

PARAZIT, PATOGEN *Petr Čermák, Libor Jankovský*



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost

INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tento projekt je spolufinancován Evropským sociálním fondem a Státním rozpočtem ČR InoBio – CZ.1.07/2.2.00/28.0018

SAPROFYTISMUS

V případě negativních interakcí mezi biotickými činiteli je potřebné **oddělit vztahy saprofytické povahy od vztahů parazitismu a patogenismu**.

SAPROFYTÉ = heterotrofní saprofágní organismy, které využívají mrtvých těl rostlin a živočichů a různých organických odpadů včetně jejich výluhů. Jsou charakteristickými účastníky detritového potravního řetězce.

- **HOLOSAPROFYTÉ** = obligátní saprofyté, tj. účastní se mineralizace organické hmoty, patří sem zejména zástupci bakterií a hub.
- **HEMISAPROFYTÉ** přechází k saprofytismu pouze v příležitostně, či jen v některých vývojových fázích. Do této skupiny se řadí některé bakterie a řasy, bývají sem také řazeny (zejména ve starší literatuře) některé vyšší rostliny, například z čeledi vstavačovitých *Orchidaceae*.

Kategorizace mezidruhových vztahů našich orchidejí s dalšími druhy (dřevinami, houbami) je komplikovaná a spíše než o saprofytismus se jedná o specifické formy excentrické symbiózy – orchideoidní mykorhizu. Jde o komplikovaný vztah, který je velice citlivý a zranitelný a pokud dojde k jeho narušení, může se změnit v parazitismus či vést k zániku obou partnerů. U nezelených druhů jako hnilák smrkový (*Monotropia hypopitys*) či hlístník hnízdák (*Neottia nidus-avis*) pak jde ve vztahu k dřevině de facto o parazitismus – orchidej získává živiny ze stromu prostřednictvím houby.

SAPROGEN = v jeho potravní strategii převažuje rozklad odumřelých částí rostlin, ale je schopen infikovat také živá pletiva, případně části živých rostlin. V tomto pojetí se blíží nekrotrofnímu parazitu (viz dále).

PARAZITISMUS

PARAZIT = organismus nutričně vázaný na hostitele, tj. organismus, který je v těsném kontaktu s jiným živým organismem (hostitelem), z něhož získává podstatnou část živin a energie pro svou existenci. Parazit **není pro hostitele v žádném případě prospěšný**, interpretace jeho škodlivosti se v různých konceptech parazitismu liší, v konceptech rozvíjených ve fytopatologii se zpravidla parazitismus chápe jako vztah, který nemusí mít nutně škodlivý účinek na hostitele.

Parazitismus se projevuje na řadě úrovní. Specifickou formou je **genetický parazitismus**, kdy parazit zasahuje přímo do transkripce DNA, tak jak je tomu např. u některých bakterií např. z rodu *Agrobacterium*. U dřevin mohou jako příklad posloužit nádory na větvičkách vrb a topolů působených *Agrobacterium tumefaciens*, na borovici podobné tumory působí *Pseudomonas (Bacterium) pini*.

POLOPARAZIT = rostliny, které jsou schopné fotosyntézy, ale získávají alespoň část vody s rozpuštěnými mineráliemi z cévních svazků jiné zelené rostliny (hostitele).

Např. jmelí (*Viscum album*) nebo ochmet (*Loranthus europaeus*)



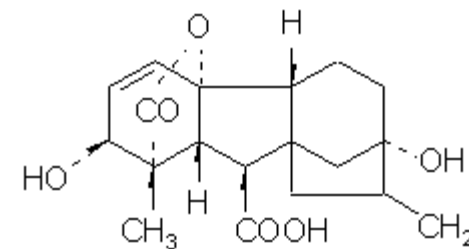
PATOGENISMUS

PATOGEN = buněčný nebo nebuněčný organismus, který je schopen způsobovat chorobu na jednom hostiteli nebo na okruhu hostitelů.

Zatímco parazitismus je stupněm nutriční závislosti daného organismu na jiném organismu, patogenismus představuje **stupeň antagonistického působení mezi organismy**, v němž **jeden organismus vyvolává chorobu na jiném**.

Parazitismus a patogenismus jsou tedy vztahy, které se svými charakteristikami vzájemně překrývají, většina patogenů je parazity, existují ovšem i **patogeni neparazitičtí**. **U dřevin** nicméně v naprosté většině případů **převažuje parazitický patogenismus**, tj. přímá interakce kompatibilní rostliny a parazita, při které u hostitele dochází k rozvoji choroby.

NEPARAZITICKÝ PATOGENISMUS = nedochází k přímé endogenní asociaci rostliny a patogena, proto bývají označovani také jako **exopatogeni**. Patogeneze je většinou vyvolána toxinem produkovaným patogenem. Příkladem jsou např. některé houby, které produkují růstové látky, jejichž nadměrná přítomnost vyvolává u rostlin patologické projevy. Nejčastěji uváděným příkladem je rýže a houba *Gibberella fujikuroi* (anamorpha *Fusarium moniliforme*). Giberelin uvolňovaný houbou způsobuje nadměrný růst a padání stébel.

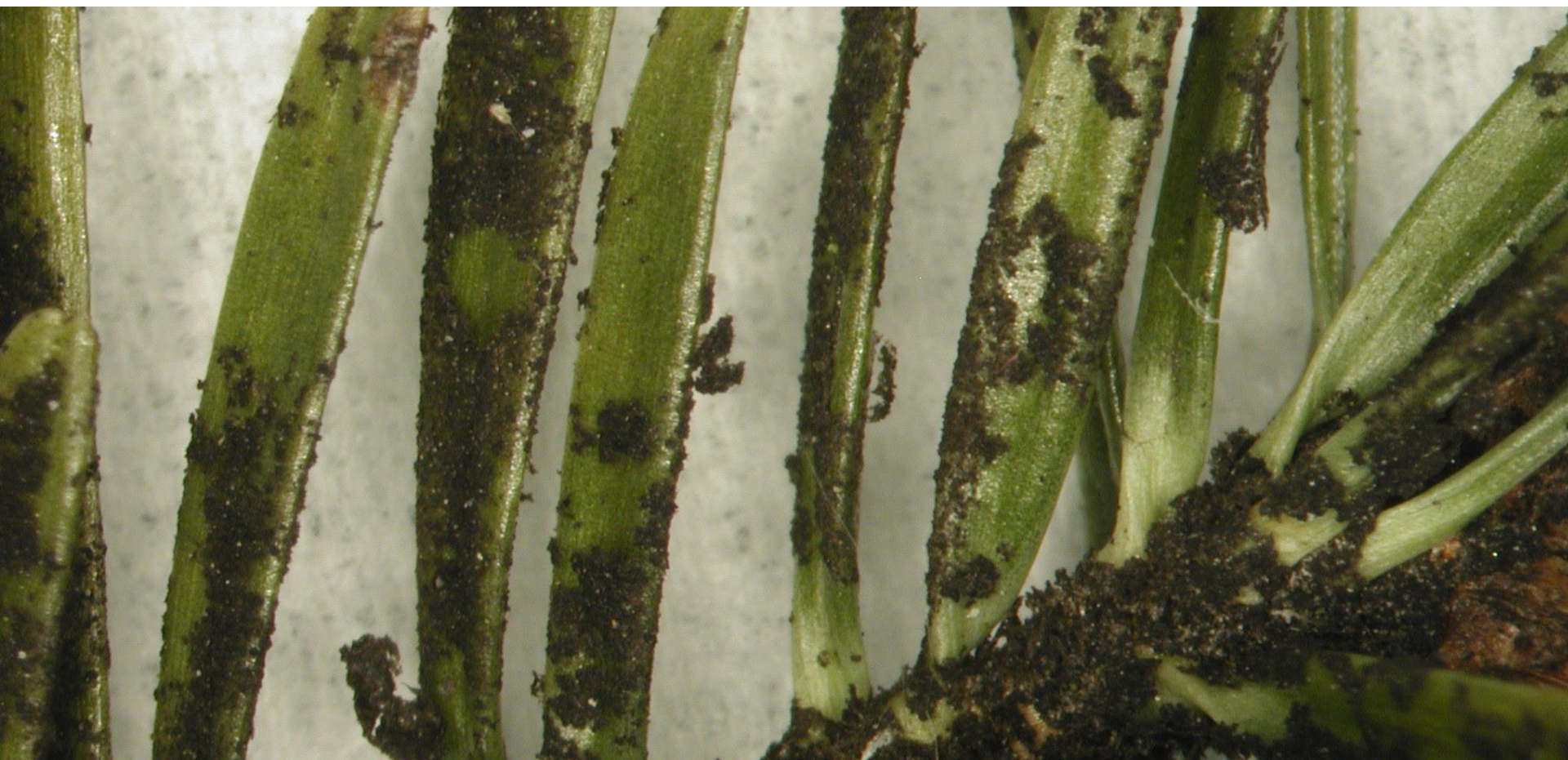


giberelin



PATOGENISMUS

U dřevin lze za neparazitický patogenismus považovat také nárosty řas nebo plísní na listech či jehlicích. U řas je tento jev zpravidla spojen s vysokou vzdušnou vlhkostí a zvýšeným obsahem dusíku v ovzduší. V souvislosti s řasami je v některých pramenech zmiňováno také poškození kutikulární vrstvy listů. Plísně na povrchu listů jsou často důsledkem přítomnosti cukerných výměšků mšic na listech. Přestože pletiva nemusí být přímo poškozena sáním hmyzu, výskyt černých povlaků na povrchu listů výrazně omezuje fotosyntézu.



FORMY PARAZITISMU – BIOTROFIE

BIOTROFIE = vysoce specializovaná forma parazitismu **s velmi úzkou vazbou mezi hostitelem a patogenem**. Parazit dlouhodobě získává živiny z živých buněk hostitelské rostliny, přičemž jsou vytvořeny úzce specializované vazby, které omezují možnost přežití parazita bez hostitele. Rozlišovány jsou dvě úrovně biotrofie:

- **FAKULTATIVNÍ BIOTROFOVÉ** jsou **schopni přežít po určitou dobu volně v přírodě** jinak než jako gamety, cysty a spory. Žijí většinu života biotrofně s následnou krátkou saprotrofní fází. Např. bakteriální rakovina jasanu (*Pseudomonas savastanoi*; syn. *Pseudomonas syringae* ssp. *savastanoi* pv. *fraxini*).
- **OBLIGÁTNÍ BIOTROFOVÉ** jsou svou vazbou **striktně vázání na metabolismus živých buněk hostitele**, resp. hostitelů. Postrádají schopnost samostatného přežívání mimo hostitele jinak, než ve formě gamet, cyst či spor. U řady z nich se vyvinuly složité ekologické vazby, včetně střídání hostitelů (např. rzi). Nelze je pěstovat v axenických kulturách. Jde například o padlí rodu *Erysiphales*, rzi – u dřevin např. rez vejmutovková *Cronartium ribicola*, rez hrušňová *Gymnosporangium sabiniae* (viz obr.) aj.

Ve srovnání s nekrotrofy a hemiotrofy se u biotrofů obvykle neobjevuje výraznější poškození pletiv, typickým symptomem jsou morfologické změny, jako jsou tumory, elongace listů či abnormální větvení dřeviny.



FORMY PARAZITISMU – HEMIBIOTROFIE

HEMIBIOTROFIE představuje **přechodnou formu mezi nekrotrofií a biotrofií**.

V průběhu interakce s hostitelem je možno rozlišit tři fáze – dlouhá biotrofní a kratší nekrotrofní a saprotrofní. Biotrofní fáze představuje význačnou konkurenční výhodu oproti organismům nekrotrofním a saprotrofním. Hemiotrofní organismy přitom mají silně omezenou schopnost volné saprofytní existence.

Z chorob dřevin mají charakter hemibiotrofů např. sypavky (*Lophodermium* spp., *Mycosphaerella* spp.) či někteří původci listových skvrnitostí (*Rhytisma* spp., *Guignardia* spp.).



Dothistroma septosporum (Mycosphaerella pini)



Rhytisma acerinum

FORMY PARAZITISMU – NEKROTROFIE

NEKROTROFIE = způsob získávání organických látek z usmrcených buněk hostitele. Nekrotrofové v prvním fázi vytvářejí interakce se živým organismem, který celý, nebo jeho části rychle usmrcují, následně jsou schopni dlouhou dobu přetrvávat na odumřelých částech rostliny (podobně jako saprotrofové, kteří primárně nenapadají živé buňky hostitele a kolonizují až mrtvá pletiva a těla).

Nekrotrofové mají velmi dobrou schopnost osídlit mrtvé organické substráty a prakticky po neomezenou dobu zde saprofytsky přežívat. Nedosahují rovnováhy s hostitelem jako organismy biotrofní a zásadně tak narušují jeho metabolismus.

Výjimkou jsou některé dřevní houby, které kolonizují na živých hostitelích vyztřelé buňky dřeva. Jejich kontakt se živými buňkami je omezen na krátkou fázi penetrace do hostitele skrze poranění nebo běl. I při úplné kolonizaci jádra však některé druhy do běli nepronikají, stejně jako nepoškozují dosud živé buňky parenchymatických paprsků.

V rámci skupiny dřevních hub je ovšem možno rozlišit široké spektrum ekologických vazeb od ryzího nekrotrofismu až po saprotrofismus. S ohledem na schopnost kolonizovat živé hostitele ***je vhodné považovat tzv. parazitické dřevní houby za nekrotrofní parazity, kteří kolonizují dřevní hmotu, tvořenou převážně již odumřelými buňkami, kdy se kontaktu se živými buňkami spíše vyhýbají.***

Rozlišovány jsou **FAKULTATIVNÍ NEKROTROFOVÉ** a **OBLIGÁTNÍ NEKROTROFOVÉ**.

Fakultativně nekrotrofní organismy jsou schopné přežívat mimo mrtvá infikovaná pletiva hostitele i v jiných formách než v gametách, cystách a spórách.

Obligátně nekrotrofní organismy jsou vázány svým přežíváním pouze na mrtvá těla.

FORMY PARAZITISMU – NEKROTROFIE

Většinu dřevních hub vázaných na kmen živých stromů je možno řadit mezi nekrotrofní parazity. U některých dřevních hub po různě dlouhé nekrotrofní fázi následuje různě dlouhá fáze saprotrofní.

Nekrotrofní fáze může být fakultativní, kdy dřevní houby kolonizují jak dřevo živých stromů, tak i již odumřelé kmeny. Do této skupiny patří např. hlíva ústříčná (*Pleurotus ostreatus*), viz obr. nahoře.

U jiných druhů, jako je např. ohňovec černající (*Phellinus nigricans*) žije dřevní houba jen, dokud žije strom, nebo jen o málo déle.

Pro část dřevních hub je v jejich životním cyklu nutná přítomnost fáze kolonizace pletiv živých hostitelů, kdy po dlouhou dobu houba žije a fruktifikuje na odumřelých pletivech. Tuto strategii mají např. dřubkatec smrkový (*Onnia circinata*), viz prostřední obr.

Extrémními případy nekrotrofního parazita jsou někteří rezavci. Například v průběhu infekčního cyklu rezavce šikmého (*Inonotus obliquus*), obr. dole, na živém hostiteli se tvoří pouze nepohlavní imperfektní plodnice. Rourkové teleomorfního plodnice jsou vázány na smrt hostitele, kdy po vytvoření perfektních plodnic odumírá i mycelium ve dřevě.



EVOLUCE PARAZITISMU

Existuje hned několik teorií, jak se parazité (a jejich jednotlivé formy) vyvinuli, přehledně tyto teorie shrnuje KŮDELA et al. (1989).

Nejrozšířenější je představa postupné evoluce ze saprotrofních organizmů v postupném sledu.

parazité nekrotrofní → parazité biotrofní → symbiotrofní organizmy

tj. vývoj od využívání odumřelých pletiv, přes postupné zapojení se do látkové výměny těchto oslabených pletiv až k schopnosti narušovat celkovou látkovou výměnu hostitele.

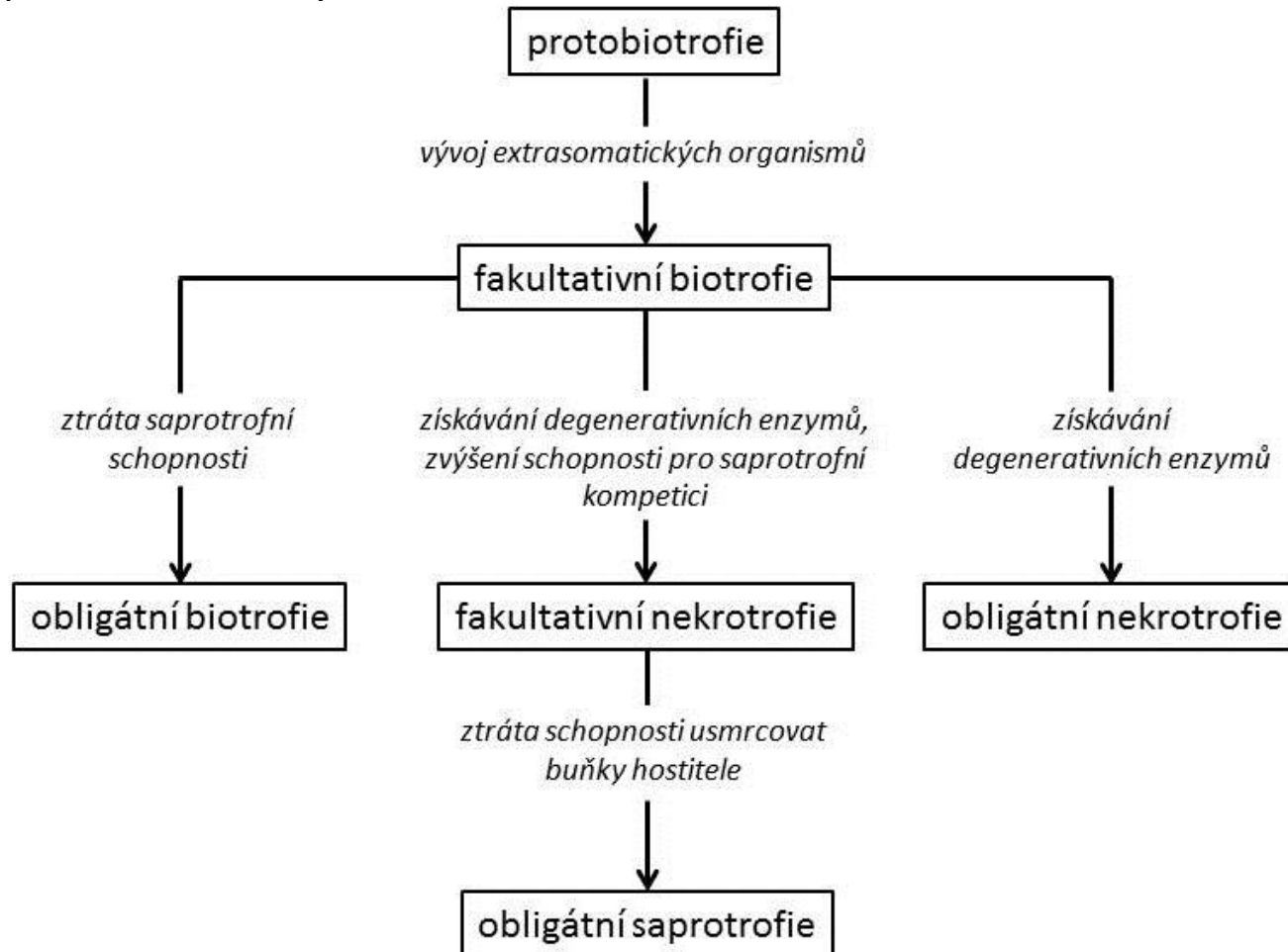
Další teorie vysvětluje vznik parazitismu opačnou sousledností:

symbiotrofní organizmy → biotrofové → nekrotrofové → saprofyté

– předpokládá se tedy, že se původně symbiotické a biotrofní houby žijící v řasách dostaly se svými hostiteli na souš a tam se dále vyvíjely.

EVOLUCE PARAZITISMU

Složitější model pak přinesli COOK a WHIPPS (1980), kteří se domnívají, že výchozím vztahem v evoluci parazitických forem je **protobiotrofie**, tj. jednoduchá biotrofní forma prezentovaná extracelulárními houbami. Změna podmínek prostředí umožnila následně vznik extrasomatických organismů živičích se jako fakultativní biotrofové, z nich pak vznikly paralelně další parazitické formy.



PATOGENITA, VIRULENCE

Každý druh patogena má ***schopnost vyvolávat chorobné procesy u určité skupiny organismů*** (druhů, věkových či vývojových kategorií atd.) a lze tedy kvantitativně i kvalitativně definovat jeho ***patogenní potenciál***. Kritéria pro posouzení patogenního či epidemického potenciálu přitom mohou být různá, mohou být exaktně měřitelná i popisná.

PATOGENITA = schopnost parazitního organismu na úrovni druhu, případně rodu interferovat s jednou nebo více podstatnými funkcemi hostitelské rostliny a vyvolat u ní patologický proces.

VIRULENCE je vlastností nižších entit – kmene, rasy, variety, vymezuje úroveň jejich patogenity, tj. představuje schopnost uplatnit se v hostitelském organismu. Různí patogeni se v těle hostitele chovají různě agresivně. **Agresivita** je v tomto kontextu chápána jako schopnost narušovat fyziologické procesy hostitele.

Např. některé ophiostomatální houby, např. grafióza jilmu *Ophiostoma ulmi*, resp. *Ophiostoma novo-ulmi*. Oba druhy jsou patogenní na jilmech. Druhý druh byl dlouhou dobu považován za virulentní kmen druhu prvního. U obou lze vylišit několik agresivních kmenů, které zvláště rychle pronikají rostlinou, která pak nákaze rychle podléhá. Determinanty jejich patogenity mohou být například schopnost mechanického narušování pletiv, produkce chemických sloučenin jako jsou enzymy, toxiny, růstové látky, případně i přímá interakce s hostitelskou DNA. Významnou úlohu v rozvoji choroby sehrávají toxiny –neenzymatické organické látky působící při nízké koncentraci zhoubným a ireverzibilním vlivem na přirozené procesy hostitele.



PATOGENEZE

Vznik a průběh choroby způsobené patogenem je označován **PATOGENEZE**. Jde o vzájemný vztah dvou organismů – hostitele a patogena, vytvářející **patosystém** s řadou přímých, nepřímých a zpětných vzájemných vazeb. Tyto interakce se u většiny organismů vytvářely ve vzájemné koevoluci. V naprosté většině patosystémů došlo v populacích hostitele a patogena k nastolení rovnováhy. Výjimkami jsou zejména nově vytvořené patosystémy v důsledku zavlečení patogena do dosud geograficky oddělené populace hostitele, v důsledku adaptace patogena na nového hostitele nebo vzniklé změnou vnějších podmínek prostředí, změnou která výrazně ovlivňuje fyziologické procesy hostitele a schopnost odolávat tlaku patogenů.

Vznik choroby je předpokládá souběh určitých podmínek, které jsou charakterizovány tzv. **infekčním trojúhelníkem**:

patogen – hostitel – prostředí

Základem je dostatečný **infekční potenciál** daného patogena, tj. jeho schopnost vyvolat infekci. **INFEKČNÍ AGENS (ČINITEL)** se musí setkat s náchylným hostitelem (dřevinou), který je k infekci predisponován, a to buď vývojovým stádiem, nebo následkem oslabení vnějšími činiteli či poraněním, tj. predispozičními stresory. Zároveň musí být vnější podmínky prostředí příznivé pro daný patogenní organismus (teplota, vlhkost aj.). Výrazně se v případě patogeneze uplatňuje také otázka času – řada patogenů je schopna infikovat hostitele jen v určité časové periodě

IMUNITA, INFEKTIBILITA, ODOLNOST

Samozřejmou součástí vztahu patogen – hostitel je vznik zpětných vazeb, které zabraňují napadení či poškození hostitele patogenem. Stav, kdy rostlina v žádném svém vývojovém stadiu a v žádné své varietě nemůže být infikována, je ve fytopatologii označován **IMUNITA**. Toto pojetí imunity se tak zásadně liší od stejného termínu používaného v humánní medicíně či veterinárním lékařství. ***Imunní dřevina je pro daného patogena nehostitelskou rostlinou.*** Ekvivalentní pojmem k imunitě je tedy základní inkompatibilita.

INFEKTIBILITA (základní kompatibilita) je pak logicky opakem imunity a představuje ***stav, kdy rostlina může být jako hostitel daným patogenem napadena.*** Pokud patogen, vesměs v avirulentní formě, nenalézá v hostiteli podmínky k množení a pronikání do dalších pletiv, pak jde o odolnost k infekci, tzv. rezistenci.

Náchylnost k infekci se projevuje množením a šířením patogena v hostiteli, kdy obranné reakce nejsou aktivovány, případně jsou patogenem překonány. V této fázi infekce je důležitá schopnost dřeviny rozpoznat pronikajícího hostitele a aktivizovat obranné reakce. V dalších fázích je významným fenoménem reakce dřeviny na přítomnost patogena. Pokud jsou iritanty patogena rostlinou inaktivovovány a přítomnost patogena se neprojeví v plném rozvoji symptomů choroby, jde o **ODOLNOST K CHOROBĚ**, respektive o **TOLERANCI**. Citlivost k chorobě je opakem tolerance, projevuje se významnou až totální disfunkcí životních projevů rostliny.

IMUNITA, INFEKTIBILITA, ODOLNOST

Modelovým příkladem pro vysvětlení těchto pojmů může být opět *Ophiostoma ulmi*. Vůči této chorobě jsou s výjimkami, jako je např. *Zelkova* spp., imunní všechny dřeviny s výjimkou infektibilních druhů jilmů. Tuzemské druhy jilmů jsou náchylné k infekci druhem *Ophiostoma novo-ulmi* a většinou kmenů *Ophiostoma ulmi*. se projeví **odolnost** vůči infekci.

Ve většině případů jsou však jilmy velmi citlivé a působením patogena dochází k disfunkci životních funkcí dřeviny a k výraznému rozvoji symptomů choroby.

U odolnějších druhů, kultivarů či variet jilmů dochází k minimálním projevům infekce projevující se lokálním poškozením, případně symptomy infekce zcela schází. V tomto případě tedy můžeme mluvit o **toleranci**, tj. schopnost vydržet vnitřní stres vyvolaný infekčním agens.



HYPERSENZITIVNÍ REAKCE

V rámci obranných reakcí, tj. aktivních projevů tolerance rostliny na pronikající infekci může rostlina reagovat hypersenzitivně. Rostlina na pronikání patogena reaguje odumřením okolních buněk. Buňky hypersenzitivní rostliny totiž produkují různé sloučeniny, které hubí jak patogena, tak vlastní buňky. Hypersenzitivní reakce se projevuje vznikem nekrotických skvrn, které se u odolných rostlin objevují dříve, než symptomy napadení u náchylných rostlin. Je spojena se ztrátou turgoru buňky, což svědčí o změnách v permeabilitě buněčné membrány.

Zvláště v případě biotrofních patogenů je tato strategie účinná – patogen obklopený mrtvými buňkami není schopen dále interferovat se živými buňkami, na kterých je závislý, a odumírá. Příkladem může být reakce některých rostlin na pronikání rzi do listů.

