kromě našeho pracoviště se systematickému a dlouhodobému výzkumu padlí věnují

kolegové z ZVÚ v Kroměříži. Dříve Ing. František Brückner, CSc. (1923–2009), v současnosti výzkum padlí na obilninách rozvíjí doc. Ing. Antonín Dreiseitl, CSc., zejména pak z pohledu variability virulence patogenních populací *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*, genetických mechanismů rezistence hostitelských rostlin (především rod *Hordeum*) a jejich využití ve šlechtění (Dreiseitl, 2019, 2020a, 2020b).

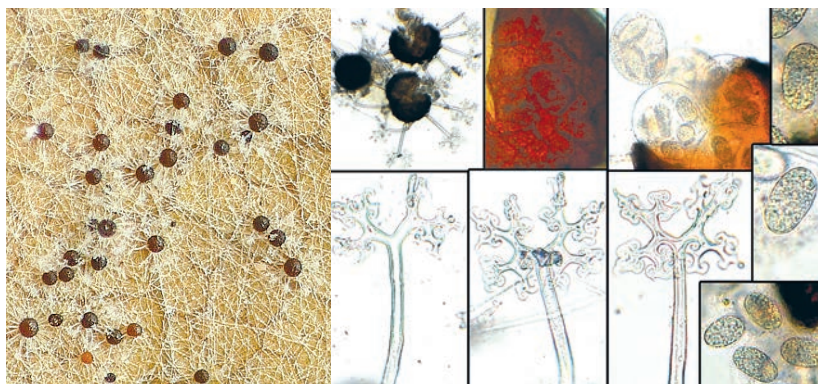
Spektrum druhů padlí, které se vyskytují na planých rostlinách v ČR, je velmi široké. Část druhů má jasně vymezený hostitelský okruh na danou čeleď, což je typické např. pro čeleď Apiaceae (*Erysiphe heraclei*), Lamiaceae (*Neoerysiphe galeopsidis* a *Golovinomyces biocellatus* komplex) nebo Boraginaceae (*Erysiphe cynoglossi* s.l.). U některých čeledí, jako např. Asteraceae však došlo v posledních letech k mnoha taxonomickým změnám v koncepci jednotlivých druhů padlí. Díky tomu se počet druhů padlí parazitujících na této čeledi, které byly nově vymezeny z původního druhu *Erysiphe* syn. *Golovinomyces cichoracearum*, blíží ke dvěma desítkám (Mieslerová et al., 2020a). Podobně komplikovaná situace je u padlí na čeledi Fabaceae, kde se na nejnovější závěry taxonomických studií stále ještě čeká. U dřevin je situace méně dramatická, v této kategorii je však v posledních desetiletích zaznamenán zvyšující se počet introdukovaných druhů padlí do ČR, např. *Erysiphe flexuosa* (*Aesculus*), *Erysiphe elevata* (*Catalpa*), *Erysiphe platani* (*Platanus*), *Erysiphe symphoricarpi* (*Symphoricarpus*), *Erysiphe azaleae* (*Rhododendron*) nebo *Erysiphe palczewskii* (*Caragana*) (Ale-Agha et al., 2004; Lebeda et al., 2007c, 2008c, 2008d; Mieslerová et al., 2020b). Kromě výše uvedeného byly z ČR popsány nové nálezy (Lebeda et al., 2007b, 2007c), ale i pro vědu nové druhy padlí, jako je např. *Erysiphe pachypodii* (Lebeda et al., 2005).



Pigmentované mycelium a sporulace padlí *Blumeria graminis* (de Candolle) Speer na pýru plazivém (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) (MS, 25. 5. 2009, Hustopeče nad Bečvou) a detail konidioforu (VP).



Padlí *Erysiphe adunca* var. *adunca* (Wallr.) Fr. na vrbě lýkovcové (*Salix daphnoides* Vill.) (BM, 30. 9. 2015, Brno) a detail chasmothecia (VP).



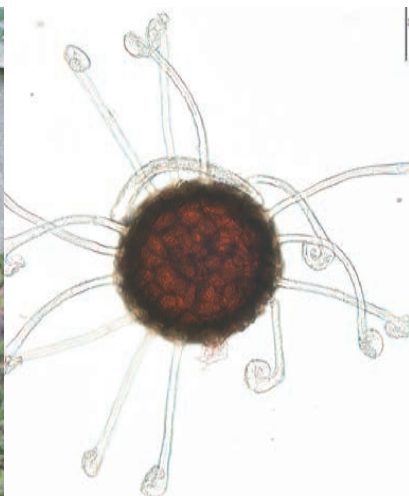
Padlí *Erysiphe alphitoides* (Griffon & Maubl.) U. Braun & S. Takam. na dubu letním (*Quercus robur* L.) (PM, 5. 8. 2016 a 21. 10. 2018).



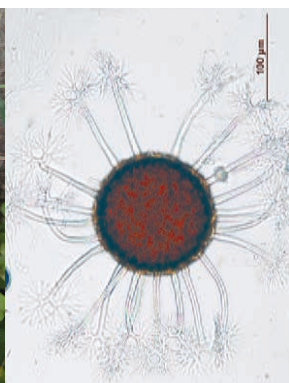
Padlí *Erysiphe astragali* DC. na kozinci sladkolistém (*Astragalus glycyphyllos* L.) (ZDT, 27. 8. 2007, Velké Meziříčí) a detail chasmothecia (VP).



Padlí *Erysiphe syringae-japonicae* (Braun) Braun & Takamatsu na šefříku obecném (*Syringa vulgaris* L.) a roztakový preparát chasmothecia (MS, 21. 10. 2006, Staré Město u Uherského Hradiště).



Padlí *Erysiphe ulmi* Castagne na jilmu habrolistém (*Ulmus minor* Mill.) a detail chasmothecia (MM, 20. 9. 2018, Olomouc).



Padlí *Erysiphe vanbruntiana* var. *sambuci-racemosae* (Braun) Braun & Takam. na bezu černém (*Sambucus nigra* L.) (MM, 16. 7. 2017, Střížov) a detail chasmothecia (VP).



Padlí *Golovinomyces bolayi* S. Takamatsu, Lebeda & M. Götz na locice kompasové (*Lactuca serriola* L.) (BM, 13. 8. 2008, Křtiny) a detail chasmothecia (VP).



Padlí *Neoerysiphe galeopsidis* (DC.) U. Braun na hluchavce bílé (*Lamium album* L.) a detail konidioforu (AV, 17. 9. 2019, Botanická zahrada PŘF UK).



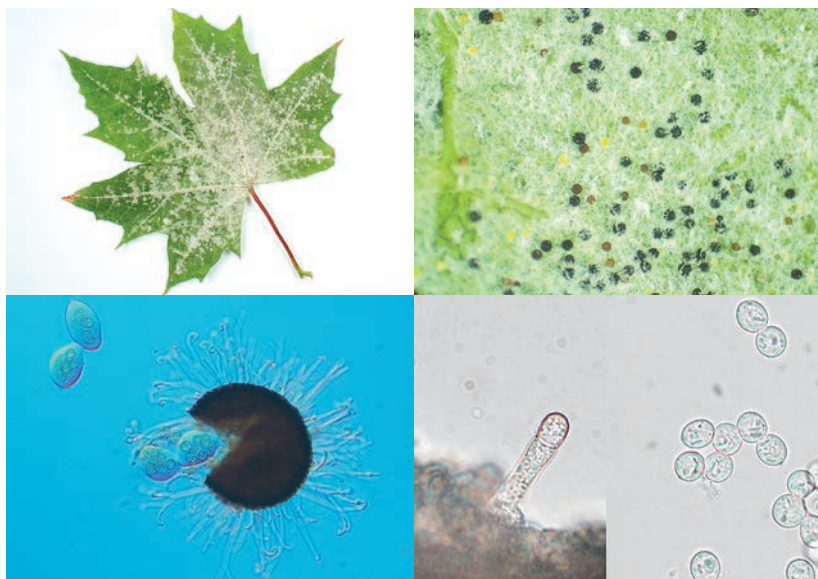
Padlí *Phyllactinia fraxini* (DC.) Fuss na jasanu ztepilém (*Fraxinus excelsior* L.) (BM, 31. 8. 2010, Olomouc) a detail chasmothecia (JD).



Padlí *Podosphaera ferruginea* (Schlechtendal) Braun & Takamatsu na krvavci totenu (*Sanguisorba officinalis* L.) (MS, 28. 8. 2007, Garmisch-Partenkirchen, Německo) a detail konidioforu (ZDT).



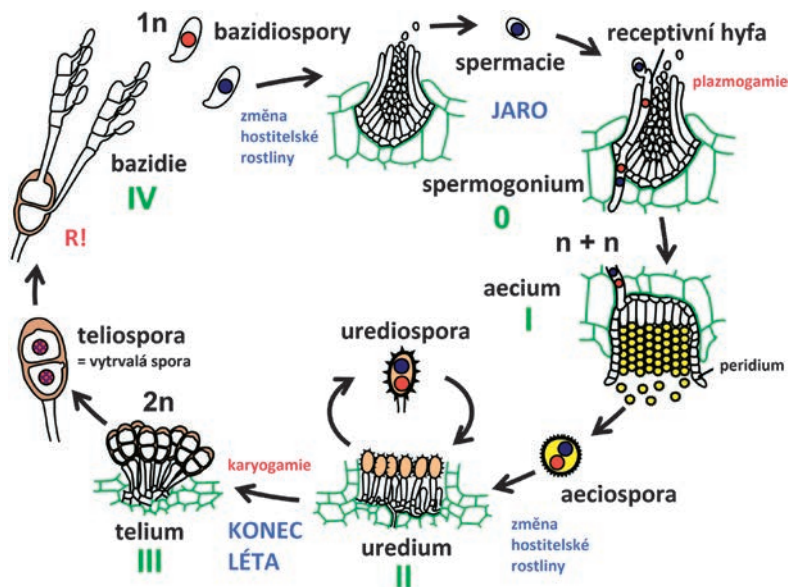
Padlí *Podosphaera filipendulae* (Zhao) Liu & Braun na tužebníku jilmovém (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.) (BM, 13. 8. 2013, Jičínsko) a detail konidioforu (VP).



Padlí *Sawadaea tulasnei* (Fuckel) Homma na javoru mléči (*Acer platanoides* L.) detaily chasmothecií, věreck, konidioforu a konidií s fibrozinovými tělísky (MS).

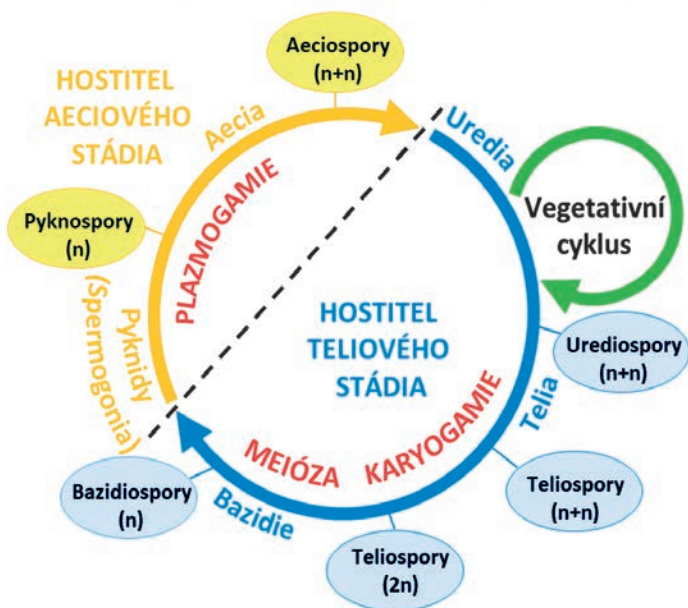
Rzi

Biologie rží (**řád Pucciniales** (syn. Uredinales), tř. Pucciniomycetes, pododd. Pucciniomycotina, odd. Basidiomycota) a jejich rozmnožování patří mezi nejsložitější v říši hub. Dosud je známo přes 7 000 druhů ze 100 rodů (Aime a McTaggart, 2020). Tito obligátní biotrofní parazité fotosyntetizujících orgánů cévnatých rostlin často pro kompletní životní cyklus potřebují dva konkrétní nepříbuzné hostitelské druhy rostlin. Jejich životní cyklus je různě složitý, řada druhů během něj střídá hostitele, jsou **dvoubytčné** (heteroecické, dioecické), jiné druhy jej prodělávají celý na jednom hostiteli, pak jsou označovány jako **jednobytčné** (autoecické, monoecické). **Makrocyclické rzi** vytvářejí pět typů spor: spermacie (= pyknospory), aeciospory, urediospory, teliospory, bazidiospory (Obr. 35). Na následující straně v obr. 36 je uvedena klasifikace těch rží, které mají životní cyklus zkrácený o jednu nebo více fází (Aime et al., 2018).



Obr. 35. Životní cyklus *Puccinia graminis* (MS, upraveno podle Piepenbring, 2015).

Makrocyklické rzi (heteroecické/autoecické)



Demicyklické rzi
(heteroecické/autoecické)



Hemicyklické rzi
(autoecické)

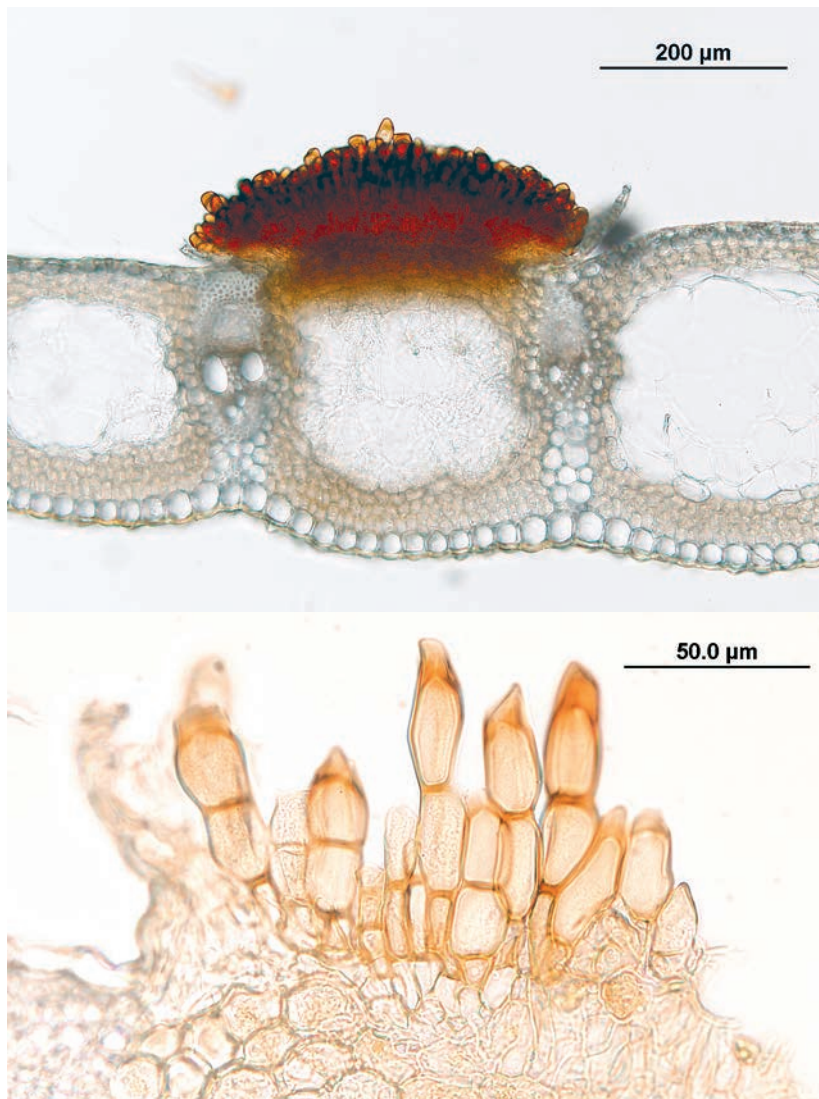


Mikrocyklické rzi
(autoecické)



Obr. 36. Schématické znázornění typů životních cyklů, které se vyvinuly u rzí střídajících hostitele a mezihostitele (heteroecické druhy) nebo parazitujících pouze na jediném hostiteli (autoecické) spolu s typy spor a pustulí, které vytvářejí (ZDT a MS, upraveno podle Lorrain et al., 2019).

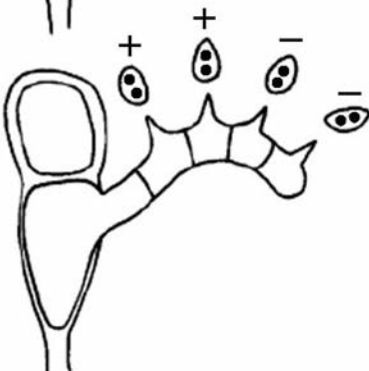
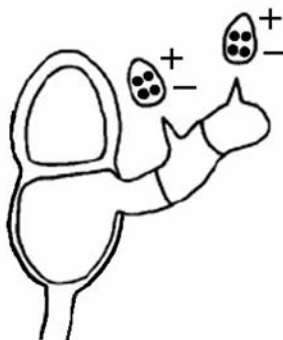
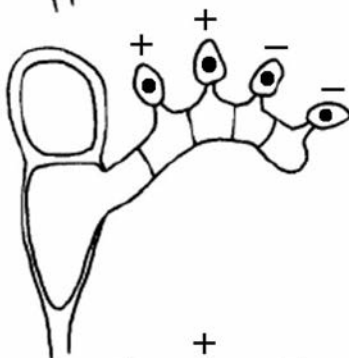
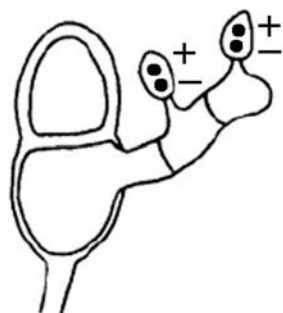
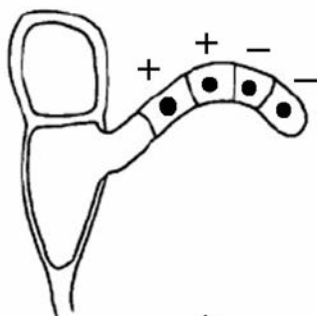
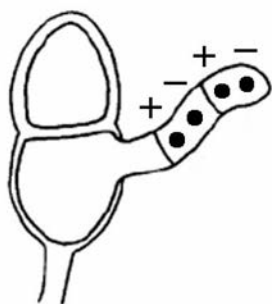
Klíční vlákna vznikající z bazidiospor pronikají přes kutikulu přímo, bez apresoria, kdežto ty z aecio- a urediospor obvykle apresoria tvoří a přednostně pronikají přes stomata. Po penetraci se hyfy bez přezek rozrůstají v intercelulární mycelium. Výjimkou u stopkovýtrosých hub jsou také jejich přepážky s centrálním pórem a specifickou ucpávkou (na průřezu v podobě písmene H) či složení buněčné stěny, ve kterém převládá mannóza nad ostatními monosacharidy (Marková, 2006). Mycelium vysílá haustoria do buněk hostitele a může způsobit hyperplazie (nadměrné zmnožení buněk) a hypertrofie (zvětšení buněk). V životním cyklu rzí převažuje haploidní dikaryotická fáze. Charakteristický a u stopkovýtrosých hub ojedinělý je pohlavní proces **gameto-somatogamie**. Vytvářejí lahvicovitá **spermogonia**, uvolňující pohlavní buňky **spermacie**, též označované jako **pyknoospory**, které se zachytávají na **receptivních hyfách** vyrůstajících ze spermogonií (vektorem bývá hmyz sající nektar). Z místa kopulace prorůstají dikaryotické hyfy přes listový mezofyl a na rubu vytvářejí **aecia**, ložiska spor nesoucí dikaryotické **aeciospory**, které mohou infikovat druhý hostitelský druh. Extrémem je variabilita dikaryotických nepohlavních stadií rzí („jarní“ = aeciové stadium ve formě oranžových či narůžovělých kupek; „letní“ = urediové stadium – hnědavé či rezavé kupy (**urediospory** slouží k epidemickému šíření choroby v hlavní vegetační sezóně); „zimní“ = teliové stadium – tmavé kupy). U mnoha druhů jsou telia trvale krytá s tenkostěnnými přisedlými teliosporami. **Teliospory** (Obr. 37), tvořené většinou ke konci vegetační sezóny, jsou místem, kde v průběhu zimy dochází ke splývání jader (karyogamii) a odkud na jaře po meióze vyklíčí příčně dělená bazidie nesoucí haploidní **bazidiospory** (Obr. 38 a 39) (Aime et al., 2018). Některé druhy rzí jsou homothalické (klíčením teliospory vytvářejí dvoubuněčnou **bazidii** (syn. promycel), kdy každá buňka obsahuje jádro obou párovacích typů, bazidiospory jsou identické dvojjaderné, po mitóze a uvolnění pak čtyřjaderné, jiné heterothalické (čtyřbuněčná bazidie má v každé buňce jedno jádro, bazidiospory jsou nejdříve jednojaderné odlišných párovacích typů a po mitóze dvojjaderné). Výzkumy ukázaly, že i v rámci jednoho druhu může dojít k rozlišení skupin izolátů s oběma strategiemi a homothalismus je spojen s absencí spermogonií a aecií, jako např. u *Puccinia allii* (Anikster et al., 2004).



Obr. 37. Řez listem skřípiny lesní (*Scirpus sylvaticus* L.) s teliem *Uromyces lineolatus* (Desm.) J. Schröt. a detail teliospor (ZDT, 17.4.2008, Kúsky, Velké Meziříčí).

Homothalická *Puccinia* sp.

Heterothalická *Puccinia* sp.



Obr. 38. Klíčení teliospor a tvorba bazidiospor u heterothalických a homothalických rzí na příkladu rodu *Puccinia* (MS, upraveno podle Anikster et al., 2004).

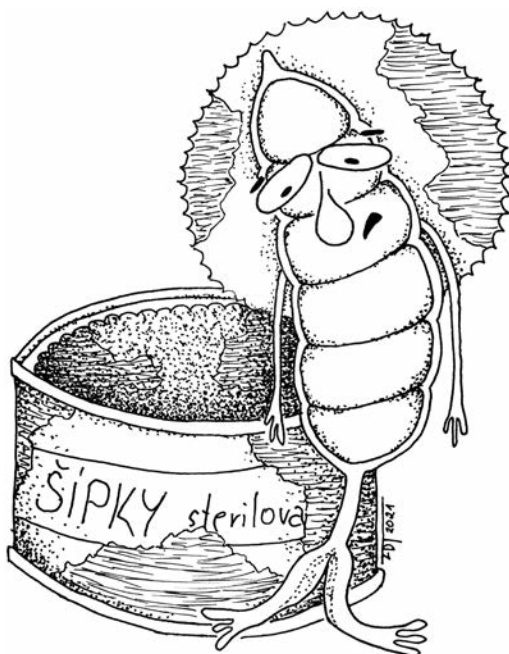


Obr. 39. Klíčící teliospora rzi rákosové (*Puccinia phragmitis* (Schumach.) Körn.) na rákosu obecném (*Phragmites australis* (Cav.) Steud.) (PZ a OK).

První molekulární fylogenetické analýzy přinesly hypotézu, že rzi se vyvíjely ve dvou větvích – podle toho, zda fázi pohlavního rozmnožování adaptovaly buď na nahosemenné, nebo na krytosemenné rostliny (Marková, 2006). Novější studie naznačily, že systematické vztahy hostitelů aeciálního stadia lépe odrážejí příbuznost taxonů v rámci ř. Pucciniales (syn. Uredinales), protože selekční tlak vyvíjený na aeciové stadium byl vyšší než u teliového (Zhao et al., 2016; Aime et al., 2018). To potvrzuje předpoklady, které formuloval ve svých pracích už dr. Elmar E. Leppik (1898–1978) (Leppik, 1953). V rámci systému je ostatním vývojovým větvím rzí vzdálený rod *Gymnosporangium*, který reprezentuje u nás běžná rez *G. sabiniae* (podle mezihostitele nazvaná rez hrušňová, působící na listech hrušni nápadně oranžové skvrny). Srovnávací kofylogenetické analýzy podhalily evoluční procesy v rámci rodu *Gymnosporangium*, kdy aeciální hostitelé hráli ve speciaci důležitější roli než hostitelé teliových stadií (Zhao et al., 2016). Tento rod jako jediný vytváří zimní výtrusy na nahosemenných dřevinách (rosolovitá ložiska na větvích zástupců čel. Juniperaceae); jiné druhy rzí, které jsou vázány na nahosemenné rostliny však telia tvoří na rostlinách krytosemenných. U r. *Gymnosporangium* pravděpodobně došlo k redukci životního cyklu a následně k jeho rozšíření pomocí změn hostitele („host jumps“ a další evoluční procesy). Tak byly potvrzeny předpoklady prof. Vladimira A. Tranzschela (1868–1942), který už před více než sto lety mikrocyklické rzi (vytvářející pouze telia) odvozoval od druhů makrocyklických a popsal, že telia se u mikrocyklických rzí tvoří na stejných druzích hostitelských rostlin, na nichž u makrocyklických rzí probíhá pohlavní rozmnožování a tvorba aecií (Marková, 2006).

Prvními obligátními biotrofními patogeny rostlin sekvencovanými v rámci stopkovýtrusých hub byly rzi *Melampsora larici-populina* (velikost genomu 89 Mb, 16 339 proteinů) a *Puccinia graminis* f.sp. *tritici* (101 Mb, 17 773 proteinů) (Duplessis et al., 2011), následované dalšími zástupci (Duplessis et al., 2013; Doehlemann et al., 2014; Hacquard, 2014). Rzi mají velké genomy (68–101 Mb), vysoké množství repetitivních sekvencí a transponovatelných elementů (téměř 50 % genomu) a kódují velké množství proteinů (> 16 000), což může souviset s vazbou na dva hostitele a tvorbou více typů spor (podrobnosti viz Duplessis et al., 2014). „Přeprogramování“ metabolismu rzí v souvislosti se střídáním hostitelů se odráží také ve změnách transkripce

jejich genů, kdy kromě univerzálního transkriptomu nacházíme při vývoji na jednotlivých druzích specifické genové produkty (Petre et al., 2020).



„Ach jo, zase nekompatibilní hostitel“ (ZDT)

Při určování rzí se využívají: **srovnávací morfologie rozmnožovacích orgánů** (typ spermogonií a aecií u druhů produkujících aeciospory; uredia a telia se mohou lišit tvarem a umístěním, přítomností nebo nepřítomností peridie a parafýz), **spor** (tvar, velikost, počet buněk, barva a struktura povrchu všech typů spor – některé druhy mohou vytvářet dva morfologicky odlišné typy urediospor (primární a sekundární), u teliospor je významný počet buněk, délka a přítomnost či nepřítomnost stopky, tloušťka buněčné stěny, počet klíčnicích pórů, atd.), **infekčních struktur** (vyjíměčně), znalost **hostitelského okruhu** (většina rzí jsou **monofágní organismy** s úzkou vazbou na hostitele)

a jejich geografického rozšíření (Aime et al., 2014; Littlefield, 2007), **molekulární markery** (ITS, *β-tubulin 1* a *tef 1* (Aime et al., 2018) a nověji proteomika (Beinhauerová et al., 2016)).

Na tomto místě je třeba zdůraznit, že výzkum rzi významně přispěl k rozvoji teoretické fytopatologie a jejímu etablování jako jedné ze základních biologických vědních disciplín, které se zabývají studiem interakcí organismů (v tomto případě rostlin a jejich patogenů) na všech úrovních biologické organizace. Výzkum variability a genetiky interakcí lnu setého (*Linum usitatissimum*) a rzi lnové (*Melampsora lini*) položil základy k postulování teorie „gen proti genu“ (gene-for-gene) (Flor, 1942, 1947, 1955, 1971), v níž H. H. Flor poukázal na skutečnost, že jak dědičnost rezistence hostitele, tak i virulence parazita (patogenu), je řízena páry komplementárních genů (Crute, 1994; Keen, 1990). Tato teorie pak položila základ k dalšímu rozsáhlému výzkumu genetiky interakcí rostlin a jejich patogenů, což postupně vedlo až k současnému stavu poznání tohoto fenoménu na molekulární úrovni (Bakkeren a Szabo, 2020; Huang et al., 2015). Nejde však pouze o poznatky na úrovni interakcí jedinců, ale došlo i k rozsáhlému rozvoji poznání na úrovni populací, epidemií patogenů a jejich koevolučních interakcí s hostiteli (Thrall et al., 2016), včetně interakcí odehrávajících se v přírodních rostlinných patosystémech (Burdon, 1994; Burdon a Laine, 2019; Zadoks, 2005).

Jak již bylo zmíněno v úvodu, v historických zemích Koruny české po úvodních pracích obrozeneckých mykologů v 19. století, a zejména pak prof. F. Bubáka začátkem 20. století, se systematickému výzkumu rzi věnovali na PŘF UK v Praze prof. RNDr. Zdeněk Urban, DrSc. a RNDr. Jaroslava Marková, CSc., kteří jsou také autory Katalogu rzi České a Slovenské republiky, odkud je možno čerpat informace o historickém i recentním výskytu jednotlivých druhů rzi u nás (Urban a Marková, 2009). Významný byl fytopatologicky a šlechtitelsky zaměřený výzkum rzi na obilninách, kterému se ve 2. polovině 20. století věnovali ve VÚRV v Praze-Ruzyni Ing. Josef Šebesta, DrSc., Ing. V. Slovenčíková, Ing. Pavel Bartoš, DrSc. a v současné době v něm pokračuje Mgr. Alena Hanzalová, Ph.D. (Bartoš, 2010; Hanzalová et al., 2016, 2017). Problematice rzi na pícech a planě rostoucích travách se také dlouhou dobu věnoval doc. Ing. Bohumír Cagaš, CSc. ve Výzkumné stanici travinářské (OSEVA PRO s.r.o.) v Rožnově pod Radhoštěm-Zubří (Schubiger et al., 2010).

Čeď Coleosporiaceae



Uredia puchýřnatky podbělové (*Coleosporium tussilaginis* (Pers.) Lev.) vlevo na *Parasenecio hastatus* (L.) H. Koyama (ER a GS, 11. 8. 2015, Altaj, Kazachstán), na devětsilu bílém (*Petasites albus* (L.) Gaertn.) (MS, 28. 5. 2009, pod Ovčárnou, CHKO Jeseníky)...



...a detail aecií na jehlici borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.), která je meziphostitelem (MS, 23. 4. 2017, Vrbno pod Pradědem).

Čeľeď Gymnosporangiaceae



Spermogonia a aecia *Gymnosporangium cornutum* Arthur na jeřábu ptačím (*Sorbus aucuparia* L.) (MS, 4. 9. 2006, Popradské pleso, Vysoké Tatry, Slovensko).



Rez hrušňová (*Gymnosporangium sabiniae* (Dicks.) Oerst.) tvořící telia na větvičce jalovce obecného (*Juniperus communis* L.) (JS, 2. 5. 2021, PP Na horách, okres Přeboram).



Detail aecií *G. sabiniae* na abaxiální (spodní) straně listu hrušně obecné (*Pyrus communis* L.) (PM, 22. 9. 2015).

Čeled' Melampsoraceae



Aecia Melampsora allii-fragilis Kleb. na česneku medvědím (*Allium ursinum* L.) (MS, 28. 4. 2020, Tovačov, NPR Zástudánčí; detail PM, 23. 4. 2016).



Uredia Melampsora epitea Thümen na vrbě jívě (*Salix caprea* L.) (MS, 15. 7. 2006, Teplice nad Bečvou).



Uredia Melampsora euphorbiae (Ficinus & C. Schub.) Castagne na pryšci *Euphorbia rapulum* Kar. & Kir. (ER a GS, 19. 4. 2019, pohoří Syugaty, Kazachstán) a detail urediospor a parafýz (MS a JW, 3. 8. 2010).



Aciiové stádium *Melampsora populnea* (Persoon) Karsten na bažance vytrvalé (*Mercurialis perennis* L.) (MS, 8. 5. 2015, Huslenky; detail PM, 3. 5. 2016).

Čeď Ochropsoraceae

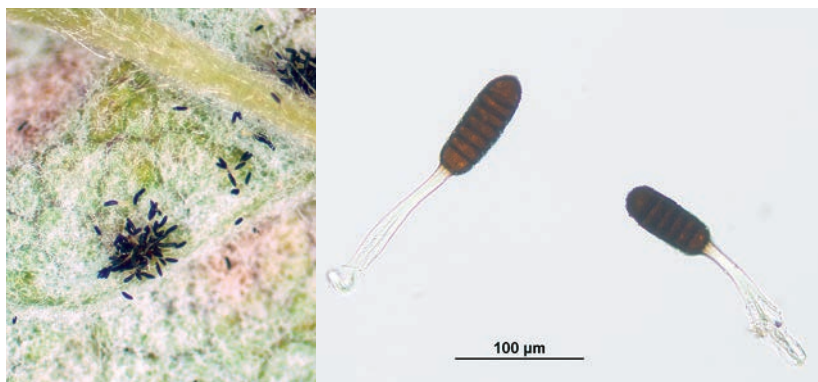


Aecia Ochropsora ariae (Fuckel) Ramsb. na sasance hajní (*Anemone nemorosa* L.), hostitelem bývá rostlina z čeledi Rosaceae (MS, 25. 4. 2019, České Budějovice; detail na květech TK, 1. 5. 2015, Mentaurov, Litoměřice).

Čeď Phragmidiaceae



Rez růží (*Phragmidium mucronatum* (Pers.) Schltdl.) na růži šípkové (*Rosa canina* L.), aecia, aeciospory a teliospory (MS, 12. 6. 2021, PP U Strejčkova lomu, Grygov).



Uredia, detail telia a teliospor rzi maliníkové (*Phragmidium rubi-idaei* (DC.) P. Karst.) na ostružiníku maliníku (*Rubus idaeus* L.) (MS, 4. 9. 2006, Popradské pleso, Vysoké Tatry, Slovensko).



Phragmidium potentillae (Persoon) Karsten vlevo na mochně stříbrné (*Potentilla argentea* L.) (AJ, 19. 7. 2017, Mnichov, okres Strakonice), detail aecií, uredíí a telíí na listu mochny plazivé (*Potentilla reptans* L.), vpravo aeciospory a teliospory (MS, 8. 10. 2006).



Trachyspora alchemillae (Persoon) Fuckel na *Alchemilla* sp. – vlevo aecia (AJ, 2. 6. 2017, Zátoň, okres Český Krumlov), vpravo telia (MS, 24. 7. 2014, Reykjavík, Island).

Čeď Pucciniaceae



Aecia rzi *Puccinia actaeae-elymi* Mayor, některými autory považované za konspecifický taxon se rží žitnou (*Puccinia recondita* Roberge ex Desm.), na orlíčku obecném (*Aquilegia vulgaris* L.) (MS, 8. 5. 2018, Huslenky).



Uredia a telia *Puccinia antirrhini* Dietel & Holway na hledíku větším (*Antirrhinum majus* L.) (MS, 1. 9. 2007, Štítina).



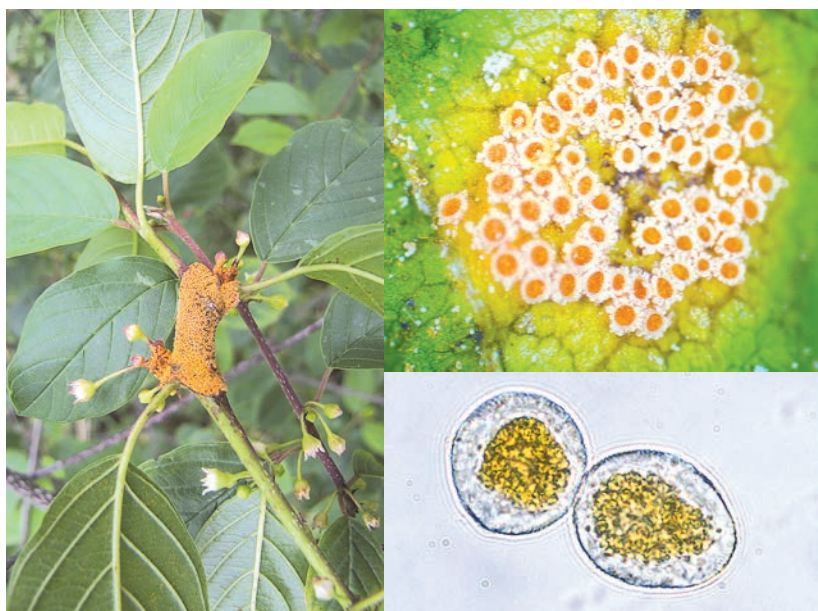
Uredia a telia *Puccinia argentata* (Schultz) Winter na netýkavce malokvěté (*Impatiens parviflora* DC.) a detail urediospor a teliospor (JW, 10. 7. 2010, Olomouc).



Aecia rzi ovsíkové (*Puccinia brachypodii* Otth) na dřevnatém ostnatém (*Berberis sphaerocarpa* Kar. & Kir.) (ER a GS, 27. 5. 2014, Ile-Alatau, Kazachstán) a řez spermatogoniem (MS z trvalého preparátu L. F. Cerníka ze sbírek VMO).



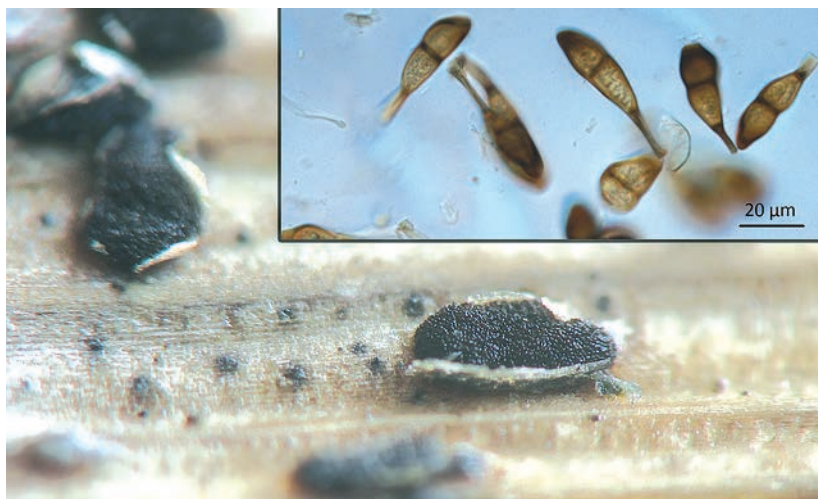
Aecia rzi ostřicové (*Puccinia caricina* DC.) na kopřivě lužní (*Urtica kioviensis* Rogow.) (MS, 25. 4. 2019, České Budějovice).



Aecia a detail aeciospor rzi korunkaté (*Puccinia coronata* Corda) na krušině olšové (*Frangula alnus* Mill.) (JW a MS, 18. 6. 2010, Nový Hradec Králové).



Puccinia cribrata Arthur & Cummins na barvínku menším (*Vinca minor* L.) s hyperparazitom *Tuberculina sbrozii* Cavara & Saccardo (TK, 11. 6. 2008, Bovec, Slovinsko).



Rez travní (*Puccinia graminis* Pers.) – telia a teliospory na bojínku lučným (*Phleum pratense* L.) (PM, 5. 12. 2015).



Puccinia hysteriorum Röhl. na kozí bradě východní (*Tragopogon orientalis* L.) (MS, 1. 5. 2007, Žitková a 7. 5. 2016, Huslenky) a detaily řezu spermatogoniem a aeciem (ZDT).



Telia *Puccinia lactucarum* P. Syd. na *Cephalorrhynchus soongoricus* (Regel) Kovalevsk. (ER a GS, 16. 5. 2018, pohoří Syugaty, Kazachstán).



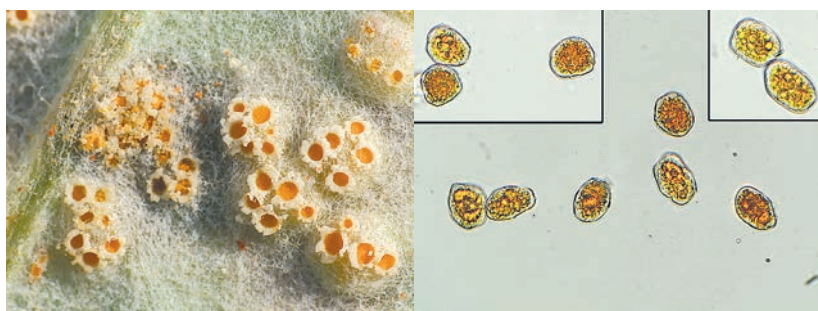
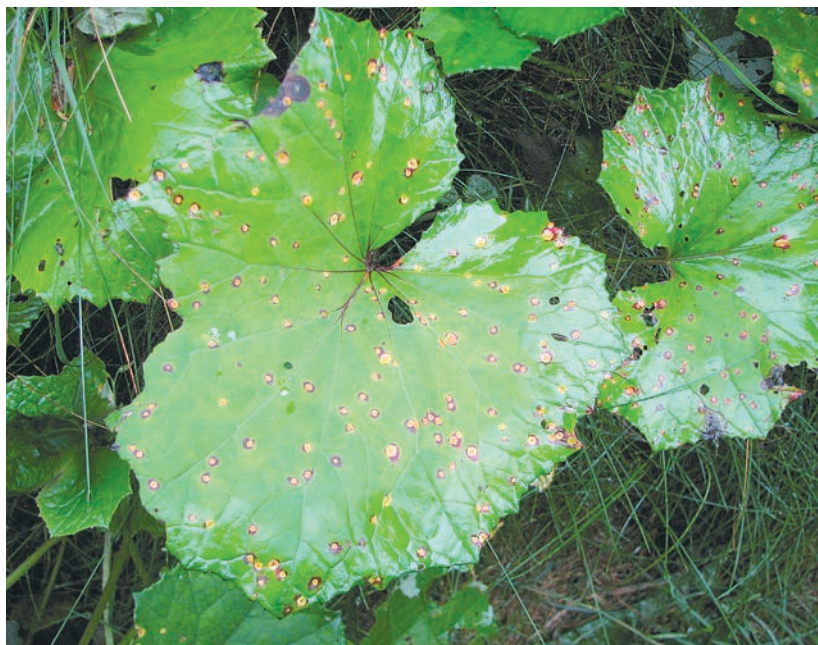
Telia a teliospory *Puccinia liliacearum* Duby na snědku chocholičnatém (*Ornithogalum umbellatum* L.) (MS, 12. 4. 2021, Smetanovy sady, Olomouc).



Detaily – vlevo aecia *Puccinia opizii* Bubák na locice jízlivé (*Lactuca virosa* L.) (MS, 11. 5. 2018, botanická zahrada PŘF UP, Olomouc), vpravo uredia *Puccinia oxalidis* Dietel & Ellis na šťavelu (*Oxalis* sp.) (MS, 26. 8. 2007, Brusel, Belgie).



Aecia *Puccinia phlomidis* Thüm. na sápe *Phlomoides iliensis* (Regel) Adylov, Kamelin & Makhm. (ER, 24. 4. 2011, pohoří Malaysary, Kazachstán).



Rez lipnicomilná (*Puccinia poarum* E. Nielsen) na podbělu lékařském (*Tussilago farfara* L.) (MS, 24. 8. 2005, Lipová Lázně; dole detail aecií a aeciospor PM).



Rez vonná (*Puccinia punctiformis*) na pcháči rolním (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) – vlevo spermogonia (TK, 11. 7. 2013, Caltov u Plané u Mariánských Lázní), uprostřed telia (MS, 25. 5. 2011, Podivín) a detail urediospor (JW).



Aecia rzi žitné (*Puccinia recondita* Roberge ex Desm.) na plaménku východním (*Clematis orientalis* L.) (ER, 4. 7. 2012, Ile-Alatau, Kazachstán).



Aecia Puccinia sii-falcariae J. Schröt., syn. *Puccinia bulbocastani* (Cumino) Fuckel, na srpku obecném (*Falcaria vulgaris* Bernh.) (MS, 19. 5. 2019, Purbach, Rakousko; detail TK, 12. 6. 2013, Mašovice, okres Znojmo).



Aecia a detail uredíí rzi violkové (*Puccinia violae* (Schumacher) de Candolle) na *Viola* sp. (MS, 8. 5. 2018 a 24. 9. 2006, Huslenky).

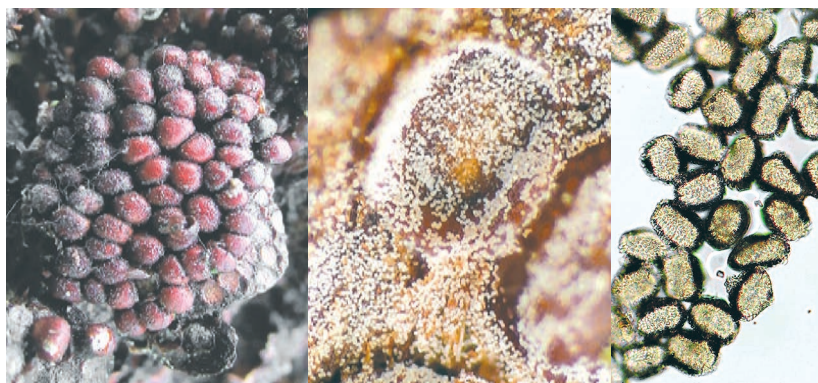


Rzi na orseji jarním (*Ficaria verna* Huds.) – vlevo aecia *Uromyces poae* Rabenhorst (MS, 27. 4. 2013, Velemin) a vpravo telia rzi orsejové (*Uromyces ficariae* (Schumach.) Lév.) (MS, 15. 4. 2019, Srbsko u Karlštejna).



Rez na pryšci chojce (*Euphorbia cyparissias* L.) – vlevo *Aecidium euphorbiae* Persoon (MS, 7. 5. 2016, Huslenky), vpravo uredia *Uromyces* cf. *alpestris* (MK, 26. 4. 2021, Praha).

Čeď Pucciniastraceae



Rez šišková (*Pucciniastrum areolatum* (Fr.) G. H. Oth) na šišce smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) H. Karst.) (AJ, 15. 5. 2021, údolí Kozlovského potoka u Poněšic; details aecií a aeciospor PM, 8. 5. 2015).

Čeď Raveneliaceae



Aecia Triphragmium ulmariae (DC.) Link na tužebníku jilmovém (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.) a detail urediospory (MS, 25. 4. 2019, České Budějovice).

Čeď Tranzscheliaceae



Telia a detail teliospory *Tranzschelia anemones* (Pers. : Pers.) Nannf. na sasance hajní (*Anemone nemorosa* L.) (MS, 25. 4. 2019, České Budějovice).

Není rez jako rez... Infekce květní snětí změní vývoj květů, vede k nahrazení světlých prašníků s pylem za tmavé kupky teliospor

Analýza rDNA přiřadila ke rzím i houby z řádu **Microbotryales** (tř. Microbotryomycetes), tzv. **květní snětí**. Nejlépe prostudován je modelový rod *Microbotryum*, specializovaný převážně na hvozdíkovité rostliny (Caryophyllaceae), které kastruje (přemění jejich tyčinky na kupky spor, sori). Tyto houby mají životní cyklus podobný snětím (viz další kapitola) a jsou tedy díky krátkému kvasinkovému stadiu mimo hostitele vnímány jako fakultativně biotrofní (Schäfer et al., 2010). Květní snětí způsobují systémové infekce, po přenesení opylovačem na novou rostlinu (Koupilová et al., 2021 a, b, c), úspěšném vyklíčení a přímé penetraci prorůstají všemi pletivy hostitele, a tak s ním nejen přečkají zimu, ale obvykle zůstanou po zbytek jeho života (Refrégier et al., 2008). Pro květní snětí je to důležitá adaptace, neboť rostou pomalu a po přenesení na nového hostitele už zpravidla nestihnou ve stejné sezóně dorůst do dalších květů, aby se mohly dále šířit (Kasner et al., 2021). Biologií květních snětí a výzkumem jejich přírodních patosystémů se v Praze na Katedře botaniky PŘF UK zabývají RNDr. Zdeněk Janovský, Ph.D. a Mgr. Tomáš Koubek, Ph.D. se zapojením studentů Mgr. Kláry Koupilové a Bc. Marka Kasnera.

Třída Microbotryomycetes, řád Microbotryales, čeleď Microbotryaceae



Microbotryum carthusianorum Denchev, Giraud & Hood na hvozdíku kartouzku (*Dianthus carthusianorum* L.) (TK, 12. 10. 2016, Praha) a detail spor (OK).



Microbotryum saponariae M. Lutz, Göker, Piątek, Kemler, Begerow & Oberw.
– infekční ložiska v prašnicích mydlice lékařské (*Saponaria officinalis* L.) (JW,
10. 6. 2018, Kolín).



Microbotryum sp. na silence širolisté bílé (*Silene latifolia* subsp. *alba* (Miller)
Greuter et Burdet) (MK, 10. 10. 2020, Alatskivi, Tartu, Estonsko).



Microbotryum sp. na smolnice obecné (*Viscaria vulgaris* Röhl.) (AJ, 5. 6. 2021, Boršov nad Vltavou).



Napadení *Microbotryum* cf. *scabiosae* je na chřastavci rolním (*Knautia arvensis* (L.) Coulter) patrné už před odkvětem díky změně morfologie květenství – je vypouklejší (TK, 10. 6. 2010, Milešov, okres Litoměřice).



Microbotryum tragopogonis-pratensis (Persoon) Bauer & Oberwinkler na kozí bradě (*Tragopogon* sp.) (JW, 19. 6. 2010, Verněřovice, okres Náchod).



Na rozšiřování teliospor květních sněží se podílejí opylovači, např. pestřenky (TK, 25. 6. 2020) nebo motýli (MK, 10. 7. 2019, Zduchovice, okres Příbram).



Sphacelotheca reiliana (J. G. Kühn) G. P. Clinton (syn. *Sporisorium reilianum* (J. G. Kühn) Langdon & Full.) tvoří sori v květenství čiroku obecného (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.) (JW, 12. 8. 2017, Udine, Itálie).

Taphrinales – kadeřavky, palcatky, prvohouby

U vřeckovýtrusých hub se fakultativní biotrofie výrazně vyvinula u ř. Taphrinales (kadeřavkotvaré), který podle molekulárních studií zahrnuje nejméně dvě čeledi, Protomycetaceae (nejznámější rod *Protomyces*) a Taphrinaceae (r. *Taphrina*). Jedná se o **dimorfní** organismy se saprotrofním kvasinkovým stadiem (lze kultivovat *in vitro*) a parazitickým myceliálním stadiem na hostitelských rostlinách (neroste na umělých médiích). Infekce těmito parazity spouští u hostitelské rostliny hormonální nerovnováhu, následovanou hyperplazií a hypertrofií buněk, vedoucí k morfologickým změnám orgánů (Agrios, 2005). Tyto houby syntetizují a do okolí sekretují cytokininy (Johnston a Trione, 1974) a auxiny (Perley a Stowe, 1966), během infekce dochází k řadě změn v metabolismu rostliny (Svetaz et al., 2017). Centrum jejich diverzity bývá udáváno v oblasti severního mírného pásu. Systematicky se touto skupinou zabývala na Slovensku RNDr. Kamila Bacigálová, CSc. z Botanického ústavu SAV v Bratislavě (Bacigálová et al., 2003 a 2005; Bacigálová, 2008 a další).

Symptomy infekce zástupci čel. Protomycetaceae bývají hálky a zduřeniny na bylinách. *Protomyces macrosporus* (v češtině prvohouba velkovýtrusá) je parazitem, kterého nejčastěji známe z naší přírody na bršlici kozí noze (*Aegopodium podagraria*), či dalších zástupcích čel. Apiaceae a Asteraceae, kde tvoří světlé zduřeniny řapíků a čepelí listů. Zástupci r. *Protomyces* infikují rostlinu pravděpodobně přes hypokotyl a jejich mycelium prorůstá mezi buňkami, intenzivně hlavně v okolí cévních svazků bylin, kde spouští tumorogenezi, a vytváří uvnitř pletiva askogenní buňky a následně vřečka typu *Taphrina* (Bacigálová, 2008).

Zástupci čel. Taphrinaceae mají poměrně úzký hostitelský okruh, nejčastěji infikují bylinné a dřevité části stromů, méně byliny a kapradiny. S tím souvisí poměrně malá velikost jejich genomu v rozmezí 12–15,7 Mb (Wang et al., 2020). Jednotlivé druhy způsobují typické symptomy, jako jsou listové skvrny, zvlnění a deformace listů či plodů, jazykové výrůstky ze samičích jehněd či

metlovitý růst dřevin, tzv. **čarověníky** (prorůstání větví ze spících pupenů z jednoho místa) (Agrios, 2005). Počátky nástupu symptomů bývají spojeny s histochromatickými změnami, zčervenáním či chlorotizací bylinných pletiv (Sedlářová a Vinter, 2007). Tyto houby mají výrazně odlišnou morfologii v parazitické a saprotrofní fázi, tento jev se nazývá **dimorfismus**. Askospory pučí a vytvářejí dále pučící blastospory (saprotrofní somatické buňky jsou tedy kvasinky), které buď infikují hostitele během sezóny, nebo přezimují (většinou na kůře nebo na pupenech) a na jaře klíčí hyfou a infikují mladé listy/květy/plody (Agrios, 2005). Mycelium roste v hostitelských pletivech intercelulárně, pod kutikulou hromadí askogenní buňky, které ji pak prorhnou a na povrchu orgánů vytvoří jednobuněčnou vrstvu hymenia nesoucí askosporami, bez parafýz. U nás nejběžnější jsou kadeřavka broskvoňová (*Taphrina deformans*) na broskvoních nebo mandloních, dále kadeřavka švestková (*T. pruni*) deformující plody slivoní (přemění je na tzv. puchry), kadeřavka olšová (*T. alni*) působící jazykovité výrůstky ze samičích jehněd u *Alnus incana*. Někteří zástupci způsobují tzv. čarověníky (*T. betulina* na bříze, *T. wiesneri* a další druhy na třešních) (Sinclair a Lyon, 2005).

Třída Taphrinomycetes, řád Taphrinales, čeleď Protomycetaceae



Prvohouba velkovýtrusá (*Protomyces macrosporus* Unger) na bršlici kozí noze (*Aegopodium podagraria* L.) (BM, 1. 6. 2013, Olomouc).

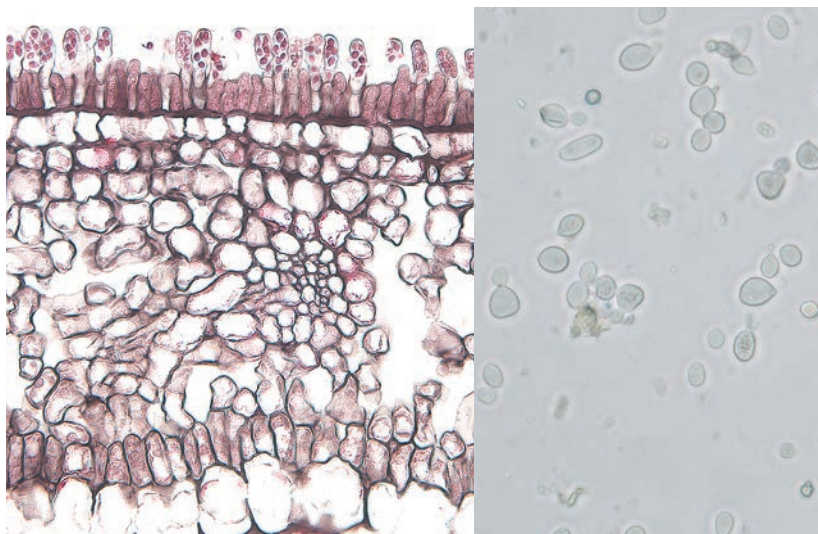
Třída Taphrinomycetes, řád Taphrinales, čeleď Taphrinaceae



Kadeřavka olšová (*Taphrina alni* (Berk. & Broome) Gjaerum – deformace samičích jehněd olše zelené (*Alnus alnobetula* (Ehrh.) K. Koch) (JW, 13. 8. 2017, Dolomity, Forni di Sopra, Itálie).



Kadeřavka hrušňová (*Taphrina bullata* (Berk.) Tul.) – listové deformace na hrušni obecné (*Pyrus communis* L.) (JW, 10. 5. 2020, Verněřovice, okres Náchod).



Řez infikovaným listem s vrstvou vřecek kadeřavky třešňové (*Taphrina cerasi* (Fuckel) Sadeb.) z trvalého preparátu L. F. Cernika ze sbírek VMO, vpravo pučení saprofytických kvasinkových buněk (MS).



Kadeřavka broskvoňová (*Taphrina deformans* (Berk.) Tul.) na broskvoni obecné (*Prunus persica* (L.) Batsch) (MS, 11. 4. 2016, Španělsko).



Kadeřavka Johansonova (*Taphrina johansonii* Sadeb.) – plodové deformace na topolu bílém (*Populus alba* L.) (JW, 9. 5. 2015, Hradec Králové).



Kadeřavka střemchová (*Taphrina padi* (Jacz.) Mix) na střemšce obecné (*Padus avium* Mill.) (ER, 23. 5. 2019, pohoří Syugaty, Kazachstán).



Kadeřavka topolová (*Taphrina populina* (Fr.) Fr.) – listové deformace na hybridu topolu kanadského (*Populus × canadensis* Moench) (JW, 20. 5. 2018, Malá Střítež, okres Chrudim).



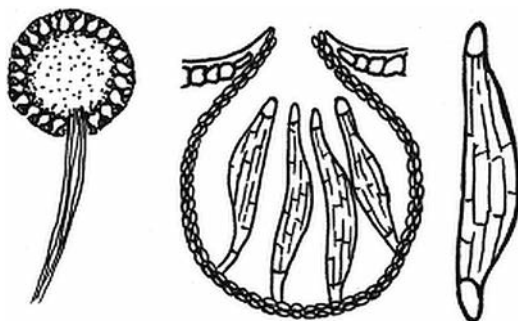
Kadeřavka Tosquinetiho (*Taphrina tosquineti* (Westend.) Magnus) – listové deformace na olši lepkavé (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) (JW, 13. 5. 2017, Hradec Králové, PP Na Plachtě).

Paličkovice

V rámci čeledi Clavicipitaceae (ř. Hypocreales, tř. Sordariomycetes, pododd. Pezizomycotina, odd. Ascomycota) najdeme kontinuum potravních strategií (od saprotrofů přes nekrotrofy po biotrofy) i různorodých ekologických vztahů (od mutualistické po parazitickou symbiózu) s rostlinami, hmyzem i houbami. Zajímavá je bohatá produkce sekundárních metabolitů, které produkují v různém spektru a míře, a které u druhů asociovaných s rostlinami mohou pomáhat v nastolení nebo dlouhodobém udržení vztahu s hostitelem. Insekticidními účinky zabraňují žíru hmyzem jednak u vlastního mycelia, ale i orgánů už tak oslabené hostitelské rostliny, čímž zvyšují její fitness (Torres a White, 2009). Jiným přínosem je snížení atraktivity rostliny pro herbivory. Za vývojově nejpůvodnější jsou považovány saprotrofní půdní druhy (často známé pouze v anamorfě) a patogeny hmyzu. Fylogenetické analýzy odhalily, že specializované endofyty rostlin, jako např. rod *Epichloë* (obalka), vznikly procesem postupných hostitelských přeskoků z druhů parazitujících na hmyzu (polokřídílí, Hemiptera) (Schardl et al., 2014). Následně pak vývoj pravděpodobně pokračoval přes systémové parazity (např. zástupci r. *Aciculosporium* infikující bambusy) až k orgánově specifickému parazitismu. Rod ***Claviceps* (paličkovice)** zahrnuje asi 60 druhů fakultativních biotrofů, kteří se specializovali na parazitaci samičích částí květů obilnin a trav (čel. lipnicovité, Poaceae), jejichž semeník a vznikající obilku postupně přeměňují na tmavé sklerocium zvané „**námel**“ (Píchová, 2017). Toxiny, které námel obsahuje, deriváty kyseliny lysergové a ergotové, námelové alkaloidy (ergotoxin, ergotamin, ergosin), byly v minulosti zdrojem alimentárních otrav (při rozemletí do mouky) a využívají se v porodnictví (Mieslerová et al., 2016). U zatím studovaných druhů paličkovic byla zaznamenána velikost genomu v rozmezí 26,6–52,3 Mb, přičemž zvětšování genomu je připisováno rozšiřování hostitelského okruhu (Wyka et al., 2021).

V životním cyklu *Claviceps* spp. dochází ke střídání biotrofní fáze s nepohlavním rozmnožováním na hostitelské rostlině, období klidu (přežívání nepříznivých podmínek zimy v podobě námele) a fáze pohlavního rozmnožování mimo hostitele. K primární infekci dochází v období květu hostitelských rostlin koncem jara a začátkem léta. Askospora zachycená na blizně pestíku klíčí

hyfou, která penetruje přímo a prorůstá intercelulárně až do semeníku, přičemž živiny čerpá skrze mycelium (nevytváří specializované hyfy). Semeník prorůstá husté mycelium s drobnými komůrkami, ve kterých houba sporuluje. Konidie jsou vylučovány na povrch s medovicí, která je silným lákadlem pro hmyz; nepohlavní stadium bylo dříve nazýváno *Sfacelia*. Sekundární infekce zprostředkovává hmyz, který na těle roznáší konidie a je tak vektorem šíření choroby během sezóny. Pro patogenitu *C. purpurea* je nezbytná (MAP) kinázová aktivita (Mey et al., 2002). Během sezóny postupně dochází k přeměně semeníku ve sklerocium (námel), které přečkává zimu na povrchu půdy nebo v ní. Na jaře z něj vyrůstají hlavičkovitá stromata s dutinkami (postupně se měnícími v perithecia), ve kterých dojde ke splnutí samičího askogonu a samčího antheridia (pohlavní proces je tedy gametangiogamie), vzniku askogenních hyf, a na jejich koncích k tvorbě vřecek s vřeckosporami (Obr. 40–42) (Webster a Weber, 2007).



Obr. 40. Pohlavní rozmnožování *Claviceps purpurea* s.l. – detail řezu stromatem s plodničkami po okraji, detail perithecia s vřecky (uprostřed) a vřecko s vřeckosporami (vpravo) (ZDT upraveno podle Agrios, 2005).

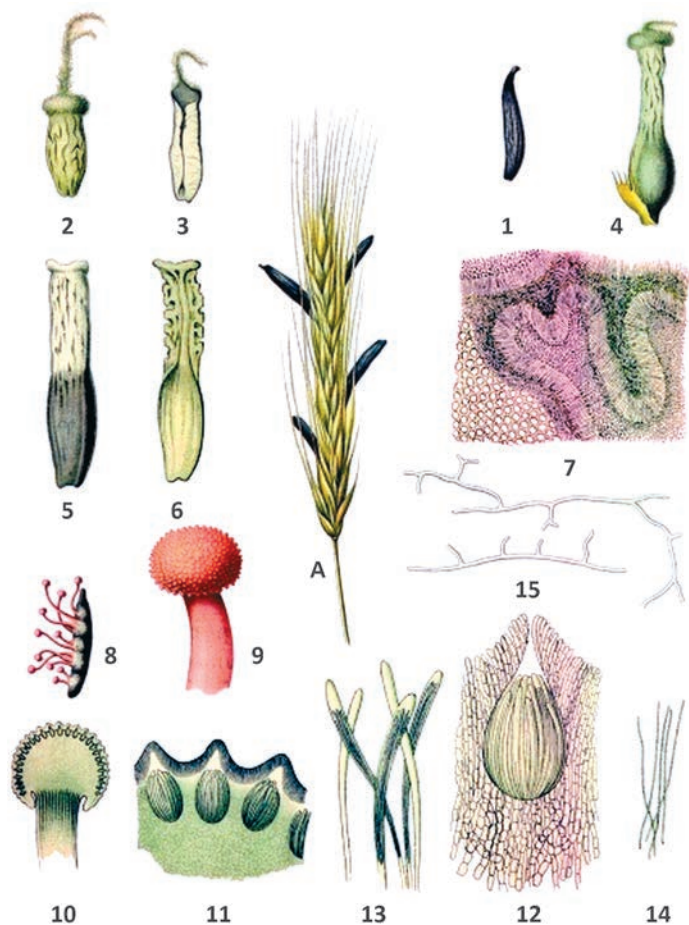
Taxonomií, diverzitou a toxicitou rodu *Claviceps* se dlouhodobě zabývají vědci z Mikrobiologického ústavu AV ČR v Praze. Celoživotně toto téma rozvíjela RNDr. Sylva Pažoutová, CSc. (1950–2013), v posledních letech Laboratoř genetiky a metabolismu hub pod vedením RNDr. Miroslava Kolaříka, Ph.D. (Kolařík, 2013; Píchová, 2017; Píchová et al., 2018). Námel žita studují mykologové z Agritec Plant Research, s.r.o., Šumperk (RNDr. Michal Ondřej, CSc. a Mgr. Eliška Ondráčková). Metabolismem cytokininů, genovou modifikací a biotechnologickým využitím produkce námelových alkaloidů u *Claviceps*

purpurea se zabývali i vědci z CRH PŘF UP v Olomouci (zesnulý doc. RNDr. Petr Galuszka, Ph.D. se svými studenty a kolegy). Z fytopatologického a šlechtitelského hlediska byla věnována dlouhodobá pozornost *C. purpurea* u pícních a planě rostoucích trav na Šlechtitelské stanici travinářské (OSEVA Pro s.r.o.) v Rožnově pod Radhoštěm - Zubří pod vedením doc. Ing. Bohumila Cagaše, CSc. (Cagaš a Machač, 2002; Cagaš et al., 1999).

Molekulární datování a studium ekologie, morfologie a metabolismu odhalily, že rod *Claviceps* pochází z Jižní Ameriky z období paleocénu. Postupně se vyvinul do čtyř sekcí, z nichž tři mají úzký hostitelský okruh, malé biogeografické rozšíření a relativně nízkou toxicitu. Naopak nejrozšířenější sekce *Claviceps* se odlišuje bohatou produkcí ergopeptinů a sekalonových kyselin (ergochromů), což pravděpodobně hrálo roli v adaptaci na široké spektrum hostitelů a šíření po celém světě (Píchová et al., 2018). V ČR se můžeme setkat se čtyřmi kryptickými druhy (u univerzálních hostitelů je nelze spolehlivě morfologicky odlišit) paličkovice nachové; *C. purpurea* sensu stricto tvoří vývojovou větev adaptovanou na sušší stanoviště, zatímco druhá větev s druhy *C. humidiphila*, *C. arundinis* a *C. nigricans* je vázána na místa spíše vlhká (Píchová, 2017). Molekulární studie odhalují, že i v rámci *C. purpurea* s.s. (druhu se širokým hostitelským okruhem, zahrnujícím jak obilniny, tak planě rostoucí trávy luk a polí) je možné rozlišit populace geneticky odlišných linií, které ukazují na sympatrickou speciaci (tj. vznik druhů v rámci stejného areálu) nezávislou na hostitelském druhu (Liu et al., 2021).



Obr. 41. Námel, tj. obilka přeměněná na přezimující sklerocium *Claviceps purpurea* s.l. v klasu pýru plazivého (*Elymus repens* (L.) Gould) (SO, 3. 10. 2020, PR Losový, CHKO Beskydy).



Obr. 42. Fáze životního cyklu paličkovice nachové (*Claviceps purpurea* (Fries) Tulasne): A) klas žita s námelem; 1) zralé sklerocium; 2) semeník porostlý myceliem a 3) v podélném řezu; 4) semeník v počátku přeměny ve sklerocium a 5) později; 6) napadený semeník v podélném řezu; 7) detail mycelia s konidiofory; 8) sklerocium se stromaty; 9) stroma v detailu a 10) v podélném řezu; 11) detail řezu stromatem a 12) perithecia; 13) a 14) válcovité spory; 15) klíčení spor v mycelium (Köhler, 1897; volné dílo z <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=22748842>).



Zleva *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. v květenství *Alopecurus pratensis* L., *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, *Dactylis glomerata* L., *Elytrigia repens* (L.) P. Beauv (ER, 19. 4. 2019, pohoří Syugaty, Kazachstán)...



...na bezkolenci (*Molinia* sp.) (MS, 16. 10. 2010, Olomouc) a v klasu žita (MK, 10. 7. 2020, Zduchovice, okres Příbram).



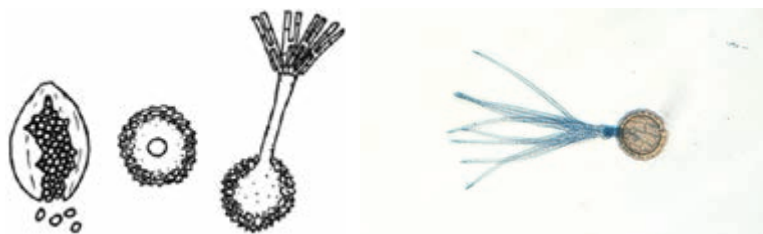
Sklerocium se stromaty a detail stromatu s perithecií *C. purpurea* (PM, 30. 6. 2018).

Sněti

Sněti bývají v literatuře popisovány jako parazitické houby krytosemenných rostlin, které se specializují vždy na určitý orgán (květ, list, stoněk, kořen) a jeho napadená pletiva přeměňují ve snětivá ložiska vyplněná masou teliospor, přičemž některé druhy mohou způsobit systémovou infekci. Na rozdíl od rzi sněti obsahují v buněčné stěně velké množství glukózy, od jiných se liší absencí xylózy. Póry v buněčných přehrádkách mycelia jsou složitější, s přídatnými membránovými strukturami (Marková, 2006; Piepenbring, 2009). Detailní molekulární a biochemické analýzy však změnilo nahlížení na tuto skupinu polyfyletického původu. Klasické dělení snětí na prašné a mazlavé (založené na morfologii bazidií a způsobu klíčení bazidiospor) již nekorresponduje s taxonomií, i když se v praxi na obilninách používá (Dumalášová, 2017). Jako **sněti** můžeme pro zjednodušení souhrnně označit fakultativně biotrofní parazity rostlin, v současné době zařazené v rámci stopkovýtrusých hub do pododdělení **Ustilaginomycotina**, a to tříd **Ustilaginomycetes** (řády Ustilaginales a Urocystidales) a **Exobasidiomycetes** (ř. Exobasidiales, Entylomatales, Microstromatales a Tilletiales). Podle současných taxonomických poznatků je v pododdělení Ustilaginomycotina přibližně 1600 druhů a 77 rodů (Piepenbring, 2009; Kruse et al., 2018) parazitujících na rostlinách. Zástupci bývají obvykle dimorfní, tedy vytvářejí saprofytickou kvasinkovitou haploidní fázi, a parazitickou dikaryotickou hyfální fázi (Begerow et al., 2006). Listová a stonková snětivost, způsobená některými zástupci ř. Entylomatales s hyalinními sporami, byla díky podobnosti symptomů zaměňována s mykózami způsobenými zástupci rodu *Protomyces*, řád Taphrinales (Piątek, 2005). Jako sněti byly historicky označovány i „květní sněti“ a příbuzné druhy z řádu Microbotryales, po revizi přeřazené mezi rzi (pododd. Pucciniomycotina, tř. Microbotryomycetes).

Sněti netvoří plodnice, ale výtrusné kupy, **sori** s tlustostěnnými **teliosporami** (chlamydosporami), v nichž probíhá karyogamie (fúze jader) a následně meióza. Teliospora klíčí **promycelem** (útvarem analogickým bazidii), na kterém vznikají jednojaderné haploidní bazidiospory (**sporidie**) a z nich se oddělují blastospory nebo hyfy s balistosporami (Obr. 43). V tomto kvasinkovém stadiu jsou sněti

saprotrofní. Při kontaktu dvou buněk odlišných pohlavních typů dochází ke **konjugaci**, čímž vzniká infekční dikaryotické mycelium (v každé buňce nese dvě jádra). Po penetraci epidermis rostou sněti mezi- i vnitrobuněčně (intercelulárně i intracelulárně) tak, aby nedošlo k narušení plazmatické membrány hostitelské rostliny (Begerow et al., 2014). U sněti někdy sporulaci předchází či provází její růstové deformace hostitelských pletiv (hyperplazie, hypertrofie).



Obr. 43. Nákres (ZDT) a mikrofotografie klíčení teliospory sněti pšeničné (*Tilletia caries* (DC.) Tul. & C. Tul.) – promysel se svazkem sporidií (MS z trvalého preparátu L. F. Cerníka ze sbírek VMO).

Některé druhy napadají pouze pletiva v blízkém okolí počátečního průniku, jiné kolonizují více rostlinných orgánů a tvoří teliospory v částech rostliny vzdálených od původního místa infekce, a třetí skupina druhů může kombinovat obě strategie. Zóna intimního kontaktu mezi hyfami sněti a hostitelskými buňkami se označuje jako „**zóna biotrofní interakce**“ a je podobná jako u haustorií peronospor, padlí nebo rzí, protože umožňuje výměnu signálů a příjem živin. Předpokládá se komunikace sněti s hostitelem ještě před vyklíčením chlamydospory, signál však dosud není známý (van der Linde a Göhre, 2021).

Modelovým organismem této skupiny je sněť kukuřičná (*Ustilago maydis* (DC.) Corda) (Doehlemann et al., 2008), v zemích střední Ameriky považovaná za pochoutku (Mieslerová et al., 2016), někdy označovanou jako „mexický lanýž/aztécký kaviár“ (Alexopoulos et al., 1996). Analýza jejího genomu naznačila, že sněti nejsou auxotrofní, na rozdíl od zástupců padlí, kteří ztratili během koevoluce s hostitelskými rostlinami geny pro biosyntézu glycerolu, anaerobní fermentaci, či kódující enzymy pro asimilaci dusíku v anorganické formě. Proto dosud není uspokojivě vysvětleno, proč sněti navázaly svůj růst a reprodukci na hostitelské rostliny (Doehlemann et al., 2014).

Pro diagnostiku snětí jsou důležité morfologické znaky teliospor (ornamentace např. osténkatá, hladká, síťovaná) a jejich klíčení (bazidie s přehrádkami nebo bez, tvorba blastospor), hostitelský okruh, molekulární markery (*ITS*, *atp2*, *map*, *ssc1*). Vzhledem k úzké hostitelské vazbě řady druhů snětí jsou v popředí zájmu současných taxonomických studií revize těch druhů, jejichž hostitelský okruh byl dosud považován za široký, a definování hranic nových druhů v rámci těchto komplexů (Kruse et al., 2018). Z pohledu ekonomické závažnosti největší pozornost přitahují obilné snětí (Begerow et al., 2014). Touto problematikou a možnostmi ochrany obilnin proti snětím se dlouhodobě zabývají kolegové z VURV v Praze-Ruzyni (RNDr. Veronika Dumalasová, Ph.D.), některé projekty byly řešeny s FAPPZ ČZU (doc. Ing. Evženie Prokinová, CSc.) a Agrotest fito v Kroměříži (např. Dumalasová a Bartoš, 2016; Kochanová a Prokinová, 2004).

Třída Ustilaginomycetes, řád Ustilaginales, čeleď Anthracoideaceae



Kulkovník ostřicový (*Anthracoidea caricis* (Pers.) Bref.) na *Carex songorica* Kar. & Kir. (ER a GS, 9. 7. 2014, Ču-Ilijské hory, Kazachstán).

Třída Ustilaginomycetes, řád Ustilaginales, čeleď Ustilaginaceae



Ustilago filiformis (Schrank) Rostr. tvořící sori podél listové nervatury zblochanu (*Glyceria* sp.) (JW, 2. 6. 2016, Hradec Králové, rybník Biřička).



Ustilago turcomanica Tranzschel – sori v klasu *Eremopyron orientale* (L.) Jaub. & Spach (ER, 4. 7. 2009, Ču-Ilijské hory, Kazachstán).

Třída Ustilaginomycetes, řád Urocystidiales, čeleď Urocystidaceae



Dutinovka sasanková (*Urocystis anemones* (Persoon) Winter) na sasance hajní (*A. nemorosa*) (MS, 12. 4. 2021, Smetanovy sady, Olomouc)...



Urocystis colchici (Schltld.) Rabenh. na ocúnu jesenním (*Colchicum autumnale* L.) (MS, 1. 7. 2007, podzámecká zahrada, Kroměříž) a detail řezu listem v místě ložiska teliospor (ZDT).



Vankya heufleri (Fuckel) Ershad na *Tulipa greigii* Regel (ER a GS, 22. 5. 2013, Karatau, Kazachstán).

Třída Exobasidiomycetes, řád Entylomatales, čeleď Entylomataceae



Entyloma serotinum J. Schröt. na kostivalu hlíznatém (*Symphytum tuberosum* L.) (MS, 4. 6. 2021, Hluboká nad Vltavou).



Sněť mokřýšová (*Entyloma chrysosplenii* (Berk. & Broome) J. Schröt.) na mokřýši střídavolistém (*Chrysosplenium alternifolium* L.) (AJ, 15. 5. 2021, údolí Kozlovského potoka u Poněšic).

Třída Exobasidiomycetes, řád Exobasidiales, čeleď Exobasidiaceae



Plíška skvrnitá (*Exobasidium pachysporum* Nannf.) působí deformace listů brusnice vložyně (*Vaccinium uliginosum* L.) (JW, 20. 9. 2016, Orlické hory, NPR Bukačka).



Pěnišníky může infikovat šest druhů z rodu plíška (*Exobasidium* Woronin). Vlevo *E. rhododendri* (Fuckel) C. E. Cramer a deformace apikální části větve *Rhododendron hirsutum* (JW, 13. 8. 2017, Dolomity, Forni di Sopra, Itálie), vpravo *E. japonicum* Shirai na *R. molle* subsp. *japonicum* (A. Gray) Kron (PM, 30. 6. 2015, Olbramice).



Plíška brusinková (*Exobasidium vaccinii* (Fuckel) Woronin) na brusnici brusince (*Vaccinium vitis-idaea* L.). Choroba zvaná též „ouškovitost“ se projevuje deformacemi a vyboulením listů, na spodní straně listů narůstá hymenium (MS, 25. 7. 2016, sedlo Čertovica, Nízké Tatry, Slovensko; detail PM, 30. 6. 2018, Klokočov, Turzovská vrchovina, okres Čadca, Slovensko).



Laurobasidium lauri (Geyler) Jülich na kmeni vavřínu azorského (*Laurus azorica* (Seub.) Franco), endemitu makaronéské flóry (MS, 10. 4. 2013, La Gomera). Tento druh může infikovat i vavřín ušlechtilý ve Středomoří. Rod *Laurobasidium* obsahuje ještě nově přezazený druh *L. hachijoense*, který roste pouze na skořicovníku japonském (*Cinnamomum japonicum* Sieb.).

Třída Exobasidiomycetes, řád Tilletiales, čeleď Tilletiaceae



Tilletia bornmuelleri Magnus na *Taeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski (ER a GS, 4. 6. 2016, Ču-Ilijské hory, Kazachstán).



Tilletia holci (Westend.) J. Schröt. vytvářející sori podél listové nervatury a v květenství medynky vlnatého (*Holcus lanatus* L.) a detail spor (JW, 10. 6. 2012, Hradec Králové, PP Na Plachtě).



Sněť válečková (*Tilletia olida* (Riess) G. Winter) na válečce prapořité (*Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv.) a detail spor (JW, 27. 5. 2010, Hradec Králové, PP Na Plachtě).

Literatura

- Adl S. M. et al. (2019): Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 66: 4–119.
- Adhikari B. N., Savory E. A., Vaillancourt B., Childs K. L., Hamilton J. P., Day B., Buell R. C. (2012): Expression profiling of *Cucumis sativus* in response to infection by *Pseudoperonospora cubensis*. *PLoS ONE* 7(4): e34954. (10 str.)
- Agrios G. N. (2005): *Plant Pathology* (5th Edition). Academic Press, 922 str.
- Aime M. C., Bell C. D., Wilson A. W. (2018): Deconstructing the evolutionary complexity between rust fungi (Pucciniales) and their plant hosts. *Studies in Mycology* 89: 143–152.
- Aime M. C., McTaggart A. R. (2020): A higher-rank classification for rust fungi, with notes on genera. *Fungal Systematics and Evolution* 7: 21–47.
- Aime M. C., Toome M., McLaughlin D. (2014): The Pucciniomycotina, str. 271–294. In: McLaughlin D., Spatafora J. W. [Eds.]: *The Mycota VII, Part A. Systematics and Evolution*. 2nd Edition. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany, 461 str.
- Ainsworth G. C. (1981): *An Introduction to the History of Plant Pathology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 332 str.
- Ale-Agha N., Bolay A., Braun U., Jage H., Kummer V., Lebeda A., Piatek M., Shin H.-D., Zimmermanová-Pastirčáková K. (2004): *Erysiphe catalpae* and *E. elevata* in Europe. *Mycological Progress* 3: 291–296.
- Alexopoulos C. J., Mims C. W., Blackwell M. (1996): *Introductory Mycology*. Fourth Edition. John Wiley & Sons, New York, NY, USA, 869 str.
- Anikster Y., Szabo L., Eilam T., Manisterski J., Koike S., Bushnell W. (2004): Morphology, Life Cycle Biology, and DNA Sequence Analysis of Rust Fungi on Garlic and Chives from California. *Phytopathology* 94: 569–77.
- Anonymous (2014): *The National Programme on the Conservation and Use of Genetic Resources of Microorganisms and Tiny Animals Important for Food and Agriculture*. Crop Research Institute, Praha; Czech Society for Plant Pathology, Praha, Czech Republic, 3 str. (www.vurv.cz).
- Anonymous (2016): *Book of Abstracts. 2nd Conference Wild Plant Pathosystems 2016*, Helsinki, Finland 29–31 August 2016. University of Helsinki, Helsinki, Finland.
- Ayres P. G., Press M. C., Spencer-Phillips P. (1996): Effects of pathogens and parasitic plants on source-sink relationships. In: Zamski E., Schaffer A. A. [Eds.]: *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops*. Imprint, New York, USA, 928 str.
- Bacigálová K. (2008): *Protomyces buerenianus* (Protomycetaceae) — a new species for Slovakia. *Biologia* 63: 40–43.

- Bacigálová K., Lopandic K., Rodrigues M., Fonseca A., Brysch-Herzberg M., Pinsker W., Prillinger H. (2003): Phenotypic and genotypic identification and phylogenetic characterisation of *Taphrina* fungi on alder. *Mycological Progress* 2: 179–196.
- Bacigálová K., Muřenko W., Wołczańska A. (2005): Parasitic microfungi of the Tatra Mountains. 1. Taphrinales. *Polish Botanical Journal* 50(2): 185–207.
- Bakkeren G., Szabo L. J. (2020): Progress in molecular genetics and manipulation rust fungi. *Phytopathology* 110: 532–543.
- Barrett L. G., Kniskern J. M., Bodenhausen N., Zhang W., Bergelson J. (2009): Continuity of specificity and virulence in plant host – pathogen interactions: causes and consequences. *New Phytologist* 183: 513–529.
- Bartoš P. (2010): Rusts epidemics and their implications in wheat breeding and research in the Czech Republic. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding* 46: 90–95.
- Barzman M., Barberi P., Birch A. N. E. et al. (2015): Eight principles of integrated pest management. *Agronomy for Sustainable Development* 35: 1199–1215.
- Baudyš E. (1927): Nepravé padlí chmelové na Moravě. *Sborník Výzkumných Ústavů Zemědělských Republiky Československé* 27: 261–281.
- Baudyš E. (1957): Vzpomínáme našeho mykologa RNDr. Richarda Picbauera. *Česká mykologie. ČVSM* XI(1): 56–60.
- Beakes G. W., Honda D., Thines M. (2014): Systematics of the Straminipila: Labyrinthulomycota, Hyphochytriomycota, and Oomycota, str. 39–97. In: McLaughlin D. J., Spatafora J. W. [Eds.]: *The Mycota VII Part A; Systematics and Evolution*, 2nd Edition. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg, Germany, 461 str.
- Begerow D., Schäfer A. M., Kellner R., Yurkov A., Kemler M., Oberwinkler F., Bauer R. (2014): Ustilaginomycota, str. 295–329. In: McLaughlin D. J., Spatafora J. W. [Eds.]: *Systematics and Evolution*, 2nd Edition. *The Mycota VII Part A*; Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1014 str.
- Begerow D., Stoll M., Bauer R. (2006): A phylogenetic hypothesis of Ustilaginomycotina based on multiple gene analyses and morphological data. *Mycologie* 98: 906–916.
- Beinhauerová J., Raus M., Hanzalová A., Horčíčka P., Šebela M. (2016): Intact spore MALDI-TOF mass spectrometry and proteomic analysis of *Puccinia* pathogenic fungi. *Biochimica et Biophysica Acta-Proteins and Proteomics* 1864 (9): 1093–1103.
- Berger S., Sinha A. K., Roitsch T. (2007): Plant physiology meets phytopathology: Plant primary metabolism and plant-pathogen interactions. *Journal of Experimental Botany* 58 (15/16): 4019–4026.
- Bindschedler L. V., Panstruga R., Spanu P. D. (2016): Mildew-Omics: How global analyses aid the understanding of life and evolution of powdery mildews. *Frontiers in Plant Science* 7: 123 (11 str.).
- BioLib (2021): <https://www.biolib.cz/cz/glossary/dir72/pos50,50/?letter=83> (přístup 13. 4. 2021)

- Bouwmeester H. J. (2021): Plant lipids enticed fungi to mutualism. *Science* 372(6544): 789–790.
- Bozkurt T. O., Schornack S., Banfield M. J., Kamoun S. (2012): Oomycetes, effectors, and all that jazz. *Current Opinion in Plant Biology* 15(4): 483–492.
- Bracker C. E. (1968): Ultrastructure of the haustorial apparatus of *Erysiphe graminis* and its relationship to the epidermal cell of barley. *Phytopathology* 58: 12–30.
- Braun U., Cook R. T. A., Inman A. J., Shin H.-D. (2002): The taxonomy of the powdery mildew fungi, str. 13–55. In: Bélanger R. R., Bushnell W. R., Dik A. J., Carver T. L. W. [Eds.]: *The Powdery Mildews. A Comprehensive Treatise*. APS Press, Saint Paul, MN, USA, 292 str.
- Braun U., Cook R. T. A. (2012): *Taxonomic Manual of the Erysiphales (Powdery Mildews)*. CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, Utrecht, 707 str.
- Braun U., Shin H. D., Takamatsu S., Meeboon J., Kiss L., Lebeda A., Kitner M., Gotz M. (2019): Phylogeny and taxonomy of *Golovinomyces orontii* revisited. *Mycological Progress* 18: 335–357.
- Burdon J. J. (1991): Fungal pathogens as selective forces in plant populations and communities. *Australian Journal of Ecology* 16: 423–432.
- Burdon J. J. (1993): The structure of pathogen populations in natural plant communities. *Annual Review of Phytopathology* 31: 305–323.
- Burdon J. J. (1994): The distribution and origin of genes for race specific resistance to *Melampsora lini* in *Linum marginale*. *Evolution* 48: 1564–1575.
- Burdon J. J., Laine A.-L. (2019): *Evolutionary Dynamics of Plant Pathogen Interactions*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 383 str.
- Burdon J. J., Thrall P. H. (2014): What have we learned from studies of wild plant-pathogen associations? – The dynamic interplay of time, space and life-history. *European Journal of Plant Pathology* 138: 417–429.
- Butt D. J. (1978): Epidemiology of powdery mildews, str. 51–82. In: Spencer D. M. [Ed.] (1978): *The Powdery Mildews*. Academic Press, London, UK, 565 str.
- Cagaš B., Flieger B., Olšovská J. (1999): Concentration of ergot alkaloids in Czech ecotypes of *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. *Grass and Forage Science* 54: 365–370.
- Cagaš B., Machač R. (2002): Different pathogenicity of ergot isolates (*Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.) on Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.). *Plant Protection Science* 38: 18–22.
- Cano L. M., Raffaele S., Haugen R. H., Saunders D. G. O., Leonelli L., MacLean D., Hogenhout S. A., Kamoun S. (2013): Major transcriptome reprogramming underlies floral mimicry induced by the rust fungus *Puccinia monoica* in *Boechera stricta*. *PLoS ONE* 8(9): e75293.
- Cernik L. F. (1942): Krankheiten und teratologische Mißbildungen (auch typische Verletzungen – Minen) an Pflanzen der Olmützer Flora. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* 74: 3–45.

- Constantinescu O. (1991): An annotated list of *Peronospora* names. *Thunbergia* 15: 1–110.
- Cooke R. C., Whipps J. M. (1993): *Ecophysiology of fungi*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 337 str.
- Crute I. R. (1994): Gene-for-gene recognition in plant – pathogen interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 346: 345–349.
- Dhingra O. D., Sinclair J. B. (2019): *Basic plant pathology methods*. Second Edition. CRC Press, Francis & Taylor, Boca Raton, USA, 448 str.
- Dick M. W. (2001): The Peronosporomycetes. In: Esser K., Lemke P. A. [Eds.]: *The Mycota. Systematics and Evolution Volume VII, Part A*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, str. 39–72.
- Dix N. J., Webster J. (1995): *Fungal Ecology*. Chapman & Hall, London, UK, 549 str.
- Dixon G. R. (2006): *Vegetable Brassicas and Related Crucifers*. CABI, Wallingford, UK, 416 str.
- Doehlemann G., Schirawski J., Kämper J. (2014): Chapter Five – Functional Genomics of Smut Fungi: From Genome Sequencing to Protein Function. *Advances in Botanical Research* 70: 143–172.
- Doehlemann G., Wahl R., Horst R. J., Voll L. M., Usadel B., Poree F., Stitt M., Pons-Kühnemann J., Sonnewald U., Kahmann R., Kämper J. (2008): Reprogramming a maize plant: transcriptional and metabolic changes induced by the fungal biotroph *Ustilago maydis*. *The Plant Journal* 56: 181–195.
- Drábková Trojanová Z., Sedlářová M., Pospíchalová R., Lebeda A. (2018): Pathogenic variability of *Plasmopara halstedii* infecting sunflower in the Czech Republic. *Plant Pathology* 67: 136–144.
- Dreiseitl A. (2019): Great pathotype diversity and reduced virulence complexity in a Central European population of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* in 2015–2017. *European Journal of Plant Pathology* 153: 801–811.
- Dreiseitl A. (2020a): Specific resistance of barley to powdery mildew, its use and beyond: A concise critical review. *Genes* 11: 971. (15 str.)
- Dreiseitl A. (2020b): A novel way to identify specific powdery mildew resistance genes in hybrid barley cultivars. *Scientific Reports* 10: 18930. (8 str.)
- Dumalášová V. (2017): Sněti, obilí a šlechtění k rezistenci. *Živa* 2017(6): 278–281.
- Dumalášová V., Bartoš P. (2016): Reaction of wheat to common bunt and dwarf bunt and reaction of triticale to dwarf bunt. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding* 52: 108–113.
- Duplessis S., Bakkeren G., Hamelin R. (2014): Advancing knowledge on biology of rust fungi through genomics. *Advances in Botanical Research* 70: 173–209.
- Duplessis S., Cuomo C. A., Lin Y. C., Aerts A., Tisserant E., Veneault-Fourrey C., et al. (2011): Obligate biotrophy features unraveled by the genomic analysis of rust fungi.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 108: 9166–9171.
- Duplessis S., Spanu P. D., Schirawski J. (2013): Biotrophic fungi (powdery mildews, rusts, and smuts), str. 149–168. In: Martin F. [Ed.]: The Ecological Genomics of Fungi. Wiley Blackwell, 400 str.
- Eckardt N. A. (2002): Plant disease susceptibility genes? Plant Cell 14: 1983–1986.
- Ellingham O., David J., Culham A. (2019): Enhancing identification accuracy for powdery mildews using previously underexploited DNA loci. Mycologia 111(5): 798–812.
- Ellis M. B., Ellis J. P. (1997): Microfungi on land plants, new enlarged edition. Richmond Publishing, England, 868 str.
- Fawke S., Doumane M., Schornack S. (2015): Oomycete interactions with plants: infection strategies and resistance principles. Microbiology and Molecular Biology Reviews 79: 263–280.
- Fletcher K., Gil J., Bertier L. D., Kenefick A., Wood K. J., Zhang L., Reyes-Chin-Wo S., Cavanaugh K., Tsuchida C., Wong J., Michelmore R. (2019): Genomic signatures of heterokaryosis in the oomycete pathogen *Bremia lactucae*. Nature Communications 10: 2645. (13 str.)
- Flor H. H. (1942): Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini*. Phytopathology 32: 653–669.
- Flor H. H. (1947): Inheritance of reaction to rust in flax. Journal of Agricultural Research 74: 241–262.
- Flor H. H. (1955): Host-parasite interaction in flax rust – its genetics and other implications. Phytopathology 45: 680–685.
- Flor H. H. (1971): Current status of the gene-for-gene concept. Annual Review of Phytopathology 9: 275–296.
- García-Guzmán G., Heil M. (2014): Life histories of hosts and pathogens predict patterns in tropical fungal plant diseases. New Phytologist 201: 1106–1120.
- Gäumann E. (1923): Beiträge zu einer Monographie der Gattung Peronospora Corda. Beitr. Krypt.-fl. Schweiz. 5(4): 360 str.
- Ghozlan M. H., El-Argawy E., Tokgöz S., Lakshman D. K., Mitra A. (2020): Plant defense against necrotrophic pathogens. American Journal of Plant Sciences 11: 2122–2138.
- Gisi U., Sierotzki H. (2015): Oomycetes fungicides: Phenylamides, Quinone, outside inhibitors, and Carboxylic acid amides. In: Ishii H., Hollomon D. W. (Eds.): Fungicide Resistance in Plant Pathogens. Principles and a Guide to Practical Management. Springer, Tokyo, Heidelberg, New York, Dordrecht, London, 490 str.
- Glawe D. A. (2008): The powdery mildews: A review of the world's most familiar (yet poorly known) plant pathogens. Annual Review of Phytopathology 46: 27–51.
- Glazebrook J. (2005): Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. Annual Review of Phytopathology 43: 205–227.

- Gryndler M., Ipser J., Němcová L. (2013): Základy fytopatologie. UJEP v Ústí nad Labem, 126 str.
- Hacquard S. (2014): Chapter Four – The Genomics of Powdery Mildew Fungi: Past Achievements, Present Status and Future Prospects. *Advances in Botanical Research* 70: 109–142.
- Hanzalová A., Bartoš P., Sumikova T. (2016): Virulence of wheat leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in the years 2013–2015 and resistance of wheat cultivars in Slovakia. *Cereal Research Communications* 44: 585–593.
- Hanzalová A., Bartoš P., Sumikova T. (2017): Pathotypes of wheat leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) and resistance of registered cultivars in the Czech Republic in 2012–2015. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding* 53: 122–126.
- Harris J. M., Balint-Kurti P., Bede J. C. et al. (2020): What are the top 10 unanswered questions in molecular plant-microbe interactions? *Molecular Plant-Microbe Interactions* 33: 1354–1365.
- Haspelová-Horvatovičová A. (1981): Asimilačné farbivá v zdravej a chorej rastline (Assimilatory pigments of healthy and diseased plants). VEDA, vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied, Bratislava, Slovakia, 267 str.
- Heath M. C. (2000): Hypersensitive response-related death. *Plant Molecular Biology* 44: 321–334.
- Heller A., Thines M. (2009): Evidence for the importance of enzymatic digestion of epidermal walls during subepidermal sporulation and pustule opening in white blister rusts (Albuginaceae). *Mycological Research* 113(6–7): 657–667.
- Holliday P. (1998): *A Dictionary of Plant Pathology*. Second Edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 536 str.
- Horký J., Spáčil D. (2017): Historie rostlinolékařské diagnostiky odborné činnosti Ústředního kontrolního a zkušebního ústavu zemědělského. ÚKZUZ, Odbor diagnostiky, Olomouc, 54 str.
- Hrouda P. (2015): Obecná mykologie (místo se zvláštním zřetelem k makromycetům). Online: <https://www.sci.muni.cz/botany/mycology/mykolog.htm>
- Huang Y., Wang Ch., Yao Y., Zuo X., Chen S., et al. (2015): Molecular basis of gene-for-gene interaction: Cyclic cross-regulation of gene expression and post-GWAS gene-gene interaction involved in atrial fibrillation. *PLOS Genetics* 11(8): e1005393.
- Hückelhoven R. (2014): The effective papilla hypothesis. *New Phytologist* 204(3): 438–440.
- Hyde K. D., Jeewon R., Chen Y.-J. et al. (2020): The numbers of fungi: is the descriptive curve flattening. *Fungal Diversity* 103: 219–271.
- Chalupová J., Raus M., Sedlářová M., Šebela M. (2014): Identification of fungal microorganisms by MALDI-TOF mass spectrometry. *Biotechnology Advances* 32(1): 230–241.
- Chater O., Woods R. G., Stringer R. N., Evans D. A., Smith P. A. (2020): Downy Mildews (Peronosporaceae) and White Blister-rusts (Albuginaceae) of Wales (Llwydni

- Gwlannog (Peronosporaceae) a Rhydau-Pothelli Gwynion (Albuginaceae) Cymru). A. O. Chater: Aberystwyth, 144 str.
- Chiapello M., Rodríguez-Romero J., Ayllón M. A., Turina M. (2020): Analysis of the virome associated to grapevine downy mildew lesions reveals new mycovirus lineages. *Virus Evolution* 6 (2): veaa058. (18 str.)
- 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.
- Chowdhury J., Henderson M., Schweizer P., Burton R. A., Fincher G. B., Little A. (2014): Differential accumulation of callose, arabinoxylan and cellulose in nonpenetrated versus penetrated papillae on leaves of barley infected with *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*. *New Phytologist* 204(3): 650–660.
- Chowdhury S., Basu A., Kundu S. (2017): Biotrophy-necrotrophy switch in pathogen evoke differential response in resistant and susceptible sesame involving multiple signaling pathways at different phases. *Scientific Reports* 7: 17251. (17 str.)
- Ingram D., Robertson N. (1999): *Plant Disease, a Natural History*. The New Naturalist, HarperCollins, London, UK, 295 str.
- Jaswal R., Kiran K., Rajarammohan S., Dubey H., Singh P. K., Sharma Y., Deshmukh R., Sonah H., Gupta N., Sharma T. R. (2020): Effector biology of biotrophic plant fungal pathogens: current advances and future prospects. *Microbiological Research* 241: 126567.
- Jayasiri S. C. et al. (2015): The Faces of Fungi database: fungal names linked with morphology, phylogeny and human impacts. *Fungal Diversity* 74(1): 3–18. Web site search at <https://www.facesoffungi.org/>
- Jayawardena R. S., Hyde K. D., de Farias, A.R.G. et al. (2021): What is a species in fungal plant pathogens?. *Fungal Diversity* (doi: 10.1007/s13225-021-00484-8)
- Jiang Y., Wang W., Xie Q., Liu N., Liu L., Wang D., Zhang X., Yang C., Chen X., Tang D., Wang E. (2017): Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science* 356(6343): 1172–1175.
- Johnston J. C., Trione E. J. (1974): Cytokinin production by the fungi *Taphrina cerasi* and *T. deformans*. *Canadian Journal of Botany* 52(7): 1583–1589.
- Jones J. D., Dangl J. L. (2006): The plant immune system. *Nature* 444: 323–329.
- Jouet A., Saunders D. G. O., McMullan M., Ward B., Furzer O. et al. (2019): *Albugo candida* race diversity, ploidy and host-associated microbes revealed using DNA sequence capture on diseased plants in the field. *New Phytologist* 221: 1529–1543.
- Kalina T., Váňa J. (2005): *Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii*. Univerzita Karlova v Praze, Nakladatelství Karolinum, Praha, 606 str.
- Kameshwar A. K. S., Ramos L. P., Qin W. (2019): CAZymes-based ranking of fungi (CBRF): an interactive web database for identifying fungi with extrinsic plant biomass degrading abilities. *Bioresources and Bioprocessing* 6: 51. (10 str.)

- Kanyuka K., Rudd J. J. (2019): Cell surface immune receptors: the guardians of the plant's extracellular spaces. *Current Opinion in Plant Biology* 50: 1–8.
- Kasner M., Koubek T., Koupilová K., Štenc J. (2021): Jak si květní sněti ochočily rostliny i opylovače I. *Živa* 2021 (1): 16–19.
- Keen N. T. (1990): Gene-for-gene complementarity in plant-pathogen interactions. *Annual Review of Phytopathology* 24: 447–463.
- Kemen E., Jones J. D. G. (2012): Obligate biotroph parasitism: can we link genomes to lifestyles? *Trends in Plant Science* 17(8):448–457.
- Khalaf E. M., Raizada M. N. (2018): Bacterial seed endophytes of domesticated cucurbits antagonize fungal and oomycete pathogens including powdery mildew. *Frontiers in Microbiology* 9: 42. (18 str.)
- Kieu N. P., Lenman M., Wang E. S., Larsen Petersen B., Andreasson E. (2021): Mutations introduced in susceptibility genes through CRISPR/Cas9 genome editing confer increased late blight resistance in potatoes. *Scientific Reports* 11: 4487. (12 str.)
- Kiss L., Vaghefi N., Bransgrove K., Dearnaley J. D. W., Takamatsu S. et al. (2020): Australia: A continent without native powdery mildews? The first comprehensive catalog indicates recent introductions and multiple host range expansion events, and leads to the re-discovery of *Salmonomyces* as a new lineage of the Erysiphales. *Frontiers in Microbiology* 11: 1571.
- Kitner M., Lebeda A., Sharma R., Runge F., Dvořák P., Tahir A., Choi Y.-J., Sedláková B., Thines M. (2015): Coincidence of virulence shifts and population genetic changes of *Pseudoperonospora cubensis* in the Czech Republic. *Plant Pathology* 64: 1461–1470.
- Kitner M., Michalcová K. (2017): 2.5.5. Molekulární metody studia fylogeneze a genetické variability padlí, str. 83–92. In: Lebeda A., Mieslerová B., Huszár J., Sedláková B.: Padlí kulturních a planě rostoucích rostlin. Agriprint, s. r. o., Olomouc, 368 str.
- Kitner M., Runge F., Lebeda A., Vaculná L., Sedláková B., Thines M. (2021): *Pseudoperonospora humuli* might be an introduced species in Central Europe with low genetic diversity but high distribution potential. *European Journal of Plant Pathology* 159: 903–915.
- Klán J. (1989): Co víme o houbách. SPN, Praha, 310 str.
- Klika J. (1923): Monografie českých padlí: příspěvek k mykologickému a fytopatologickému výzkumu Čech: pro zemědělce, lesníky, zahradníky a přátele přírody. Masarykova akademie práce, Praha, 80 str.
- Kochanová M., Prokinová E. (2004): Metody diagnostiky *Tilletia* spp. v teorii a praxi. Česká fytopatologická společnost – ČFS, Praha, 68 str.
- Köhler F. E. (1897): Köhler's Medizinal-Pflanzen. Volné dílo. Online: <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=22748842>
- Kokeš P., Müller J. (2004): Seznam fytopatogenních plísní, rzí a sněti Moravy a Slezska. *Czech Mycology* 56(1–2): 121–148.

- Koukol O., Haňáčková Z. (2017): Endofyty – všudypřítomní kolonizátoři rostlinných pletiv. *Živa* 2017(5): 227–231.
- Kolařík M. (2013): Odešla doktorka Sylva Pažoutová. *Mykologické listy* 126: 40–42.
- Koupilová K., Koubek T., Cornille A., Janovský Z. (2021a): Local maladaptation of the anther-smut fungus parasitising *Dianthus carthusianorum*. *European Journal of Plant Pathology* 160: 365–374.
- Koupilová K., Štenc J., Janovský Z. (2021b): Pollen dispersal is driven by pollinator response to plant disease and plant spatial aggregation. *Basic and Applied Ecology* 50: 77–86.
- Koupilová K., Štenc J., Kasner M., Koubek T. (2021c): Jak si květní sněti ochočily rostliny i opylovače II. *Živa* 2021(2): 68–71.
- Kraepiel Y., Barny M.-A. (2016): Gram-negative phytopathogenic bacteria, all hemibiotrophs after all? *Molecular Plant Pathology* 17: 313–316.
- Kruse J., Piątek M., Lutz M., Thines M. (2018): Broad host range species in specialised pathogen groups should be treated with suspicion – a case study on *Entyloma* infecting *Ranunculus*. *Persoonia – Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi* 41: 175–201.
- Kůdela V. (2000): Nástin dějin institucionalizace rostlinolékařství v českých zemích 1899-1999. *VÚRV, Praha*, 86 str.
- Kůdela V. et al. (1989): *Obecná fytopatologie*. Academia, Praha, 387 str.
- Kůdela V., Reinink K., Singh R., Widrlechner M. P. (2011): Professor Aleš Lebeda at sixty. *Plant Protection Science* 47: 79–82.
- Kůdela V. et al. (2020): Péče o zdraví kulturních rostlin v průběhu staletí. *Historie rostlinolékařství v českých zemích do roku 2019*. Česká společnost rostlinolékařská, Praha, 272 str.
- Kůdela V., Ackermann P., Prášil I. T., Rod J., Veverka K. (2013): Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění. *Academia, Praha*, 568 str.
- Kuhn H., Kwaiitaal M., Kusch S., Acevedo-Garcia J., Wu H., Panstruga R. (2016): Biotrophy at its best: novel findings and unsolved mysteries of the *Arabidopsis*-powdery mildew pathosystem. *The Arabidopsis Book*, 2016(14): e0184. (24 str.)
- Kusch S., Panstruga R. (2017): *mlo*-based resistance: an apparently universal “weapon” to defeat powdery mildew resistance. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 30: 179–189.
- Lebeda A. (1981): Population genetics of lettuce downy mildew (*Bremia lactucae*). *Phytopathologische Zeitschrift* 101: 228–239.
- Lebeda A. (1982): Population genetic aspects in the study of phytopathogenic fungi. *Acta Phytopathologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 17: 215–219.
- Lebeda A. (1984): A contribution to the general theory of host-parasite specificity. *Phytopathologische Zeitschrift* 110: 226–234.

- Lebeda A. [Ed.] (1986): Metody testování rezistence zelenin vůči rostlinným patogenům (Methods of testing vegetable crops for resistance to plant pathogens). VHI Sempra, VŠÚZ Olomouc, 286 str.
- Lebeda A. [Ed.] (1987a): Šlechtitelská stanice Smržice Čelechovice na Hané (Plant Breeding Station Smržice Čelechovice na Hané). VHI Sempra, Praha, Šlechtitelská stanice, Smržice, 28 str.
- Lebeda A. [Ed.] (1987b): Využití fytopatologických metod ve šlechtění zelenin na rezistenci k chorobám a škůdcům (Application of phytopathological methods in vegetable breeding for resistance to diseases and pests). VHI Sempra, VŠÚZ Olomouc, 253 str.
- Lebeda A. (1988): Molekulární determinanty specifčnosti interakce rostlin a mikroorganismů (Molecular determinants of interaction specificity between plants and microorganisms). Biologické listy 53: 178–200.
- Lebeda A. [Ed.] (1990): Plíseň okurková (Cucurbit downy mildew). Československá vědecká společnost pro mykologii při ČSAV, Praha, 64 str.
- Lebeda A. (1994): Zamyšlení nad ukončením činnosti Výzkumného a šlechtitelského ústavu zelinářského v Olomouci. Záhradnictvo 19: 141–143.
- Lebeda A., Bartoš P. (1988): Metody uchovávání biotrofních fytopatogenních hub (Methods of maintenance of biotrophic plant pathogenic fungi). Sborník ÚVTIZ Ochrana rostlin 24: 155–159.
- Lebeda A., Bartoš P., Jendrůlek T. (1988): Šlechtění rostlin na rezistenci k chorobám (Plant Breeding for Disease Resistance). Sborník ČSAZ, č. 120, 214 str.
- Lebeda A., Blok I. (1990): Sexual compatibility types of *Bremia lactucae* isolates originating from *Lactuca serriola*. Netherlands Journal of Plant Pathology 96: 51–54.
- Lebeda A., Burdon J. J. [Eds] (2013a): Wild Plant Pathosystems. Programme and Proceedings of Abstracts, 1st International Conference. Czech Society for Plant Pathology and Palacký University, Olomouc, Czech Republic, 128 str.
- Lebeda A., Burdon J. J. [Eds.] (2013b): Wild Plant Pathosystems. Plant Protection Science, Special Issue 49: S1–S54.
- Lebeda A., Burdon J. J., Thrall P., Jeger M. J. [Eds.] (2014): “Wild Plant Pathosystems”. European Journal of Plant Pathology, Special Issue, 138: 415–678.
- Lebeda A., Cohen Y. (2011): Cucurbit downy mildew (*Pseudoperonospora cubensis*) – biology, ecology, epidemiology, host-pathogen interaction and control. European Journal of Plant Pathology 129: 157–192.
- Lebeda A., Cohen Y. (2012): Fungicide resistance in *Pseudoperonospora cubensis*, the causal pathogen of cucurbit downy mildew, Chapter 4, str. 44–63. In: Thind T. S. [Ed.]: Fungicide Resistance in Crop Protection. Risk and Management. CABI, Wallingford, UK, 296 str.
- Lebeda A., Holmes G. J., Mauch-Mani B., Jeger M. J. [Eds.] (2011): The Downy Mildews – biology, mechanisms of resistance and population ecology. Springer, Dordrecht, 227 str.

- Lebeda A., Kincl L. [Eds.] (1996): Katedra botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci (Department of Botany, Faculty of Natural Sciences of Palacký University in Olomouc). Katedra botaniky PŘF UP Olomouc, 64 str.
- Lebeda A., Kroftová V., Kúdela A., Braunová V. (2014): Fifty-years anniversary of Plant Protection Science. *Plant Protection Science* 50: 53–63.
- Lebeda A., Křístková E., Sedláková B., Coffey M. D., McCreight J. D. (2011): Gaps and perspectives of pathotype and race determination in *Golovinomyces cichoracearum* and *Podosphaera xanthii*. *Mycoscience* 52: 159–164.
- Lebeda A., Křístková E., Sedláková B., McCreight J. D., Coffey M. D. (2016): Cucurbit powdery mildews: methodology for objective determination and denomination of races. *European Journal of Plant Pathology* 144: 399–410.
- Lebeda A., Křístková E., Sedláková B., McCreight J. D., Kosman E. (2018): Virulence variation of cucurbit powdery mildews in the Czech Republic – population approach. *European Journal of Plant Pathology* 152: 309–326.
- Lebeda A., Luhová L., Sedlářová M., Jančová D. (2001a): The role of enzymes in plant – fungal pathogens interactions. *Journal of Plant Diseases and Protection* 108: 89–111.
- Lebeda A., Mazáková J., Táborský V. [Eds.] (2006): Protozoa a Chromista – Taxonomie, biologie a hospodářský význam. Česká fytopatologická společnost – ČFS, Praha, 92 str.
- Lebeda A., McGrath M. T., Sedláková B. (2010): Fungicide resistance in cucurbit powdery mildew fungi; Chapter 11, pp. 221–246. In: Carisse O. [Ed.]: *Fungicides*. InTech Publishers, Rijeka, Croatia, 538 str.
- Lebeda A., Mieslerová B. (2011): Taxonomy, distribution and biology of lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum sensu stricto*). *Plant Pathology* 60: 400–415.
- Lebeda A., Mieslerová B., Doležalová I. (2005): *Erysiphe pachypodii* – a new species on *Pachypodium lamerei*. *Mycotaxon* 92: 285–287.
- Lebeda A., Mieslerová B., Huszár J., Sedláková B. (2017): Padlí kulturních a planě rostoucích rostlin. Agriprint, s. r. o., Olomouc, 368 str.
- Lebeda A., Mieslerová B., Petřivalský M., Luhová L., Špundová M., Sedlářová M., Nožková-Hlaváčková V., Pink D. A. C. (2014): Resistance mechanisms of wild tomato germplasm to infection of *Oidium neolycopersici*. *European Journal of Plant Pathology* 138: 569–596.
- Lebeda A., Mieslerová B., Petřivalský M., Luhová L., Špundová M., Sedlářová M., Nožková-Hlaváčková V., Pink D. A. C. (2017): Review of tomato powdery mildew – a challenging problem for researchers, breeders and growers. *Acta Horticulturae* 1159: 107–115.
- Lebeda A., Mieslerová B., Petrželová I., Korbelová P. (2013): Host specificity and virulence variation in populations of lettuce powdery mildew pathogen (*Golovinomyces cichoracearum s. str.*) from prickly lettuce (*Lactuca serriola*). *Mycological Progress* 12: 533–545.

- Lebeda A., Mieslerová B., Petrželová I., Korbelová P., Česneková E. (2012): Patterns of virulence variation in the interaction between *Lactuca* spp. and lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*). *Fungal Ecology* 5: 670–682.
- Lebeda A., Mieslerová B., Rybka V., Sedlářová M., Petrželová I. (2007b): First record of powdery mildew on *Homalocladium platycladum* in the Czech Republic. *Plant Pathology* 56: 722.
- Lebeda A., Mieslerová B., Sedlářová M. (2008c): First report of *Erysiphe palczewskii* on *Caragana arborescens* in the Czech Republic. *Plant Pathology* 57: 779.
- Lebeda A., Mieslerová B., Sedlářová M., Pejchal M. (2008d): Occurrence of anamorphic and teleomorphic stage of *Erysiphe palczewskii* (syn. *Microsphaera palczewskii*) on *Caragana arborescens* in the Czech Republic and Austria and its morphological characterisation. *Plant Protection Science* 44: 41–48.
- Lebeda A., Pavelková J., Sedlářová B., Urban J. (2013): Structure and temporal shift in virulence of *Pseudoperonospora cubensis* populations in the Czech Republic. *Plant Pathology* 62: 336–345.
- 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*); Chapter 15, str. 245–256. In: Spencer M. M., Lebeda A. [Eds.]: *Mass Screening Techniques for Selecting Crops Resistant to Disease*. International Atomic Energy Agency (IAEA), Vienna, Austria.
- Lebeda A., Petrželová I., Maryška Z. (2008a): Structure and variation in the wild-plant pathosystem: *Lactuca serriola* – *Bremia lactucae*. *European Journal of Plant Pathology* 122: 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*), str. 85–117. In: Spencer-Phillips P. T. N., Gisi U., Lebeda A. [Eds.]: *Advances in Downy Mildew Research*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, 275 str.
- Lebeda A., Pink D. A. C., Mieslerová B. (2001b): Host-parasite specificity and defense variability in the *Lactuca* spp. – *Bremia lactucae* pathosystem. *Journal of Plant Pathology* 83: 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: 232–237.
- Lebeda A., Reinink K. (1994): Histological characterization of resistance in *Lactuca saligna* to lettuce downy mildew. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 44: 125–139.
- Lebeda A., Sedlářová B., Křístková E., Widrlechner M. P., Kosman E. (2021): Understanding pathogen population structure and virulence variation for efficient resistance breeding to control cucurbit powdery mildews. *Plant Pathology* 70(6): 1364–1377.

- Lebeda A., Sedlářová M., Jankovský L., Shin H. D. (2007c): First report of rhododendron powdery mildew on *Rhododendron* spp. in the Czech Republic. *Plant Pathology* 56: 354.
- Lebeda A., Schwinn F. J. (1994): The downy mildews - an overview of recent research progress. *Journal of Plant Diseases and Protection* 101: 225–254.
- Lebeda A., Spencer-Phillips P. T. N. [Eds.] (2007): *Advances in Downy Mildew Research*, Vol. 3. Proceedings of The 2nd International Downy Mildews Symposium. Palacký University in Olomouc and JOLA, v.o.s., Kostelec na Hané, Czech Republic, 278 str.
- Lebeda A., Spencer-Phillips P. T. N., Cooke B. M. [Eds.] (2008b): *The Downy Mildews – Genetics, Molecular Biology and Control*. Springer, Dordrecht, the Netherlands, 206 str.
- Lebeda A., Švábová, L. (2010): *In vitro* screening methods for assessing plant disease resistance; Chapter 2, pp. 5–45. In: Spencer M. M., Lebeda A. [Eds.]: *Mass Screening Techniques for Selecting Crops Resistant to Disease*. International Atomic Energy Agency (IAEA), Vienna, Austria, 327 str.
- Lebeda A., Widrlechner M. P., Urban J. (2006): Individual and population aspects of interactions between cucurbits and *Pseudoperonospora cubensis*: pathotypes and races. In: Holmes G. J. [Ed.]: *Proceedings of Cucurbitaceae 2006*. Universal Press, Raleigh, North Carolina, USA, pp. 453–467.
- Lebeda A., Zinkernagel V. (2003): Evolution and distribution of virulence in the German population of *Bremia lactucae*. *Plant Pathology* 52: 41–51.
- Leppik E. E. (1953): Some viewpoints on the phylogeny of the rust fungi. I. Conifer rusts. *Mycologia* 45: 46–74.
- Lewis D. H. (1973): Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy. *Biological Reviews* 48: 261–277.
- Littlefield L. J. (2007): Smut and rust diseases, str. 151–163. In: Trigiano R. N., Windham M. T., Windham A. S. [Eds.]: *Plant Pathology. Concepts and Laboratory Exercises*. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL, USA, 576 str.
- Liu M., Shoukouhi P., Bisson K., Wyka S. A., Broders K. D., Menzies J. G. (2021): Sympatric divergence of the ergot fungus, *Claviceps purpurea*, populations infecting agricultural and nonagricultural grasses in North America. *Ecology and Evolution* 11: 273–293.
- Lorrain C., Gonçalves dos Santos K. C., Germain H., Hecker A., Duplessis S. (2019): Advances in understanding obligate biotrophy in rust fungi. *New Phytologist* 222: 1190–1206.
- Lucas J. A., Hayter J. B. R., Crute I. R. (1995): The downy mildews: host specificity and pathogenesis, str. 217–238. In: Kohmoto K., Singh U. S., Singh R. P. [Eds.]: *Pathogenesis and Host Specificity in Plant Diseases. Histopathological, Biochemical, Genetic and Molecular Bases, Vol II: Eucaryotes*. Pergamon Press, UK.
- Ma S., Lapin D., Liu L., Sun Y., Song W., Zhang X., Logemann E., et al. (2020): Direct pathogen-induced assembly of an NLR immune receptor complex to form a holoenzyme. *Science* 370(6521): eabe3069.

- Marková J. (2006): Rzi a sněti, houby podobné a přesto vzdálené. *Vesmír* 85(10): 596–599.
- McDonald B. A., Linde C. (2002): Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annual Review of Phytopathology* 40: 349–379.
- McGowan J., Fitzpatrick D. A. (2020): Chapter Five – Recent advances in oomycete genomics. *Advances in Genetics* 105: 175–228.
- McMullan M., Gardiner A., Bailey K., Kemen E., Ward B. J. et al (2015): Evidence for suppression of immunity as a driver for genomic introgressions and host range expansion in races of *Albugo candida*, a generalist parasite. *eLife* 4: e04550.
- Mey G., Oeser B., Lebrun M. H., Tudzynski P. (2002): The biotrophic, non-appressorium-forming grass pathogen *Claviceps purpurea* needs a Fus3/Pmk1 homologous mitogen-activated protein kinase for colonization of rye ovarian tissue. *Molecular Plant Microbe Interactions* 15(4): 303–312.
- Mieslerová B., Kitner M., Křístková E., Majeský L., Lebeda A. (2020c): Powdery mildews on *Lactuca* species – a complex view of host – pathogen interactions. *Critical Reviews in Plant Sciences* 39: 44–71.
- Mieslerová B., Kitner M., Petřeková V., Dvořáková J., Sedlářová M., Cook R. T. A., Lebeda A. (2020a): *Golovinomyces* powdery mildews on Asteraceae in the Czech Republic. *Plant Protection Science* 56(3): 163–179.
- Mieslerová B., Lebeda A., Petrželová I., Korbelová P. (2013): Incidence of lettuce downy mildew (*Bremia lactucae*) and powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*) in natural populations of prickly lettuce (*Lactuca serriola*). *Plant Protection Science* 39 (Special Issue): S24–S32.
- Mieslerová B., Sedlářová M., Lebeda A. (2016): Houby a houbám podobné organismy v biotechnologiích. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 199 str.
- Mieslerová B., Sedlářová M., Michutová M., Petřeková V., Cook R., Lebeda A. (2020b): Powdery Mildews on Trees and Shrubs in Botanical Gardens, Parks and Urban Green Areas in the Czech Republic. *Forests* 11: 967. (20 str.)
- Michelmore R. W. (1981): Sexual and asexual sporulation in the downy mildews, str. 165–181. In: Spencer D. M. [Ed.]: *The Downy Mildews*. Academic Press, London, UK, 636 str.
- Michelmore R. W., Iltott T., Hulbert S. H., Farrara B. (1988): The downy mildews, str. 53–79. In: Ingrain D. S., Williams P. H. [Eds]: *Advances in Plant Pathology*, Vol. 6. *Genetics of Plant Pathogenic Fungi*. Academic Press, London, UK, 566 str.
- Morgan W. M. (1978): Germination of *Bremia lactucae* oospores. *Transactions of the British Mycological Society* 71: 19–22.
- Müller J. (2000): Rzi, sněti a fytopatogenní plísně Moravského Krasu. *CORTUSA, Správa CHKO Moravský Kras, Blansko*, 76 str.

- Naranjo-Ortiz M. A., Gabaldón T. (2019): Fungal evolution: diversity, taxonomy and phylogeny of the Fungi. *Biological Reviews* 94: 2101–2137.
- Naveed Z. A., Wei X., Chen J., Mubeen H., Ali G. S. (2020): The PTI to ETI continuum in *Phytophthora*-plant interactions. *Frontiers in Plant Science* 11: 593905. (23 str.)
- Ngou B. P. M., Ahn H. K., Ding P., Jones J. D. G. (2021): Mutual potentiation of plant immunity by cell-surface and intracellular receptors. *Nature* 592: 110–115.
- Niessl G. (1864): Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora von Mähren und Oesterr. Schlesien. II. Pilze und Myxomyceten. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* 3: 60–193.
- Niks R. E., Parlevliet J. E., Lindhout P., Bai Y. (2019): Breeding crops with resistance to diseases and pests. Wageningen Academic Publishers, Wageningen, the Netherlands, 204 str.
- Oeser B., Kind S., Schurack S., Schmutzer T., Tudzynski P., Hinsch J. (2017): Cross-talk of the biotrophic pathogen *Claviceps purpurea* and its host *Secale cereale*. *BMC Genomics* 18: 273. (19 str.)
- Parra L., Maisonneuve B., Lebeda A., Schut J., Christopoulou M., Jeuken M., McHale L., Truco M-J., Crute I., Michelmore R. (2016): Rationalization of genes for resistance to *Bremia lactucae* in lettuce. *Euphytica* 210: 309–326.
- Paulech C. (1995): Flóra Slovenska X/1. Huby Múčnatkotvaré (Erysiphales). Veda, Publishing of Slovak Academy of Sciences, Bratislava, 294 str.
- Perley J. E., Stowe B. B. (1966): On the ability of *Taphrina deformans* to produce indoleacetic acid from tryptophan by way of tryptamine. *Plant Physiology* 41: 234–237.
- Petersen R. H., Hawksworth D. L. (2016): Notable historical databases of fungal names. *IMA Fungus* 7: A28–A41.
- Petre B., Lorrain C., Stukenbrock E. H., Duplessis S. (2020): Host-specialized transcriptome of plant-associated organisms. *Current Opinion in Plant Biology* 56: 81–88.
- 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: 233–253.
- Petrželová I., Lebeda A., Kosman E. (2013): Distribution, disease level and virulence variation of *Bremia lactucae* on *Lactuca sativa* in the Czech Republic in the period 1999–2011. *Journal of Phytopathology* 161: 503–514.
- Petržeková V. (2018): Atlas vybraných druhů padlí (řád Erysiphales) v České republice. Academia, Praha, 317 str.
- Piątek, M. (2005): The species of *Entyloma* (Ustilaginomycetes) on Convolvulaceae. *Mycotaxon* 93: 323–326.
- Picbauer R. (1941): Beitrag zur Pilzflora von Böhmen, Mähren und der Slowakei. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* 73: 177–203.
- Piepenbring M. (2009): Diversity, ecology, and systematics of smut fungi, str. 141–171. In: Del Claro K., Oliveira P. S., Rico-Gray V. [Eds.]: *Tropical Biology and Conservation*

- Management – VI: Phytopathology and Entomology. EOLSS Publishers Co., Oxford, UK, 288 str.
- Piepenbring M. (2015): Life cycle of *Puccinia graminis* on a grass. Online: [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:03_04_06_life_cycle_of_Puccinia_graminis_on_a_grass,_Pucciniales_Basidiomycota_\(M._Piepenbring\).png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:03_04_06_life_cycle_of_Puccinia_graminis_on_a_grass,_Pucciniales_Basidiomycota_(M._Piepenbring).png)
- Píchová K. (2017): Námel známý i neznámý (Known and Unknown Ergot). *Živa* 2017(5): 266–268.
- Píchová K., Pažoutová S., Kostovčík M., Chudíčková M., Stodůlková E., Novák P., Flieger M., van der Linde E., Kolařík M. (2018): Evolutionary history of ergot with a new infrageneric classification (Hypocreales: Clavicipitaceae: *Claviceps*). *Molecular and Phylogenetical Evolution* 123: 73–87.
- Pirondi A., Kitner M., Iotti M., Sedláková B., Lebeda A., Collina M. (2016): Genetic structure and phylogeny of Italian and Czech populations of the cucurbit powdery mildew fungus *Golovinomyces orontii* inferred by multilocus sequence typing. *Plant Pathology* 65: 959–967.
- Ploch S., Thines M. (2011): Obligate biotrophic pathogens of the genus *Albugo* are widespread as asymptomatic endophytes in natural populations of Brassicaceae. *Molecular Ecology* 20(17): 3692–3699.
- Ploch S., Kruse J., Thines M. (2019): Evolution of microcyclic species in the *Uromyces pisi* species complex. In: 3rd Wild Plant Pathosystems Conference, R. Prinz a M. Thines [Eds.], Frankfurt/Main and Schmitten, Germany, s. 21.
- Pradhan A., Ghosh S., Sahoo D., Jha G. (2021): Fungal effectors, the double edge sword of phytopathogens. *Current Genetics* 67: 27–40.
- Prášil K., Marková J. (2017): Má studium mikroskopických hub v českých zemích tradici? *Živa* 2017(5): CXXII–CXXIV.
- Prinz R., Thines M. (2019): Proceedings of the 3rd Wild Plant Pathosystems Conference. Frankfurt an Main and Schmitten, Germany, 96 str.
- Raaymakers T. M., Van den Ackerveken G. (2016): Extracellular Recognition of Oomycetes during Biotrophic Infection of Plants. *Frontiers in Plant Science* 7: 906. (12 str.)
- Rao G. P., Bertacinni A., Fiore N., Liefting L. W. [eds.] (2018): *Phytoplasmas: Plant pathogenic bacteria – I*. Springer, Singapore, 345 str.
- Refrégier G., Le Gac M., Jabbour F., Widmer A., Shykoff J. A., Yockteng R., Hood M. E., Giraud T. (2008): Cophylogeny of the anther smut fungi and their caryophyllaceous hosts: Prevalence of host shifts and importance of delimiting parasite species for inferring cospeciation. *BMC Evolutionary Biology* 8: 100. (17 str.)
- Riethmüller A., Voglmayr H., Göker M., Weiß M., Oberwinkler F. (2002): Phylogenetic relationships of the downy mildews (Peronosporales) and related groups based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. *Mycologia* 94: 834–849.

- Robinson R. A. (1976): Plant Pathosystems. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 184 str.
- Ruhe J., Agler M. T., Placzek A., Kramer K., Finkemeier I., Kemen E. M. (2016): Obligate biotroph pathogens of the genus *Albugo* are better adapted to active host defense compared to niche competitors. *Frontiers in Plant Science* 7: 820.
- Salcedo A. F., Purayannur S., Standish J. R., Miles T., Thiessen L., Quesada-Ocampo L. M. (2021): Fantastic downy mildew pathogens and how to find them: Advances in detection and diagnostics. *Plants* 10: 435. (24 str.)
- Sánchez-Martín J., Keller B. (2019): Contribution of recent technological advances to future resistance breeding. *Theoretical and Applied Genetics* 132(3): 713–732.
- Sankaran S., Mishra A., Ehsani R., Davis C. (2010): A review of advanced techniques for detecting plant diseases. *Computers and Electronic in Agriculture* 72: 1–13.
- Sansome E., Sansome F. W. (1974): Cytology and life history of *Peronospora parasitica* on *Capsella bursa-pastoris* and of *Albugo candida* on *Capsella bursa-pastoris* and *Lunaria annua*. *Transactions of the British Mycological Society* 62: 323–332.
- Sargent J. A., Tommerup I. C., Ingram D. S. (1973): The penetration of the susceptible lettuce variety by the downy mildew fungus, *Bremia lactucae* Regel. *Physiological Plant Pathology* 3: 231–239.
- Saur I. M. L., Hückelhoven R. (2021): Recognition and defence of plant-infecting fungal pathogens. *Journal of Plant Physiology* 256: 153324. (14 str.)
- Savory E. A., Granke L. L., Quesada-Ocampo L. M., Varbanova M., Hausbeck M. K., Day B. (2011): The cucurbit downy mildew pathogen *Pseudoperonospora cubensis*. *Molecular Plant Pathology* 12(3): 217–226.
- Savory E. A., Adhikari B. N., Hamilton J. P., Vaillancourt B., Buell C. R., Day B. (2012): mRNA-Seq analysis of the *Pseudoperonospora cubensis* transcriptome during cucumber (*Cucumis sativus* L.) infection. *PLoS ONE* 7(4): e35796. (12 str.)
- Sedlářová M. (2017): Mykózy rostlin (nejen Kanárských ostrovů). *Živa* 2017 (5): 241–244.
- Sedlářová M., Dobešová K., Lebeda A. (2020): Plíseň slunečnice v České republice. *Agromanuál* 15 (5): 32–34.
- Sedlářová M., Kubienová L., Drábková Trojanová Z., Luhová L., Lebeda A., Petřivalský M. (2016): The role of nitric oxide in development and pathogenesis of biotrophic phytopathogens – downy and powdery mildews. *Advances in Botanical Research* 77: 263–283.
- Sedlářová M., Vinter V. (2007): Rostlinná pletiva pod vlivem „houbových“ chorob. *Živa* 2007(6): 250–253.
- Schäfer A. M., Kemler M., Bauer R., Begerow D. (2010): The illustrated life cycle of *Microbotryum* on the host plant *Silene latifolia*. *Botany* 88: 875–885.
- Schardl C. L., Young C. A., Moore N., Krom N., Dupont P.-Y., Pan J., Florea S., Webb J. S., Jaromczyk J., Jaromczyk J. W., Cox M. P., Farman M. L. (2014): Chapter Ten – Genomes of Plant-Associated Clavicipitaceae. *Advances in Botanical Research* 70: 291–327.

- Schirmeisen K. (1942): Dr. Leo Franz Cernik t. Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn 74: XV–XVI.
- Schubiger F. X., Baert J., Bayle B., Bourdon P., Cagaš B., Černoč V. et al. (2010): Susceptibility of European cultivars of Italian and perennial ryegrass to crown and stem rust. *Euphytica* 176: 167–181.
- Schumann G. L., D'Arcy C. J. (2012): *Stories of Plant Diseases*. APS Press, St. Paul, MN, USA, 294 str.
- Shigo A. L. (1985): Compartmentalization of Decay in Trees. *Scientific American* 252(4): 96–105.
- Sinclair W. A., Lyon H. H. (2005): *Diseases of Trees and Shrubs*. Second Edition. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca and London, USA and UK, 660 str.
- Skalický V. (1985): Dosavadní vývoj, současný stav a perspektivy studia některých biotrofně parazitických mikromycetů se zřetelem k peronosporám a padlím. In: Šebek S. [Ed.]: Sborník referátů, přednesených na stejnojmenném semináři, pořádaném u příležitosti 175. výročí narození a 135. výročí úmrtí vynikajícího mykologa Augusta Carla Josepha Cordy 5. 9. 1984; str. 40–43. ČVSM, Praha, 45 str.
- Slusarenko A. J., Schlaich N. L. (2003): Downy mildew of *Arabidopsis thaliana* caused by *Hyaloperonospora parasitica* (formerly *Peronospora parasitica*). *Molecular Plant Pathology* 4: 159–170.
- Spanu P. D., Abbott J. C., Amselem J., Burgis T. A., Soanes D. M., Stüber K., et al. (2010): Genome expansion and gene loss in powdery mildew fungi reveal trade offs in extreme parasitism. *Science* 330: 1543–1546.
- Spanu P. D., Panstruga R. (2017): Editorial: Biotrophic Plant-Microbe Interactions. *Frontiers in Plant Science* 8: 192 (4 str).
- Spencer D. M. [Ed.] (1978): *The Powdery Mildews*. Academic Press, London, UK, 565 str.
- Spencer D. M. [Ed.] (1981): *The Downy Mildews*. Academic Press, London, UK, 636 str.
- Spencer M., Lebeda A. [Eds.] (2010): *Mass Screening Techniques for Selecting Crops Resistant to Disease*. International atomic energy agency (IAEA), Vienna, 327 str.
- Spencer-Phillips P. T. N., Gisi U., Lebeda A. [Eds.] (2002): *Advances in Downy Mildew Research*. Springer, Dordrecht, 283 str.
- Spring O., Gomez-Zeledon J., Hadziabdic D., Trigiano R. N., Thines M., Lebeda A. (2018): Biological characteristics and assessment of virulence diversity in pathosystems of economically important biotrophic oomycetes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 37(6): 439–495.
- Spring O., Zipper R. (2016): Asexual recombinants of *Plasmopara halstedii* pathotypes from dual infection of sunflower. *PLoS ONE* 11(12): e0167015. (12 str.)
- Stakman E. C. (1915): Relation between *Puccinia graminis* and plants highly resistant to its attack. *Journal of Agricultural Research* 4(3): 193–200.

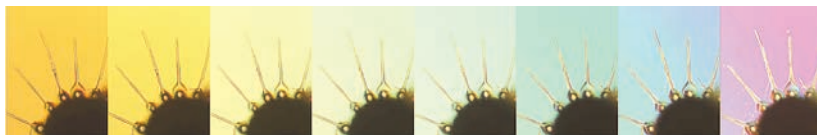
- Svetaz L. A., Bustamante C. A., Goldy C., Rivero N., Müller G. L., Valentini G. H., Fernie A. R., Drincovich M. F., Lara M. V. (2017): Unravelling early events in the *Taphrina deformans* – *Prunus persica* interaction: an insight into the differential responses in resistant and susceptible genotypes. *Plant, Cell & Environment* 40: 1456–1473.
- Svrček M., Urban Z. (1988): Jaromír Klika – 100 let od narození. *Česká mykologie* 42(3): 187–189.
- Szabo L. J., Bushnell W. R. (2001): Hidden robbers: The role of fungal haustoria in parasitism of plants. *PNAS* 98(14): 7654–7655.
- Šafránková I., Müller J. (2007): The occurrence of *Peronospora radii* de Bary on *Argyranthemum frutescens* (L.) Schultz-Bip. in the Czech Republic. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* LV(1): 205–210.
- Tainter F. H., Palmer K. S. (1998): *Plant Pathology: Past to Present*. American Phytopathological Society, St. Paul, MN USA. On-line: <https://www.apsnet.org/members/engagement/opro/Pages/IllustratedStorybook.aspx>
- Takamatsu S. (2013): Molecular phylogeny reveals phenotypic evolution of powdery mildews (Erysiphales, Ascomycota). *Journal of General Plant Pathology* 79: 218–226.
- Tauzin A. S., Giardina T. (2014): Sucrose and invertases, a part of the plant defense response to the biotic stresses. *Frontiers in Plant Science* 5: 293.
- Thind T. S. [Ed.]: *Fungicide Resistance in Crop Protection. Risk and Management*. CABI, Wallingford, UK, 2012, 296 str.
- Thines M. (2014): Phylogeny and evolution of plant pathogenic oomycetes – a global review. *European Journal of Plant Pathology* 138: 431–447.
- Thines M. (2019): An evolutionary framework for host shifts – jumping ships for survival. *New Phytologist* 224(2): 605–617.
- Thines M., Choi Y.-J. (2016): Evolution, diversity, and taxonomy of the Peronosporaceae, with focus on the genus of *Peronospora*. *Phytopathology* 106: 6–18.
- Thomas A., Carbone I., Lebeda A., Ojiambo P. S. (2017): Virulence structure within the population of *Pseudoperonospora cubensis* in the United States. *Phytopathology* 107: 777–785.
- Thoms D., Liang Y., Haney C. H. (2021): Maintaining symbiotic homeostasis: How do plants engage with beneficial microorganisms while at the same time restricting pathogens? *Molecular Plant-Microbe Interactions* 34(5): 462–469.
- Thordal-Christensen H. (2020): A holistic view on plant effector-triggered immunity presented as an iceberg model. *Cellular and Molecular Life Science* 77: 3963–3976.
- Thrall P. H., Barrett L. G., Dodds P. N., Burdon J. J. (2016): Epidemiological and evolutionary outcomes in gene-for-gene and matching allele models. *Frontiers in Plant Science* 6: 1084.

- Tichý V., Scháněl L. (1957): Cvičení v pěstování kryptogam. Státní pedagogické nakladatelství, Praha, 127 str.
- Torres M. S., White J. F. (2009): Clavicipitaceae: Free-Living and Saprotrophs to Plant Endophytes, str. 422–430. In: Schaechter M. [Ed.]: Encyclopedia of Microbiology (3rd Edition). Academic Press, 4600 str.
- Trigiano R. N., Windham M. T., Windham A. S. [Eds.] (2007): Plant Pathology. Concepts and Laboratory Exercises. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL, USA, 576 str.
- Trojanová Z., Sedlářová M., Gulya T. J., Lebeda A. (2017): Methodology of virulence screening and race characterization of *Plasmopara halstedii*, and resistance evaluation in sunflower – a review. Plant Pathology 66: 171–185.
- Tronsmo A. M., Collinge D. B., Djurlle A., Munk L., Yuen J., Tronsmo A. (2020): Plant Pathology and Plant Diseases. CABI, Wallingford, UK, 438 str.
- Turland N. J. et al. (2018): International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code). Regnum Vegetabile Vol. 159, Koeltz Botanical Books, Oberreifenberg, Germany, 254 str.
- Urban Z., Marková J. (2009): Catalogue of rust fungi of the Czech and Slovak Republics (Katalog rzí České a Slovenské republiky). Univerzita Karlova v Praze, Nakladatelství Karolinum, Praha, 366 str.
- van de Vossen B. T. L. H., Warris S., Nguyen H. D. T. et al. (2019): Comparative genomics of chytrid fungi reveal insights into the obligate biotrophic and pathogenic lifestyle of *Synchytrium endobioticum*. Scientific Reports 9: 8672. (15 str.)
- van der Linde K, Göhre V. (2021): How do smut fungi use plant signals to spatiotemporally orientate on and *in planta*? Journal of Fungi 7(2): 107. (13 str.)
- Voglmayr H. (2008): Progress and challenges in systematics of downy mildews and white blister rusts: new insights from genes and morphology. European Journal of Plant Pathology 122: 3–18.
- Voglmayr H., Riethmüller A., Göker M., Weiss M., Oberwinkler F. (2004): Phylogenetic relationships of *Plasmopara*, *Bremia* and other genera of downy mildew pathogens with pyriform haustoria based on Bayesian analysis of partial LSU rDNA sequence data. Mycological Research 108: 1011–1024.
- Waller J., Lenné J., Waller S. (2001): Plant Pathologist's Pocketbook. 3rd Edition. CABI Publishing, Wallingford, UK, 528 str.
- Walters D. R. (2010): Induced resistance: destined to remain on the sidelines of crop protection? Phytoparasitica 38: 1–4.
- Walters D., Newton A., Lyon G. [Eds.] (2007): Induced Resistance for Plant Defence. Blackwell Publishing, Oxford, UK, 258 str.
- Wang Q., Sun M., Zhang Y., Song Z., Zhang S., Zhang Q., Xu J.-R., H. Liu (2020): Extensive chromosomal rearrangements and rapid evolution of novel effector superfamilies

- contribute to host adaptation and speciation in the basal ascomycetous fungi. *Molecular Plant Pathology* 21: 330–348.
- Ward H. M. (1905): Recent Researches on the Parasitism of Fungi. *Annals of Botany* 19(73): 1–54.
- Watkinson S., Boddy L., Money M. (2015): *The Fungi*. Third Edition. Academic Press, San Diego, USA, 466 str.
- Webster J., Weber R. W. S. (2007): *Introduction to Fungi*, 3rd edition. Cambridge University Press, Cambridge and New York, 867 str.
- Weltzien H. C. (1978): Geographical distribution of powdery mildews, str. 39–49. In: Spencer D. M. [Ed.] (1978): *The Powdery Mildews*. Academic Press, London, UK, 565 str.
- Wicker T., Oberhaensli S., Parlange F., Buchmann J. P., Shatalina M., et al. (2013): The wheat powdery mildew genome shows the unique evolution of an obligate biotroph. *Nature Genetics* 45: 1092–1096.
- Wijayawardene N. N. et al. (2020): Outline of Fungi and fungus-like taxa. *Mycosphere* 11(1): 1060–1456.
- Withers S., Williams S., Brumer H. (2020): “Carbohydrate-active enzymes”, CAZyedia. Online: <http://www.cazyedia.org/> (přístup 16. 3. 2021)
- Wu B., Hussain M., Zhang W., Stadler M., Liu X., Xiang M. (2019): Current insights into fungal species diversity and perspective on naming the environmental DNA sequences of fungi. *Mycology* 10: 127–140.
- Wyka S. A., Mondo S. J., Liu M., Dettman J., Nalam V., Broders K. D. (2021): Whole-genome comparisons of ergot fungi reveals the divergence and evolution of species within the genus *Claviceps* are the result of varying mechanisms driving genome evolution and host range expansion. *Genome Biology and Evolution* 13(2): evaa267. (21 str.)
- Yuan M., Jiang Z., Bi G., et al. (2021): Pattern-recognition receptors are required for NLR-mediated plant immunity. *Nature* 592: 105–109.
- Zadoks J. C. (2005): *Sea lavender, rust and mildew. A perennial pathosystem in the Netherlands*. Wageningen Academic Publishers, Wageningen, the Netherlands, 253 str.
- Zadoks J. C. (2008): *On the Political Economy of Plant Disease Epidemics*. Wageningen Academic Publishers, Wageningen, the Netherlands, 249 str.
- Zaidi S. S., Mukhtar M. S., Mansoor S. (2018): Genome editing: targeting susceptibility genes for plant disease resistance. *Trends in Biotechnology* 36: 898–906.
- Zhao P., Liu F., Li Y.-M., Cai L. (2016): Inferring phylogeny and speciation of *Gymnosporangium* species and their coevolution with host plants. *Scientific Reports* 6: 29339. (10 str.)
- Zhou J.-M., Zhang Y. (2020): Plant immunity: danger perception and signaling. *Cell* 181: 978–989.

Internetové zdroje, které mohou pomoci při identifikaci fytopatogenních biotrofních hub a peronospor, resp. oomycetů:

- Agromanual.cz (2020): Choroby. Online:
<https://www.agromanual.cz/cz/atlas/choroby>
- APS (2000–2021): APS Education center. Online:
<https://www.apsnet.org/edcenter/Pages/default.aspx>
- Bugwood Images (1994–2018): IPM Images. Online:
<https://www.ipmimages.org/index.cfm>
- CAB International (2021): Invasive Species Compendium. Online:
<https://www.cabi.org/isc/>
- Ellis W. N. (2001–2021): Leafminers and plant galls of Europe. Online:
<https://bladmineerders.nl/>
- Index Fungorum Partnership (1996–2021): Index Fungorum. Online:
www.indexfungorum.org
- Kendrick B. (1998–2020): All About Fungi. Online: <http://www.mycolog.com/>
- Kruse J. (2021): (Obligat) Phytoparasitische Kleinpilze. Online:
<http://jule.pflanzenbestimmung.de/pflanzen-und-pilze/phytoparasitische-kleinpilze/>
- ÚKZUZ (2014–2021): Rostlinolékařský portál. Online:
http://eagri.cz/public/app/srs_pub/fytoportal/public/



Summary

Biotrophic fungal and oomycete parasites of wild plants

Sedlářová M., Mieslerová B., Drábková Trojanová Z., Lebeda A.

Department of Botany, Faculty of Science, Palacký University, Olomouc
Šlechtitelů 27, 783 71 Olomouc-Holice, Czech Republic

Biotrophy represents a strategy which evolved independently in several groups of fungal and oomycete parasites as a means of gaining nutrients from host plants during periods of intimate coexistence of the partners. Obligate biotrophs (downy and powdery mildews, rusts and anther smuts) are introduced in detail, and complemented by a consideration of facultative biotrophs (Taphrinales, ergots, and smuts). As causal agents of crop diseases have been widely presented elsewhere, our book fills a gap by providing examples illustrating biotrophic infestation of wild host plants, mainly those species growing in Central Europe.

Wild plant pathosystems can provide essential knowledge of host-pathogen interactions that is applicable to the management of crop diseases. Herein, a brief insight into the discipline of wild plant pathosystems arises from chapters focused on: general principles in plant pathosystems; delimitation of biotrophy; an overview of mycological and phytopathological studies in the Olomouc and Moravian region; a recent review of plant-biotrophic pathogen interactions; intraspecific variability of biotrophs, as well as methods of species determination. A special part of the book is devoted to a detailed characterization of the above mentioned biotrophic taxa with a particular emphasis on downy and powdery mildews that have been studied in our laboratory for several decades.

Biotrofní houby a peronosporý planě rostoucích rostlin

Autoři:

Michaela Sedlářová, Barbora Mieslerová,
Zuzana Drábková Trojanová, Aleš Lebeda

Autoři fotografií:

Zuzana Drábková Trojanová (ZDT), Jitka Dvořáková (JD), Aleš Jirsa (AJ),
Marek Kasner (MK), Tomáš Koubek (TK), Ondřej Koukol (OK),
Eva Křístková (EK), Aleš Lebeda (AL), Barbora Mieslerová (BM),
Markéta Michutová (MM), Patrik Mlčoch (PM), Simon Ondryáš (SO),
Veronika Petřeková (VP), Elena Rakhimova (ER), Jindřich Sedláček (JS),
Michaela Sedlářová (MS), Gulnaz Sypabekkyzy (GS), Abigail Vrbovská (AV),
Jan Wipler (JW), Petr Zehnálek (PZ)

Autorky kreseb a schémat:

Z. Drábková Trojanová, B. Mieslerová, M. Sedlářová, V. Petřeková

Grafická úprava a sazba: EO, Moravské zemské muzeum, Brno

Vydavatel: Česká fytopatologická společnost, Praha

Tisk: Moravské zemské muzeum, Zelný trh 6, 659 37 Brno

Vydání první

2021

Počet stran: 168

ISBN 978-80-903545-7-9 (On-line; <https://www.vurv.cz/cspp/publikace.html>)
ISBN 978-80-903545-6-2 (Print; náklad 500 ks)



Biotrofní (na hostitele úzce vázaní) parazité rostlin se vyvinuli jak u hub (padlí, rzi, sněti, kadeřavky, prvohouby, paličkovice), tak u řasovek (peronospory, albuga). Kniha představuje vybrané zástupce těchto skupin v širším kontextu přírodních rostlinných patosystémů.



978-80-903545-7-9