

## Jak si květní sněti ochočily rostliny i opylovače II.

V první části dvoudílného seriálu jsme představili systém hostitelské rostliny – hvozdíku kartouzku (*Dianthus carthusianorum*), patogenu – květní sněti (rod *Microbotryum*) a přenašečů (opylovačů) převážně z pohledu prvních dvou aktérů (Živa 2021, 1: 16–19). Nyní bychom chtěli systém ukázat z jiné perspektivy, pohledem opylovačů, kteří navštěvují zdravé i infikované rostliny a zprostředkovávají přenos spor (teliospor) květní sněti. Pátrají po potravě (nektaru i pylu) a jejich pátrání je ovlivněno i přítomností květní sněti, která u infikovaných rostlin snižuje produkci těchto odměn. Náš výzkum zjišťuje, jak opylovači infikované rostliny rozlišují a jak přizpůsobují své chování, aby se nevýhodným návštěvám co nejvíce vyhnuli. Chování opylovačů v infikovaných rostlinných populacích je klíčové pro dynamiku šíření nových infekcí i pro přenos pylu mezi zbývajícími zdravými rostlinami. V následujícím textu se zaměříme na bližší popis našich dosavadních poznatků a zasadíme je do kontextu současných vědomostí o interakcích rostlin, květních snětí a opylovačů.



### Opylovači hvozdíku kartouzku se představují

Květy hvozdíku kartouzku jsou na první pohled nápadné růžovou až fialovou barvou, a tak nepřekvapí, že lákají širší spektrum hmyzích návštěvníků. V našich experimentech v přirozené populaci hvozdíku tvořili 40 % denní motýli, převážně bělásek zelný (*Pieris brassicae*, obr. 2), okáč bojínkový (*Melanargia galathea*) a soumráčníci rodu *Thymelicus*. Srovnatelně časté byly návštěvy pestřenek (34 %), především středně velkých pestřenek z rodů *Episyrphus*, *Syrphus* a *Sphaerophoria* (nejběžnější druhy v zemědělské krajině), vzácněji větších pestřenek rodu *Scaeva* (obr. 3). Drobné samotářské včely z čeledi ploškočelkovití a hedvábnicovití (Halictidae a Colletidae) tvořily třetí nejčastější skupinu (17 %). Zbýlých 9 % zahrnovalo občasné návštěvy dlouhososek (Bombylidae), čmeláků (*Bombus*) a včely medonosné (*Apis mellifera*).

### Jak opylovač pozná infikovanou rostlinu

Infekce květní snětí se viditelně projevuje několika změnami v květech rostlin. Světle modré zdravé prašníky s pylem jsou nahrazeny tmavě hnědými kupkami spor, které praskají často již v poupěti a snadno tak zašpiní i korunní lístky (obr. 4). Pro lidské oko jsou tyto barevné rozdíly dobře patrné, avšak pro mnohé opylovače nejsou zřejmě rozeznatelné kvůli odlišnostem jejich fotoreceptorů a zpracování zachycených vlnových délek světla. Např. barevné vidění dvoukřídleho hmyzu (Diptera) se zakládá na čtyřech typech fotoreceptorů (dva z ultrafialové části světelného spektra, jeden ve žluté a jeden v modré), spárovaných do dvou dvojic. Zpracování zachyceného světla je pak založeno pouze na vyhodnocení, který fotoreceptor z každé dvojice byl více stimulován. Výsledně tedy nositel těchto fotoreceptorů dokáže rozlišovat mezi čtyřmi základními barvami, ale nerozliší podrobněji vlnové délky uvnitř



pásem těchto barev (Troje 1993). Barvy zdravých i infikovaných květů spadají do pásma jedné základní barvy, a tudíž dvoukřídle opylovači (pestřenky) nemohou tyto květy od sebe rozeznávat podle barvy. Naopak zástupci blanokřídleho hmyzu (Hymenoptera) vnímají dílčí odstíny barev v průběhu celého spektra vlnových délek, které jejich fotoreceptory zachytí (v případě blanokřídleho jde o tři typy fotoreceptorů s maximy v zelené, modré a UV části světelného spektra). Potenciálně tak mohou rozlišit infikované květy od zdravých na základě jejich rozdílné barvy, je ale potřeba zdůraznit, že středy květů s kupkami spor nebo se zdravými prašníky mají velikost jen několik milimetrů a pro jejich rozeznání musí být opylovač velmi blízko (většina hmyzu má nižší ostrost vidění než člověk a ve výsledku vnímá s nižším rozlišením). Barevné vidění motýlů, nejpočetnějších návštěvníků květů hvozdíku, bohužel zatím zůstává nevyřešenou výzvou, jelikož se jednotlivé čeledi i rody motýlů vyznačují velmi odlišným složením fotoreceptorů a neexistuje žádný dobře zobecnitelný model jejich vidění.

Květy infikované květní snětí se však liší i dalšími vlastnostmi, např. bývají menší než ty zdravé, což je pro většinu opylovačů odrazujícím signálem. Opylovači totiž vrozeně preferují větší květy a květenství, protože velikost poměrně spolehlivě signalizuje větší nabízenou odměnu (pyl, nektar). U hvozdíku kartouzku mají infikované rostliny menší květy, ať už jde o jedince v přirozených populacích, nebo pěstované v experimentální zahradě, kde lze vyloučit vliv rozdílných podmínek prostředí na velikost květů. Na druhou stranu infekce květní snětí prodlužuje životnost jednotlivých květů, a dokonce podporuje tvorbu většího počtu květů v květenství. Proto na infikovaných rostlinách v daném časovém okamžiku najdeme v průměru více rozkvetlých květů než u zdravých jedinců. Nevýhodná menší velikost květů tak může být kompenzována velikostí celého květenství, jelikož opylovači často při výběru rostliny reagují na vzhled květenství, které je pro ně viditelné z větší vzdálenosti než jednotlivé květy.

Kromě vizuálních vjemů přicházejí v úvahu také rozdíly ve vůni způsobené odlišným vývojem infikovaných květů – např. přerušným vývojem semeníku, který je u příbuzné silenky širolisté (*Silene latifolia*) zodpovědný za specifickou skladbu vůně (Dötterl a kol. 2009). Výzkum vůně



1 Struktura typického porostu s hvozdíkem kartouzkem (*Dianthus carthusianorum*) v okolí Kamýku nad Vltavou.

Foto M. Kasner

2 Nejčastějšími návštěvníky květů hvozdíku jsou motýli, např. bělásek zelný (*Pieris brassicae*), kteří dlouhým sosákem vyhledávají a sají nektar z dlouhé korunní trubky.

3 Na jeho květy přilétají i pestřenky a sbírají pyl. Na snímku pestřenka hrušňová (*Scaeva pyrastris*)

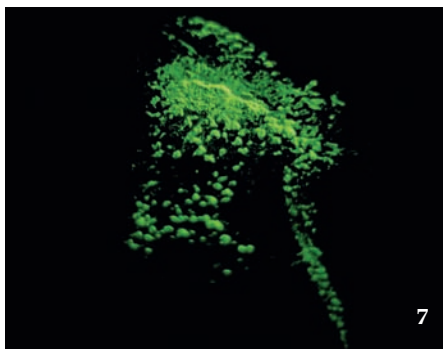
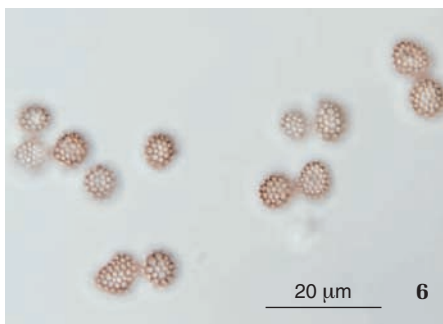
4 Infekce květní snětí vede ke změnám v květech, v první řadě k nahrazení světlých prašníků s pylem za tmavé kupyky spor (teliospor). Zpozorují je opylovači?

5 Pestřenky se občas nechají zmást a sbírají spory květní snětí místo pylu.

Foto T. Koubek

6 Spory květních snětí s výraznou povrchovou strukturou dosahují velikosti maximálně 10  $\mu\text{m}$ . Foto O. Koukol

7 Fluorescenční prášek může při pokusech v terénu nahradit spory (ilustrační snímek prášku na hladkém povrchu). Za normálního osvětlení je velmi nenápadný, ale po nasvícení ultrafialovým světlem začne vyzařovat ve viditelném spektru (např. zeleně). Toho lze využít, pokud potřebujeme přímo na místě určit, kam opylovači létají nejčastěji, a kam tedy mohou přenést nejvíce spor.



infikovaných květů je zatím jen v začátcích, ale jak dokládá citovaná publikace, první laboratorní pokusy naznačují, že přinejmenším večerní a noční motýli by mohli využívat vůně k rozlišování infikovaných a zdravých rostlin.

### Proč se opylovači vyhýbají infikovaným rostlinám

Mohlo by se zdát, že odlišnosti mezi zdravými a infikovanými rostlinami nejsou dostatečně výrazné na to, aby způsobily změnu chování opylovačů. Přesto se infikovaným rostlinám v určité míře vyhýbají – návštěvnost infikovaných hvozdíků je o 22 % nižší než u stejně velkých zdravých rostlin (Koupilová a kol. 2021). Pokles může být i výraznější, např. infikované silenky širolisté jsou navštěvovány téměř o polovinu méně než zdravé rostliny (Shykoff a Bucheli 1995). Tím se dostáváme ke klíčové otázce, proč je návštěva infikované rostliny pro opylovače nevhodná. Jde především o to, že infekce květní snětí zabrání tvorbě pylu, který mnoho opylovačů sbírá jako potravu pro sebe (např. pestřenky) nebo

své larvy (např. samotářské včely). Navíc takové květy obsahují méně nektaru, takže se jejich návštěva příliš nevyplácí ani opylovačům, kteří sají nektar (např. motýli).

Preferenci zdravých rostlin opylovači je poměrně univerzální napříč různými systémy patogenů přenášených pomocí opylovačů (McArt a kol. 2014). Pouze v menšině případů dokáže patogen úspěšně „naprogramovat“ infikovanou rostlinu tak, aby produkovala více odměn než zdravý jedinec a přilákala větší počet opylovačů.

### Přenos spor květní snětí

Zajímavé je, že menší počet návštěv infikovaných rostlin nemusí nutně omezit šíření patogenu. Nedávná pozorování (Koupilová a kol. 2021) i dřívější počítačové simulace (Real a kol. 1992, Sisterson 2008) ukazují, že ke zpomalení šíření dochází jen za dosti specifických podmínek. Příčinou omezeného vlivu návštěvnosti na šíření patogenu je kombinace přinejmenším dvou prvků chování opylovačů – nedokonalého rozlišování infikovaných rostlin a zvýšeného pohybu po návštěvě infikovaných květů, který si popíšeme podrobněji.

Malé, nebo dokonce žádné odměny v infikovaných květech vedou k razantní reakci opylovačů, kteří rostlinu s takto neuspokojivými květy rychle opouštějí. Na infikované rostlině stráví kratší dobu, navštíví zpravidla pouze jeden květ (oproti alespoň dvěma květům na zdravých rostlinách) a vydávají se hledat lepší zdroje potravy. Příznačná je silnější negativní reakce u opylovačů sbírajících pyl (např. samotářské včely) oproti opylovačům sajícím nektar (motýli) – zřejmě proto, že samotářské včely nenacházejí v infikovaných květech vůbec žádnou odměnu, zatímco motýli nasbírají alespoň omezené množství nektaru.

Zkrácená návštěva na infikovaných rostlinách se promítá také do většího množství pohybů, které opylovač v rostlinné populaci vykonává, když se pokouší hledat rostliny s lepšími odměnami. Z pohledu přenášeného patogenu jde vlastně o velmi výhodné chování, jelikož opylovač stráví pouze minimální dobu nabíráním spor a rychle se přesune na další rostlinu. Pokud je tato nová rostlina zdravá, přenesení spory na více jejích květů a tím podpoří pravděpodobnost, že alespoň v jednom květu se infekce úspěšně uchytí. Může dojít k přenosu i na několik dalších zdravých rostlin, které opylovač postupně navštíví, avšak počty přenesených spor exponenciálně klesají. Nové spory opylovač nabere při návštěvě dalších infikovaných rostlin, jimž se sice bude pokoušet vyhnout, ale pouze nedokonale, a proto se zásoba spor na jeho těle brzy doplní. Pokud je v populaci dostatečný počet infikovaných rostlin (zhruba nad 10 %; Real a kol. 1992), není šíření patogenu nijak omezeno preferencí opylovačů pro zdravé rostliny. Pouze v případě velmi malé počáteční frekvence infikovaných rostlin se může projevit zpomalení šíření dané tím, že opylovači přiletí k infikovaným rostlinám jen zřídka, nové

infekce budou vzácné a patogen bude v populaci stagnovat.

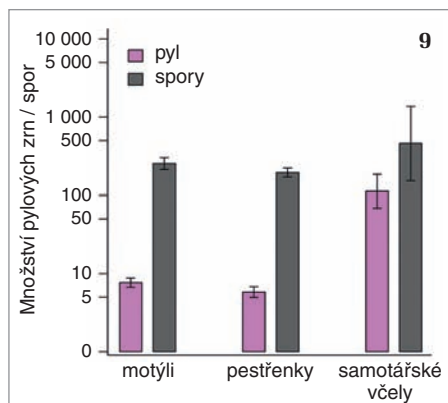
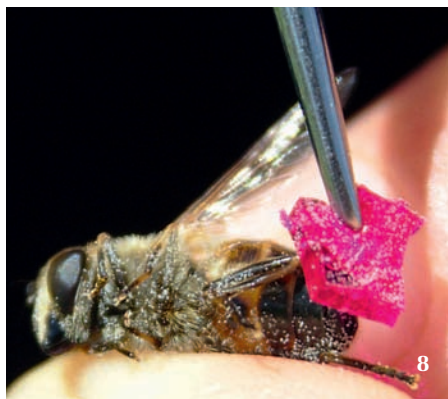
Pokud přemýšlíte nad tím, jak v terénu sledujeme přenos spor, které nejsou pouhým okem vidět kvůli mikroskopické velikosti (obr. 6), představíme vám jednu z možných metod. Na květy vybrané rostliny umístíme fluorescenční prášek (obr. 7), který po nasvícení UV-lampou vyzařuje ve viditelném spektru, ale sám o sobě není nijak nápadný. Opylovači pak při návštěvě květů nabírají na svá těla prášek stejným způsobem, jako nabírají spory nebo pyl. Po setmění nasvítíme květy v okolí zdrojové rostliny UV-lampou a zaznamenejme, kam všude opylovači fluorescenční prášek přenesli. Jiná, časově náročnější metoda spočívá ve sbírání zdravých květů v různých vzdálenostech od zdrojové infikované rostliny a počítání nalezených spor pod mikroskopem, což je metoda sice přesná, ale také destruktivní a zdlouhavá.

### Všichni opylovači jsou si rovni, ale někteří jsou si rovnější

Ve svých výzkumech se často vracíme k otázce, jak velkou roli hrají jednotlivé druhy nebo funkční skupiny opylovačů při přenosu květní sněti. Skupiny opylovačů se liší reakcí na květní sněť, strategií sběru potravy a pohybu v prostoru. Mají také rozdílnou morfolonii, ovlivňující např. množství spor a pylu, které mohou přenášet na svých tělech. Zkusme si shrnout tyto základní body na příkladu hlavních skupin opylovačů hvozdíku kartouzku – na motýlech, pestřenkách a samotářských včelách.

Motýli přelétávají na vzdálenější rostliny častěji než zbylé dvě skupiny, ačkoli stále platí všeobecné pravidlo, že většina přeletů míří na nejbližší možnou rostlinu, zřejmě kvůli snaze opylovačů co nejvíce omezovat energeticky náročný let. Motýli také tráví na rostlině nejkratší dobu a navštíví na ní jen několik málo květů. Celkově jsou tedy nejmobilnější skupinou a nejspíše umožňují šíření květní sněti i do vzdálenějších částí rostlinné populace. Naopak samotářské včely a pestřenky přelétávají prakticky pouze na nejbližší sousední rostliny, takže spory ze svých těl setřou na těchto rostlinách a nedonesou je tak daleko jako motýli.

Na základě stírání z povrchu těl opylovačů (obr. 8) a následného počítání pod mikroskopem víme, že v našem studovaném systému nesou samotářské včely v průměru stovky pylových zrn, zatímco motýli a pestřenky maximálně nižší desítky. Překvapivým zjištěním pro nás bylo, že počty přenášených spor se mezi skupinami nijak výrazně neliší a všechny dokážou přenášet v průměru stovky až několik tisíc spor (obr. 9). Vysvětlujeme si to tak, že kromě morfologických vlastností opylovačů (větší a chlupatější hmyz zachytí více pylu/spor) vstupují do hry také různé prvky chování, především preference a reakce na infikované rostliny. Motýli se nejméně vyhýbají infikovaným květům, proto mohou opakovanými návštěvami nabírat a přenášet větší množství spor než pylu. Oproti tomu samotářské včely sice dokážou jednou návštěvou nabrat mnoho pylu i spor, ale na infikovaných květech přistanou pouze vzácně a nedochází tak k nahromadění spor z více návštěv. Pestřenky stojí někde



8 Pomocí bločku fuchsínem obarvené želatiny stíráme přenášený pyl a spory z těl opylovačů, abychom zjistili kapacitu přenosu různých druhů opylovačů.

9 Samotářské včely přenášejí na svých tělech výrazně více pylu než pestřenky a motýli. Kapacita přenosu spor je ale překvapivě podobná napříč zkoumanými skupinami opylovačů. Graf ukazuje průměry ± střední chyby; svislá osa je logaritmovaná. Orig. K. Koupilová, J. Štenc a Z. Janovský (z článku v recenzním řízení časopisu Behavioral Ecology, upraveno)

mezi motýly a samotářskými včelami, jelikož vykazují spíše středně silné preference a spíše malé přenosové kapacity.

Když zohledníme všechny uvedené vlastnosti studovaných skupin, dospějeme k závěru, že při přenosu květních snětí mohou hrát nečekaně velkou roli motýli. Létají na poměrně velké vzdálenosti a zároveň přenášejí nezanedbatelné množství spor. Naproti tomu samotářské včely a pestřenky spíše zajišťují systematický přenos v nejbližším okolí infikované rostliny.

### Co stále ještě nevíme?

Na závěr předestřeme několik dosud otevřených otázek, které volají po detailnějším prozkoumání. Jejich zodpovězení by významně rozšířilo poznání vztahů mezi rostlinami, opylovači a patogeny.

Teprve nedávno se pozornost obrátila k rozdílné roli různých opylovačů při přenosu květních snětí. Zjistili jsme již diskutované rozdíly v chování (přeletové vzdálenosti, míra preference pro zdravé rostliny), ale stále nás čeká dlouhá cesta, na jejímž konci budeme schopni předvídat, jak velké nebezpečí infekce pro rostlinu představují různá společenstva opylovačů. Co bychom ještě potřebovali vědět? Především nám chybí znalosti o osudu spor poté, co je

opylovač zachytí na svém těle. Kolik jich ztratí během letu? Ztratí více spor opylovač letící na velkou vzdálenost, nebo ztratí závisle spíše na (ne)chlupatosti jeho těla? Mohou se opylovači, kteří za normální situace využívají pyl pro sebe nebo pro své larvy (pestřenky a včely), živit také spormi? Uvolňují se spory z těl opylovačů snáze, nebo hůře než pylová zrna, např. kvůli odlišné velikosti a lepivosti? Tyto otázky vyžadují experimentální přístupy, jaké známe spíše ze studia přenosu pylu – např. počítání spor zachycených na květu po jedné návštěvě různých druhů opylovačů.

Nám i zahraničním týmům se podařilo zjistit mnohé o šíření spor květních snětí na malé vzdálenosti uvnitř populací, prakticky však netušíme, jak časté jsou přenosy mezi populacemi. Přenos čehokoli na velké vzdálenosti, ať už jde o pyl, semena, nebo spory, se obtížně zkoumá, protože k němu dochází vzácně a v nepředvídatelnou chvíli. Potenciálně užitečnou metodou by mohl být již zmiňovaný fluorescenční prášek, s jehož pomocí se podařilo vystopovat pohyb opylovačů i na několik kilometrů. Další možností je využití metody zpětného odchyty označených jedinců (opylovačů), ovšem pro úspěšné určení frekvence letů mezi populacemi rostlin potřebujeme označit opravdu velké množství opylovačů, protože pouze malá část z nich opustí původní populaci během doby sledování. Navzdory vzácnosti dálkových přenosů je pravděpodobné, že mají na dynamiku květních snětí v krajině nepoměrně větší dopad vzhledem k tomu, že rostliny se snáze nakazí liniemi patogenu z cizích populací, jak jsme diskutovali v prvním dílu.

Další dosud nedorozřešenou otázkou zůstává, zda jsou opylovači opravdu hlavními přenašeči květních snětí. Na první pohled by se mohlo zdát, že květní sněti jsou na opylovačích zcela závislé, ale přenos spor na květy nezaručuje vždy úspěšnou infekci kvůli silné rezistenci dospělých rostlin proti květním snětím. Naopak semenáčky bývají mnohem náchylnější, a pokud vyrostou poblíž kvetoucí infikované rostliny, mohou na ně být spory přeneseny větrem. V našem případě dlouhověkého hvozdíku kartouzku je infekce semenáčků velmi nepravděpodobná kvůli vzácnosti samotných semenáčků. Oproti tomu druhy s rychlejší populační dynamikou, např. některé druhy silenek dožívající se okolo pěti let, produkují velké množství semenáčků, které mohou představovat utajený zdroj budoucích infekcí. Téma rozdílné rezistence semenáčků a dospělých rostlin inspirovalo úvahy o vlivu délky života na evoluci rezistence (Bruns a kol. 2015, Ashby a Bruns 2018). Následujícím krokem by mohlo být propojení evoluce rezistence s dalšími vlastnostmi hostitelských druhů (životní strategií, migrační schopností apod.), a tedy i výrazně ucelenější pohled na celou problematiku rezistence vůči patogenům, což je téma s velkými přesahy do aplikovaných věd, zemědělství i epidemiologie.

*Činnost autorů je podpořena Grantovou agenturou Univerzity Karlovy (projekt č. 1193619).*

Použitá literatura uvedena na webu Živý. K dalšímu čtení např. Živa 2016, 2–4.