

Jak si květní sněti ochočily rostliny i opylovače I.

Hvozdík kartouzek (*Dianthus carthusianorum*) je vytrvalá rostlina vysýchavých stanovišť s výraznými růzovofialovými květy, kvetoucí od počátku léta až do časného podzimu. Málokdo však na první pohled zaznamená, že některé květy nesou ještě stopy patogenního nájemníka. Místo tyčinek s modrými prašníky se u napadených rostlin objevují kupky (sory) sestávající z masy hnědočervených spor květní sněti rodu *Microbotryum*. Tento patogen nejenže hostitelskou rostlinu vykastruje, ale posléze využívá její opylovače ke svému dalšímu šíření na nové rostliny. Opylovači se snaží infikovaným rostlinám vyhnout, mimo jiné proto, že na nich chybí pyl, obvyklá odměna opylovačů. Příběh této trojice, rostlina–patogen–opylovač, je značně zapletený a postupně odhalování svým způsobem napínavé. V navazujících článcích v tomto a následujícím čísle Živy se pokusíme představit jednotlivé aktéry, přiblížit jejich vzájemné vztahy a zasadit celý příběh do širšího kontextu rostlinných chorob přenášných opylovači.

Květní sněti se představují

Microbotryum violaceum sensu lato je taxonomicky složitou skupinou několika desítek druhů patogenů rostlin. V češtině se zástupci rodu *Microbotryum* nazývají květní sněti, protože sněti (Ustilaginales) připomínají a byly dříve řazeny do rodu *Ustilago*, např. po bok známé sněti kukuřičné (*U. maydis*). Na základě studia morfologie, ultrastruktury a sekvencí genomu však dnes květní sněti řadíme nikoli ke snětím, ale do blízkosti druhé velké skupiny stopkovýtusných houbových patogenů – rzí (Pucciniales; Basidiomycota). Poznání taxonomie květních snětí se stále vyvíjí a dřívější představa několika málo druhů se širokým spektrem možných hostitelských rostlin je postupně nahrazována větším množstvím druhů, některých úzce specializovaných na jeden druh hos-

titele, jiných se širším záběrem. Zajímavé také je, že fylogeneze květních snětí nekopíruje příliš dobře fylogenezi jejich hostitelů, jelikož nové druhy květních snětí často vznikají přeskokem z jiného druhu hostitelské rostliny (Refrégier a kol. 2008).

Většina květních snětí napadá rostliny z čeledi hvozdíkovitých (*Caryophyllaceae*). V rámci české flóry se s těmito patogeny můžeme nejčastěji potkat u rodu hvozdík (*Dianthus*, obr. 2) či silenka (*Silene*, obr. 3). Zatímco u hvozdíků se častěji stává, že jeden druh květní sněti napadá více druhů hvozdíků, u silenek spíše najdeme květní sněti úzce specializované na jeden druh silenky (Kemler a kol. 2013). Na „zaprášené“ květy můžeme narazit také u běžného kohoutku lučního (*Lychnis flos-cuculi*) nebo smolníčky obecné (*L. viscaria*). Kromě hvozdíkovitých se květní sněti



vyskytují např. u čeledí zimolezovitých (*Caprifoliaceae*) a hluchavkovitých (*Lamiaceae*).

Co mají společného květní patogeny a pohlavní choroby živočichů?

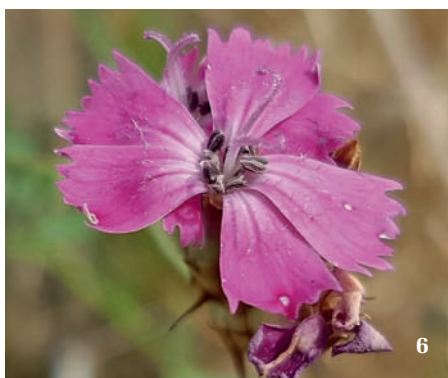
Květní sněti svým způsobem života patří mezi pohlavně přenášené patogeny přirovnatelné v mnoha ohledech třeba k HIV. Označení sexuálně přenosné choroby se ale v rostlinné ekologii a fytopatologii používá spíše omezeně, protože oproti přímému přenosu chorob při kopulaci u živočichů do šíření květních snětí mezi rostlinami vstupuje ještě třetí hráč – přenašeč pylu. Tím jsou u většiny našich druhů rostlin hmyzí opylovači, např. samotářské včely, pestřenky a motýli.

Květní sněti patří mezi systémové choroby, u nichž patogen po dopadu na rostlinu a úspěšném vyklíčení začne prorůstat všemi pletivy hostitele (oproti patogenům, které se vyskytují pouze v blízkosti místa infekce nebo na povrchu rostliny). Systémové patogeny tak dokážou v těle hostitele přežít zimu a zůstanou v něm obvykle po zbytek jeho života. Tato schopnost je pro květní sněti velmi důležitá, neboť rostou pomalu a po přenesení na nového hostitele už zpravidla nestihnou dorůst ve stejné sezoně do dalších květů, aby se mohly dále šířit.

Dalším rysem, jímž se květní patogeny podobají pohlavním chorobám živočichů, je častá kastrace hostitelských rostlin. U květních snětí není kastrace jenom vedlejším produktem infekce (využití tyčinek k šíření spor namísto pylu), nýbrž jde o „promyšlený“ záměr. Pomalu se šířící květní sněti „potřebují“, aby jim hostitel vydržel dlouho, nevyčerpá se vývojem semen a měl dost sil na tvorbu mnoha dalších květů starajících se o šíření nákazy. Vzhledem k tomu, že květní sněť hostitele kromě kastrace výrazně nepoškozuje, předpokládá se poměrně malý vliv na mortalitu hostitelských rostlin. Z evolučního hlediska je však rostlina takřka mrtvá, jelikož nepředává své geny do další generace a pouze slouží nezvanému hostu. Z tohoto pohledu se z rostliny stává „zombie“. Tak se to donedávna alespoň zdálo, později si ale ukážeme, že věc je složitější.

Kastrovat rostlinu umějí i jiné patogeny, které podle přísnosti definic stojí spíše na okraji spektra pohlavně přenosných chorob. Nechvalně známým případem, kdy dochází k poklesu plodnosti u trav včetně některých obilovin, je paličkovice nachová (*Claviceps purpurea*, obr. 5). Mycelium





1 Krajina okolo Kamýku nad Vltavou, kde se střídají suché louky, pole, meze a borové lesy, je dějištěm našeho výzkumu hvozdíku kartouzku (*Dianthus carthusianorum*).

2 Květní sněti se šíří tmavými sporami uvolňovanými z infikovaných tyčinek.

3 a 4 Poradí si se širokým záběrem hostitelských rostlin – kromě hvozdíku parazitují květní sněti také např. na silence široolisté bílé (*Silene latifolia* subsp. *alba*, obr. 3) nebo čertkusu lučním (*Succisa pratensis*, 4).

5 Také jiné patogeny dokážou kastrovat své hostitelské rostliny. Mezi nejznámější patří paličkovice nachová (*Claviceps purpurea*), vytvářející typický námel v obilkách trav.

Foto Z. Janovský (obr. 4 a 5)

6 Všechno není tak jednoduché, jak by se zdálo. I v infikovaném, a tedy vykastrovaném květu může vyrůst funkční blizna.

7 Občas se květní sněti nedaří ve všech květech a vytvoří spory jen v některých.

Foto T. Koubek (obr. 1, 2 a 7)

paličkovice proroste do semeníku trávy a na místě obilky vytvoří hnědé sklerocium (zvané námel), které slouží k přezimování. Obskurní způsob sterilizace provozují některé rzi, které zcela zamezí kvetení hostitele a místo toho vytvoří z jeho listů tzv. pseudokvěty – např. *Puccinia monoica* nejčastěji u zástupců rodu huseník (*Ara-bis*). Tyto důmyslné struktury věrně napodobují květ tvarem, barvou, ale i vůní, nektarem a případně ultrafialovými vzory. Opylovači, zejména z řad dvoukřídlého hmyzu (Diptera), ochotně pseudokvěty navštěvují a umožňují tak rozmnožování rzi. Přes jistou nevyzpytatelnost šíření opylovači (v závislosti na počasí a meziroční kolísavosti populačních velikostí) máme co do činění s evolučně úspěšnou strategií, což dokládá skutečnost, že se tento

způsob šíření patogenů vyvinul několikrát nezávisle na sobě.

Přenos pomocí opylovačů však není jedinou cestou, jak může květní sněť napadnout nové hostitele. K infekci může dojít i dopadem spor na listy semenáčků. Vzhledem k poměrně krátkému doletu spor (nižší desítky centimetrů) by se mohlo zdát, že se tento způsob přenosu v přirozených populacích hostitele příliš neuplatňuje. Pokusy ale naznačují, že vysoká náchylnost semenáčků k nákaze by mohla podstatně zvyšovat význam šíření vzduchem (Bruns a kol. 2017).

Soužití pod drobnohledem

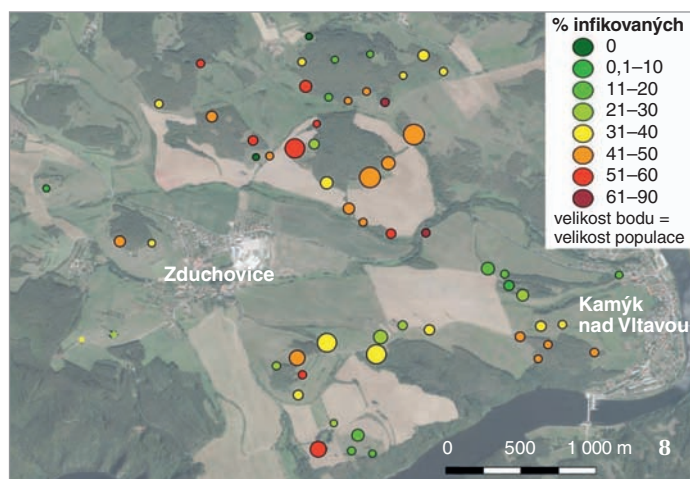
Nejvíce poznatků o působení květních snětí na hostitele je známo ze studia silenky široolisté bílé (*S. latifolia* subsp. *alba*) a s. dvoudomé (*S. dioica*). Tyto silenky se v některých rysech výrazně liší od hvozdíku kartouzku, který studujeme. Silenky patří k menšině rostlin, které jsou dvoudomé (jednotlivé rostliny jsou buď samčí, nebo samičí). Oproti tomu hvozdíky jsou hermafroditické a na rozdíl od spíše krátkověkých silenek (žijících obvykle do 10 let) se jednotlivé rostliny zřejmě dožívají desítek let. Delší doba života hvozdíku pravděpodobně vede k tomu, že drobné změny ve struktuře populace se mohou kumulovat a projevovat s velkou setrvačností.

Na následujících řádcích si ve stručnosti představíme složitý životní cyklus květních snětí z rodu *Microbotryum*, abychom si mohli konkrétně ukázat, co se děje s rostlinou při napadení. Patogen způsobuje, že prašníky přestanou produkovat pyl, přemění se na tzv. kupky (sory, v jednotném čísle sorus) a začnou produkovat spory patogenu (diploidní teliospory). Přeměněné prašníky praskají ještě v poupěti a způsobují nezaměnitelný špinavý hnědočervený vzhled tyčinek i vnitřní části koruny (obr. 2). Pokud na takový květ přilétne

opylovač, teliospory se nachytají na jeho povrch a mohou být přeneseny na další rostlinu (obr. na 2. str. obálky). Po přenosu na jiný květ začnou klíčit v přehrádkovanou bazidii, která je po proběhlém redukčním dělení haploidní, dává vzniknout rovněž haploidním bazidiosporám a ty pučí ve sporidie. Pokud si sporidie stále ještě na květu najde jinou kompatibilní sporidii, obě splynou a vytvoří dikaryotickou hyfu podobně jako u ostatních stopkovýtrusných hub. Jestliže rostlina není rezistentní, proráží hyfa pokožku rostliny a infekci můžeme považovat za úspěšnou. Co se děje dál? Houba nejdříve proroste do meristematických pletiv, kde se viditelně neprojevuje a přezimuje. Další rok ale čekají rostlinu před vykvetením nepřímé změny. V případě oboupohlavného hvozdíku květní sněť přiměje květ tvořit v tyčinkách kupky, které posléze produkují teliospory, a obvykle nechá úplně zakrnět semeník. U dvoudomých silenek dokonce patogen dokáže změnit pohlaví samičích květů na samčí, kastrace květu je tudíž úplná.

Oproti dřívějším pozorováním se však ukazuje, že k úplné kastraci u hvozdíku kartouzku v přírodě vždy nedojde. V jednotlivých procent případech se lze setkat s částečnými infekcemi jak v rámci jednoho květenství, tak celé rostliny (obr. 6 a 7). Příčiny výskytu rostlin pouze z částí infikovaných květů zatím nejsou příliš známy. Jedním z možných vysvětlení je, že by rostlina mohla pomalu rostoucí houbě „utéct“, tedy že by se květní sněti nemuselo podařit stihnout dorůst včas do všech poupět, aby květy stihla vykastrovat. Nelze však vyloučit, že houba je přítomná ve všech pletivech infikované rostliny, pouze z různých důvodů nevytváří teliospory ve všech květech.

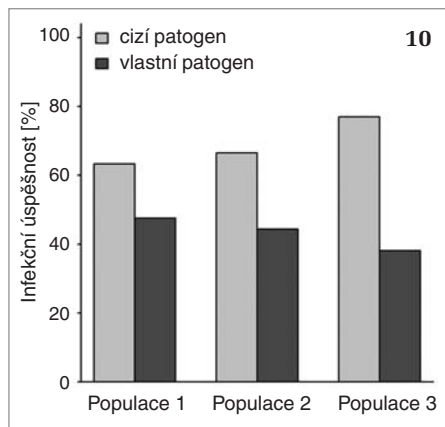
Z evolučního hlediska je zájmem květní sněti obsadit co nejvíce možných hostitelů.



K tomu si *Microbotryum* dopomáhá nejrůznějšími manipulacemi, především nutí rostliny produkovat více květů (i když trochu menších), aby se zvýšila atraktivita pro opylovače. U hvozdíku kartouzku jsme pozorovali také uspíšení počátku kvetení infikovaných rostlin. To zřejmě zvyšuje patogen v tom, že prodlužuje jeho šanci infikovat další hostitele – později kvetoucí rostliny v populaci už mají menší časový překryv s ostatními a patogen nemusí stihnout vyklíčit a prorůst do hostitele před zaschnutím květů. Zdá se, že nákaza však má na rostliny i jiné vlivy, jejichž adaptivita pro šíření patogenu není zjevná a může jít spíše o vedlejší produkty přítomnosti houby v těle rostliny. V případě uměle infikovaných semenáčků silnek široolistých bylo např. zjištěno, že méně investují do kořenové biomasy, a naopak nad zemí produkují více, zato kratších listů (Antonovics a kol. 2018).

Jak už bylo naznačeno v předchozích odstavcích, samotný přenos spor ještě nezaručuje úspěšnou infekci. Rostliny se brání širokým spektrem mechanismů, které v případě květních snětí ještě nejsou zcela prozkoumány. Prozatím především víme, že rezistence je kódována více geny a velmi dobře se přenáší do další generace. Pozoruhodným rysem rezistence proti květním snětím je její závislost na historii konkrétní rostlinné populace (Kaltz a kol. 1999). Rostliny se daleko lépe ubrání liniím (genotypům) patogenu, které se už vyskytují v dané populaci, a jsou naopak výrazně náchylnější vůči liniím (genotypům) z cizích populací. V případě hvozdíku podle našich pokusů vychází průměrný rozdíl 26 % mezi úspěšností infekce vlastní a cizí linií (genotypem) květní snětí (obr. 10). Tato skutečnost naznačuje, že květní snětí jsou poměrně „pomalé“ patogeny, které se nestíhají vyvíjet stejně rychle jako jejich hostitelé a lokálně za nimi zaostávají.

Zajímavou otázkou hodnou prozkoumání pak je, zda se přece jen patogen nedokáže šířit v semenech rostlin, jak to praktikují např. viry, viroidy a podobné organismy. Pokud by to květní snětí zvládly, oslabil by se evoluční tlak na kastraci hostitele a z patogenu by se postupem času mohl stát víceméně neškodný endofyt žijící uvnitř hostitele. Některé endofyty své rostliny prakticky nepoškozují, nebo jim dokonce prospívají, třeba u některých druhů rodu *Epichloë* (z čeledi Clavicipitaceae



jako výše zmíněná paličkovice), kde přítomnost houby hostitelskou travu znechucuje pro herbivory, a tak je méně spásána.

(Ne)škodný patogen – soužití v krajině

Jaký je tedy ale nakonec vliv choroby na populace rostlin? Když se projdete kolem Kamýku nad Vltavou, kde náš tým v krajině studuje květní snětí, najdete hvozdík kartouzek na každé mezi, na suchých loukách a docela často i v otevřených borových lesích (obr. 1). Populace mají běžně kolem několika set kvetoucích jedinců a květní snět se vyskytuje skoro všude – jen nepatrný počet populací, typicky velmi malých, se chorobě zcela vyhne (obr. 8). Takový výsledek nás příliš nepřekvapil, protože pozitivní korelace velikosti populace s množstvím infikovaných jedinců je u planých rostlin téměř pravidlem. Květním snětím se také více daří v hustších populacích a v populacích dobře propojených s ostatními v okolí. Z krajinného pohledu by se zdálo, že snět nad hvozdíkem vítězí – vždyť napadá průměrně 40 % rostlin v populaci, což je poměrně vysoké číslo pro patogeny dlouhodobě koexistující s hostitelskými rostlinami. V podstatě to znamená, že se v průměru rozmnožuje jen o trochu více než polovina rostlin na lokalitě, a představa např. pouhé poloviny pšenice na poli by jistě dělala zemědělcům velkou starost. Ke zjištění, zda populace hvozdíku opravdu míří do záhuby, je třeba se na věc podívat s pomocí nástrojů populační biologie rostlin.

Tato disciplína sleduje životní pochody jedinců v jednotlivých stádiích životního cyklu (obr. 9), aby pak mohla matematicky modelovat dlouhodobý vývoj celé populace. Na začátku studie byla naše představa

8 Hvozdík kartouzek vytváří v krajině okolo Kamýku nad Vltavou různé početné populace. Zdá se, že květní snětí se nejlépe daří v těch největších.

9 Populační biologie umožňuje zhodnotit a předvídat dlouhodobý vývoj populací. K tomu je potřeba opakovaně sledovat označené jedince. Snímky M. Kasnera, pokud není uvedeno jinak

10 Hvozdík kartouzek se dokáže lépe bránit infekci květní snětí z vlastní populace než snětí z jiných populací. Vývoj rezistence je u tohoto druhu zřejmě rychlejší než vývoj infekčnosti snětí. Upraveno podle: K. Koupilová (2017; obr. 8 a 10)

o životním cyklu asi následující: semena vznikají přes celé léto a vypadávají do půdy, klíčí ale často až další rok na jaře nebo na podzim, protože letní sucha vzházení spíše brání. Jestliže však semena vyklíčí, jsou semenáčky schopny přežívat docela dobře a pomalu (během několika let) dorůst až do velikosti několika centimetrů čtverečních plochy trsu, kdy mohou začít kvést. Květy lákají opylovače a ti mohou přinést spory květní snět a rostlinu infikovat. Sice jim v tom může zabránit rezistence, ale tou zpravidla disponuje jen část populace. Nakonec zdravé rostliny vytvoří semena, zatímco infikované k populačnímu růstu nijak nepřispějí.

Skutečnost se však ukázala být složitější. Prvním překvapením bylo vysoké procento „uzdravení“ rostlin v horkém létě 2019 (16 % ze sledovaných jedinců). Zdánlivé „uzdravení“ ale představovalo pouze dočasný ústup symptomů, neboť v následujícím roce opět vykazovaly příznaky nákazy. Rovněž jsme v r. 2019 pozorovali největší procento částečných nákaz. Pravděpodobnou příčinou výskytu asymptomatických a částečně infikovaných rostlin by mohl být stres, s nímž se rostliny i květní snět kvůli suchu v daném roce potýkaly. Pokusy z jiných studií by tuto myšlenku mohly podporovat – např. infikované silenky byly působením vyšších teplot v experimentálních podmínkách dočasně zbaveny příznaků, které se navrátily po poklesu teploty (Giles a kol. 2006). Jiný však příčina nepřítomnosti symptomů zůstává nejasná a některé infikované rostliny nevytvářejí teliospory ani v optimálních podmínkách (Antonovics a kol. 2018).

Několik nečekaných zjištění přinesl také sběr semen na konci léta. Odhadem

přes 90 % všech semen zkonzumovaly larvy hmyzu už v tobolečkách, což není vyloženě vzácné ani u jiných druhů rostlin. Zarážející bylo především to, že jsme našli úspěšně vytvořená semena i v (částečně) infikovaných květenstvích. Květní sněť tedy nedokázala zcela potlačit reprodukci infikovaných rostlin, a ty proto mohly alespoň dílem přispět svými geny do další generace. V nové generaci se tak bude znovu vyskytovat určité procento náchylných jedinců, kteří náchylnost zdědili od svých předků.

Když zkombinujeme všechna tato data do populačního modelu, zjistíme, že pro

roslinnou populaci představují méně nápadní predátoři semen výrazně větší zátěž než květní sněť. K omezenému dopadu květní sněti na hvozdík zřejmě přispívá rovněž relativně nízká úmrtnost velkých zdravých rostlin, které produkují většinu semen. Ve sledování populační dynamiky budeme pokračovat i v dalších letech, ale zatím se ukazuje, že kastrující květní sněť v tomto případě není takovou pohromou a evoluční slepou uličkou, jak jsme si na začátku mysleli.

V druhém dílu představíme celý systém pohledem opylovačů. Ukážeme, zda doopravdy poznají infikované rostliny a jak

jejich preference mohou ovlivnit úspěšnost šíření květních snětí.

Kolektiv spoluautorů: Tomáš Koubek, Klára Koupilová a Jakub Štenc

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

Citovanou literaturu uvádíme na webové stránce Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2017, 5: 266–268.

Pavel Sekerka

Sněženky – neobyčejná variabilita dobře známého rodu

Sněženky botanikové řadí do čeledi amarylkovitých (*Amaryllidaceae*). Rodové jméno *Galanthus* vzniklo sloučením řeckých slov gala (mléko) a anthos (květ) a poukazuje na bílou barvu květu. Na první pohled se zdá, že všechny sněženky jsou stejné, ale není tomu tak. Celkem máme popsáno 19 druhů. To není mnoho, ale sběratelé sněženek, galantofilové, pěstují více než 500 zahradních odrůd. Patří k prvním květům v přírodě, svazek sněženek, zavázaný mezi břechtanovými listy, se prodával jako dárková květina, symbol předjaří. V době, kdy nebyl náš domácí druh sněženka podsněžník (*G. nivalis*) plně chráněn, ho nabízely květinářky ve všech větších městech. Řada odrůd má původ v atypických jedincích nalezených v přírodě. Sněženka, i když se to na první pohled nezdá, je velice variabilní a navíc náchylná k výskytu odchylek, které mění charakter květu. Přitom mnohé z těchto atypických jedinců můžeme nalézt i u nás.

Sněženky jsou vytrvalé byliny přezimující v půdě. Mají menší, kulovité až vejcovité cibule, na povrchu se suchými tenkými, často roztrhanými předloňskými šupinami.

Listy jsou dva či tři, vzácně u hybridních rostlin jich může být i více. Jsou široce čárkovité, u některých druhů kopinaté, na vrcholu zaokrouhlené nebo tupě špičaté.



Nápadně široké listy mají některé kavkazské a středozezemní druhy jako *G. alpinus*, *G. ikariae*, *G. krasnovii*, *G. platyphyllus* a sněženka Voronovova (*G. voronowii*).

Okraj listu může být podvinutý nebo kápovitý, ohnutý nahoru. Barva listů se u jednotlivých druhů liší, může být svěže zelená (s. Voronovova), tmavě zelená (*G. la-godechianus*) až sivě ožiněná (s. balkánská – *G. elwesii*, *G. rizehensis*). Někdy je ve středu listu nápadný sivý pruh (*G. reginae-olgae*, *G. rizehensis*). Spodní strana listu je hladká s vystouplým středním žebrem. Druh *G. koenenianus* má spodní okraj listu podélně zřasený podél žilek. Důležitým taxonomickým znakem je složení mladých listů v pupenu, jejich vernace.

Stvol je přímý, po odkvětu se sklání k zemi. Květ se vytváří v paždří toulce, který vzniká srůstem dvou listenů a v mládí obaluje a chrání poupě. Na okrajích je zelený a uprostřed blanitý, bílý, průhledný. Z toulce vyrůstá na tenké květní stopce jediný květ, otočený směrem dolů. Okvětní lístky jsou uspořádány po třech ve dvou řadách. Vnější jsou sněhově bílé (u atypických jedinců a zahradních odrůd mohou mít zelené pruhy či zelenou skvrnu), volně, poněkud vzájemně oddálené, šikmo

1 Porost sněženky podsněžníku (*Galanthus nivalis*) v přírodní rezervaci Úpor u Mělníka je charakterizován vytvářením početných trsů jednoho klonu. V levém dolním rohu a uprostřed poculiiformní rostliny se stejně tvarovanými vnějšími a vnitřními okvětními lístky

2 Poculiiformní sněženka se zelenou skvrnou na okvětních lístcích. Úpor