

## 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 pracovnícím 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

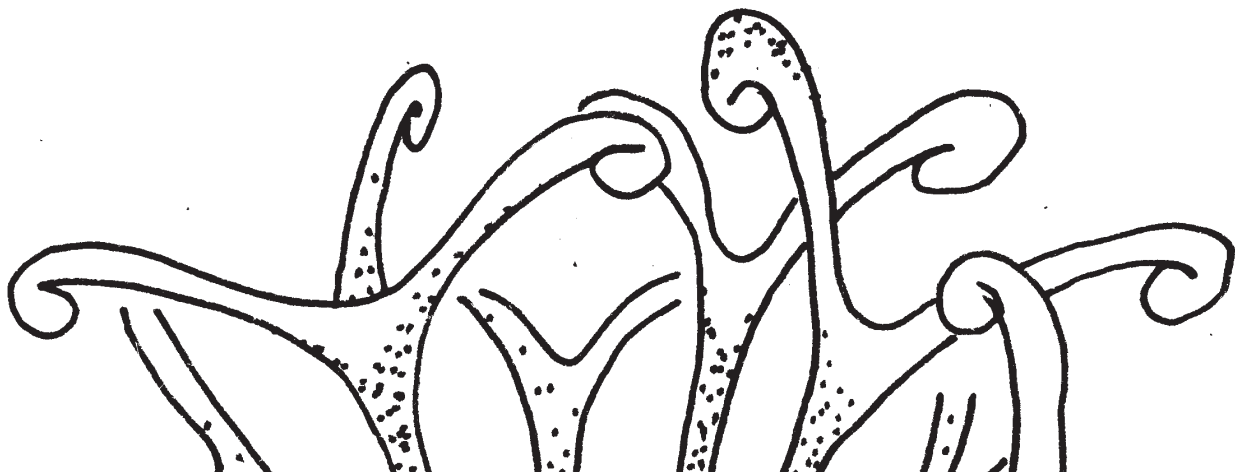
ISBN 978-80-87091-69-2

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 klíčného 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

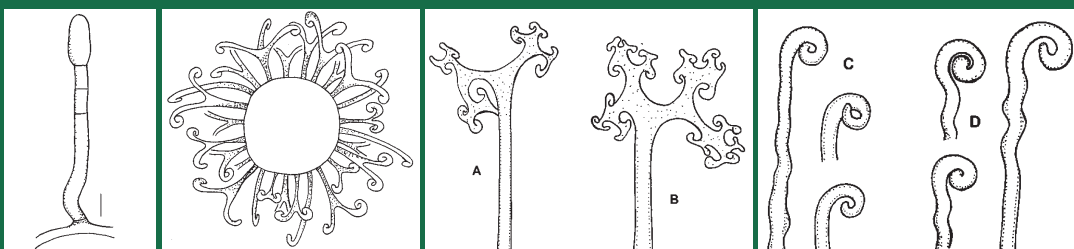
2.4.3. Fyziologické, biochemické a molekulárně-biologické aspekty interakce .....	65
2.4.3.1. Fyziologické aspekty interakce .....	66
2.4.3.2. Biochemické aspekty interakce .....	66
2.4.3.3. Molekulárně-biologické aspekty interakce .....	70
2.4.4. Genetika interakce hostitel–patogen .....	72
2.5. Biologická a patogenní variabilita padlí a metody jejího studia .....	75
2.5.1. Obecná charakteristika .....	76
2.5.2. Speciální forma (forma specialis) .....	76
2.5.3. Patotyp .....	79
2.5.4. Fyziologická rasa (rasa) .....	80
2.5.5. Molekulární metody studia fylogeneze a genetické variability padlí (autoři kapitoly: RND r. M. Kitner, Ph.D., Bc. K. Michalcová) .....	83
2.5.5.1. Problematika izolace DNA .....	83
2.5.5.2. Využití DNA markerů .....	84
2.5.5.2.1. RFLP markery .....	84
2.5.5.2.2. RAPD markery .....	84
2.5.5.2.3. AFLP markery .....	85
2.5.5.3. Sekvenování .....	87
2.6. Metody ochrany vůči padlí .....	93
2.6.1. Šlechtění rostlin na rezistenci .....	94
2.6.1.1. Metody šlechtění na rezistenci .....	95
2.6.1.2. Šlechtění na rasově specifickou rezistenci .....	97
2.6.1.3. Šlechtění na rasově nespecifickou rezistenci .....	98
2.6.1.4. Zdroje rezistence u pšenice seté vůči <i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> .....	99
2.6.1.5. Zdroje rezistence u ječmene setého vůči <i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>hordei</i> .....	102
2.6.2. Chemická ochrana .....	104
2.6.2.1. Historie chemické ochrany vůči padlí .....	104
2.6.2.2. Fungicidy používané v ochraně proti padlí .....	107
2.6.2.3. Rezistence padlí k fungicidům .....	108
2.6.3. Biologické a jiné metody ochrany vůči padlí .....	115
2.6.3.1. Obecná charakteristika a klasifikace metod .....	115
2.6.3.2. Metody založené na iniciaci obranných mechanismů .....	116
2.6.3.3. Metody založené na parazitismu nebo antibióze .....	119
2.6.3.3.1. <i>Ampelomyces quisqualis</i> .....	119
2.6.3.3.2. <i>Verticillium lecanii</i> .....	120
2.6.3.3.3. Další zástupci mykoparazitů .....	121
2.6.3.3.4. Antibióza .....	121
2.6.3.4. Perspektivy využití biologické ochrany .....	123
2.7. Metodické aspekty experimentální práce s padlím .....	125
2.7.1. Sběr infikovaného rostlinného materiálu a konidií padlí .....	126
2.7.2. Mikroskopické pozorování padlí .....	129

2.7.3. Metody izolace, inokulace a kultivace padlí .....	131
2.7.3.1. Metody izolace padlí .....	131
2.7.3.2. Metody inokulace rostlin padlím .....	132
2.7.3.3. Metody kultivace padlí .....	133
2.7.4. Hodnocení intenzity napadení rostlin padlím .....	134
2.7.4.1. Obecná charakteristika a klasifikace metod, možnosti jejich použití.....	134
2.7.4.2. Kvalitativní metody .....	137
2.7.4.3. Kvantitativní metody .....	139
2.7.4.3.1. Metody založené na hodnocení fenotypu rezistence .....	139
2.7.4.3.2. Metody založené na hodnocení vývoje a reprodukce patogena .....	142
2.7.4.3.3. Epidemiologické metody .....	143
2.7.4.4. Metody hodnocení rezistence obilnin vůči <i>Blumeria graminis</i> (příkladová studie) .....	146
2.7.4.4.1. Hodnocení rezistence v polních podmínkách po přirozené infekci .....	146
2.7.4.4.2. Hodnocení stupně napadení padlím trav .....	147
2.7.4.4.3. Hodnocení rezistence obilnin v polních, skleníkových a laboratorních podmínkách po umělé inokulaci .....	149
2.7.5. Metody uchovávání izolátů padlí .....	149
2.7.5.1. Krátkodobé uchovávání .....	150
2.7.5.2. Dlouhodobé uchovávání .....	150
2.7.6. Metody studia variability patogenity .....	151
2.7.6.1. Obecné principy .....	151
2.7.6.2. Analýza virulence, příčinná studie <i>Blumeria graminis</i> .....	152
2.7.6.2.1. Stacionární způsoby odchyty konidií .....	152
2.7.6.2.2. Mobilní způsob odchyty konidií .....	153
2.7.6.2.3. Kultivační podmínky pro analýzu virulence padlí trav .....	153
2.7.6.2.4. Stupnice hodnocení, determinace virulence a rezistence .....	154
2.7.7. Metody detekce rezistence padlí k fungicidům .....	155
2.7.7.1. Metody <i>in vivo</i> .....	155
2.7.7.2. Molekulární metody .....	156
2.8. Přehled literatury použité v Úvodu a Obecné části .....	161
3. Speciální část .....	201
3.1. Obilniny .....	203
3.2. Okopaniny .....	217
3.3. Olejníky .....	223
3.4. Luskoviny .....	235
3.5. Chmel .....	241
3.6. Tabák .....	247
3.7. Réva vinná .....	253
3.8. Ovocné dřeviny a drobné ovoce .....	261

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



Houboví parazité vyšších rostlin, jež jsou v české terminologii známi jako padlí (anglicky „powdery mildews“, německy „Echte Mehltau“), jsou rozsáhlou, taxonomicky a biologicky velmi komplikovanou a rozmanitou skupinou organismů. Jedná se o vřeckovýtřusé houby (Ascomycota), jež jsou součástí řádu Erysiphales. Tato skupina je poměrně rozsáhlá (kolem 820 druhů), přičemž se jedná o biotrofní parazity krytosemenných rostlin (Angiospermae), z nichž asi 10 000 druhů je známo jako hostitelé padlí. Tyto houby mají kosmopolitní rozšíření a vyskytují se v nejrůznějších biomech planety Země. Na rozdíl od mnoha jiných fytopatogenních hub jsou však poměrně snadno jako skupina rozeznatelní. Vytvářejí charakteristické povrchové bílé mycelium, a to ve formě jednotlivých okrouhlých kolonií (pustulí), které se mohou postupně spojovat a vytvářet rozsáhlé bílé souvislé povlaky, nejčastěji pak na listech, méně často na plodech a stoncích, případně dalších orgánech rostlin. Kromě planě rostoucích rostlin napadá padlí široké spektrum kulturních plodin a okrasných rostlin; patří mezi ekonomicky velmi významné rostlinné patogeny. Silné infekce mohou způsobovat nekrózy pletiv, defoliaci rostlin, omezený vývoj a opad plodů, snižování výnosu a kvality rostlinných produktů.

Původní koncepce druhu u padlí byla založena na tzv. úzkém pojetí, tzn., že vycházela především z biologických a morfologických znaků holomorfy (Braun, 1987, 1995). V posledních přibližně dvaceti letech však došlo k neobyčejnému rozvoji poznání v této oblasti, a to zejména díky aplikaci metod elektronové mikroskopie a molekulární biologie. Na základě těchto metodických přístupů byla zcela přehodnocena taxonomie a fylogeneze Erysiphales, což bylo shrnuto v nejnovější monografii o taxonomii padlí (Braun a Cook, 2012).

Rovněž v poznání geografického rozšíření a hostitelského okruhu, interakce hostitel–parazit, reprodukce, mechanismů rezistence, epidemiologie, ekologie a možností ochrany bylo získáno velké množství nových poznatků. Od doby vydání první ucelené monografie *The Powdery Mildews* (Spencer, 1978) o této skupině hub uplynulo již téměř čtyřicet let. Na tuto monografii později navázalo velmi ucelené a obecně pojaté dílo o padlí (Bélanger et al., 2002), v němž byly shrnuty všechny zásadní poznatky a aspekty týkající se těchto fytoparazitických hub a jejich interakcí s hostitelskými rostlinami.

V česky psané literatuře se dosud ucelená monografie o padlí neobjevila. Výjimkou je pouze kniha *Monografie českých padlí* (Klika, 1923), která představuje historicky mimořádně cenné dílo, v němž jsou v první části shrnuty tehdejší obecné taxonomické a biologické poznatky o padlí, druhá speciální část je v podstatě komentovaným přehledem rodů a druhů padlí známých v té době, případně se na počátku 20. století vyskytujících na území Českých zemí. Dále je to pak kapitola „Houby“ (část Perisporiales (Erysiphales)) v učebnici *Zemědělská fytopatologie*, díl 1 (Špaček, 1959), v níž byly shrnuty základní biologické a taxonomické poznatky té doby, přičemž je však řada z nich již překonána. Na Slovensku naopak vyšla v rámci Flóry Slovenska monografie Paulecha (1995) *Huby Múčnatkotvaré (Erysiphales)*, která je v podstatě, kromě krátkého obecného úvodu, mykofloristickým přehledem druhů padlí zaznamenaných na území Slovenska do počátku 90. let 20. století.

Vzhledem k výše uvedeným skutečnostem se ukázalo jako nezbytné zpracovat první ucelenou česky psanou monografii o padlí (Erysiphales), která by obsahově postihla všechny nové poznatky o této skupině parazitických hub. Tato myšlenka se postupně zrodila na základě diskusí Aleše Lebeda a Josefa Huszára. Koncepci této monografie pak formuloval A. Lebeda s tím, že

primárně vycházel z vlastních dlouhodobých terénních a experimentálních zkušeností s touto skupinou patogenů, ale i z rozsáhlého a dlouhodobého studia (od poloviny 70. let 20. století) vědecké literatury zaměřené na tuto skupinu patogenů. Ke zpracování této monografie byly přizvány dvě kolegyně z olomouckého fytopatologického týmu A. Lebedy, doc. RNDr. Barbora Mieslerová, Ph.D., a RNDr. Božena Sedláková, Ph.D., které od roku 1994 působí na katedře botaniky Univerzity Palackého v Olomouci a které se také dlouhodobě podílejí na výzkumu padlí.

Obsahově je kniha koncipována do dvou hlavních částí, obecné a speciální. Obecná část čtenáře postupně seznamuje s taxonomií a fylogenezí padlí, jeho geografickým rozšířením, biologií, ekologií a epidemiologií, infekčním procesem a mechanismy interakce rostlina–patogen, variabilitou patogenity padlí a metodami jejich studia, metodami ochrany vůči padlí a metodickými aspekty experimentální práce s těmito houbami. Speciální část je koncipována podle hlavních skupin zemědělských a zahradnických plodin jako hostitelů padlí, přičemž nejsou opomenuty ani aromatické a léčivé rostliny, okrasné rostliny, lesní a okrasné dřeviny a keře, ale i plevelné rostliny.

V obou částech knihy je použito současného českého i slovenského názvosloví. České názvy hub jsou platně publikované v příručce kolektivu Kúdela et al. (2012), slovenské názvy hub jsou platně publikované v monografii Paulecha (1995) a v knize *Zoznam nižších a vyšších rastlín Slovenska* (Lizoň et al., 1998). Snahou autorů bylo použít recentní názvy rostlin podle publikace Kubát et al. (2002).

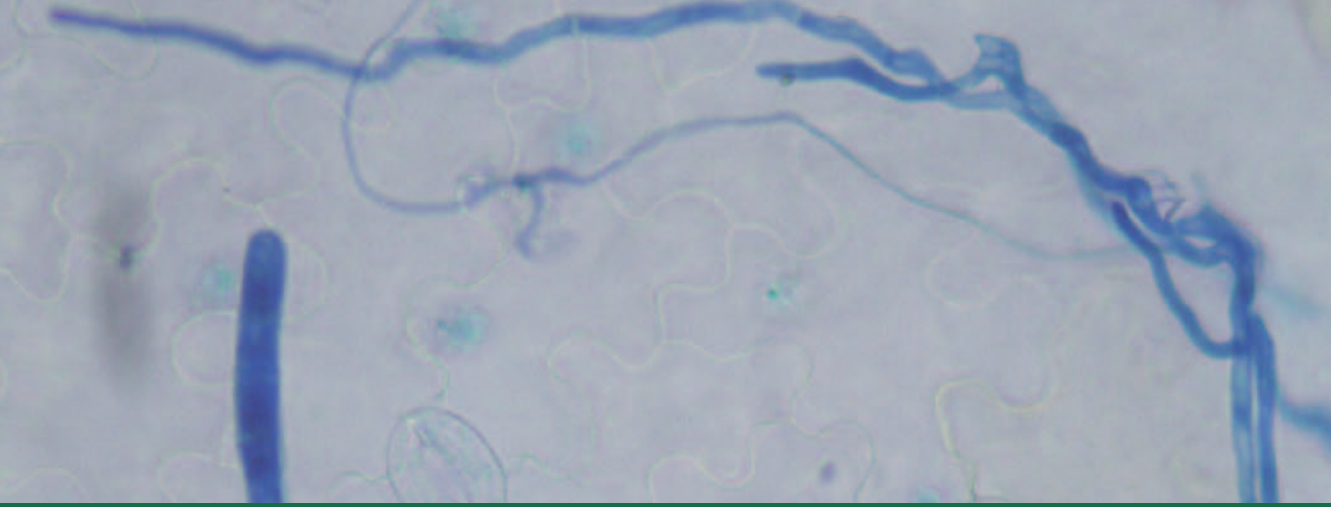
Knihy by měla sloužit jako základní studijní příručka pro poznání současné taxonomie, biologie a ekologie padlí, včetně složitých interakcí hostitel–patogen, ale i jejich determinace a možnosti jejich experimentálního studia, včetně komplexního pohledu na metody praktické ochrany. Autoři věří, že tato monografie bude užitečná nejen biologům, mykologům, fytopatologům a rostlinolékařům, ale i praktickým zemědělcům, zahradníkům, lesníkům, zahrádkářům a všem ostatním, kteří mají zájem o přírodu a poznatky týkající se rostlin a jejich parazitů.

prof. Ing. Aleš Lebeda, DrSc.  
za kolektiv autorů

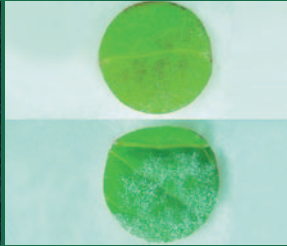
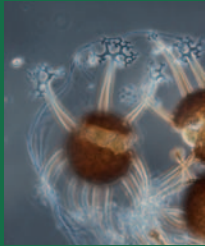
V Olomouci, duben 2016



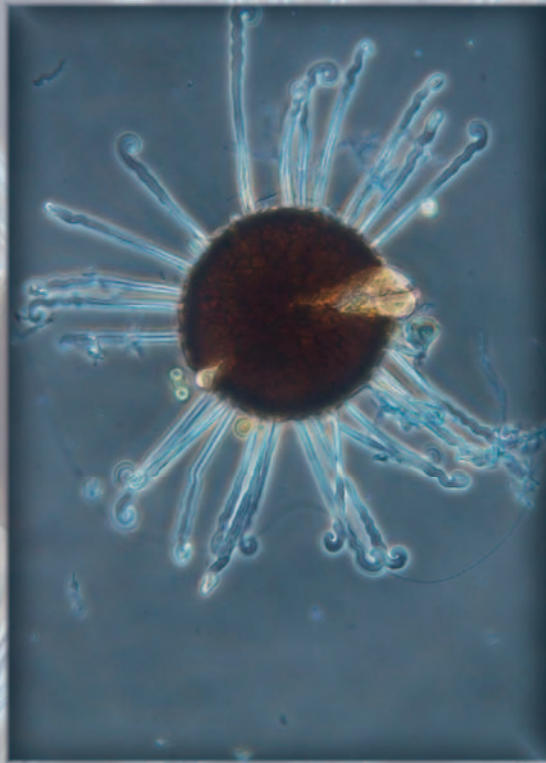




## 2. OBECNÁ ČÁST







## **2.1. TAXONOMIE A FYLOGENEZE PADLÍ**

## 2.1. TAXONOMIE A FYLOGENEZE PADLÍ

Padlí, zástupci řádu Erysiphales, jsou jedny z nejběžněji se vyskytujících hub způsobujících choroby rostlin. Nejčastěji infikují listy, stonky, květy a plody a můžeme je nalézt na téměř 10 000 druzích krytosemenných rostlin (Glawe, 2008); navíc napadají mnoho ekonomicky důležitých plodin, např. révu vinnou, ovocné stromy, obilniny, chmel a mnoho okrasných rostlin (Dixon, 1978). Za posledních 250 let, od doby, kdy Linné padlí popsal poprvé a dal mu vědecké jméno, figuruje na prvních místech ve fytopatologii. Jelikož se jedná o obligátní parazity, nelze je zkoumat a kultivovat na umělých médiích, ale na celých rostlinách či oddělených listech hostitelských rostlin, což velmi ztěžuje experimentální práci (Glawe, 2008). I přesto, nebo možná právě proto, se padlí těší velkému zájmu a poznatky o této zajímavé skupině se stále rozšiřují.

### 2.1.1. Padlí v současném systému houbových organismů

Řád Erysiphales (s jedinou čeledí Erysiphaceae) je zařazován do skupiny vřeckovýtrusých hub (oddělení Ascomycota). Eriksson (1983) a Hawksworth et al. (1995) doporučují umístění padlí do blízkosti řádu Dothideales. Dalšími autory je zase potvrzována blízká příbuznost mezi čeleděmi Erysiphaceae a Myxotrichaceae (Mori et al., 2000a; Takamatsu, 2004). Braun (1995, 1999a, 1999b) naproti tomu zdůrazňuje velice izolovanou pozici padlí, přičemž plodnice padlí reprezentují speciální typ, který ani nelze klasifikovat jako kleistothecia (Plectomycetes) nebo perithecia (Pyrenomycetes). Poměrně izolovanou pozici Erysiphales potvrzují i Saenz et al. (1994). V současnosti je většinou taxonomů řád zařazován do třídy Leotiomyces, pododdělení Peziomycotina, oddělení Ascomycota (Wang et al., 2006).

### 2.1.2. Historie taxonomického studia padlí

Úsilí těch, jež se věnují systematické biologii, je soustředěno na vytvoření klasifikačních systémů a porozumění fylogenetickým vztahům. Není překvapující, že padlí přitahuje pozornost biologů, mykologů a fytopatologů po dlouhou dobu, aktuálně od té doby, kdy začíná vědecké období mykologie, tj. od konce 18. století. *Mucor erysiphe* L., což je název publikovaný už Linnéem (1753), je první binomický název, který poukazuje na padlí (jednalo se patrně o druh *Phyllactinia guttata*). Mezi významné autory zabývající se padlím v 19. století patřili např.: de Candolle (1815), Fries (1829, 1832) a Schlechtendal (1819). V roce 1851 Leveillé (1851) publikoval systém padlí, který byl založen na tvaru apendixů u chasmothecií a počtu vřecek. Vztah mezi anamorfními a teleomorfními formami padlí byl poprvé zmíněn bratry Tulasneovými (Tulasne a Tulasne, 1861) a podrobněji vysvětlen de Barym (1863). Přístup Leveillého (1851) byl přijat i dalšími autory, např. T. J. Burrillem, významným americkým vědcem studujícím padlí (Burrill a Earle, 1887), později pak Salmonem, v jehož monografii je zahrnut pohled na druhy padlí v poměrně širokém pojetí (Salmon, 1900).

Jaczewskii (1927) se pokusil sumarizovat všechny zástupce čeledi Erysiphaceae známé v jeho době, rozlišil devět rodů a zavedl jednoduchý taxonomický systém na úrovni druhů. Shr-

nující monografii evropských druhů padlí zpracoval Blumer (1933, 1967), který hlavně zavedl užší koncept druhu než Salmon. Následovalo vydání celé řady lokálních monografií, např. Sawada (1951), Golovin (1956).

Jedna z nejvýznamnějších srovnávacích taxonomických prací věnovaných této důležité skupině rostlinných patogenů byla zpracována Braunem a publikována pod názvem *Monograph of the Erysiphales* (Braun, 1987). Od té doby se znalosti biologie, hostitelského okruhu a rozšíření, fylogeneze a taxonomie anamorfních i teleomorfních stadií rapidně rozšířily a nejnovější poznatky týkající se padlí jsou shrnuty v knize *Taxonomic Manual of the Erysiphales (Powdery Mildews)* (Braun a Cook, 2012).

V současnosti je věnována pozornost některým až dosud přehlíženým morfologickým znakům, např. se jedná o umístění konidioforů na mateřské buňce (Shin a Zheng, 1998), rozdíly v tvorbě konidií (Shin a La, 1993), tvar a velikost penicilátních buněk v horní polovině chasmothecia u rodu *Phyllactinia* (Shin a Lee, 2002), rozdíly ve struktuře a velikosti tenkých terminálních částí vřecha (oculus) (Braun et al., 2001), rozdíly v povrchových strukturách konidií sledovaných pomocí SEM (Cook et al., 1997) a detaily ve způsobech klíčení konidií (Cook a Braun, 2009). Dále bylo popsáno mnoho nových druhů a dosud neznámých anamorf od známých teleomorfních stadií a byl publikován velký počet regionálních monografií a seznamů.

Rovněž byly provedeny analýzy ITS a 18S rDNA sekvencí s cílem určit fylogenetické vztahy mezi skupinou Erysiphales a dalšími hlavními skupinami vřeckovýtrusých hub (Saenz a Taylor, 1999; Saenz et al., 1994). Analýzy 18S rDNA, ITS1-5,8S-ITS2 a 28S rDNA sekvencí vedly Wanga et al. (2006) k tomu, že řád Erysiphales zařadili do třídy Leotiomycetes (pododdělení Pezizomycotina), spolu s řády Cyttariales, Helotiales a Rhythmatales. To vše poukazuje na to, že padlí je součástí vývojové linie, která je odvozená od starobylé linie, kde se často vyskytují parazitické asociace s krytosemennými rostlinami. Rozdělení čeledi Erysiphaceae do pěti tribů je potvrzeno také pomocí molekulárních analýz (Takamatsu, 2004; Voytuk et al., 2009).

Pomocí molekulárních metod bylo také potvrzeno, že ke vzniku skupiny Erysiphales došlo patrně v období křídy (Mori et al., 2000b; Takamatsu a Matsuda, 2004), což odpovídá hypotéze Helyuty (1992) a tomu, že jejich hostitelský okruh je omezen na krytosemenné rostliny. Takamatsu a Matsuda (2004) na základě ITS a 28S rDNA sekvencí určili přibližný čas rozrůznění uvnitř skupiny Erysiphales. Jejich analýzy ukazují, že k rozdělení hlavních tribů řádu Erysiphales došlo na přelomu křídy a třetihor a že původními hostiteli byly stromy, zatímco byliny jsou odvozenými hostiteli (Takamatsu a Matsuda, 2004).

Navíc, rozpracování molekulárních metod v taxonomii skupiny Erysiphales vedlo k lepšímu pochopení fylogenetických vztahů a významným změnám ve vymezení některých druhů (např. Hirose et al., 2005; Ito a Takamatsu, 2010; Khodaparast et al., 2007; Matsuda a Takamatsu, 2003; Takamatsu et al., 2008, 2010). V poslední době se například velmi často (za použití analýz rDNA ITS sekvencí) potvrzují blízké koevoluční vztahy některých hostitelských čeledí a jednotlivých rodů padlí, jedná se např. o potvrzení koevoluce rodu *Golovinomyces* a čeledi Asteraceae (Matsuda a Takamatsu, 2003), podobně nověji publikovaná data poukazují na blízký koevoluční vztah mezi rodem *Podosphaera* a čeledí Rosaceae (Takamatsu et al., 2010). Pomocí analýz rDNA ITS sekvencí byl potvrzen i blízký vztah rodu *Sawadaea* a rodu *Acer* (Hirose et al., 2005). Khodaparast et al. (2007) na základě analýz rDNA ITS sekvencí potvrdili, že rod *Leveillula* získal schop-

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

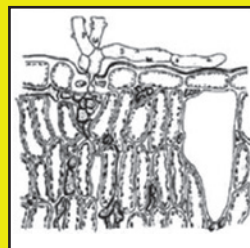
Mycelium tvořené hyfami je u většiny rodů povrchové (epifytické), s výjimkou rodů *Leveillula*, *Phyllactinia*, *Pleochaeta*, *Queirozia* a jednotlivých druhů rodu *Cystotheca*, které rostou převážně (endofytické) nebo částečně (hemiendofytické) uvnitř pletiv hostitele (Braun et al., 2002; Braun a Cook, 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.



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

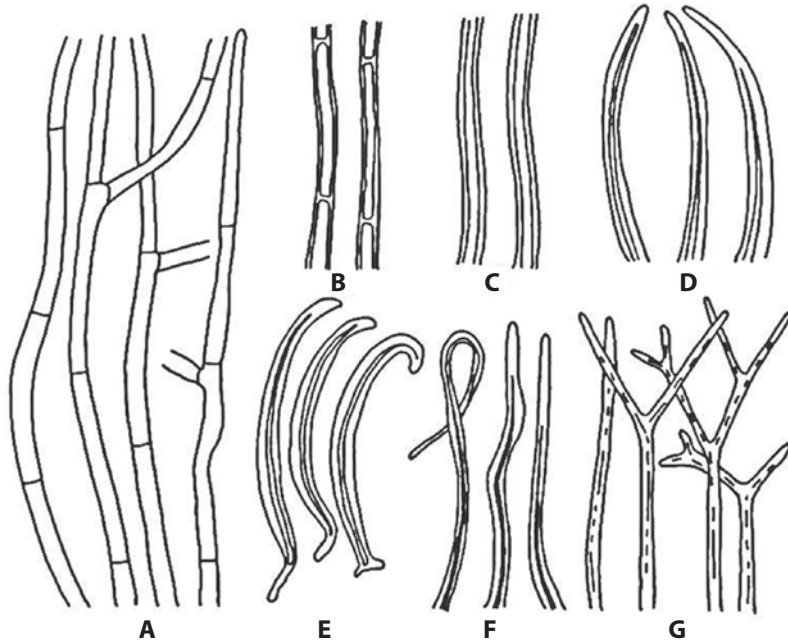


**Rody s částečně endofytickým myceliem (částeční endoparazité):**  
*Queirozia*  
*Pleochaeta*  
*Phyllactinia*



**Rody s endofytickým myceliem (endoparazité):**  
*Leveillula*

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



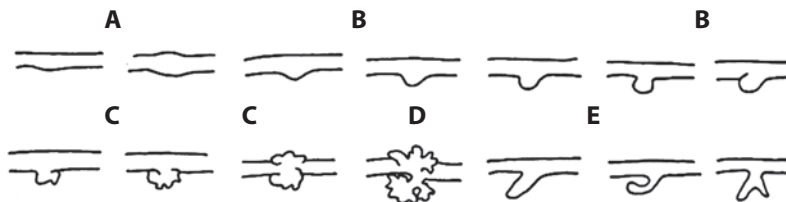
A – primární mycelium, B–G – sekundární mycelia (podle Braun et al., 2002).

Obr. 2.1.2.

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.).

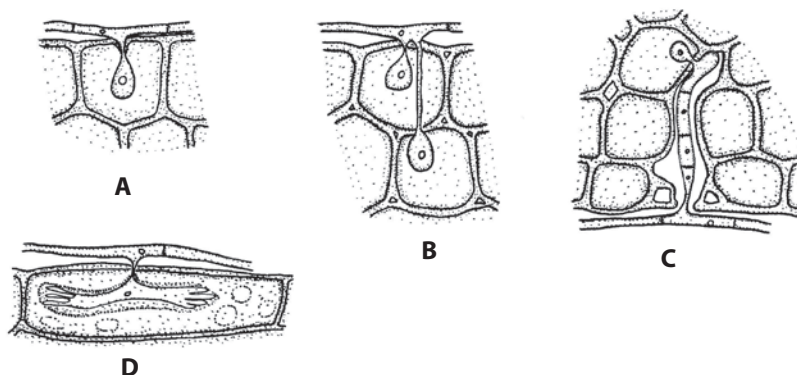
Haustoria jsou orgány, které slouží k získávání živin. U ektofytických druhů padlí haustoria vyrůstají z centra připojení myceliálních apresorií. Haustoria se tvoří uvnitř epidermálních buněk a jenom zřídka v buňkách hlubších vrstev (mezofyl). Tvar haustorií se také liší. U většiny druhů, kromě zástupců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



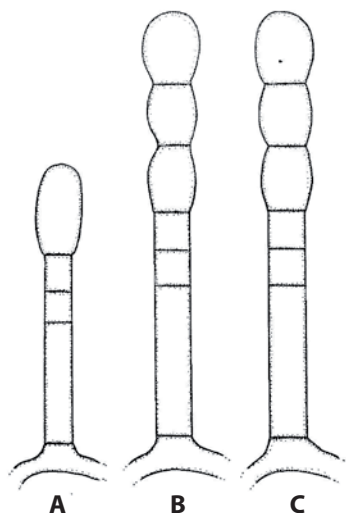
Typy apresorií: A – nezřetelná, B – ve tvaru přísavky, C – laločnatá, D – korálovitá, E – protáhlá, zahnutá (podle Braun et al., 2002).

Obr. 2.1.3.





Typy haustorií: A – *Erysiphe polygoni*, B – *Erysiphe adunca*, C – *Phyllactinia guttata*, D – *Blumeria graminis* (podle Braun a Cook, 2012).



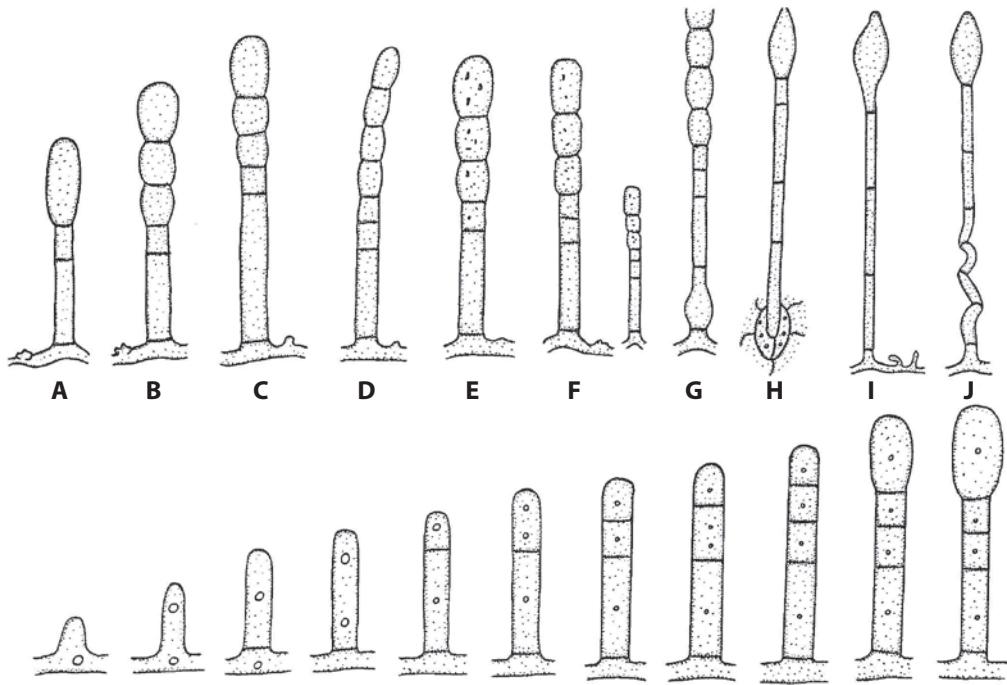
Typy konidioforů: A – konidie tvořené jednotlivě (typ *Pseudoidium*), B – konidie dozrávající v řetízích (typ *Euoidium*), vlnité okrajové linie, C – konidie dozrávající v řetízích (typ *Euoidium*), vroubkované okrajové linie (podle Braun a Cook, 2012).

tinieae jsou kulovitěho nebo hruškovitěho tvaru. Pouze haustoria rodu *Blumeria* se výrazně liší svým prstovitým vzhledem (Braun a Cook, 2012) (Obr. 2.1.4.).

Konidiofory vyrůstají z vegetativních hyf a jsou orientovány více méně kolmo k povrchu hostitele. První buňka konidioforu se nazývá bazální buňka (foot-cell) a za ní následuje jedna nebo více dalších (tzv. distálních) buněk, přičemž nové konidie se tvoří na bázi předchozích konidií (Oichi et al., 2004, 2006). Na konidioforech se tvoří konidie, které dozrávají buď jednotlivě (patří do skupiny *Pseudoidium*) nebo ve skupinách (a tvoří tzv. řetízky konidií) s nejstarší konidií na vrcholu (patří do skupiny *Euoidium*) (Obr. 2.1.5., 2.1.6., 2.1.7.). Konidiofory jsou většinou jednoduché (nevětvené), ačkoliv větvené se mohou vyskytovat např. u druhu *Leveillula taurica* (Braun et al., 2002). Byl zaznamenán i fenomén mikrocyklické konidiogeneze (konidiofor se tvoří přímo z konidie), ale jde o řídký a méně zdokumentovaný jev (Kiss et al., 2010).

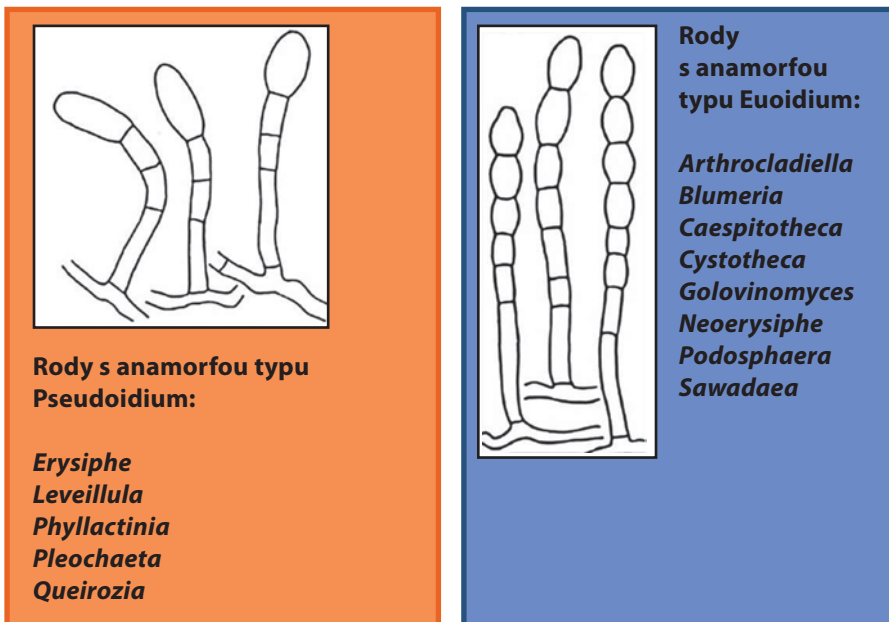
Konidie padlí jsou jednoduché a nezbarvené buňky (Braun et al., 2002); co se týče tvaru, ten se různí, od vejcovitého, cylindrického až po kopinatý (Braun, 1987).

U většiny druhů jsou konidie monomorfní. Dimorfní konidie se vyskytují u druhů *Leveillula*, *Pleochaeta* a *Phyllactinia*. Rod *Sawadaea* tvoří synanamorfy, s makrokonidiemi a mikrokonidiemi, které vznikají na konidioforu a často se velmi liší velikostí (Braun, 1987) (Obr. 2.1.8.). Konidie jsou jednojaderné, obsahují vakuoly a velké množství vody, což asi souvisí s jejich schopností klíčit i za absence volné vody (Schnathorst, 1965; Yarwood, 1957). Konidie tribu *Cystothecae* (zahrnujícího druhu *Cystotheca*, *Podosphaera*, *Sawadaea*) obsahují fibrosinová



Typy a vývoj konidioforů: A – typ Pseudoidium, B – typ Euoidium (*Galeopsisidis*), C – typ Euoidium (*Golovinomyces*), D – typ Euoidium (*Arthrocladiella*), E – typ Euoidium (*Sphaerotheca*, *Podosphaera*, *Cystotheca*), F – typ Euoidium (*Sawadaea* s mikrokonidifory), G – typ *Oidium* (*Blumeria*), H – typ *Oidiopsis*, I – typ *Ovulariopsis*, J – typ *Streptopodium* (podle Braun a Cook, 2012).

Obr. 2.1.6.



**Rody s anamorfou typu Pseudoidium:**

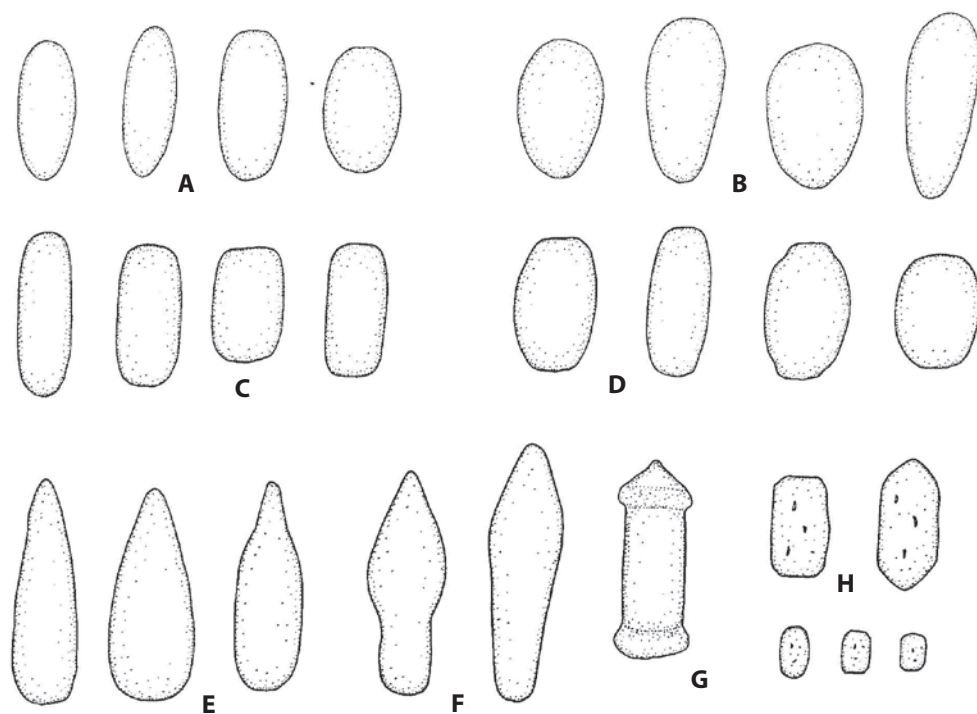
*Erysiphe*  
*Leveillula*  
*Phyllactinia*  
*Pleochaeta*  
*Queirozia*

**Rody s anamorfou typu Euoidium:**

*Arthrocladiella*  
*Blumeria*  
*Caespitotheca*  
*Cystotheca*  
*Golovinomyces*  
*Neoerysiphe*  
*Podosphaera*  
*Sawadaea*

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

Obr. 2.1.7.



Obr. 2.1.8.

Tvary konidií: A – elipsoidní, B – vejčitý, C – cylindrický, D – sudovitý, E – kopinatý, F – kyjovitý, G – cylindrický s opaskem (na koncích prstencovitý), H – makro- a mikrokonidie rodu *Sawadaea* (podle Braun a Cook, 2012).

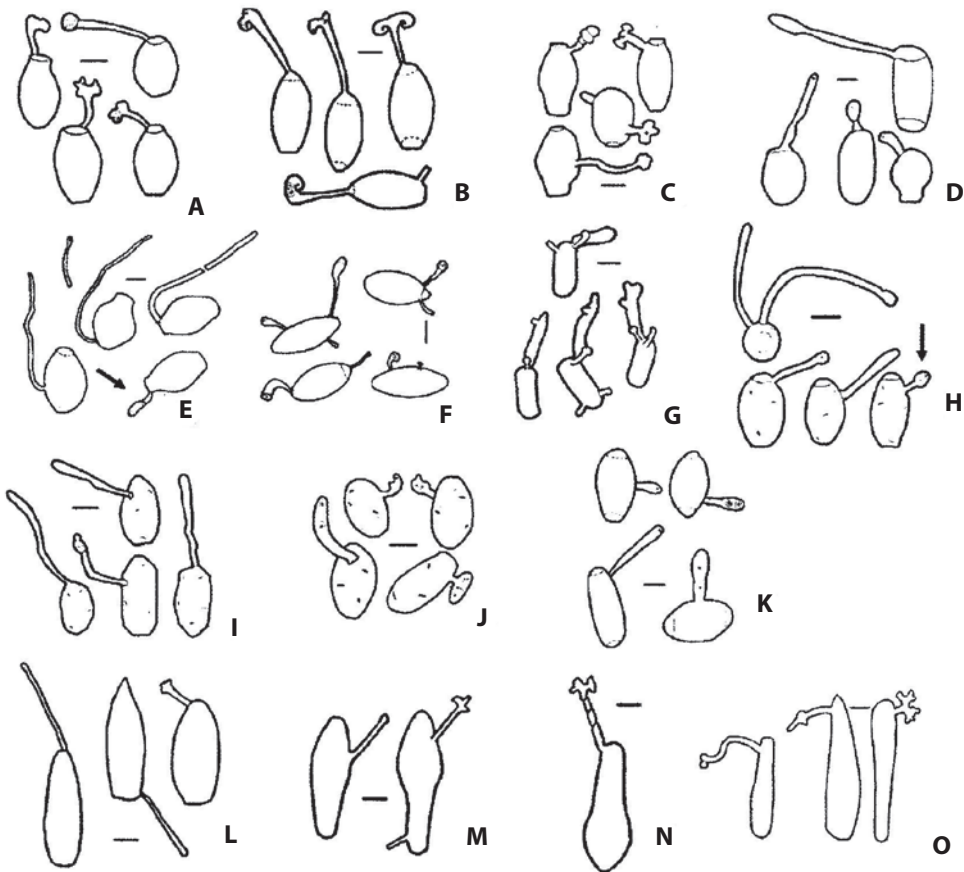
tělíska (Braun et al., 2002), patrně tvořená sacharidy a dusíkatými látkami (Glawe, 2008). Konidie padlí vytvářejí různou povrchovou ornamentací, pokud jsou pozorovány pod elektronovým mikroskopem (např. Cook et al., 1997; Mims et al., 1995). Tyto struktury mohou být užitečné i pro taxonomické rozlišení (Cook et al., 1997; Braun et al., 2002; Braun a Cook, 2012). Nejčastěji jsou pod SEM zaznamenávány ornamenty na koncových stěnách konidií a vnějších stěnách konidií (např. hladké, drsnostěnné, bradavičnaté, vyvýšené, rýhované atd.); vzhled těchto struktur se však liší podle toho, zda konidie pozorujeme čerstvé nebo suché a scvrklé (Braun et al., 2002).

Způsoby, jak se konidie uvolňují z konidioforu, zahrnují mechanické oddělení, působení větru nebo třeba elektrostatický výboj (Glawe, 2008). Vysoká relativní vlhkost je v negativní korelaci s rozšiřováním konidií (Grove, 1998; Sutton a Jones, 1979). Uvolňování konidií má často diurnální rozvrstvení, kdy převažuje ráno a pozdější odpoledne (Byrne et al., 2000; Grove, 1998; Schnathorst, 1959a; Sutton a Jones, 1979). Intenzivně sporující kolonie mohou tvořit až klubíčkovité zmeťi spor, které se rozšiřují hůře (Hammett a Manners, 1973).

Rozšiřování konidií probíhá na kratší i delší vzdálenosti. Peries (1962) zjistil, že 90 % konidií druhu *Podosphaera macularis* se nachází do 2 m od hostitelské rostliny. Na druhou stranu konidie *Blumeria graminis* pocházející z Velké Británie byly schopny překonat vzdálenost 700 km a infikovat rostliny až v Dánsku (Hermansen et al., 1978).

Padlí produkují velké množství konidií, což je znak související s přírodními patosystémy, v kterých jsou rostliny náchylných druhů od sebe velmi vzdáleny (Clarke a Akhkhya, 2002). Obrovská schopnost sporulace přináší potenciálně velké množství inokula v zemědělských systémech, kde jsou rostliny velmi blízko sebe.

Konidie jsou rozšiřovány jednotlivě nebo v krátkých řetězcích (Schnathorst, 1959a), klíčí hned a na rozdíl od jiných druhů nepotřebují pro klíčení volnou vodu (Schnathorst, 1965; Yarwood, 1957). Konidie však pro úspěšné klíčení nesmějí být delší dobu ponořeny ve vodě (Sivapalan, 1993). Způsob, jakým konidie klíčí, je taxonomicky významný (Braun et al., 2002; Cook a Braun, 2009). Jednotlivé druhy se mohou lišit v tom, z jakého konce konidie klíčí, jakou dobu potřebují pro tvorbu klíčního vlákna a zda tvoří klíčící vlákna apresoria (Braun et al., 2002; Cook a Braun, 2009).



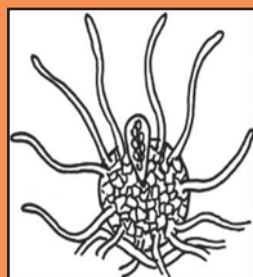
Typy klíčení konidií jednotlivých rodů: A – typ *Pseudoidium* (*Erysiphe howeana*), B – typ *Pseudoidium* (*Erysiphe trifoliorum*), C – typ *Striatooidium* (*Neoerysiphe galeopsidis*), D – typ *Euiodium* (*Golovinomyces sordidus*), E – typ *Euiodium* subtyp *longitubus* (*Golovinomyces depressus*), F – typ *Blumeria* (*Blumeria graminis*), G – typ *Microoidium* (*Oidium phyllanthi*), H – typ *Fibroidium* subtyp *orthotubus* (*Podosphaera tridactyla*), I – typ *Fibroidium* subtyp *orthotubus* (*Sawadaea bicornis*), J – typ *Fibroidium* subtyp *brevitubus* (*Podosphaera xanthii*), K – typ *Fibroidium* subtyp *brevitubus* (*Podosphaera dipsacearum*), L – O typ *Ovulariopsis* (L – *Leveillula taurica*, M – *Phyllactinia guttata*, N – *Phyllactinia thirumlachari*, O – *Pleochaeta indica*) (podle Cook a Braun, 2009).

Původně byly rozlišovány čtyři typy způsobů tvorby klíčního vlákna, a to typy polygoni, cichoracearum, pannosa a fuliginea (Hirata, 1955), přičemž Braun et al. (2002) tyto typy v podstatě akceptovali, jen jim přiřadili jiné pojmenování, a to Pseudoidium, Reticuloidium, Fibroidium a Magnicellulatae. Nové výzkumy (Cook a Braun, 2009) však ukazují, že toto rozdělení je nedostatečné, a proto bylo zavedeno osm různých typů klíčení, jmenovitě *Pseudoidium* (původně polygoni), *Microidium*, *Fibroidium* subtyp *orthotubus* (původně pannosa), *Fibroidium* subtyp *brevitubus* (původně fuliginea), *Blumeria*, *Striatoidium*, *Reticuloidium* (původně cichoracearum) (u posledních dvou se subtypem *longitubus*) (Cook a Braun, 2009). Cook a Braun (2012) ve své monografii však i toto rozdělení pozměnili, dělí anamorfy do následujících kategorií a velice detailně popisují jednotlivé typy klíčení: *Pseudoidium* (subtyp *longitubus*, *alobatus*, *lobatus* a *extensitubus*), *Striatoidium*, *Ovulariopsis*, *Euoidium* (se subtypem *longitubus*), *Blumeria*, *Microidium*, *Fibroidium* (subtyp *orthotubus* a *brevitubus*) (Obr. 2.1.9.).

Braun a Cook (2012) považují studium způsobů klíčení konidií padlí za velmi významné, protože přispělo k lepší identifikaci anamorfních rodů padlí, např. *Oidium*, a povýšení jeho podrodu na úroveň rodu.

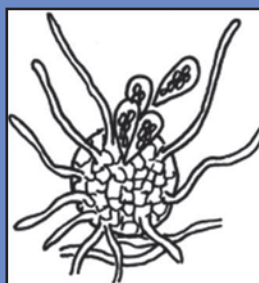
### 2.1.3.2. POHLAVNÍ (TELEOMORFNÍ) STADIUM

Askokarpy (pohlavní plodnice) jsou velmi podobné kleistotheciu a dříve se za kleistothecia považovaly (Ainsworth et al., 1971; Webster, 1980). Od kleistothecia se však odlišují tím, že mají vytrvalá a pravidelně uspořádaná věcká a pukají horizontální nebo vertikální štěrbinou. Tento typ askokarpů se nazývá chasmothecium (Braun et al., 2002). Chasmothecia jsou zpočátku nezbarvená, později žlutnou, až nakonec ve stavu zralosti mají temně hnědou nebo černou barvu. Nevznikají ve stromatech, ale jsou zanořena do změti hyf (Glawe, 2008). Obsahují jedno nebo více věček (Obr. 2.1.10.).



**Rody  
s chasmothecii  
s jedním věčkem:**

***Cystotheca*  
*Podospaera***



**Rody  
s chasmothecii  
s více věčky:**

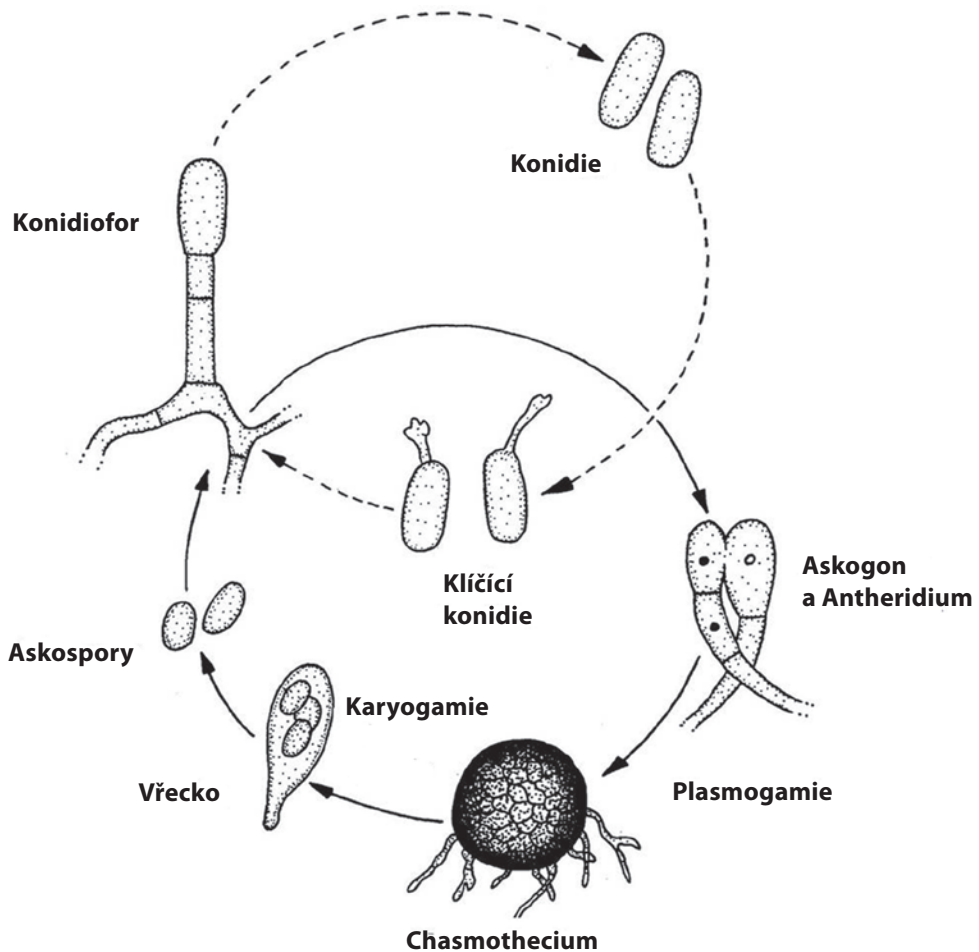
***Arthrocladiella*  
*Blumeria*  
*Brasiliomyces*  
*Caespitotheca*  
*Erysiphe*  
*Golovinomyces*  
*Leveillula***

***Neoerysiphe*  
*Parauncinula*  
*Phyllactinia*  
*Pleochaeta*  
*Sawadaea*  
*Typhulochaeta***

Skupiny rodů padlí na základě počtů věček v chasmotheciu (podle Takamatsu, 2013). Autor perokresby: Z. Trojanová.

Hlavní znaky pohlavního stadia shrnuli Braun et al. (2002), kteří kladou velký důraz na předchozí práce (Dörfelt et al., 1989; Dörfelt a Ali, 1996). Neznámějšími vývojovými typy při procesu vzniku chasmothecií jsou: sexuální typ monoaskální (jednovřeckový) nebo polyaskální (vícevrěckový), pseudosexuální typ a asexuální typ (vývoj askogonu bez kontaktu s jádrem z antheridia) (Dörfelt a Ali, 1996).

Druhy padlí mohou být homothalické nebo heterothalické. Sexuální rozmnožování je iniciováno tvorbou gametangií, přičemž samčí gametangia se nazývají androgamocyty (antheridia) a samičí askogony. Následuje plasmogamie (splynutí plazem) a jádro z antheridia přechází do askogonu, což je proces, který nazýváme dikaryotizace. Poté hyfy, které byly produkovány monokaryotickým myceliem na bázi askogonu, začínají peridií tvořit chasmothecia. Antheridiální buňky také přispívají k tvorbě peridie. Vřečka se však vyvíjejí z dikaryotických buněk. Ke karyogamii a meióze dochází v raných stádiích vývoje vřečka (Obr. 2.1.11.). Počet askospor ve vřečku se liší, a to od dvou do osmi askospor, a je charakteristický pro jednotlivé druhy (Braun, 1987).

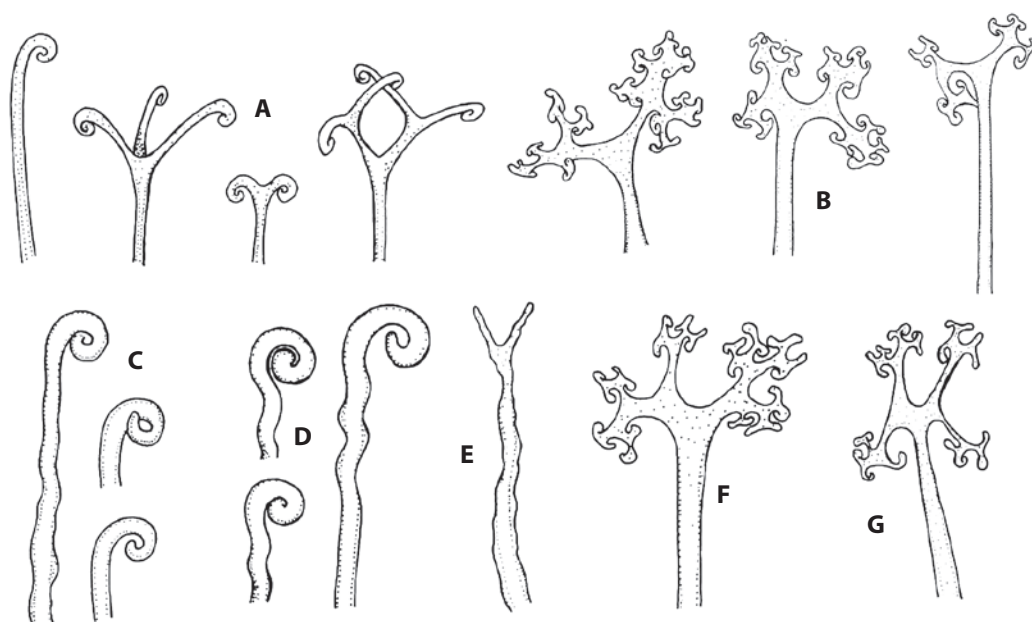


Životní cyklus padlí (podle Braun a Cook, 2012).

Zralá chasmothecia jsou buď perzistentní (zůstávají na původním hostiteli), tzn. přichycená přívěsky (apendixy) nebo hyfami, nebo se oddělují od původního mycelia (Braun, 1987; Braun et al., 2002; Jarvis et al., 2002). Chasmothecia, která se oddělí, mají apendixy, které mají jehlicovitý tvar (s bulbózními konci), spirálovitě stočené (uncinátní, circinátní, helikoidní) nebo jsou dichotomicky větvené na vrcholu (Obr. 2.1.12.). Chasmothecium může mít více než jeden typ apendixů. Kromě tvaru zakončení jsou dalšími významnými znaky apendixů umístění, jejich délka, šířka a konzistence, septace, barva, tloušťka stěna, struktura povrchu. U uncinátních nebo dichotomicky větvených apendixů může docházet k tomu, že zgelovají, což přispívá k lepšímu přichycení k hostiteli (Jarvis et al., 2002). Tyto znaky však slouží pouze k lepšímu určení druhů a nemají takový taxonomický význam pro rozlišení rodů, jak se dříve myslelo. Mori et al. (2000b) uvádějí, že k morfologickému rozrůznění tvarů apendixů došlo v průběhu evoluce několikrát a nezávisle.

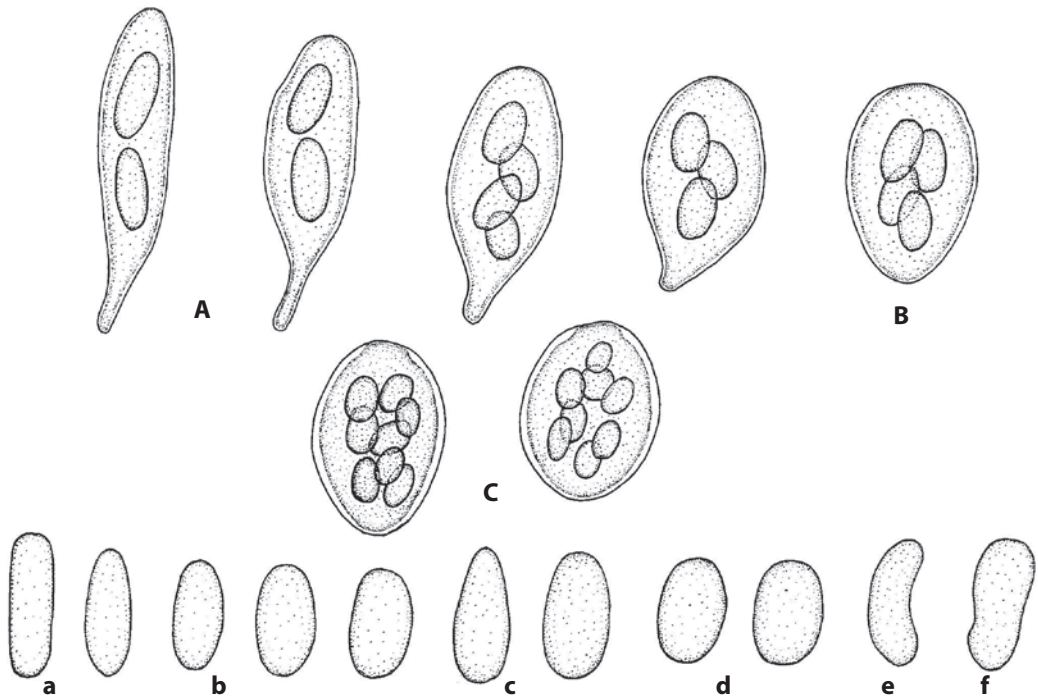
Peridiální struktura chasmothecií se také liší druh od druhu (Braun, 1987; Braun et al., 2002). U většiny druhů se peridie skládá z několika vrstev buněk. Buňky vnitřní vrstvy jsou bezbarvé a tenkostěnné, zatímco buňky vnější vrstvy jsou tlustostěnné a melanizované (Braun et al., 2002; Jarvis et al., 2002). Apendixy vyrůstají z vnější vrstvy buněk.

Vřečka (asci) jsou obecně považována za unitunikátní (Braun, 1987), ačkoliv někteří autoři je považují za bitunikátní (Braun et al., 2002). Tvar může být kyjovitý až sferoidní (Braun, 1987; Braun et al., 2002). Počet vřeček v chasmotheciu se liší od jednoho (u rodu *Cystotheca* a *Podosphaera*) až k čtyřiceti (u rodů *Leveillula*, *Phyllactinia* a *Pleochaeta*). U druhů, které tvoří více vře-



Příklady zakončení apendixů: A – *Sawadaea bicornis* (spirálovitě stočené), B – *Erysiphe syringae* (dichotomicky větvené), C – *Erysiphe adunca* var. *adunca* (spirálovitě stočené), D – *Erysiphe flexuosa* (spirálovitě stočené), E – *Erysiphe caulicola* (jednoduše větvené), F – *Erysiphe azaleae* (dichotomicky větvené), G – *Erysiphe ornata* var. *europaea* (dichotomicky větvené). Autor perokresby: V. Petřeková.

cek, tato vřecka mohou být sdružena do vrstvy připomínající hymenium (Braun et al., 2002). Chasmothecium neobsahuje ani parafýzy, ani pseudoparafýzy (Alexopoulos et al., 1996). Vřecka obsahují různý počet askospor (nejčastěji 2–8). Askospory jsou jednobuněčné, tvaru od globózního po vejčité a zřídka zahnuté. Většina askospor je bezbarvých či téměř průhledných, některé jsou nažloutlé; mohou obsahovat vakuoly (Braun et al., 2002). Askospory se uvolňují po deštích (např. Grove, 2004), ale byly pozorovány i askospory, které klíčily uvnitř vřecek v chasmotheciích (Schnathorst, 1959a) (Obr. 2.1.13.).



Typy vřecek: A – stopkaté, B – přisedlé, C – typ *Podosphaera*.

Tvar askospor: a – cylindrické, b – elipsoidní, c – vejčité, d – kulovité, e – zahnuté, f – nepravidelné (podle Braun a Cook, 2012).

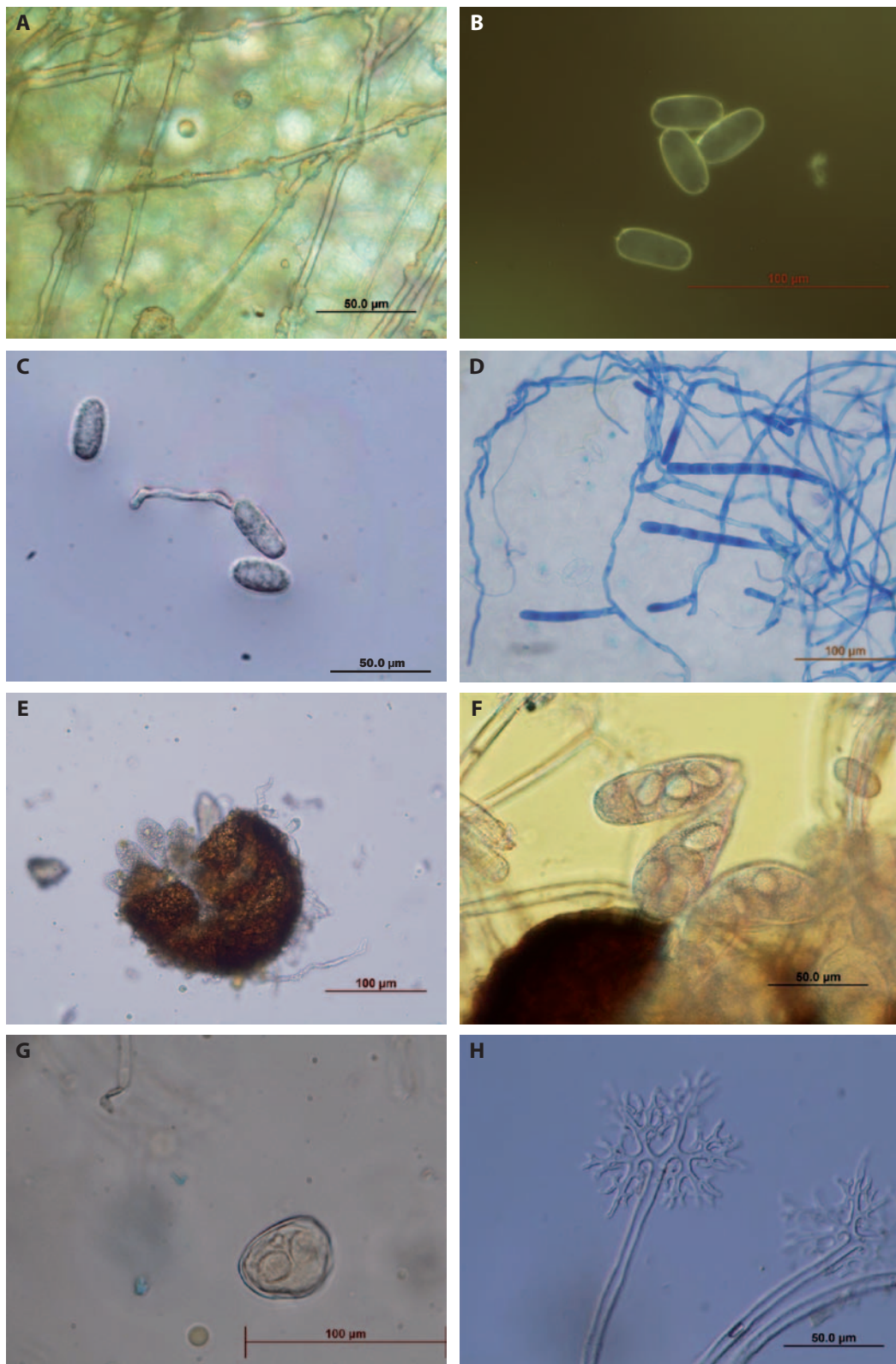
Obr. 2.1.13.

## 2.1.4. Současná taxonomie padlí a poznatky o jejich fylogenezi

Původní taxonomická struktura této čeledi vycházela z charakteristik pohlavního stadia (teleomorfy, konkrétně chasmothecia), zatímco anamorfě nebyla věnována pozornost (Blumer, 1967; Salmon, 1900). Později pak byla morfologickým znakům anamorfy věnována větší pozornost (Boesenwinkel, 1980; Braun, 1987; Cook et al., 1997).

Braun (1987) ve své monografii uvedl koncept založený na rozlišení podčeledí, tribů a rodů na základě morfologických znaků, přičemž rozlišil podčeledi Erysiphoideae a Phyllactinioideae, s poměrně širokým vymezením na základě znaku, zda je mycelium extramatrikální, nebo intra-





Obr. 2.1.14.