

Poděkování

Publikace „Padlí“ vznikla díky podpoře následujících výzkumných projektů, které byly řešeny na katedře botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci v letech 1999-2016:

Výzkumný záměr „Stresová a patologická biologie, biochemie a bioenergetika rostlin“ (MSM153100010), MŠMT ČR (1999-2004);

Výzkumný záměr „Variabilita složek a interakcí v rostlinném patosystému a vliv faktorů prostředí na jejich projev“ (MSM6198959215), MŠMT ČR (2005–2011);

„Systémy ochrany polní zeleniny vůči škodlivým organismům“ (NAZV, QD 1357), MZe ČR (2001–2004);

„Diagnostika a metody integrované ochrany proti karanténním a dalším ekonomicky významným patogenům plodové a listové zeleniny“ (NAZV, QH1229), MZe ČR (2007–2011);

„Národní program konzervace a využívání genetických zdrojů rostlin a mikroorganismů významných pro výživu a zemědělství – sbírka fytopatogenních mikroorganismů“ (NPGZ-M/03-023), MZe ČR (1996-dosud)

Interní grant UP v Olomouci (IGA-PrF_2016_001, IGA-PrF-2017-001) (2012–dosud).

J. Huzsár děkuje pracovníkům Slovenskej poľnohospodárskej knižnice při SPU v Nitre za pomoc při zabezpečení málo dostupné literatury v průběhu zpracování této publikace.

A. Lebeda je velmi zavázán RNDr. M. Kitnerovi, Ph.D. a Bc. K. Michalcové za zpracování části 2.5.5. Molekulární metody studia fylogeneze a genetické variability padlí.

Autoři děkují všem oponentům za jejich kritické připomínky, které přispěly ke zkvalitnění textu této knihy.

Autoři:

prof. Ing. Aleš Lebeda, DrSc., doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D., RNDr. Božena Sedláková, Ph.D.

Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, Katedra botaniky

doc. Ing. Jozef Huszár, DrSc.,

Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre, Katedra ochrany rastlín, Nitra, Slovenská republika

Oponenti knihy Padlí kulturních a planě rostoucích rostlin:

Prof. Ing. Radovan Pokorný, Ph.D.

Mendelova Univerzita v Brně, Agronomická fakulta, Ústav pěstování, šlechtění rostlin a rostlinolékařství

Doc. Ing. Eva Křístková, Ph.D.

Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, Katedra botaniky

RNDr. Kamila Bacigálová, CSc.

Botanický ústav Slovenskej akadémie vied, Bratislava, Slovenská republika

Text © Aleš Lebeda, Barbora Mieslerová, Jozef Huszár, Božena Sedláková

Perokresby © V. Petřeková, Z. Trojanová

Ilustrace © E. Česneková, A. Dreiseitl, D. Filová, J. Havel, K. Hudec, J. Huszár, A. Lebeda, M. T. McGrath, B. Mieslerová, R. Novotný,

I. Petřelová, V. Petřeková, T. Roháčik, B. Sedláková, M. Sedlářová, J. Staněk

Olomouc 2017

ISBN 978-80-87091-69-2

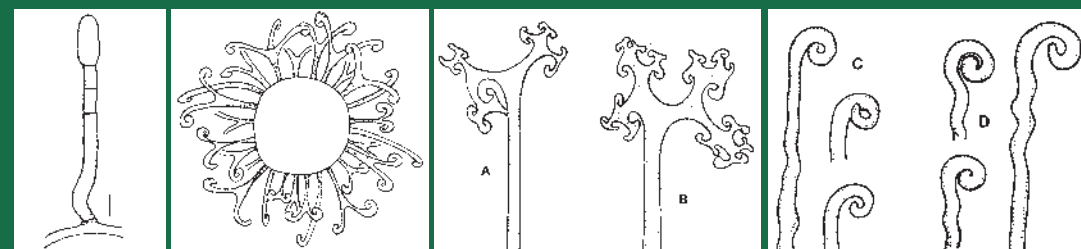
1. Úvod	9
2. Obecná část	13
2.1. Taxonomie a fylogeneze padlí	15
2.1.1. Padlí v současném systému houbových organismů	16
2.1.2. Historie taxonomického studia padlí	16
2.1.3. Morfologie a anatomie základních taxonomicky významných znaků	18
2.1.3.1. Nepohlavní (anamorfní) stadium	18
2.1.3.2. Pohlavní (teleomorfní) stadium	24
2.1.4. Současná taxonomie padlí a poznatky o jejich fylogenezi	27
2.1.5. Koncept druhu a determinace druhů	31
2.1.6. Anamorfní druhy padlí bez přesného rodového zařazení	32
2.2. Geografické rozšíření	35
2.2.1. Výskyt padlí v různých geografických oblastech a areálech rostlin	36
2.2.2. Kvalitativní a kvantitativní zastoupení padlí	36
2.2.3. Globální epidemické šíření padlí	37
2.3. Biologie, ekologie a epidemiologie	41
2.3.1. Symptomy a orgánová specifičnost	42
2.3.2. Hostitelský okruh a druhová specifičnost	42
2.3.3. Infekční cyklus	44
2.3.4. Ekologie a nároky na podmínky prostředí	45
2.3.4.1. Teplota	46
2.3.4.2. Vlhkost	46
2.3.4.3. Světlo	48
2.3.4.4. Proudění vzduchu	49
2.3.5. Epidemiologie	50
2.3.6. Ekosystémová koncepce, interakce kulturního a přírodního patosystému	52
2.4. Interakce rostlina–patogen, infekční proces a jeho zákonitosti	55
2.4.1. Kategorizace interakcí rostlina–padlí	56
2.4.1.1. Nehostitelská rezistence	56
2.4.1.2. Hostitelská rezistence	57
2.4.1.3. Adultní rezistence	58
2.4.1.4. Polní rezistence	58
2.4.2. Morfologické, anatomické a cytologické aspekty infekce	58
2.4.2.1. Události předcházející klíčení konidií	58
2.4.2.2. Klíčení konidií a vznik apresoria	59
2.4.2.3. Úloha primárního klíčícího vlákna konidií <i>Blumeria graminis</i>	61
2.4.2.4. Penetrace hostitelské buňky a vznik haustoria	62
2.4.2.5. Reakce epidermis na infekci padlím	63
2.4.2.5.1. Tvorba papily	63
2.4.2.5.2. Hypersenzitivní reakce	63
2.4.2.5.3. Akumulace kalózy	65
2.4.2.5.4. Lignifikace	65

2.4.3. Fyziologické, biochemické a molekulárně-biologické aspekty interakce	65	2.7.3. Metody izolace, inokulace a kultivace padlí	131
2.4.3.1. Fyziologické aspekty interakce	66	2.7.3.1. Metody izolace padlí	131
2.4.3.2. Biochemické aspekty interakce	66	2.7.3.2. Metody inokulace rostlin padlím	132
2.4.3.3. Molekulárně-biologické aspekty interakce	70	2.7.3.3. Metody kultivace padlí	133
2.4.4. Genetika interakce hostitel–patogen	72	2.7.4. Hodnocení intenzity napadení rostlin padlím	134
2.5. Biologická a patogenní variabilita padlí a metody jejího studia	75	2.7.4.1. Obecná charakteristika a klasifikace metod, možnosti jejich použití.....	134
2.5.1. Obecná charakteristika	76	2.7.4.2. Kvalitativní metody	137
2.5.2. Speciální forma (forma specialis)	76	2.7.4.3. Kvantitativní metody	139
2.5.3. Patotyp	79	2.7.4.3.1. Metody založené na hodnocení fenotypu rezistence	139
2.5.4. Fyziologická rasa (rasa)	80	2.7.4.3.2. Metody založené na hodnocení vývoje a reprodukce patogena	142
2.5.5. Molekulární metody studia fylogeneze a genetické variability padlí (autoři kapitoly: RND r. M. Kitner, Ph.D., Bc. K. Michalcová)	83	2.7.4.3.3. Epidemiologické metody	143
2.5.5.1. Problematika izolace DNA	83	2.7.4.4. Metody hodnocení rezistence obilnin vůči <i>Blumeria graminis</i> (příkladová studie)	146
2.5.5.2. Využití DNA markerů	84	2.7.4.4.1. Hodnocení rezistence v polních podmínkách po přirozené infekci	146
2.5.5.2.1. RFLP markery	84	2.7.4.4.2. Hodnocení stupně napadení padlím trav	147
2.5.5.2.2. RAPD markery	84	2.7.4.4.3. Hodnocení rezistence obilnin v polních, skleníkových a laboratorních podmínkách po umělé inokulaci	149
2.5.5.2.3. AFLP markery	85	2.7.5. Metody uchovávání izolátů padlí	149
2.5.5.3. Sekvenování	87	2.7.5.1. Krátkodobé uchovávání	150
2.6. Metody ochrany vůči padlí	93	2.7.5.2. Dlouhodobé uchovávání	150
2.6.1. Šlechtění rostlin na rezistenci	94	2.7.6. Metody studia variability patogenity	151
2.6.1.1. Metody šlechtění na rezistenci	95	2.7.6.1. Obecné principy	151
2.6.1.2. Šlechtění na rasově specifickou rezistenci	97	2.7.6.2. Analýza virulence, příčinná studie <i>Blumeria graminis</i>	152
2.6.1.3. Šlechtění na rasově nespecifickou rezistenci	98	2.7.6.2.1. Stacionární způsoby odchyty konidií	152
2.6.1.4. Zdroje rezistence u pšenice seté vůči <i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>tritici</i>	99	2.7.6.2.2. Mobilní způsob odchyty konidií	153
2.6.1.5. Zdroje rezistence u ječmene setého vůči <i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>hordei</i>	102	2.7.6.2.3. Kultivační podmínky pro analýzu virulence padlí trav	153
2.6.2. Chemická ochrana.....	104	2.7.6.2.4. Stupnice hodnocení, determinace virulence a rezistence	154
2.6.2.1. Historie chemické ochrany vůči padlí	104	2.7.7. Metody detekce rezistence padlí k fungicidům	155
2.6.2.2. Fungicidy používané v ochraně proti padlí	107	2.7.7.1. Metody <i>in vivo</i>	155
2.6.2.3. Rezistence padlí k fungicidům	108	2.7.7.2. Molekulární metody	156
2.6.3. Biologické a jiné metody ochrany vůči padlí	115	2.8. Přehled literatury použité v Úvodu a Obecné části	161
2.6.3.1. Obecná charakteristika a klasifikace metod	115	3. Speciální část	201
2.6.3.2. Metody založené na iniciaci obranných mechanismů	116	3.1. Obilniny	203
2.6.3.3. Metody založené na parazitismu nebo antibiόze	119	3.2. Okopaniny	217
2.6.3.3.1. <i>Ampelomyces quisqualis</i>	119	3.3. Olejniny	223
2.6.3.3.2. <i>Verticillium lecanii</i>	120	3.4. Luskoviny	235
2.6.3.3.3. Další zástupci mykoparazitů	121	3.5. Chmel	241
2.6.3.3.4. Antibiόza	121	3.6. Tabák	247
2.6.3.4. Perspektivy využití biologické ochrany	123	3.7. Réva vinná	253
2.7. Metodické aspekty experimentální práce s padlím	125	3.8. Ovocné dřeviny a drobné ovoce	261
2.7.1. Sběr infikovaného rostlinného materiálu a konidií padlí	126		
2.7.2. Mikroskopické pozorování padlí	129		

3.9. Zelenina	279
3.10. Léčivé a aromatické rostliny	311
3.11. Okrasné rostliny	321
3.12. Stromy a keře	329
3.13. Plevelné rostliny	339
Souhrn	346
Summary	348
Rejstřík	350



1. ÚVOD

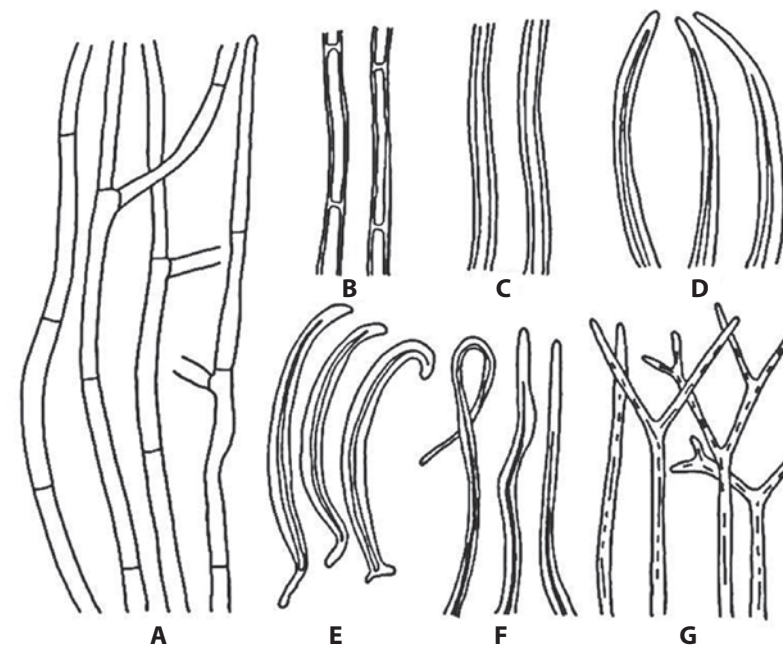


nost parazitovat na zástupcích jednoděložných rostlin v evoluci patrně vícekrát a nezávisle. U rodu *Neoerysiphe* měl původní předek patrně blízký vztah s čeledí Lamiaceae a z ní přešel na zástupce ostatních čeledí (Takamatsu et al., 2008). Pomocí analýz rDNA ITS sekvencí došlo také k odhalení doby evolučního oddělení rodu *Phyllactinia* od rodu *Pleochaeta* (Takamatsu et al., 2008).

2.1.3. Morfologie a anatomie základních taxonomicky významných znaků

2.1.3.1. NEPOHLAVNÍ (ANAMORFNÍ) STADIUM

Mycelium tvořené hyfami je u většiny rodů povrchové (epifytické), s výjimkou rodů *Leveillula*, *Phyllactinia*, *Pleochaeta*, *Queirozia* a jednotlivých druhů rodu *Cystotheca*, které rostou převážně (endofytické) nebo částečně (hemiendofytické) uvnitř pletiv hostitele (Braun et al., 2002; Braun a Cook, 2012) (Obr. 2.1.1.). Mladé hyfy jsou průhledné nebo bělavé, ale posléze v procesu zrání šednou, červenají nebo hnědnou (Braun et al., 2002). Díky tomu můžeme vývoj houby snadno pozorovat pomocí světelné mikroskopie. Např. samotné listy mohou být fixovány a nabarveny, abychom viděli houbu na povrchu rostliny; není potřeba listy řezat, což je nutné u studia houbových parazitů, kteří napadají rostlinný mezofyl.



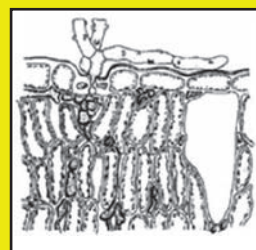
A – primární mycelium, B–G – sekundární mycelia (podle Braun et al., 2002).



Rody s ektofytickým myceliem (ektoparazité):
Arthrocladiella
Blumeria
Brasiliomyces
Caespitotheca
Cystotheca
Erysiphe
Golovinomyces
Neoerysiphe
Parauncinula
Podosphaera
Sawadaea



Rody s částečně endofytickým myceliem (částeční endoparazité):
Queirozia
Pleochaeta
Phyllactinia



Rody s endofytickým myceliem (endoparazité):
Leveillula

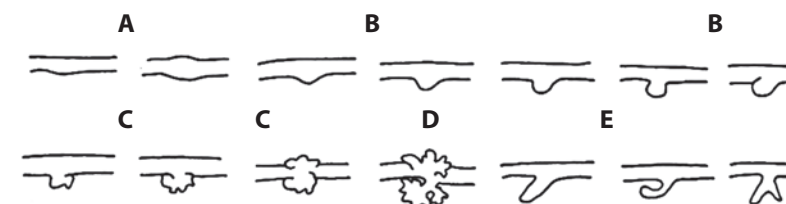
Obr. 2.1.1.

Skupiny rodů padlí na základě typů parazitismu (podle Takamatsu, 2013).

Některé druhy tvoří diferencované sekundární hyfy (Braun et al., 2002). Somatické (asimilační) hyfy dávají vyrůst reprodukčním strukturám (konidiofory, chasmothecia) (Obr. 2.1.2.). Někteří autoři zaznamenali výskyt chlamydospor.

Apresoria na myceliu jsou bradavkovitého tvaru, jsou laločnatá až korálovitě větvená, slouží jako struktury, které zajišťují přichytávání mycelia na povrch hostitele, a iniciují tvorbu haustorií. Apresoria se vyskytují také na myceliu v různém postavení – jednotlivě, ale i po dvou nebo třech na jedné myceliální buňce, v postavení proti sobě nebo v řadě (Braun a Cook, 2012) (Obr. 2.1.3.).

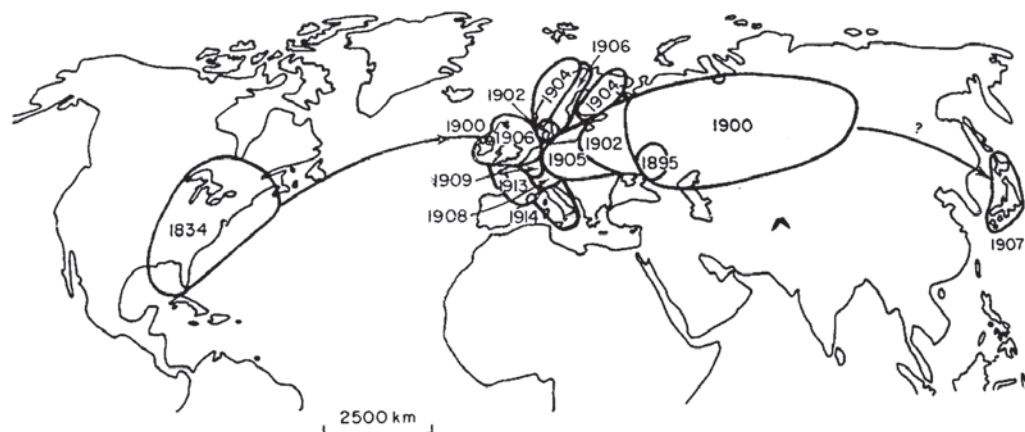
Haustoria jsou orgány, které slouží k získávání živin. U ektofytických druhů padlí haustoria vyrůstají z centra připojení myceliálních apresorií. Haustoria se tvoří uvnitř epidermálních buněk a jenom zřídka v buňkách hlubších vrstev (mezofyl). Tvar haustorií se také liší. U většiny druhů, kromě zástupců tribu Phyllactinieae, jsou haustoria více či méně laločnatá, u tribu Phylac-



Typy apresorií: A – nezřetelná, B – ve tvaru přísavky, C – laločnatá, D – korálovitá, E – protáhlá, zahnutá (podle Braun et al., 2002).

Obr. 2.1.2.

Obr. 2.1.3.



Obr. 2.2.1. Epidemické šíření padlí angreštového (*Podospaera mors-uvae*) v jednotlivých letech (Weltzien, 1978).

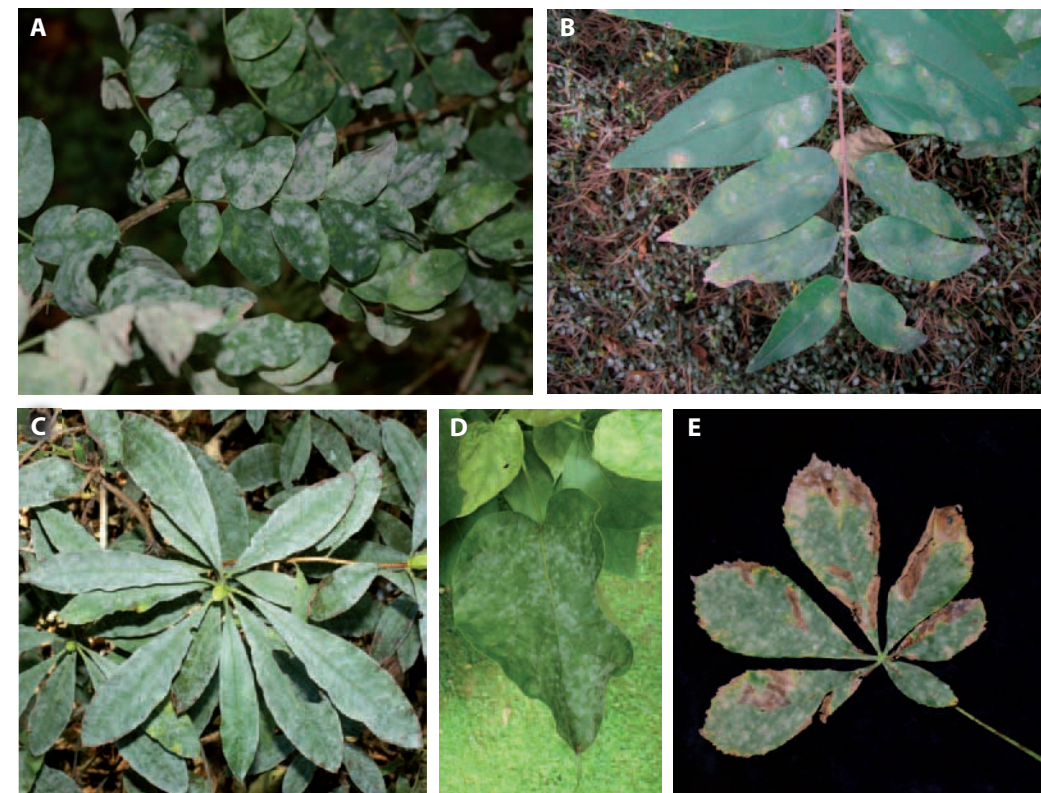
V poslední době (konec 20. a počátek 21. století) se odborná literatura přímo hemží záznamy o prvních výskytech padlí na určitých rostlinných druzích z různých regionů odlišných od jejich původně popsaného areálu rozšíření (viz příklady na obrázku 2.2.2.). Bolay et al. (2005) předpokládají, že současné klimatické změny v Evropě mohou podporovat šíření cizorodých druhů padlí.

Např. u druhu *Erysiphe flexuosa* (padlí vyskytující se na rodu *Aesculus* (jírovec)) se za původní oblast výskytu považuje Severní Amerika (Braun, 1987). Tento druh byl v Evropě poprvé zaznamenán v roce 2000 a brzy byla jeho přítomnost dokumentována v Srbsku, Francii, Německu, Polsku, Slovensku, Švýcarsku, Velké Británii, Maďarsku, Slovinsku a Litvě (Ale-Agha et al., 2000; Kiss et al., 2004).

Erysiphe palczewskii je další druh, který rapidně rozšiřuje svůj geografický areál. Vyskytuje se na rodu *Caragana* (čimišník), na kterém byl poprvé popsán v roce 1927 ve východním Rusku (Braun, 1987). Dále byl popsán v Bělorusku v roce 1975 a nyní se šíří Evropou (Heluta a Minter, 1998; Lebeda et al., 2008a). Zdá se, že např. ve Finsku pomalu nahrazuje původní druh *Erysiphe trifolii* na jeho hostitelích (Huhtinen et al., 2001). Mezi další poměrně nové druhy v Evropě lze zařadit i *Erysiphe platani*, jehož výskyt je zaznamenán na rodu *Platanus* v Evropě, ale původní areál byl v Severní Americe (Vajna a Suele, 2011), a *Erysiphe elevata* na rodu *Catalpa* (Cook et al., 2004).

Druh *Erysiphe symphoricarpi*, původní v Severní Americe, byl v Evropě poprvé popsán v 80. letech 20. století, jeho teleomorfa však byla neznámá až do roku 2002 (Kiss et al., 2002). Podobná situace platí pro padlí (*Erysiphe azaleae*) na rodu *Rhododendron*, které bylo v Evropě poprvé pozorováno v počátcích 80. let 20. století, ale jeho teleomorfa nebyla zaznamenána až do roku 2000 (Inman et al., 2000; Lebeda et al., 2006).

Právě problematika nepřítomnosti pohlavního stadia je další výzvou pro taxonomy a fytopatology. Existuje mnoho záznamů nově popsaných druhů padlí, u kterých nebyla teleomorfa zatím objevena. Důvodem pro takovýto stav může být buď fakt, že se jedná o heterotalické druhy, u kterých je přítomen pouze jeden párovací typ, anebo fakt, že se v průběhu let očekává

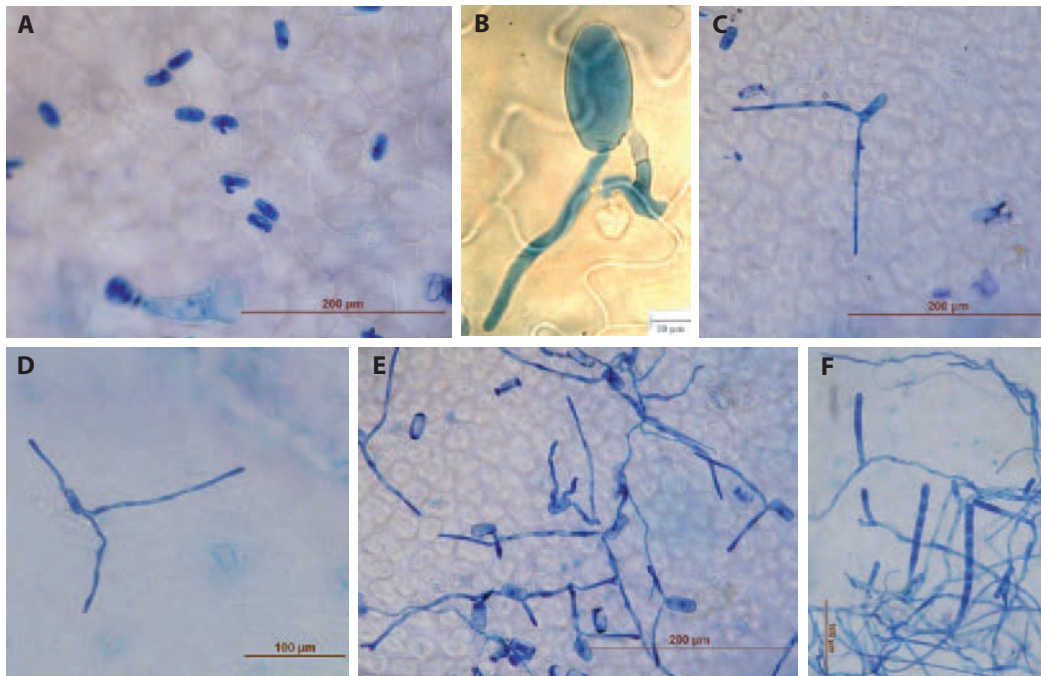


Příklady nových expanzivně se šířících druhů padlí v Evropě: A – *Erysiphe palczewskii* na *Caragana arborescens*, B – *Erysiphe deutziae* na *Deutzia scabra*, C – *Erysiphe azaleae* na *Rhododendron*, D – *Erysiphe elevata* na *Catalpa bignonioides*, E – *Erysiphe flexuosa* na *Aesculus hippocastanum*. Foto: B. Mieslerová (A–C, E), V. Petřeková (D).

objevení nových biotypů, dobře přizpůsobených na nové podmínky prostředí umožňující pohlavní rozmnožování. V současnosti dostačující vysvětlení pro tento fenomén není k dispozici.

Velmi významným příkladem této problematiky je padlí rajčat (*Pseudoidium neolycopersici*), jehož epidemický a velmi devastující výskyt na skleníkových rajčatech v Evropě byl odstartován v roce 1986; v tuto chvíli se areál jeho rozšíření stále zvětšuje (celá Evropa, Severní a Jižní Amerika, Afrika, Asie). U tohoto druhu dosud nebylo nalezeno teleomorfní stadium (Lebeda et al., 2014). Dalším příkladem je anamorfní druh přiřazovaný k *Erysiphe deutziae*, který se dosud ve větší míře vyskytoval ve východním Rusku a Japonsku a u něhož dochází k rozšiřování areálu i v Evropě (Bolay et al., 2005).

Jednotlivé druhy padlí mohou spoluinfikovat stejného hostitele, v tom případě se pak zvyšuje pravděpodobnost, že nově objevený druh bude přehlédnut. Cook et al. (2006) popsali druhy *Neoerysiphe galeopsidis* a *Erysiphe elevata*, které jsou schopny spoluinfekce listů na rodu *Catalpa* v Anglii. *N. galeopsidis* se začíná vyskytovat v červnu, ale brzy je nahrazeno druhem *E. elevata*. Situace ohledně padlí na rodu *Catalpa* se jeví ještě komplikovanější, jelikož v Evropě je více než 100 let popisován ještě druh *E. catalpae* (Agha et al., 2004). Vytláčování jednoho



Obr. 2.4.4.

Jednotlivé fáze infekčního cyklu padlí: A – počátek klíčení *Podosphaera xanthii* na měsíčku lékařském, 6 hpi, B – tvorba apesoria a haustoria *Pseudoidium neolyopersici* na rajčeti jedlém, 24 hpi, C – konidie *Golovinomyces cichoracearum* s dvěma plně vytvořenými klíčovými vlákny, 48 hpi, D – konidie *Golovinomyces cichoracearum* s třemi plně vytvořenými klíčovými vlákny, 48 hpi, E – směs konidií *Golovinomyces cichoracearum* s dvěma i třemi klíčovými vlákny, 48 hpi, F – sporulace (tvorba konidioforů) *Golovinomyces cichoracearum*, 168 hpi. Foto: B. Mieslerová, D. Filová, P. Staněk.

osvětlení. Ze spodní strany jednoho apesoriálního laloku se vynoří penetrační (infekční) hrot, kterým se houba snaží proniknout přes epidermis do epidermální buňky hostitele. Tvorba laloků apesoria je hlavním rysem tzv. nepravidelného apesoria. Laločnatá apesoria pak nejsou schopna napadnout hostitelské buňky, a tudíž je tvorba laloků apesorií důležitým fenoménem rezistence hostitelské rostliny. Jako reakci na pokus o proniknutí patogena do buňky ukládá rostlina sekundární metabolity (kalosu, křemík, vápník a fenolické sloučeniny) v papile mezi primárním klíčovými vlákny a apesoriálními laloky (Aist a Bushnell, 1991).

Samotný sled událostí, které předcházejí vzniku apesoria, je však mnohem složitější. Různé druhy padlí se liší v tom, zda již první klíční vlákno vytváří apesoria (a následně haustoria, jak je tomu např. u *Pseudoidium neolyopersici* (padlí rajčat), nebo zda apesoria vznikají až na druhém, sekundárním klíčovém vláknu (např. u *Blumeria graminis*). U *B. graminis* se první vytvořené klíční vlákno, které je označováno jako primární klíční vlákno (PGT – primary germ tube), na konidii objeví 0,5–2 hodiny po inokulaci, resp. depozici konidie na povrch listu. Délka primárního klíčního vlákna je 5–10 µm a více se neprodukuje. Primární klíční vlákno, které nikdy nevytváří haustoria, hraje významnou roli při tvorbě apesoria. Téměř 3–3,5 hodiny po vytvoření primárního klíčního vlákna se na konidii *B. graminis* začíná objevovat sekundární klíční vlákno. To se prodlužuje do délky 30–40 µm a během 9–10 hodin vytváří jednotlivé háčkovité apre-

soriální laloky. Ze spodní strany apesoriálního laloku se vytvoří penetrační hrot, který se po 12–15 hodinách po inokulaci pokouší proniknout přes spodní vrstvy kutikuly a buněčnou stěnu do hostitelské buňky. Pokud se prvnímu apesoriálnímu laloku nepodaří do buňky proniknout, může se distálně od prvního laloku, obvykle na opačné straně klíčního vlákna, vytvořit druhý apesoriální lalok. Pokud se penetrace do hostitelské buňky nepodaří ani druhému laloku, mohou se další laloky vytvořit distálně směrem dolů na apesoriálním klíčovém vláknu (Hückelhoven a Panstruga, 2011; Kunoh et al., 1979).

Spojení mezi prvním klíčovými vlákny a vhodným induktivním povrchem (např. povrchem listu) je předpokladem k tomu, aby toto klíční vlákno převzalo funkci primárního klíčního vlákna. V případě, že se prvnímu klíčovému vláknu nepodaří spojit se s induktivním povrchem nebo pokud kontakt nerozpozná, zůstane krátké a svou další funkci nesplní (Carver a Ingerson 1987; Carver et al., 1999). Tato nefunkční krátká klíční vlákna jsou označována jako vedlejší nebo pomocná (Kunoh, 1982). Konidie mohou vytvářet několik vedlejších (pomocných) klíčovými vláken za sebou, dokud alespoň jedno klíční vlákno nevytvoří kontakt s induktivním povrchem a nepřevzme funkci primárního klíčního vlákna. Pokud má konidie dostatečné energetické zásoby, další vytvořené vlákno se prodlužuje, a pokud vytvoří kontakt s induktivním povrchem, bude se dále diferencovat v koncový apesoriální lalok (Green et al., 2002).

Ukazuje se, že v diferenciaci apesoriálního klíčního vlákna je zahrnuta cyklická AMP-dependentní proteinová kináza A (Hall a Gurr, 2000) a dalším klíčovými produktem pro tvorbu apesorií je dráha mitogen-activated protein kinázy (MAPK) (Hückelhoven, 2005).

2.4.2.3. ÚLOHA PRIMÁRNÍHO KLÍČNÍHO VLÁKNA KONIDIÍ *BLUMERIA GRAMINIS*

První klíční vlákno (Obr. 2.4.3. a 2.4.4.), které je v kontaktu s povrchem listu hostitele, se s největší pravděpodobností stává funkčním primárním klíčovými vlákny (PGT – primary germ tube). Primární klíční vlákno slouží k rychlému uchycení konidií na povrchu hostitele, ačkoliv se některé konidie přichytí na listech už před klíčením. Nenaklíčené konidie lze relativně snadno smýt nebo odstranit. K přichycení primárního klíčního vlákna na povrch listu dochází během 1–2 hodin po depozici, resp. inokulaci (Carver a Bushnell, 1983).

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

Třetí funkce primárního klíčního vlákna spočívá v rozpoznání charakteristiky kontaktního povrchu (Carver a Ingerson, 1987). Důsledkem tohoto rozpoznání je zapojení intracelulární signalizace, jejímž výsledkem je prodlužování dalšího klíčního vlákna, což je předpoklad pro vytvoření apesoria. Konidie *B. graminis* obvykle dlouhá klíční vlákna netvoří, není-li primární klíční vlákno v kontaktu s induktivním povrchem. Krátká vlákna, kterým se nepodařilo spojit

PAPRIKA ROČNÍ (*CAPSICUM ANNUUM* L.)

Padlí papriky

Múčnatka papriky (Leveillula papriková) (SK), Powdery mildew of pepper (EN), Echter Mehltau des Paprikas (DE), Paprika lisztharmat (HU)

Leveillula taurica (Lév.) G. Arnaud

syn. *Erysiphe taurica* Lév.

syn. *Oidiopsis taurica* (Lév.) E. S. Salmon

SYSTEMATICKÉ ZAŘAZENÍ: Ascomycota, Leotiomycetes, Erysiphales, Erysiphaceae, *Leveillula*

Pro papriku je nejvýznamnějším a nejčastějším druhem padlí *Leveillula taurica*. Z taxonomického hlediska jde o jeden z velmi heterogenních a málo známých druhů. Má kosmopolitní rozšíření, přičemž je častý zejména v teplých a suchých oblastech řady kontinentů, ale může být na paprice škodlivý i v temperátním pásmu.

HOSTITELSKÝ OKRUH: *L. taurica* má poměrně široký hostitelský okruh, který zahrnuje širokou škálu čeledí (např. Boraginaceae, Brassicaceae, Malvaceae, Papaveraceae, Ranunculaceae, Solanaceae). V rámci čeledi Solanaceae je uváděna na rodech *Capsicum*, *Cyphomandra*, *Hyoscyamus*, *Nicotiana*, *Physalis* a *Solanum* (Braun a Cook, 2012; Paulech, 1995). V rámci rodu *Capsicum* je známa velká variabilita, celkem je popsáno kolem 40 druhů (Djian-Caporalino et al., 2007). Pouze některé z nich jsou však známy jako přirození hostitelé *L. taurica*. Detailní výzkum specifčnosti interakce zástupců rodu *Capsicum* a *L. taurica* dosud nebyl realizován. Z kulturních plodin má *L. taurica* největší význam kromě papriky na rajčeti (*Solanum lycopersicum*) a lilku (*S. melongena*). V našich podmínkách se *L. taurica* občas vyskytuje v porostech papriky, zejména při pěstování v krytých prostorách.

POPIS PATOGENA: Vytváří interní i povrchové bílé mycelium na listech a stoncích, které může při silné infekci zcela pokrývat. Hyfy jsou 2–8 µm široké, hyfální apresoria jsou bradavčité až laločnatá. Konidiofory vyrůstají z průduchů jednotlivě nebo ve skupinách, vzácně vznikají i z povrchových hyf. Jsou vzpřímené, rovné, cylindricky-nitkovité, 120–300 µm dlouhé, 4–7 µm široké. Konidie se tvoří jednotlivě, vzácně přisedají na krátkých nepravých řetízích. Primární konidie jsou kopinaté, v horní polovině zúžené směrem k apexu, vrchol je zašpičatělý, báze je oblá, mají tvar vázy, jsou 50–80 × 12–16 µm velké, poměr délky k šířce je 3,5–5,5 : 1; sekundární konidie jsou cylindrické, subcylindrické nebo paličkovité, většinou velké jako primární konidie, povrch konidií je vrásčitý s pruhy 0,3–0,5 µm širokými, s hranatou sítí (Braun a Cook, 2012). Chasmothecia jsou ve shlucích nebo rozptýlená, často ponořená do mycelia, kulovitá o průměru 150–250 µm, peridiální buňky nejsou příliš nápadné a jsou nepravidelně tvarované, o průměru 8–20 µm. Přívěsky jsou většinou dobře vyvinuté, četné, vyrůstají ze spodní části chasmothecia, jsou myceloidní, jednoduché nebo nepravidelně větvené, často velmi krátké, většinou kratší, než je průměr chasmothecia, 4–11 µm široké, hyalinní až světle hnědé, článkované. Vřečka jsou četná, 15–40 v jednom chasmotheciu, jsou vejčité-kyjovitá

až subcylindrická, 60–120 × 25–45 µm velká, stopkatá, se dvěma askosporami. Askospory jsou elipsoidně-vejčité, velké 25–40 × 15–23 µm, bezbarvé (Braun a Cook, 2012).

SYMPTOMY: Na paprice je výskyt symptomů typický zejména pro větší rostliny a rostliny s násadou plodů, přičemž se projevují zejména na listech, případně stoncích. Na svrchní straně listů se objevují žlutavé chlorotické skvrny, které mohou být nejdříve ohraničeny žilnatinou, v průběhu rozvoje infekce se většinou stávají nepravidelnými. V pokročilém stadiu vývoje infekce se na spodní straně listů objevují bílé povlaky sporulujících konidioforů, výjimečně se může jednat i o povrchové mycelium. Při silné infekci rostlin se podobné symptomy objevují i na stoncích, případně i na svrchní straně listů ve formě okrouhlých pustulí. U silně napadených stonků může infekce přecházet i na stopky plodů a projevit se i na plodech. Zcela výjimečně mohou být infikovány i plody. V případě raných infekcí a jejich dlouhodobého vývoje chlorotické skvrny v centru postupně nekrotizují, přičemž může docházet i k rozsáhlým nekrotám celých listů. Defoliace rostlin se může projevit, pokud je nízká relativní vzdušná vlhkost a teploty se pohybují kolem 15–25 °C (Reuveni a Rotem, 1973). Konidiální, případně myceliový povlak v průběhu stárnutí postupně žloutne, hnědne až šedne. V mírném pásmu je choroba známa zejména na paprice, rajčeti a lilku pěstovaných v krytých prostorách, ale může se vyskytovat i v polních podmínkách.

VÝVOJOVÝ CYKLUS A EPIDEMIOLOGIE: Z epidemiologického hlediska je *L. taurica* typickým polycyklickým patogenem. K primární infekci dochází konidiiemi, případně askosporami, které se uvolňují z chasmothecií. V teplejších oblastech nebo v oblastech celoročního pěstování hostitelských rostlin v krytých prostorách lze předpokládat přežívání patogena prostřednictvím tzv. „zeleňého mostu“, tzn. na hostitelských rostlinách, které slouží jako zdroj primárního inokula. Konidie patogena jsou přenášeny zejména větrem, ale i přímým kontaktem mezi rostlinami, případně i kapkami vody při dešti nebo závlaze.

Klíčící konidie *L. taurica* jsou přichyceny k listovému povrchu pomocí tzv. adhezních tělísek („adhesion bodies“), která jsou odlišná od apresorií vytvářených epifytními druhy padlí. *L. taurica* buď penetruje pletivo pomocí infekčních hyf, nebo do hostitele vstupuje skrz průduchy. V houbovém nebo palisádovém parenchymu a v buňkách haustoria se vyvíjí intercelulární mycelium. Nejvhodnější teplota pro klíčení konidií a vývoj infekčních hyf je 25 °C (Kim et al., 2009). Za vhodných podmínek konidie klíčí během 3 hod. a následně prorůstají stomaty do pletiva, kde se 3–4 týdny vyvíjejí intercelulární hyfy, ty následně pronikají stomaty na povrch spodní strany listů (Elad et al., 2007), kde se vyvíjejí primární a sekundární konidie, ale i hyfy (Zheng et al., 2013). Vývoj patogena je rovněž významně ovlivněn světelnými podmínkami, u zastíněných ploch papriky se projevovat významně nižší stupeň napadení než u kultur pěstovaných bez zastínění (Elad et al., 2007).

ROZŠÍŘENÍ A EKONOMICKÝ VÝZNAM: *L. taurica* je celosvětově rozšířena, zejména pak ve všech teplých a aridních oblastech světa. Známa je z řady zemí jižní a střední Evropy, Afriky, Ameriky (jižní oblasti USA, Střední a Jižní Amerika), Asie a Austrálie (Braun a Cook, 2012; Paulech, 1995). Rozšíření tohoto patogena je tedy vázáno na všechny oblasti s vhodnými klimatickými podmínkami a na ty, kde jsou pěstovány významné kulturní hostitelské rostliny (např. paprika, rajče, lilek, tabák, ale např. i bavlník), včetně řady rostlin okrasných (např. *Anemone*, *Clematis*, *Eschscholtzia*, *Papaver* atd.).

V těchto oblastech při časném výskytu a silném infekčním tlaku způsobuje patogen významné ekonomické ztráty.

METODY OCHRANY: Nejeftivnější metodou ochrany kulturních hostitelských rostlin je pěstování odolných odrůd. U papriky, rajčat a některých dalších rostlin jsou v současné době rozpracovány šlechtitelské programy na vyšlechtění odrůd s odolností k tomuto patogenu, případně s mnohonásobnou rezistencí vůči různým patogenům včetně *L. taurica* (Djian-Caporalino et al., 2007). Z dosavadních výsledků výzkumu je zřejmé, že většina genotypů *C. annuum* je náchylná až silně náchylná, naopak vzorky planých druhů *C. baccatum*, *C. chinense* a *C. frutescens* vykazují vysoký stupeň rezistence a jeví se jako vhodný genofond pro šlechtění (de Souza a Cefé-Filho, 2003). Zdroje odolnosti u *C. annuum* jsou vzácné, nicméně je známo, že rezistence tohoto druhu k *L. taurica* je pravděpodobně kontrolována komplexem genů (oligogenní rezistence) s aditivním a epistatickým účinkem (Daubeze et al., 1995). Specifčnost interakce hostitele a patogena je však dosud velmi málo známa (de Souza a Cefé-Filho, 2003).

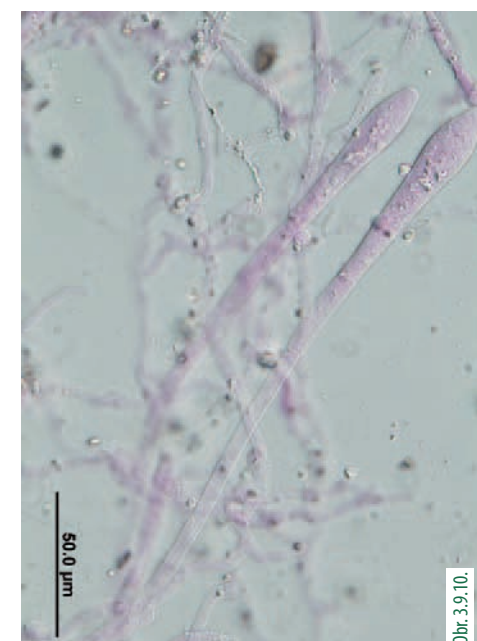
Chemická ochrana vůči *L. taurica* je komplikována její biologii, tj. endofytním parazitismem. Z tohoto důvodu lze efektivně použít pouze systemicky působící fungicidy. V současné době jsou pro tyto účely povoleny následující přípravky: Hoist 40WSP (myclobutanil), Heritage (azoxystrobin), Rubigan AS (fenarymol), Strike a Bayleton (triadimefon), FungoFlo (thiophanate-metyl). Dosud je velmi málo známa problematika fungicidní rezistence.

LITERATURA

- BRAUN, U., COOK, R. T. A. 2012. Taxonomic Manual of the Erysiphales (Powdery Mildews). CBS Biodiversity Series No. 11: 1–707.
- DAUBEZE, A. M., HENNART, J. W., PALLOIX, A. 1995. Resistance to *Leveillula taurica* in pepper (*Capsicum annuum*) is oligogenically controlled and stable in Mediterranean regions. *Plant Breeding* 114: 327–332.
- de SOUZA, V. L., CAFÉ-FILHO, A. C. 2003. Resistance to *Leveillula taurica* in the genus *Capsicum*. *Plant Pathology* 52: 613–619.
- DJIAN-CAPORALINO, C., LEFEBVRE, V., SAGE-DAUBEZE, A.-M., PALLOIX, A. 2007. *Capsicum*, kap. 6, pp. 185–243. In: SINGH, R. (Ed.) Genetic Resources, Chromosome Engineering, and Crop Improvement Series, Volume 3 – Vegetable Crops. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- ELAD, Y., MESSIKA, Y., BRAND, M., DAVID, D. R., SZTEJNBERG, A. 2007. Effect of coloured shade nets on pepper powdery mildew (*Leveillula taurica*). *Phytoparasitica* 35: 285–299.
- KIM, D.-H., PARK, J.-H., LEE, J. S., HAN, K. S., HAN, Y.-K., HWANG, J.-H. 2009. Effect of temperature, relative humidity on germination and development of powdery mildew (*Leveillula taurica*) on pepper and its inoculation method. *Research in Plant Disease* 15: 187–192.
- PAULECH, C. 1995. Mycota, Ascomycetes, Erysiphales. In: GOLIÁŠOVÁ, K. (Ed.). *Flóra Slovenska X/1*. Veda Bratislava, 294 pp.
- REUVENI, R., ROTEM, J. 1973. Epidemics of *Leveillula taurica* on tomatoes and peppers as affected by the conditions of humidity. *Journal of Phytopathology* 76: 153–157.
- ZHENG, Z., NONOMURA, T., BÓKA, K., MATSUDA, Y., VISSER, R. G. F., TOYODA, H., KISS, L., BAI, Y. 2013. Detection and quantification of *Leveillula taurica* growth in pepper leaves. *Phytopathology* 103: 623–632.



Obr. 3.9.9.



Obr. 3.9.10.



Obr. 3.9.11.

Obrázek 3.9.9. Příznaky napadení spodní strany listů papriky (*Capsicum annuum*) padlím *Leveillula taurica*. Foto: J. Huszár.

Obrázek 3.9.10. Konidiofory *Leveillula taurica*. Foto: M. Sedlářová.

Obrázek 3.9.11. Konidie *Leveillula taurica*. Foto: M. Sedlářová.