

Nové poznatky v genetice rostlin VII. Interakce obilnin a padlí trav – nekonečný souboj genů

Pšenice a ječmen patří mezi nejdůležitější kulturní plodiny. Jejich výnos je ale ohrožován měnícím se prostředím a biotickými i abiotickými stresovými faktory. V České republice se k nejvýznamnějším stresovým faktorům řadí houbové patogeny způsobující choroby jako rez nebo padlí trav. Nejeftivnější a k prostředí nejsetrnější ochranu plodin proti patogenům představuje pěstování rezistentních odrůd. Bohužel geny rezistence k určitým chorobám bývají obvykle brzy překonány geny virulence z rychle se přizpůsobujícího patogenu a jeho populací. Důležitou podmínkou úspěšného šlechtění na odolnost je detailní studium interakcí patogenu s hostitelem. Potřebujeme identifikovat mechanismy, kterými patogen překonává rezistenci, a pochopit dynamiku změn vedoucích ke vzniku nových virulencí, podmíněných zejména rychlými změnami na úrovni genomu patogenního organismu a následně genetické struktury jeho populací.

Padlí trav

Padlí je všeobecně rozšířené označení pro skupinu striktně obligátních biotrofních patogenů. Tato skupina vláknitých vřeckovýtusných hub (Ascomycota, obr. 1) z taxonomického hlediska náleží do řádu Erysiphales a čeledi Erysiphaceae, zahrnující 13 rodů a více než 820 druhů infikujících přes 650 druhů jednoděložných a více než 9 400 druhů dvouděložných rostlin (Schulze-Lefert a Vogel 2000, Braun a Cook 2012; a např. Živa 2017, 5: 241–244 a CXIX–CXXI).

Druh *Blumeria graminis* způsobuje nemoc zvanou padlí trav, která se projevuje růstem mycelia a tvorbou konidií zejména na povrchu listů, přičemž rostliny napadá ve většině vývojových stadií. Má celosvětové rozšíření, ale nejzávažnější dopad byl zaznamenán v Evropě, jihozápadní Asii a ve východních i západních částech Severní Ameriky. Mezi hostitele těchto patogenů patří i řada kulturně pěstovaných druhů krytosemenných rostlin (vinná réva, ovocné stromy, obiloviny, chmel, okrasné rostliny atd.), jejichž napadení

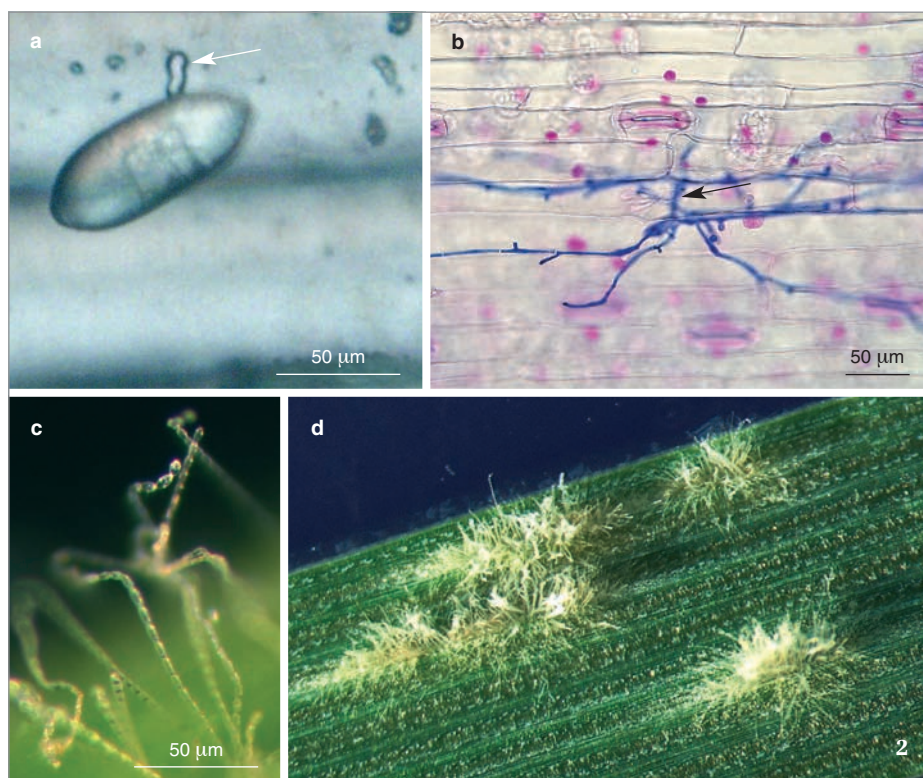


1 Příznaky padlí trav na obilninách způsobené patogenem *Blumeria graminis*. Černé body na pozadí bílých trsů a sekundárních houbových vláken (hyf) jsou kulovitá chasmotecia – plodnice vzniklé v pohlavním cyklu. Bílé načechrané struktury kolem jsou trsy haploidních konidioforů uvolňujících spory (konidie). Foto E. Janáková

2 Morfologie padlí trav; a – klíčící konidie (primární klíčící vlákno označeno šipkou); b – segment listu s patrnými buněčnými stěnami a jádry obarvenými červeně. Haustoria uvnitř epidermálních buněk hostitele obarvená na modro (šipka značí místo primárního průniku do hostitelské buňky); c – konidiofory s řetězci konidií; d – kolonie konidioforů na listu hostitele. Snímky: B. Islamov (obr. a, b) a H. Vanžurová (c, d)

působí v celosvětovém měřítku značné ekonomické ztráty (Lebeda a kol. 2017). Např. napadení ječmene tímto patogenem může vést k výraznému poklesu kvality a výnosu (až o 42 %).

Životní cyklus obligátně biotrofních hub s výjimkou dormantních stadií zcela závisí na živém hostiteli, z jehož buněk získávají potřebné látky. Optimální podmínky pro rozvoj padlí poskytuje stín, spíše střední relativní vlhkost vzduchu a teplota v rozmezí 15–25 °C. K rozšíření choroby může přispívat i zavlažování a nadměrná hustota porostu, intenzitu napadení zvyšuje také nadměrné používání dusíkatých hnojiv. Kvůli plné závislosti na živém hostiteli došlo u padlí k adaptaci patogenu na určitý hostitelský druh a většinou poměrně úzké hostitelské specializaci. Na jejím základě lze např. padlí trav dělit na 8 hostitelsky specializovaných forem (*formae speciales*, ff. spp., tedy zástupců fytopatogenní houby, kteří se liší pouze vazbou na konkrétního hostitele), z nichž největší význam pro člověka mají *B. graminis* f. sp. *hordei*, *tritici*, *secalis* a *avenae*, parazitující na obilovinách. Zbylé čtyři hostitelské formy se vyskytují na planě rostoucích travách. Specializace na jediný hostitelský rod však neplatí absolutně. Bylo např. prokázáno, že spektrum potenciálních hostitelů u izraelských populací *B. graminis* je výrazně širší. Do této geografické oblasti řadíme centrum původu a diverzifikace předků



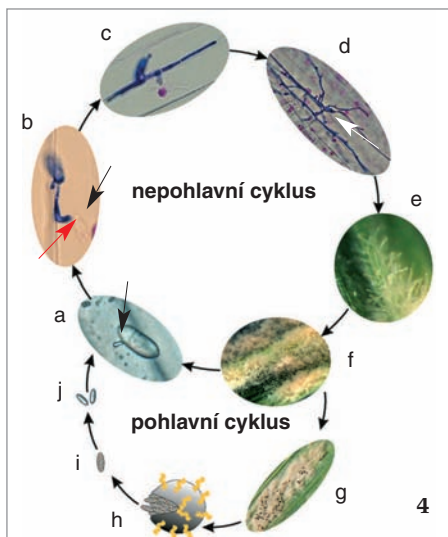
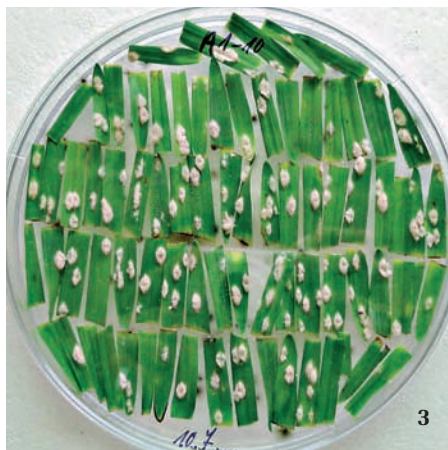
dnešních obilnin, což naznačuje společnou evoluci tohoto patogenu a jeho hostitelů.

Již zmíněná životní a trofická strategie zástupců této čeledi dala vzniknout specifickým a vysoce propracovaným mechanismům, které umožňují přežít v dynamickém systému interakcí s jejich hostiteli (obr. 2 a 4). Díky pozornosti věnované těmto druhům v dlouhodobém horizontu se padlí trav stalo modelem v základním výzkumu zaměřeném na vztahy mezi hostitelem a patogenem, a to navzdory komplikacím plynoucím z nemožnosti kultivovat tyto organismy na umělých médiích. Vzhledem ke klíčovému postavení, které v globálním měřítku obilniny zaujímají, je tento článek zaměřen na padlí trav a hlavně na hostitelskou formu *B. graminis* f. sp. *hordei* (*Bgh*), nejčastějšího původce houbových infekcí padlím trav u jarního ječmene (*Hordeum vulgare*) v České republice (až v 50 % případů). Populace *Bgh* v jednotlivých oblastech tvoří směs izolátů, tedy linií *Bgh* se stejným původem a kombinací genů virulence schopných překonat rezistenci hostitele, které jsou ve většině případů tzv. rasově-specifické. Rasou (izolátem) se rozumějí jedinci *Bgh* původem z jedné spory (konidie), kteří mají stejné všechny geny včetně genů virulence.

Životní cyklus padlí

Bgh je vláknitá houba vytvářející na listech hostitele bílé povlaky (obr. 1), na myceliu produkuje bezbarvé, jednobuněčné, jednojaderné a tenkostěnné nepohlavní spory – konidie, které rostou v řetězcích a postupně dozrávají (obr. 2c). Tenká stěna konidií má za následek relativně malou odolnost vůči podmínkám vnějšího prostředí, a proto se jejich infekčnost a vitalita udrží pouze několik hodin. Je překvapivé, že patogen, jehož spory jsou schopny infekce pouhých několik hodin po uvolnění konidioforu, se úspěšně šíří na velké vzdálenosti a může způsobovat významné epidemie. Na úspěšnosti rozšíření padlí trav má pravděpodobně největší zásluhu zajímavý životní cyklus (viz obr. 4). Zahrnuje dva cykly – pohlavní a nepohlavní. Po většinu roku (v době růstu hostitelských rostlin) je tento patogen haploidní a rozmnožuje se především nepohlavní cestou, při níž jediná kolonie vzniklá z jedné konidie dokáže vyprodukovat až 200 tisíc nových konidií. Konidie může vytvořit kolonii produkující další spory za 3–5 dní od nákazy. Konidie přenášejí vítr a za sezony jsou schopny se rozšířit na vzdálenosti několika stovek kilometrů. Pohlavní cyklus (teleomorfní stadium) je pozorován hlavně před nepříznivými obdobími a při něm vznikají cívky struktury, resp. plodnice (chasmotecia), umožňují patogenu tyto podmínky přežít. V průběhu pohlavního cyklu dochází ke křížení, kterým se vytvářejí nové kombinace genů odpovědných za virulenci (Zhang a kol. 2005).

Nepohlavní cyklus (anamorfní stadium) začíná infikováním listu hostitele konidií a jejím klíčením. Rychlost klíčení ovlivňují vnější faktory – vhodná teplota, světlo a netypicky pro houbové infekce absence vody tento proces urychluje. Nezbytným předpokladem pro začátek klíčení je fyzický kontakt konidie s povrchem hostitele. Proniknutí (penetrace) zralé askospory



(viz dále) nebo konidie je zahájeno tvorbou extracelulární hmoty, jež způsobuje enzymatické oslabení kutikuly. Během jedné až několika hodin dochází k tvorbě primárního klíčícího vlákna (obr. 2a, 4a), to v průběhu dalších několika hodin vyvolává vznik druhého, apresoriálního klíčícího vlákna, na němž se posléze diferencuje apresorium. Jde o rozšířenou hákovitou strukturu zakončenou penetračními výběžky (hroty), které mechanicky s pomocí enzymatické aktivity pronikají epidermální buněčnou stěnou hostitele. Uvnitř hostitelské buňky houba vytváří haustorium vzniklé zvětšením penetračního výběžku, jež je obklopeno modifikovanou plazmatickou membránou hostitele, přes ní patogen přijímá živiny (obr. 4b). Poté se tvoří sekundární hyfy, které se prodlužují a větví, vznikají i sekundární apresoria, jež dávají předpoklad dalších penetrací, rovněž se tvoří další haustoria, jichž můžeme v jediné epidermální buňce hostitele napočítat až 50 (obr. 2b). Po 3–5 dnech je na povrchu listů jasně patrné bílé mycelium a kolonie (pustule) začíná produkovat nové spory. Z vegetativních hyf se vytvářejí konidiofory zakončené řetězcí postupně dozrávajících a uvolňujících se konidií (obr. 2c, 2d). Obsahují velké množství vody, což pravděpodobně přispívá ke schopnosti klíčit i v její nepřítomnosti (Glawe 2008).

B. graminis patří mezi heterotalické vláknité houby, během pohlavního stadia se tedy z haploidního zárodečného mycelia tvoří morfologicky odlišná gametangia – samičí askogonia a samčí anteridia. Při jejich spojení dochází nejprve k fúzi

3 Testování fenotypu (virulence) nově zachycených izolátů hostitelské formy *B. graminis* f. sp. *hordei* (*Bgh*) na listových segmentech 10 rozlišovacích odrůd. Blíže v textu. Foto E. Janáková

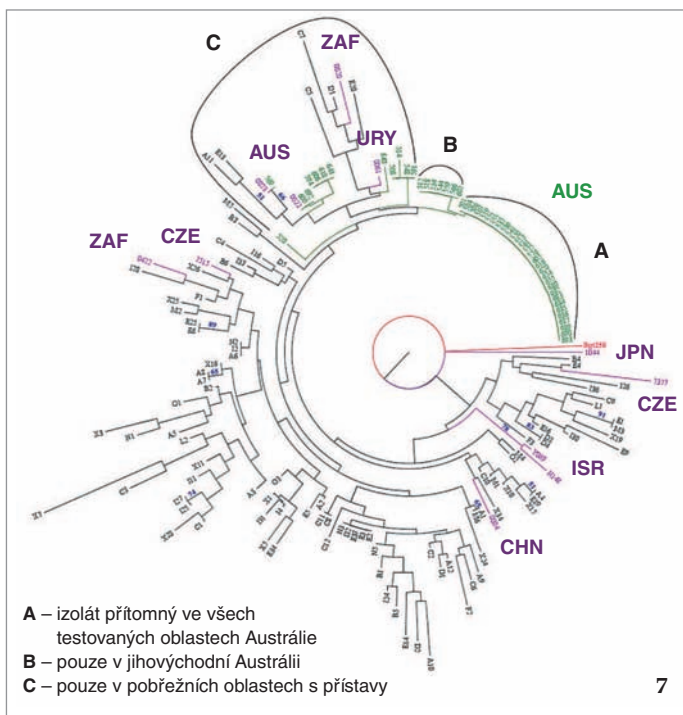
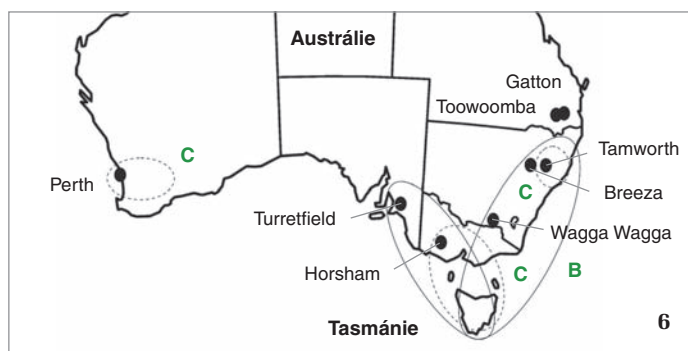
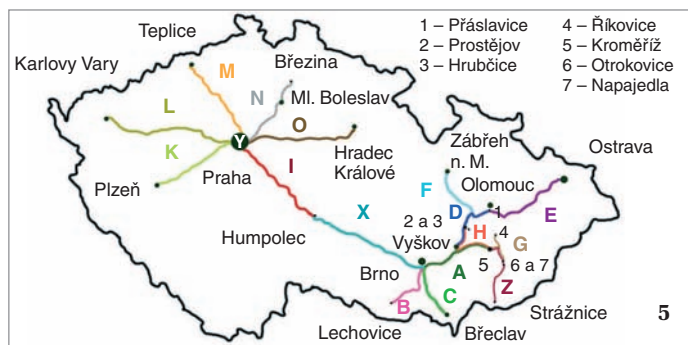
4 Životní cyklus *B. graminis*.

Nepohlavní cyklus: a – klíčící konidie na povrchu listu, černá šipka označuje primární klíčící vlákno (hyfu), které se vytvoří do zhruba hodiny po kontaktu s hostitelem; b – přibližně 15 hodin po inokulaci vznikne apresoriální klíčící vlákno (červená šipka), pronikne do hostitelské buňky a začne vytvářet haustoria pro příjem živin (modrá struktura); c – spora tvoří další epifytické hyfy (průhledné výběžky z původní spory) a rozvětvená haustoria (modré struktury); d – houba dále vytváří hustou síť haustorií (modré struktury) se sekundárními apresorií pro průnik do sousedních buněk (šipka označuje místo klíčící spory); e – po třech až pěti dnech houba shromáždí dostatek zdrojů a začne produkovat konidiofory, spory (konidie) uspořádané do řetězců buněk jsou po dozrání z konců mechanicky odlamovány a unášeny větrem; f – v optimálních podmínkách kolonie uvolní obrovské množství konidií – až 200 tisíc.

Pohlavní cyklus: g – na starých listech a na konci sezony po spojení samičích anteridií a samičích askogonií dochází ke karyogamii a splynutí haploidních jader za vzniku zygoty. Zygota vyrůstá v silnostěnnou tmavě zbarvenou plodnici – chasmotecium (tmavé sférické útvary na pozadí světlé micelární struktury tvořené pseudohyfy), v nichž meiotickým dělením vznikají vřetka s haploidními askosporami; h – ve vhodných podmínkách a za přítomnosti vody askospory dozrávají a vřetka jsou uvolněna; i – volná vřetka trusí zralé haploidní askospory (j) pro zahájení nového nepohlavního cyklu. Obr. b, c, d: červené sférické útvary jsou jádra hostitelských buněk barvená feulgenovým barvivem. Modré vláknité útvary jsou hyfy patogenu obarvené trypanovou modří. Snímky: B. Islamov (obr. a–d), H. Vanžurová (e, f), E. Janáková (g) a M. Valárik (h–j)

buněk a tvorbě askální (dvoujaderné) mateřské buňky – dikaryonu, následuje fúze jader a vznik zygoty. Ta vyrůstá v silnostěnnou tmavě zbarvenou plodnici (askokarp) uzavřeného typu (chasmotecium), kde meiotickým dělením vznikají vřetka s haploidními askosporami (obr. 1, 4g). Chasmotecia umožňují houbě přežít v nepříznivých podmínkách, tvoří se hlavně na konci vegetačního období hostitele.

Vzhledem ke své obligátně biotrofní povaze musí být padlí schopno určitým způsobem přečkat dobu, kdy není k dispozici pletivo náchylného hostitele. Jak již bylo zmíněno výše, k tomu slouží forma tlustostěnných chasmotecií. Při následném klíčení i na nových hostitelích se tím zvyšuje šance na přežití, protože uvolněné askospory nesou maximální genetickou variabilitu (nové kombinace genů virulence). Výsledné spory však již nejsou identické ani s jedním rodičem. Popsaná strategie se vyvinula na Středním východě jako prostředek pro přežití horkého a suchého léta,



5 Oblast sběru izolátů *Bgh* v České republice se shoduje s oblastmi pěstování ječmene a je rozdělena na menší segmenty označené písmenem a barvou. Místa sběru odpovídají dálniční síti ČR, protože past na spory, která využívá cyklonového efektu (podobně jako bezsáčkové vysavače) k oddělení spor ze vzduchu, je nesená automobilem a pro správnou funkci vyžaduje stabilní rychlost. Orig. E. Malečková

6 Australské izoláty *Bgh* byly sbírány ve všech hlavních lokalitách pěstování ječmene (černé body) zahrnujících rozsáhlé území. Jsou známy nízkou diverzitou, což bylo potvrzeno identifikací pouhých tří haplotypů (viz obr. 7). Z těchto tří haplotypů se dva (A a B) vzájemně velmi podobají. Skupina C je nejpestřejší a její izoláty byly zachyceny pouze ve třech oblastech. Podobají se haplotypu izolátů z Uruguaye a Jižní Afriky, to naznačuje možnost jejich nedávného dovozu do Austrálie.

7 Fylogenetický strom *B. graminis* f. sp. *hordei* (*Bgh*) sestavený na základě 33 polymorfismů (ISBP, SSR, SNP; blíže v textu). Izolát *B. graminis* f. sp. *tritici* (*Bgt258*) zobrazený červeně byl použit jako outgroup – vzdálený příbuzný, pomoci něhož lze určit kořen/počátek fylogenetického stromu. Izoláty původem z Austrálie jsou označeny zeleně, z celosvětové sbírky fialovou barvou a kódem země původu (CHN – Čína, CZE – Česká republika, ISR – Izrael, JPN – Japonsko, URY – Uruguay, ZAF – Jihoafrická republika). Černé sběry z České republiky v sezoně 2012.

Australské vzorky byly rozčleněny do tří skupin. Skupina A reprezentuje pravděpodobně jeden izolát rozšířený ve všech australských oblastech pěstování ječmene. Haplotyp B je blíže příbuzný k A, ale zachycený pouze v jihovýchodních teritoriích. Skupina C zahrnuje rozmanitou směs zachycenou pouze na pobřeží v blízkosti přístavů. Izoláty této skupiny jsou příbuzné se světovou populací a mohou pocházet z nedávného importu

ze zahraničí. Izoláty reprezentující rozmanitost celého světa byly překvapivě víceméně rovnoměrně promíchány s českými, což naznačuje obrovskou míru diverzity českých izolátů. Jedinou výjimkou je vzorek 1044 z Japonska, starý téměř 60 let. Dále na rozdíl od australských izolátů ty české neobsahují žádný zjištěný na všech lokalitách ČR.

ale v současnosti funguje i jako ideální u zemědělských plodin po celém světě, včetně mírného pásu s chladnými zimami. Další variantou je přečkání ve formě mycelia na přetrvávajících listech nebo v dormantních pupenech (Glawe 2008). V tomto případě se do další sezony přenáší původní izolát patogenu. Vystávají proto otázky jako např., který ze způsobů je vhodnější, tudíž častější, jak rychle se izoláty obměňují a jestli některý vydrží i více sezon na stejném stanovišti.

Porovnání populací *Bgh* z českých zemí a ze světa

Odpovědi naše laboratoř Centra struktury a funkční genomiky rostlin Ústavu experimentální botaniky AV ČR začala hledat ve spolupráci s Antonínem Dreiseitlem z akciové společnosti Agrotrest fyto z Kroměříží. Rozhodli jsme se studovat změny v populacích izolátů *Bgh* v čase a prostoru. Použili jsme populace sesbírané v rámci České republiky (obr. 5) a potažmo střední Evropy (díky schopnosti padlí rozšiřovat se na velké vzdálenosti v průběhu sezony), a to v různých sezonách (Dreiseitl 2015). Jako kontrolu zvolených přístupů jsme zařadili populaci 50 izolátů *Bgh* nasbíraných v Austrálii (obr. 6). Pro zařazení české populace do kontextu celosvětové diverzity patogenu jsme analyzovali 11 izolátů posbíraných v zemích, kde se ječmen pěstuje. Australská populace *Bgh* jako kontrola nebyla vybrána náhodně. Tamní izoláty *Bgh* jsou totiž známy malou komplexitou genů virulence (kolem pěti genů na izolát), která naznačuje i malou genetickou variabilitu. Zúžení je důsledkem izolovanosti austral-

ského kontinentu a striktní kontroly dovozu biologických materiálů australskými úřady. Oproti tomu evropské izoláty *Bgh* se vyznačují velkou komplexitou (kolem 20 genů virulence na izolát) a tudíž genetickou variabilitou. Je to dáno velkým genovým tokem díky intenzivnímu pěstování různých odrůd ječmene a relativní blízkosti Úrodného půlměsíce (Egypt, Izrael, Jordánsko, Libanon, Sýrie, Turecko, Írán, Irák), oblasti původu jak hostitele, tak pravděpodobně i patogenu. Všechny použité izoláty byly fenotypově charakterizovány na listových segmentech (obr. 3) souboru 28–37 rozlišovacích (diferenčních) odrůd ječmene, obsahujících hlavní geny odolnosti. Avšak pro detailní studium diverzity tohoto patogenu nemá uvedený postup dostatečnou rozlišení. Proto bylo potřeba odvodit jiné, nejlépe molekulární markery, nezávislé na vnějším prostředí a hostiteli. Přelomovým bodem se stalo celogenomové sekvenování *Bgh* kmene DH14 (Spanu a kol. 2010). Genom DH14 byl sekvenován technologií nové generace (Next Generation Sequencing – NGS, viz Živa 2016, 2: 61–63) s pokrytím 140 ekvivalentů genomu. Sestavením jednotlivých čtení se podařilo získat 15 111 kontigů (delších sekvencí poskládaných z jednotlivých čtení) tvořících 6 898 větších úseků, tzv. scaffoldů (prodloužené sekvence složené z kontigů a mezer o známé délce). Na základě anotace genomu bylo nalezeno 5 854 genů; tato hodnota je v porovnání s jinými houbovými genomy podprůměrná. Srovnáním s genomem kvasinky *Saccharomyces cerevisiae* bylo zjištěno, že u padlí *B. graminis* chybějí geny kódující proteiny zapojené např. do procesu fermentace bez přístupu kyslíku, biosyntézy glycerolu z meziproductů glykolýzy nebo asimilace dusíku z anorganických sloučenin. To ukazuje jasnou souvislost s obligátně biotrofním způsobem života patogenu, podobně jako ztráta enzymů zapojených do sekundárního metabolismu (např. enzymy metabolismu terpenů). Jako první cílové sekvence pro odvozování markerů jsme vybrali geny kódující

proteiny. Po analýze sekvencí pěti genů získaných z 15 testovacích izolátů jsme však nenašli ani jeden polymorfismus (rozdíl použitelný jako marker). Proto se pro odvozování DNA markerů stala klíčovou bioinformatická analýza genomu DH14, která odhalila masivní kolonizaci genomu *Bgh* transponovatelnými elementy, tvořícími minimálně 64 % genomu (Spanu a kol. 2010). Vysoký obsah repetitivních sekvencí pravděpodobně souvisí s absencí mechanismů regulujících jejich počet. Důsledkem nahromadění repetitivních sekvencí je dvoj- až trojnásobné zvětšení genomu padlí trav oproti ostatním druhům vřeko-výtrusných hub. Nejpočetnější zastoupenými rodinami repetitivních elementů jsou LTR (Long Terminal Repeats) retrotranspozony a retrotranspozony bez LTR, představující téměř polovinu všech opakujících se sekvencí. Retrotranspozony vykazují rovnoměrnou distribuci v genomu bez známek hromadění se v určitých místech (klastrování). Tímto se sekvence LTR staly ideálním cílem pro navrhování markerů z rozhraní repetit – Repeat Junction Markers (RJM), protože se jejich hranice dají jednoznačně určit a místo inserce bývá v rámci genomu obvykle unikátní. V případě nepřítomnosti polymorfismu jsou LTR vhodné k identifikaci záměn jednotlivých nukleotidů (Single Nucleotide Polymorphism, SNP). Důvodem je nepřítomnost selekčního tlaku na zachování sekvence repetitivního elementu a rychlá akumulace SNP.

Další markery s typicky rovnoměrnou genomovou distribucí a velkou mírou polymorfismu představují Simple Sequence Repeats (SSR), markery odvozené od sekvencí mikrosatelitů. I tyto sekvence byly v genomu *Bgh* nalezeny v hojně míře. Pro odpověď, jestli mají izoláty v populaci rov-

noměrné zastoupení, nebo zda existuje dominantní izolát, bylo použito 33 polymorfních alel zahrnujících všechny tři typy markerů na 97 izolátů z ČR, 11 izolátů reprezentujících světovou populaci a 50 izolátů z Austrálie (Komínková a kol. 2016). Fylogenetická analýza potvrdila výrazně nižší genetickou variabilitu australských izolátů ve srovnání s izoláty z jiných oblastí světa. Naproti tomu variabilita českých izolátů se téměř vyrovná celosvětové variabilitě. Australská populace obsahuje jen málo haplotypových variant (haplotyp – charakteristická kombinace genů/markerů). Byly identifikovány pouze tři skupiny (obr. 7) – první (A) má identický haplotyp pro všechny testované markery a představuje 60 % všech získaných izolátů. Tento haplotyp byl nalezen ve vzorcích ze všech míst sběru a zřejmě reprezentuje jeden izolát rozšířený po celé Austrálii. Skupinu B tvoří opět identické izoláty (14 %) velmi příbuzné skupině A, s původem omezeným do spojitě oblasti jihovýchodních teritorií. Třetí skupina C nemá jednoznačný haplotyp a je podobnější komplexním izolátům z ČR, Uruguaye a Jižní Afriky. Tyto izoláty pocházejí z fragmentovaných a od sebe velmi vzdálených pobřežních oblastí s přístavy, což naznačuje možnost jejich nedávného zavlečení do Austrálie i navzdory přísným opatřením australské legislativy. Zajímavostí je přítomnost izolátu/haplotypu společného pro celou Austrálii (obr. 7, skupina A). To znamená, že buď přežívá v haploidní podobě na živých hostitelích i v době, kdy se nepěstuje ječmen, nebo je tak málo příležitostí křížení s jinými izoláty, že se kříží mezi sebou navzájem. V tomto případě jakákoli rekombinace bude produkovat stejné haplotypy. Dále by mohlo jít o nedostatečnou rozlišovací schopnost použitého panelu mar-

kerů, což je ale málo pravděpodobné, jak ukázala analýza 97 českých izolátů (obr. 7), kde jako individuální haplotyp bylo rozlišeno 84,5 % izolátů. Nerozlišená zůstala pouze jedna skupina o pěti, jedna skupina o třech izolátech a několik dvojic. Srovnání českých izolátů se zástupci světové populace ukázalo, že diverzita *Bgh* v ČR je porovnatelná se světovou. Další rozdíl oproti australské populaci spočívá v nepřítomnosti majoritního izolátu rozšířeného po většině nebo na celém území ČR.

Pro zodpovězení otázky, zda se nějaký izolát v ČR přenáší v nezměněné formě mezi sezonami, byla populace z r. 2012 doplněna o 232 izolátů ze sezony 2014 a 2015 a panel markerů byl rozšířen na 158 polymorfismů. Rozšíření umožnilo rozlišit přes 97 % českých izolátů, avšak žádný z určených haplotypů se neopakoval mezi sezonami. Z toho vyplývá, že k přezimování na živých rostlinách v České republice nedochází, nebo jen výjimečně a pod detekčním limitem jak fenotypové, tak genomické charakterizace izolátů. Jasně se ale ukazuje, že díky pěstování široké škály odrůd ječmene a nepřítomnosti zásadních přírodních bariér, jež umožňují přesun na velké vzdálenosti, se Česká republika a po tažmo střední Evropa stala místem, kde se prolínají haplotypy *Bgh* z většiny Eurasie a vznikají nové kombinace genů virulence v nekonečném souboji o přežití. Detailnější studium genových toků *Bgh* v prostoru a čase a jejich omezení nám snad umožní navrhnout efektivnější šlechtitelské postupy, abychom získali výhodu v tomto souboji.

Práce byla podpořena grantem národního programu udržitelnosti č. LO 1204.

Doporučená literatura je na webu Živy.

Veronika Dumasová

Sněti, obilí a šlechtění k rezistenci

Sněti, zástupci stopkovýtrusných hub s příčně dělenou nebo nedělenou bazidií (Ustilaginomycotina, Basidiomycota), jsou obligátně biotrofními parazity rostlin – své hostitele potřebují živé, ale oslabují je a omezují jejich reprodukci. Patří sem řády Ustilaginales, Tilletiales, Urocystidales a Microbotryales. Vyskytují se běžně na planě rostoucích druzích rostlin, např. *Urocystis anemones* na sasance hajní (*Anemone nemorosa*), ale napadají také kulturní plodiny, jako *Microbotryum dianthorum* u čeledi hvozdíkovitých (*Caryophyllaceae*) nebo *Urocystis cepulae* na cibuli a příbuzných plodinách. Termín sněť (podle staršího názvosloví) nebo snětivost se také používá k označení choroby, kterou tyto organismy vyvolávají. V tomto příspěvku se zaměříme na snětivost obilnin, jež mohou celosvětově způsobovat vysoké ztráty jejich výnosu, a na možnosti ochrany vůči nim.

Sněti patří mezi úzce specializované parazity, kteří jsou často vázání na konkrétní druh či rod hostitelských rostlin. Náka-

za je u některých druhů snětí systémová, tj. mycelium prorůstá více nebo méně celou rostlinou. U jiných zástupců se růst

mycelia omezuje výhradně na určité orgány rostlin (nejčastěji reprodukční). V mnoha případech se u napadené rostliny neprojevují pouhým okem viditelné příznaky infekce (symptomy) až do tvorby ložisek spor nazývaných sory (sněti nevytvářejí plodnice). Jindy přítomnost mycelia sněti v rostlině vyvolává nepřírozené zmnožení počtu buněk (hyperplazii) nebo zvětšování jejich objemu (hypertrofii) a vede ke vzniku hálek a tumorů (viz např. Živa 2007, 6: 250–253).

Mycelium snětí parazitující mezi buňkami uvnitř pletiv hostitele je zpravidla dikaryotické (jeho buňky obsahují dvě jádra). Po určité době růstu mycelia vytváří sory s tlustostěnnými teliosporami, v nichž teprve probíhá fúze jader (karyogamie) a meióza. Při klíčení vyrostle z teliospory promycelium (útvár analogický bazidii), na kterém se tvoří jednojaderné haploidní bazidiospory (sporidie) a z nich blastospory nebo hyfy a balistospory. Před infekcí hostitele musí dojít k plazmogamii, fúze jader však zatím neproběhne. Rostliny jsou infikovány dikaryotickou infekční hyfou. K přenosu inokula (zdroj infekce) může docházet půdou, větrem či osivem (v podobě dormantního mycelia uvnitř obilky nebo pod semennými obaly, teliosporami ulpívajícími na povrchu obilky).