

Gljive iz reda Pucciniales - morfologija, sistematika, ekologija i patogenost

Radman, Jelena

Undergraduate thesis / Završni rad

2011

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:321168>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-05-01**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

Gljive iz reda Pucciniales – morfologija, sistematika,
ekologija i patogenost

Fungi from order Pucciniales – morphology,
systematics, ecology and pathogenicity

SEMINARSKI RAD

Jelena Radman

Preddiplomski studij biologije

Mentor: Prof. dr. sc. Tihomir Miličević

SADRŽAJ

1.	UVOD	2
2.	SISTEMATIKA	3
3.	MORFOLOGIJA.....	5
3.1.	GRAĐA FRUKTIFIKACIJSKIH TIJELA I SPORE	5
3.1.1.	Spermatogoniji (piknidiji) sa spermacijama (piknidiosporama)	5
3.1.2.	Ecidiosorusi (ecidiji) s ecidiosporama	6
3.1.3.	Uredosorusi (urediji) s uredosporama	7
3.1.4.	Teliosorusi (teliji) s teliosporama	7
3.1.5.	Bazidiji i bazidiospore	8
3.2.	NASTANAK I GRAĐA HAUSTORIJA	9
4.	EKOLOGIJA.....	11
4.1.	OSNOVE ŽIVOTNOG CIKLUSA HRĐA.....	12
4.2.	TRANZSCHEL-OV ZAKON	13
5.	PATOGENOST	15
5.1.	ŠIRENJE INOKULUMA	15
5.2.	PROCES INFEKCIJE	16
5.3.	FIZIOLOGIJA UZIMANJA HRANJIVIH TVARI HAUSTORIJEM	16
5.4.	OTPORNOST BILJKE DOMAĆINA.....	17
5.5.	SIMPTOMATOLOGIJA.....	18
6.	LITERATURA.....	22
7.	SAŽETAK.....	24
8.	SUMMARY	26

1. UVOD

Gljive iz reda Pucciniales (eng. *Rust fungi*) su obligatni biljni paraziti na vaskularnim biljkama, uključujući paprati. Koliko su ove gljive bitne govori činjenica da je do sada poznato oko 12000 fitopatogenih gljiva od čega je više od pola u ovom redu. Naime, red broji oko 7000 vrsta raspoređenih u 164 roda. Najbrojniji rod je *Puccinia* (oko 4000 vrsta).

Životni ciklus hrđa jedan je od najkompleksnijih u živom svijetu. Uključuje između dva i pet stadija na jednoj ili dvije biljke domaćina. Stari hrvatski naziv za ovu skupinu gljiva bio je *pikci*, no danas je prevladao naziv hrđe ili hrđaste gljive. Taj naziv je nastao zbog karakterističnih simptoma fitomikoza koji se javljaju na biljkama domaćinima prilikom zaraze.

Hrđe i njihov negativan utjecaj na biljne domaćine, osobito na žitarice, spominje se još od antičkog Rima. Postoji podatak da su se priređivale svetkovine u čast boga Robigusa i božice Robigo koji su bili zaštitnici od hrđa i ostalih biljnih bolesti. Svetkovine su se nazivale Robigalije i održavale su se 25. travnja, svake godine. Danas je to, po katoličkom kalendaru, blagdan sv. Marka (Miličević, 2009).

2. SISTEMATIKA

„*Fungorum ordo chaos est*“, rekao je Carl von Linne 1758. godine u djelu *Philosophia botanica*. Od tada pa sve do danas, bez obzira na napore mikologa, sistematika gljiva nikako ne dobiva konačani oblik. Utemeljiteljem mikološke sistematike se smatra Christian Hendrik Persoon. Danas postoji više klasifikacija gljiva, ali one najčešće prihvaćene su prema McLaughlinu (2001) ili Kirku i suradnicima (2010) (Miličević, 2009).

Gljive iz reda Pucciniales, po prijašnjoj taksonomiji Uredinales, pripadaju u odjel Basidiomycota, iako ne razvijaju plodna tijela, odnosno bazidiokarpe. Prema prijašnjoj klasifikaciji ove gljive su spadale u razred Heterobasidiomycetes jer formiraju poprečno septirani bazidij koji se sastoji najčešće od 4 stanice. Međutim danas pripadaju u posebni razred Teliomycetes, Urediniomycetes ili po najnovijoj nomenklaturi Pucciniomycetes. Razred Pucciniomycetes broji pet redova: Helicobasidiales, Pachnocybales, Platygloleae, Pucciniales i Septobasidiales. Red Pucciniales broji 14 porodica, 166 rodova i 7798 do sada poznatih vrsta. Porodice koje pripadaju ovom redu su: Chaconiaceae, Coleosporiaceae, Cronartiaceae, Melampsoraceae, Mikronegeriaceae, Phakopsoriaceae, Phragmidiaceae, Pileolariaceae, Pucciniaceae, Pucciniastraceae, Puccinosiraceae, Raveneliaceae, Uncolaceae i Uropyxidaceae. Neki od važnijh rodova te njihova brojnost prikazani su u tablici 1 (Kirk i sur., 2010).

Porodice koje se izdvajaju kao važnije za poljoprivrednu fitopatologiju su Coleosporiaceae, Melampsoraceae i Pucciniaceae. Porodice se morfološki razlikuju uglavnom prema građi teliospora i prema tome imaju li one držak ili nemaju. Teliospore porodice Pucciniaceae imaju držak, teliospore porodice Melampsoraceae su bez drška isto kao teliospore porodice Coleosporiaceae. Porodica Pucciniaceae je najbrojnija porodica ovog reda, broji 4938 vrsta i od iznimne je važnosti u fitopatologiji. Podjela na rodove unutar ove porodice bazira se na tome jesu li teliospore povezane želatinoznom masom ili su slobodne, te prema broju stanica u teliosporama i prema duljini drška teliospora. Vrste, pa čak i varijeteti (lat. *variates*, skraćeno „var“) se mogu prepoznati po morfološkim karakteristikama i vrsti domaćinu na kojem parazitiraju (Ćosić i sur., 2006).

Tablica 1. Prikaz brojnosti vrsta unutar važnijih rodova reda Pucciniales

ROD	PORODICA	BROJ VRSTA
<i>Chrysomyxa</i>	Coleosporiaceae	23
<i>Coleosporium</i>	Coleosporiaceae	100
<i>Cronartium</i>	Cronartiaceae	20
<i>Endophyllum</i>	Pucciniaceae	30
<i>Gymnosporangium</i>	Pucciniaceae	57
<i>Hemileia</i>	Pucciniaceae	40
<i>Kuehneola</i>	Phragmidiaceae	9
<i>Melampsora</i>	Melampsoraceae	90
<i>Phakopsora</i>	Phakopsoraceae	110
<i>Phragmidium</i>	Phragmidiaceae	110
<i>Pileolaria</i>	Pileolariaceae	15
<i>Puccinia</i>	Pucciniaceae	4000
<i>Pucciniastrum</i>	Pucciniastraceae	34
<i>Tranzshelia</i>	Uropyxidaceae	12
<i>Uromyces</i>	Pucciniaceae	800

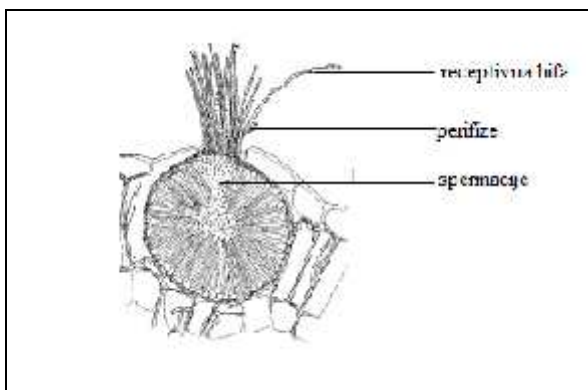
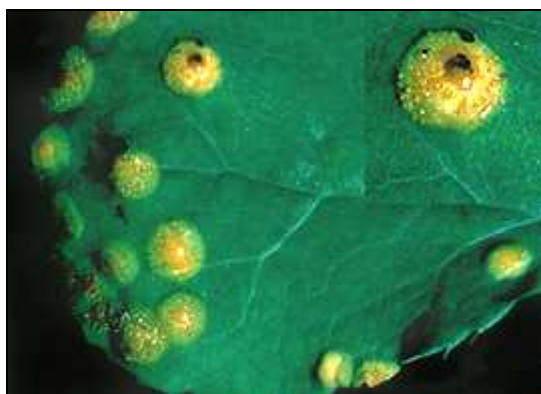
3. MORFOLOGIJA

Gljive iz reda Pucciniales imaju dobro razvijen septirani micelij, a u razvoju gljive prevladava dikariontska faza u kojoj svaka stanica micelija ima dvije haploidne jezgre. Iako ne razvijaju plodna tijela u svakom od stadija ciklusa stvaraju posebna fruktifikacijska tijela u kojem nastaju spore karakteristične za taj stadij. Za shvaćanje ostalih, bilo patoloških, bilo ekoloških procesa, bitno je poznavati njihove morfološke karakteristike.

3.1. GRAĐA FRUKTIFIKACIJSKIH TIJELA I SPORE

3.1.1. Spermatogoniji (piknidiiji) sa spermacijama (piknidiosporama)

Primarni micelij na licu lista sekundarnog domaćina, žutike (*Berberis vulgaris*), u slučaju crne žitne hrđe (*Puccinia graminis*) producira spermatogonije (slika 1). Primarni micelij ima iste karakteristike kao i bazidiospora od koje je nastao. Jednojezgreni je, haploidan, te je svaki različitog tipa sparivanja, „+“ ili „-“. Micelij vrlo brzo kolonizira tkivo. Spermatogonij je vrčastog oblika, a njegov otvor okružuju perifize među kojima se pojavljuje nekoliko tanjih, razgranatih hifa koje nazivamo receptivnim hifama. Unutar spermatogonija su nitaste strukture koje proizvode haploidne jednojezgrene spore, spermacije (slika 2). Perifize proizvode slatku, ljepljivu tekućinu za prihvatanje spermacija, ali i privlačenje kukaca koji raznose spermacije i pomažu u oplodnji (Weber i Webster, 2007).



Slika 1. Spermatogoniji crne žitne hrđe (*Puccinia graminis*) na listu žutike (*Berberis vulgaris*) (Ćosić i sur., 2006)

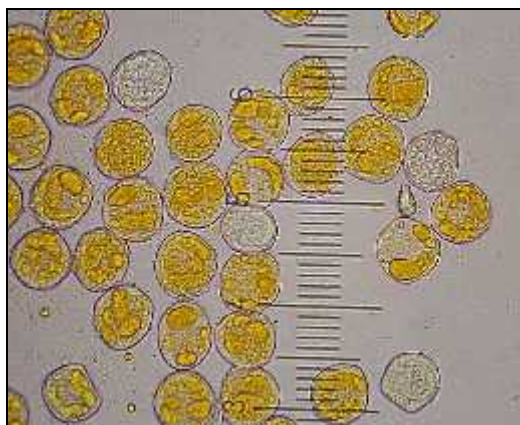
Slika 2. Shema. Presjek sporogonija vrste *Puccinia graminis* (preuzeto i prilagođeno na temelju Weber i Webster, 2007)

3.1.2. Ecidiosorusi (ecidiji) s ecidiosporama

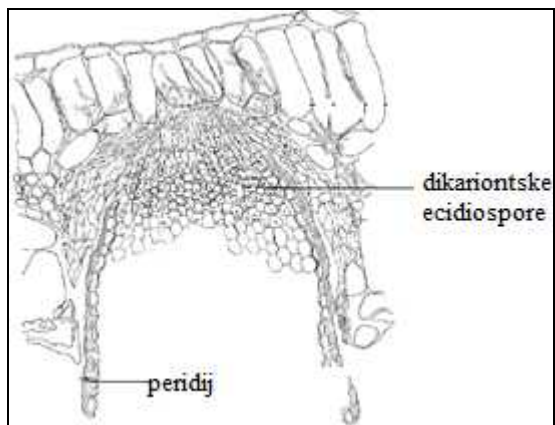
Nakon oplodnje unutar spermatogonija, haploidne dvojezgrene stanice migriraju prema donjoj epidermi lista žutike gdje počinje diferencijacija zdjeličastog plodišta, ecidija (sl. 3). Dvojezgrene stanice dijeljenjem počinju stvarati lance u kojem se izmjenjuju male i velike stanice. Velike stanice se povećavaju i postaju ecidiospore, a male se raspadaju. Oko lanaca spora je posebno diferenciran sloj, homologan lancu spora. Taj sloj je debeo i vlaknast, a naziva se peridij (sl. 4). Kada peridij pukne ecidiospore su vidljive kao narančasto obojene stanice tankih stjenki (sl. 5) (Weber i Webster, 2007).



Slika 3. Nakupine ecidija vrste *Puccinia graminis* na listu žutike (www.pilzfotopage.de)



Slika 4. Ecdiospore vrste *Puccinia coronata*. Unutar spora se jasno vide lipidne kapljice u kojima su akumulirani karotenoidi. (www.actafungorum.org)



Slika 5. Shema. Ecidij vrste *Puccinia graminis* (preuzeto i prilagođeno na temelju Weber i Webster, 2007)

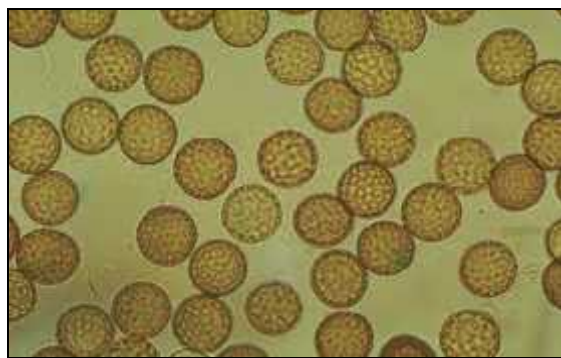
3.1.3. Uredosorusi (urediji) s uredosporama

Uredosorusi su fruktifikacijska tijela koja nastaju na primarnom domaćinu (sl. 6) . Oni mogu biti različitih boja (crvene, žute, narančaste, smeđe boje) i po njima su hrđe dobile ime. Spore koje se stvaraju unutar njih nazivaju se uredospore. One su jednostanične, dikariontske, haploidne, imaju debelu stijenku i često po njoj strukture nalik trnovima (sl. 7).

Uredospore imaju stapku i prilikom sazrijevanja probijaju kroz epidermu domaćina. To su propagativne spore ili ksenospore (Miličević, 2009; Weber i Webster, 2007).



Slika 6. Uredosorusi vrste *Puccinia graminis* na stabljici i listovima pšenice (*Triticum sp.*) (www.botany.hawaii.edu)



Slika 7. Uredospore (*Puccinia graminis*) (www.inra.fr)

3.1.4. Teliosorusi (teliji) s teliosporama

Teliosorusi se razvijaju na istim mjestima gdje su bili urediji, to jest na naličju lista i većinom su crne boje (sl. 8) (Miličević, 2009). Teliospore se javljaju kao jednostanične, dvostanične i višestanične spore debelih stjenki (sl. 9). Ove spore su od iznimne važnosti za determinaciju. Javljaju se krajem vegetacije i služe za prezimljavanje. To su trajne spore ili memnospore. U početku su teliospore dvojezgrene ali ubrzo dolazi do kariogamije i spore prezimljuju u diploidnom obliku. Period dormancije je potreban prije nego spore postanu spremne za klijanje (Weber i Webster, 2007).



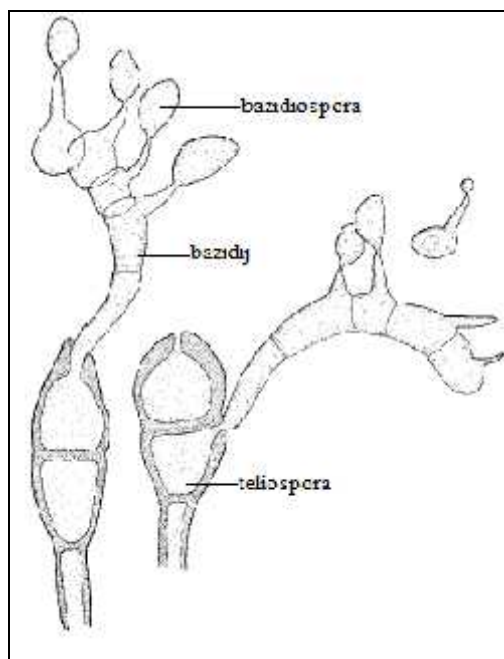
Slika 8. Teliosorusi vrste *Puccinia graminis* na suhim stabljikama pšenice (www.botany.hawaii.edu)



Slika 9. Dvostanične teliospore vrste *Puccinia graminis* (www.fungalgenomes.org)

3.1.5. Bazidiji i bazidiospore

Klijanjem svake stanice teliospore nastaje četverostanični bazidij (sl. 10). Svaka stanica bazidija nakon procesa mejoze i mitoze sadrži jednu bazidiosporu s dvije haploidne jezgre istog tipa sparivanja.



Slika 10. Klijanje teliospore vrste *Puccinia graminis* u bazidij.
(preuzeto i prilagođeno na temelju Weber i Webster, 2007)

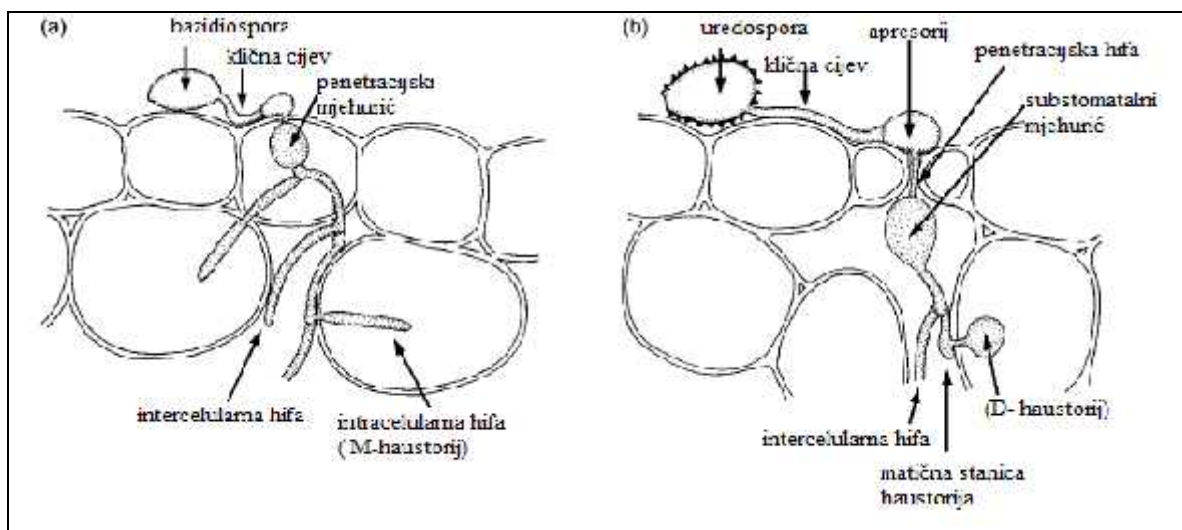
3.2. NASTANAK I GRAĐA HAUSTORIJA

Haustoriji su specijalizirani organi pomoću kojih parazitske gljive crpe hranjive tvari iz stanice domaćina. Zavisno o tome klije li homokarionska bazidiospora ili neka heterokarionska spora (ecidiospora, uredospora) razvit će se drugačiji tip haustorija. Naime, bazidiospora klijanjem prodire direktno kroz kutikulu dok heterokarionske spore obično tvore apresorij i prodiru kroz puči. Iz razloga što je bazidiospore teže izolirati u mjeri dovoljnoj za istraživanja i zato što su uredospore daleko bitnije u agrikulturnom pogledu, većina se fitopatologa bazira na proces klijanja uredospora. Prije nego uredospora uopće proklija, mora se oslabiti autoinhibitor klijanja koji u suprotnom sprječava razgradnju pore za klijanje. Prvotno prihvaćanje uredospore na površinu biljnog organa je vjerojatno isključivo fizičko i zasniva se na hidrofobnim vezama. Kada spora postane dovoljno hidratizirana oslobađaju se kutinaze i esteraze, te njihova aktivnost mijenja površinska svojstva a veza postaje čvršća.

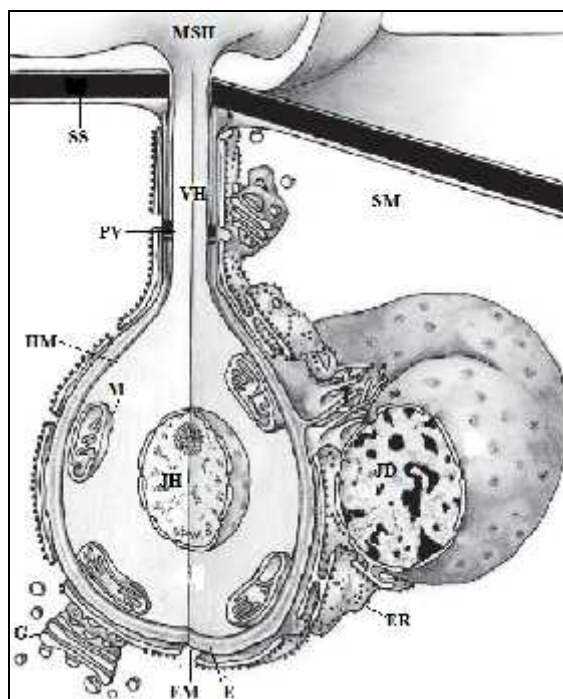
Klična cijev je također tjesno priljubljena uz tkivo domaćina. Uzrok tome su tvari koje vjerojatno sadrže glukane i proteine. Uska povezanost klične cijevi i supstrata bitna je za percepciju signala za stvaranje apresorija. Isto tako, proces stvaranja apresorija je često uzrokovan tigmotropizmima. Naime, mali greben, visine 0.5 μm može biti dovoljan signal za njegovo stvaranje. Takvi grebeni su u prirodi stomatalne puči.

Nakon diferencijacije apresorija na stomatalnoj puči, razvija se tanka penetracijska hifa koja formira substomatalni mjehurić. Iz njega se razvijaju intercelularne hife i tvore matičnu stanicu haustorija koja je nalik apresoriju. Ona se razvija na površini stanica mezofila lista, koordinira prodor u stanicu i uzrokuje nastanak haustorija.

M-haustoriji su intracelularni haustoriji koji nastaju klijanjem homokarionske spore (bazidiospore). Klijanjem heterokarionske spore nastaju sferični haustoriji, D-haustoriji (sl. 11). Haustorij ima dvije jezgre te potpun set organela. Iz unutrašnjosti prema van je ograden membranom haustorija i ekstrahaustorijalnom membranom, to jest preobraženom membranom biljne stanice. Između ove dvije membrane je ekstrahaustorijalni matriks (sl. 12) (Weber i Webster, 2007).



Slika 11. Shematski prikaz nastanka haustorija kod reda *Uromyces*. (a) Klijanje bazidiospore. Klična cijev probija direktno kroz kutikulu stanice domaćina, pritom ne formirajući apresorij. Stvaraju se inter- i intracelularne hife. Intracelularni haustorij se naziva M-haustorij. (b) Klijanje uredospore. Formira se apresorij, a penetracijska hifa prodire kroz stomatalnu puč. Haustoriji su najčešće intracelularni, sferičnog oblika i nazivaju se D-haustoriji (preuzeto i prilagođeno na temelju Weber i Webster, 2007).



Slika 12. Shematski prikaz tijela haustorija. MSH, matična stanica haustorija, SS, stanična stijenka, SM, stanična membrana, VH, vrat haustorija, PV, prsten vrata haustorija, M, mitohondrij, JH, jezgra (jedna od dvije) haustorija, HM, membrana haustorija, E, ekstrahaustorijalni matriks, EM, ekstrahaustorijalna membrana, JD, jezgra stanice domaćina, ER, endoplazmatski retikulum, G, golgijevo tijelo. (preuzeto i prilagođeno na temelju Kolmer i sur., 2009).

4. EKOLOGIJA

One vrste hrđa koje parazitiraju na dva filogenetski udaljena domaćina kako bi završile svoj životni ciklus nazivaju se heteroeციjske, a hrđe koje svoj životni ciklus završe parazitirajući na samo jednom domaćinu su autoecijske (Weber i Webster, 2007).

Vrste hrđa koje u svom životnom ciklusu imaju svih pet stadija nazivaju se makrocikličke, dok se vrste kojima je životni ciklus reduciran na dva ili tri stadija nazivaju mikrocikličke. Pritom uglavnom nedostaju ecidiostadij i uredostadij. Ako nekoj vrsti nedostaje samo uredostadij, ona se naziva demiciklička vrsta.

Prema općeprihvaćenoj mikološkoj terminologiji stadiji u životnom ciklusu se označavaju brojevima od 0 do IV (tabl. 2). Biljke domaćini na kojima heteroeციjske vrste hrđa razvijaju uredostadij, teliostadij i bazidiostadij (II., III. i IV. stadij) nazivaju se primarni ili glavni domaćini, a vrste biljaka na kojima heteroeციjske vrste hrđa razvijaju piknidiostadij i ecidiostadij (0. i I. stadij) nazivaju se sekundarni ili alternativni biljni domaćini (Miličević, 2009).

Tablica 2. Stadiji razvoja hrđastih gljiva
(preuzeto i prilagođeno na temelju Miličević, 2009)

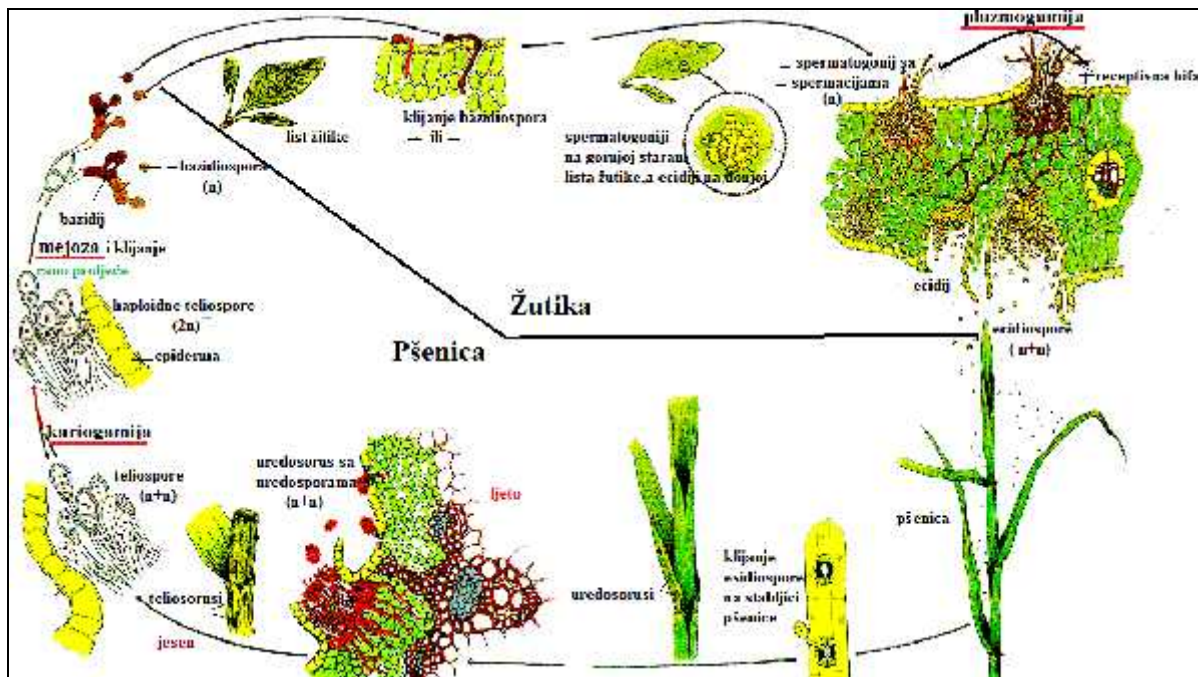
Stadij 0	Piknidiostadij – piknidospore (spermacije) koje nastaju u piknidima (spermatogonijima)
Stadij I	Ecidiostadij – ecidiospore koje nastaju u ecidijima
Stadij II	Uredostadij – uredospore koje nastaju u uredijima ili uredosorusima
Stadij III	Teliostadij – teliospore koje nastaju u telijima ili teliosorusima
Stadij IV	Bazidiostadij – bazidiospore koje nastaju u bazidijima

4.1. OSNOVE ŽIVOTNOG CIKLUSA HRĐA

Životni ciklus neke hrđe je podjeljen u stadij primarnog i sekundarnog micelija. Primarni micelij je jednojezgreni dok je sekundarni dvojezgreni i heterokarionski. Heterokarionska faza glavni je period u životnom ciklusu hrđe te se razvija na glavnom domaćinu (Weber i Webster, 2007).

Ako se kao primjer životnog ciklusa hrđa uzme vrsta *Puccinia graminis*, primarni domaćin je žitarica, a sekundarni žutika (*Berberis vulgaris*) (sl. 13). Morfologija fruktifikacijskih tijela i spora već je objašnjena u poglavlju 3. 1., pa će u ovom djelu biti obrađen proces bez detaljnijih morfoloških opisa.

U vrijeme kada se razvijaju mladi listovi žutike sa prezimljenih stabljika, npr. pšenice, otpuštaju se bazidiospore. One su različitih tipova sparivanja. Inficiraju mlade listove žutike i klijanjem stvaraju haploidan jednojezgreni micelij koji ubrzo formira spermatogonije. U spermatogoniju se proizvode haploidne spermacije koje se kreću prema otvoru spermatogonija. Tamo ih prihvaćaju ljepljive perifize. Spermacije čekaju da budu prenesene sa spermatogonija na kojem su nastale na spermatogonij različitog tipa sparivanja. U tome pomažu kukci koje privlači slatki sok proizveden na perifizama. Kada spermacija dođe u kontakt s receptivnom hifom, dolazi do stvaranja anastomoze te jezgra prelazi u receptivnu hifu i dolazi do procesa plazmogamije. Nastaju heterokarionske stanice koje se dijele i migriraju prema haploidnom protoecidiju. Neke od tih stanica se povećavaju i postaju ecidiospore koje puknućem peridija izlaze van i inficiraju primarnog domaćina, u ovom slučaju neku žitaricu.



Slika 13. Životni ciklus crne žitne hrđe (*Puccinia graminis*)

Ecidiospore kliju na stabljici primarnog domaćina i stvaraju heterokariontski micelij koji se razvija u uredije na naličju lišća. U uredijima nastaju uredospore koje mogu ponovo zaraziti primarnog domaćina. Kasno u ljeto, na istom mjestu gdje su bili urediji, sada nastaju teliosorusi s teliosporama. Javljaju se kao crne nakupine duž listova i stabljike. Teliospore su u početku dvojezgrene, ali se ubrzo dogodi kariogamija i teliospore prezimljuju u diploidnom obliku. U rano proljeće teliospore prokliju. Svaka od dvije stanice teliospore proizvodi četverostanični promicelij ili metabazidij. Mejozom nastaju četiri jezgre od kojih svaka migrira u četiri bazidiospore gdje se događa mitoza. Kao rezultat dioba, svaka stanica bazidija sadrži jednu bazidiosporu s dvije jezgre istog tipa sparivanja (Weber i Webster, 2007).

4.2. TRANZSCHEL-OV ZAKON

Ruski mikolog Vladimir Tranzschel generalizirao je pravilo da nepoznati ecidiostadij makrocikličke vrste kojoj poznajemo uredostadij i teliostadij valja tražiti na biljci domaćinu koja je zaražena mikrocikličkom vrstom hrđe sa morfološki sličnim teliosporama.

Drugim riječima teliostadij mikrocikličke vrste oponaša ecidiostadij makrocikličkog pretka. To pravilo je nekoliko puta prihvaćeno i potvrđeno DNA analizama. Jedan od primjera su mikrociklička vrsta *Puccinia mesnieri* koja producira teliosoruse na *Rhamnus*

catharticus i makrocikličke vrste *Puccinia coronata* kojoj je navedena biljka sekundarni domaćin. Ove dvije vrste hrđastih gljiva imaju slične teliospore.

Specijalizacija mikrocikličke vrste na sekundarnog domaćina makrocikličkog pretka najvjerojatnije se događa iz razloga jer je sekundarni domaćin gotovo uvijek višegodišnja biljka dok je primarni domaćin uglavnom jednogodišnja biljka (Weber i Webster, 2007; Kolmer i sur., 2009).

5. PATOGENOST

Kao obligatni paraziti, hrđe su cijeli svoj životni ciklus vezane za biljku domaćina, a kao biotrofni paraziti, razvile su posebne prilagodbe za uzimanje hrane iz živih stanica domaćina. Heinrich Anton de Bary je 1853. godine znanstveno dokazao da su gljive uzročnici biljnih bolesti na primjeru pseudogljive krumpirove plijesni (*Phytophthora infestans*) i zbog toga ga nazivamo ocem fitopatologije. On je također dokazao da je gljiva *Aecidium berberis* i gljiva koja uzrokuje velike štete na usjevima zapravo dva različita stadija jedne vrste gljive (*Puccinia graminis*) koja parazitira na dva domaćina (Weber i Webster, 2007; Kolmer i sur., 2009).

5.1. ŠIRENJE INOKULUMA

Inokulum su infektivne čestice koje uzrokuju zarazu i pomažu širenju bolesti. U slučaju hrđa to su propagativne uredospore. Ostale spore nisu toliko značajne, bilo obzirom na svoju morfologiju, bilo na kratak vijek trajanja. Životni vijek bazidiospora i spermacija je tek nekoliko dana, ecidiospora nekoliko tjedana, dok uredospore i teliospore mogu opstati i nekoliko mjeseci. Uredospore su najbitnije u agrikulturnom pogledu. One vrše zarazu na primarnom domaćinu koji je često neka žitarica. Uredospore su anemohorne propagativne spore nošene suhim zračnim strujama i zbog toga se nazivaju kserospore.

Klijanje uredospora kod vrste *Puccinia graminis* zahtjeva vodu, a optimalna temperatura za klijanje je oko 20 °C. Zaraza se najbolje širi na oko 30 °C i to objašnjava zašto je ova bolest najučestalija u područjima kontinentalne klime. Već 7 - 20 dana nakon infekcije nova generacija uredospora je formirana i inokulum se može brzo proširiti unutar usjeva. Jedan uredosorus može producirati do 40 000 spora. Zbog visoke vitalnosti uredospore mogu prijeći put od oko 4000 km, a nađene su na visini od 2000 m (Weber i Webster, 2007).

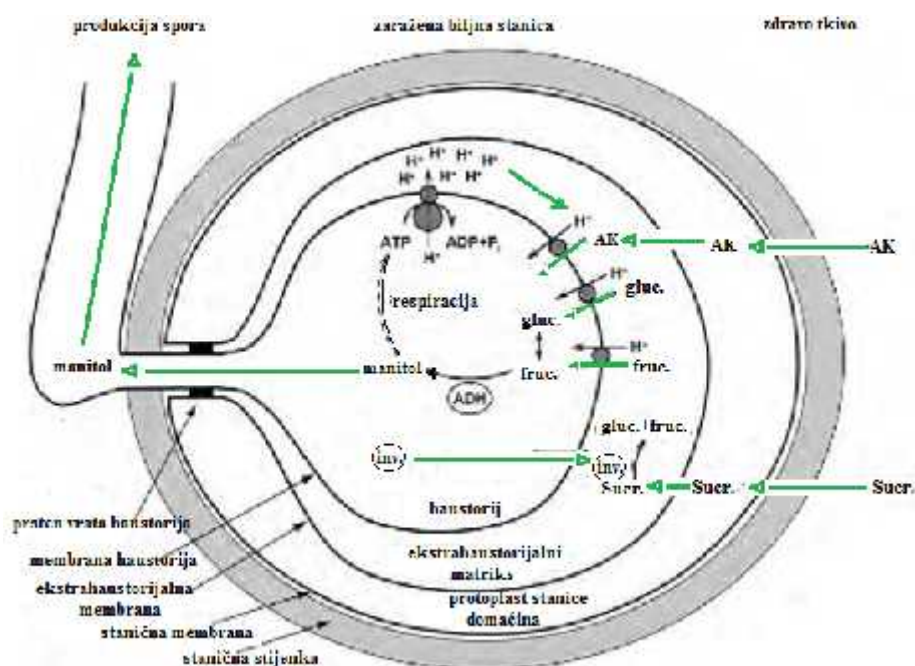
Crna žitna hrđa (*Puccinia graminis*) uništila je žetvu pšenice 1932. godine u velikom dijelu Europe. Obilje uredospora nošenih vjetrom prevalilo je dug put od Grčke do sjevera Europe. Vjetar nije nosio iste uredospore nego se zaraza odvijala kroz mnoge generacije (Miličević i Cvjetković, 2008).

5.2. PROCES INFEKCIJE

Proces infekcije obuhvaća fazu od početka razvitka patogena na površini biljke pa do uspostavljanja uzajamnog kontakta to jest do formiranja haustorija (Miličević i Cvjetković, 2008). Klijanje spora (sl. 11), diferencijacija i morfologija haustorija (sl. 12) već su opisani u poglavlju 3.2. Važno je obratiti pažnju na specifičnost hrđa prema svojim domaćinima. U ranim fazama to se može primijetiti po specifičnosti topografije površine tkiva domaćina. Naime, hrđe prepoznaju topografiju svojih domaćina i ako su inokulirane na pogrešnog domaćina, klična cijev uredospore neće moći pronaći stomatalnu puč ili uopće neće klijeti. Neke vrste hrđa zahtjevaju nisku koncentraciju CO_2 u tkivu. Takvi uvjeti su prilikom dobrog osvjetljenja jer se odvija proces fotosinteze, tada se CO_2 ugrađuje u organske spojeve (Kolmer i sur., 2009).

5.3. FIZIOLOGIJA UZIMANJA HRANJIVIH TVARI HAUSTORIJEM

Matična stanica haustorija producira usku penetracijsku cijev koja buja unutar stanice domaćina i formira haustorij. Uzimanje hranjivih tvari iz stanice domaćina odvija se kroz ekstrahaustorijalnu membranu (sl. 14).



Slika 14. Shematski prikaz uzimanja hranjivih tvari D-haustorijem. Enzimatske reakcije i reakcije za koje je potrebna energija su označene crnim strelicama, a zelene strelice označavaju difuziju ili simport aminokiselina i monosaharida pomoću prijenosnih proteina (preuzeto i prilagođeno na temelju Weber i Webster, 2007).

Stanica domaćina zbog nedostatka ATP-azne aktivnosti ne može ograničiti istjecanje hranjivih tvari u haustorij, za to je odgovorna upravo ekstrahaustorijalna membrana koja okružuje D-haustorij. Nasuprot tome, ATP-azna aktivnost je povećana na membrani haustorija te zbog koncentracijskog gradijenta aminokiseline i heksoze ulaze u haustorij. Saharoza se prije ulaska pomoću invertaze izlučene iz haustorija u matriks razgrađuju na monosaharide, glukozu i fruktozu. Fruktoza se pomoću alkohol dehidrogenaze prevodi u manitol koji se koristi za stvaranje sporogenih stanica ili za dobivanje energije iz procesa respiracije (Weber i Webster, 2007).

5.4. OTPORNOST BILJKE DOMAĆINA

Otpornost na infekciju hrđama kod biljaka može se pojaviti u različitim stadijima infekcije. Najčešće je to vidljivo kao hipersenzitivni odgovor stanice već nakon prodora prve stanične stijenke. Kod monokarionskih se stadija odgovor javlja prije nego kod dikarionskih stadija. Hipersenzitivni odgovor aktivira biokemijske reakcije uključene u lokalne i sistemske obrane od patogena. Koncept gen-za-gen objašnjen na hrđi *Melampsora lini* i domaćinu

Linum usitatissimum (lan) je postao temeljni princip biljne patologije. Ovaj koncept pretpostavlja da za svaki rezistentni gen biljke domaćina postoji odgovarajući virulentni gen patogena. Rezistentni gen je uglavnom dominantan (R), a virulentni recesivan (a). Do inkompatibilne reakcije dolazi kada neka vrsta hrđe koja nosi avirulentni alel (A) pokuša zaraziti domaćina koji nosi dominantni gen (R). U ovom slučaju dolazi do prepoznavanja produkata gena (proteini), a zatim do hipersenzitivnog odgovora koji se često očituje kao smrt stanice te u obliku nekroze ili kloroze oko uredija. Kada biljka ne uspije prepoznati patogena kao stranog ili u nedostatku rezistentnog gena biljke domaćina dolazi do kompatibilne reakcije.

Hrđe posjeduju veliku genetičku moć adaptacije zbog mogućnosti rekombinacije gena spolnim načinima razmnožavanja. Vrste se brzo odvajaju u specijalizirane oblike koji su prilagođeni na nekoliko od mnogo domaćina. Takvi se oblici nazivaju forma specijales (lat. *forma speciales*, skraćeno „f. sp.“) i ne mogu se odrediti nikakvom morfološkom metodom. Dobar primjer koji opisuje ovu infraspecijsku taksonomsku kategoriju je, opet, *Puccinia graminis*. Važniji primjeri su *P. graminis* f. sp. *tritici*, na vrstama roda *Triticum*- pšenica, *P. graminis* f. sp. *avenae*, na vrstama roda *Avena*- zob i *P. graminis* f. sp. *secalis*, na vrstama roda *Secale*- raž. Ako na neki pšenični kultivar inokuliramo spore *P. graminis* f. sp. *tritici* dobivene iz različitih izvora, kultivari će pokazati različite fiziološke odgovore. Ta činjenica ukazuje na još nižu taksonomsku kategoriju, patotip ili fiziološka rasa. *P. graminis* f. sp. *tritici* moguće je klasificirati u više od 300 patotipa. Srećom, niti u jednom trenutku učestalost jedne rase ne prevlada pa je uzgoj otpornih kultivara i dalje izvediv i isplativ.

Zadnjih 50 godina nije bilo epidemija izazvanih *P. graminis*, a to je vjerojatno iz dva razloga. Kombinacijom nekoliko rezistentnih gena dobiveni su dovoljno otporni kultivari, a iskorjenjivanjem žutike onemogućilo se spolno razmnožavanje, to jest najbrži put ka rekombinaciji gena (Weber i Webster, 2007).

5.5. SIMPTOMATOLOGIJA

Kao rezultat razvoja hrđa na biljkama se razvijaju razni tipovi simptoma. Osim ekonomskih šteta na žitaricama, hrđe mogu razviti vrlo zanimljive simptome zaraze. Neki od najzanimljivijih su: hipertrofije i deformacije biljnih organa, promjene morfološkog izgleda cijele biljke, pojava cvjetne mimikrije ili tvorba pseudocvjetova. Isto tako se mogu pojaviti razni tipovi lisnih pjegavosti ili lisnih mrlja različitih boja te nekroze ili paleži.

Hipertrofije najčešće nastaju uslijed razvoja ecidijskog stadija. Takav primjer hipertrofije imamo kod vrste *Gymnosporangium sabine* koja je heteroecijska i demiciklička vrsta hrđe. Na vrstama roda *Juniperus* (primarni domaćin) razvija telije, a na vrstama roda *Pyrus* ecidije (sl. 15). *Puccinia caricina* je heteroecijska vrsta hrđe koja na stabljici i lišću koprive (*Urtica spp.*) proizvodi ecidije koji uzrokuju hipertrofične promjene (sl. 16). Sekundarni domaćin je *Carex spp.* Poseban tip hipertrofije uzrokuje razvoj ecidija gljive *Endophyllum sempervivi*. Naime, listovi biljaka iz roda *Sempervivum* hipertrofiraju i promijene boju (sl. 17).



Slika 15. Simptomi hrđe *Gymnosporangium sabine*. Teliji gljive na *Juniperus sp.*- borovica (lijevo) i ecidiji na *Pyrus sp.*- kruška(desno)
(<http://www.wbrc.org.uk>)

Često je promjenama zahvaćena cijela biljka pa ona kompletno promijeni svoj izgled. Primjer je gljiva *Uromyces pisi* koja parazitira na mlječiki (*Euphorbia cyparissias*) i promijeni joj izgled do neprepoznatljivosti. Ova vrsta parazitira i na grašku (*Pisum sp.*) koji joj je primarni domaćin.



Slika 16. Ecidiji vrste *Puccinia caricina* na koprivi (*Urtica dioica*)
(<http://www.sitkanature.org>)



Slika 17. Simptomi hrđe *Endophyllum sempervivi* na listovima čuvarkuće (*Sempervivum sp.*)
(<http://www.pilz-pilz.de/index.php?cmd=suche>)

Jedna od najfascinantnijih pojava koje uzrokuju fitopatogen gljive su cvjetne mimikrije i tvorbe lažnih cvjetova. Gljive prvo inhibiraju razvoj pravih cvjetova, a zatim potaknu razvoj lažnih cvjetova koji nastaju od listova biljaka na kojima se razvijaju ecidiji intenzivnih boja. Nije teško dokučiti razlog zbog kojeg hrđe ovako „ukrašavaju“ svoje domaćine. Intenzivne boje lažnih cvjetova koji mogu proizvoditi i mirise slične pravim cvjetovima privlače kukce koji raznose ecidiospore (entomohorija). *Puccinia monoica* je vrsta hrđe koja parazitira na vrstama reda *Arabis* i uzrokuje stvaranje pseudocvjetova (sl. 18) (Miličević, 2009).



Slika 18. *Puccinia monoica* stvara pseudocvjetove na vrstama roda *Arabis*
(<http://www.flickrriver.com>)

Sve vrste iz roda *Phragmidium* su autoecijske i napadaju pripadnike porodice Rosaceae. *Phragmidium mucoratum* je heteroecijska vrsta koja zaražava bijele ruže, a osobito je važno što napada i podlogu za kalemljenje hibridnih ruža. Simptomi su vidljivi kao žute paleži na listovima i stabljici (sl. 19).



Slika 19. Simptomi hrđe *Phragmidium mucoratum* na ruži (*Rosa sp.*)

Tranzschelia discolor je heteroecijska makrociklička vrsta hrđe. Na listu sekundarnog domaćina, bijeloj šumarici (*Anemone nemurosa*), producira spermatogonije i ecidije, a na naličju lista šljive producira uredosoruse i teliosoruse (sl. 20) (Ćosić i sur., 2006).



Slika 20. Simptomi hrđe *Tranzschelia discolor* na šljivi (*Prunus domestica*)

6. LITERATURA

- Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. (2008.): Dictionary of the Fungi, CAB international, Wallingford, Oxon, OX10 8DE, UK
- Kolmer J. A., Ordonez M. E., Groth J. V. (2009): The Rust Fungi - In: Encyclopedia of Life Sciences, John Wiley & Sons, Ltd: Chichester
- Webster J., Weber R. W. S. (2007): Introduction to Fungi, Cambridge University Press, New York, str. 609 – 634
- Miličević T. (2009): Gljive zvane hrđe, *Priroda* **1/09**, str. 26 – 33
- Cvjetković B., Miličević T., (2008): Osnove fitomedicine – fitopatologija, Agronomski fakultet u Zagrebu, Interna skripta
- Ćosić J., Jurković D., Vrandečić K., (2006): Praktikum iz fitopatologije, Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Interna skripta
- www.actafungorum.org
- www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/bot135/2009/lecture07/lect08.htm
- www.dbe.uns.ac.rs/files/pdf/mikrobiologija/sistematika_gljiva.pdf
- www.eol.org/pages/1029947/entries/36083123/media
- www.flickrriver.com
- www.fungalgenomes.org
- www.inra.fr/hyp3/patogene/6pucgra.htm

- www.ipmimages.org/
- browse
- www.pilzfotopage.de
- [www.pilz-
pilz.de/fotos/endophyllum](http://www.pilz-
pilz.de/fotos/endophyllum)
- www.sitkanature.org
- www.wbrc.org.uk

7. SAŽETAK

Red Pucciniales, po starijoj nomenklaturi Uredinales, je najbrojniji red fitopatogenih gljiva. Gljive ovog reda, poznate i kao hrđe, pripadaju u odjel Basidiomycota, razred Pucciniomycetes. Razred broji 14 porodica, 166 rodova i čak 7798 do sada poznatih vrsta (Kirk i sur., 2010). Svi pripadnici reda su obligatni biotrofni organizmi koji parazitiraju isključivo na biljkama.

Hrđe ne stvaraju plodna tijela. Njihov životni ciklus je jedan od najkompliciranijih u živom svijetu i uključuje dva do pet stadija koje razvijaju na jednom domaćinu ili na dva filogenetski udaljena domaćina. Svaki od stadija predstavljen je posebnim tipom spora i fruktifikacijskih tijela u kojima nastaju te spore. Stadiji u životu hrđa su: piknidiostadij, ecidiostadij, uredostadij, teliostadij i bazidiostadij. Hrđe koje razvijaju svih pet stadija nazivaju se makrocikličkim hrđama, one kojima nedostaje uredostadij se nazivaju demicikličke, a postoje i vrste kojima nedostaje uredostadij i ecidiostadij te se tada nazivaju mikrocikličkim vrstama. Vrste koje parazitiraju na dva domaćina kako bi završile svoj životni ciklus se nazivaju heteroecijske vrste, a one kojima je potreban samo jedan domaćin autoecijske vrste. Ukoliko vrsta parazitira na dva domaćina, jedan od njih je primarni domaćin i gljiva na njemu razvija uredostadij, teliostadij i bazidiostadij, a drugi je domaćin sekundarni i na njemu gljiva razvija bazidiostadij i ecidiostadij.

Hrđe su dobile ime prema uredostadiju pri kojem se produciraju crvene, žute, smeđe ili narančaste uredospore. To su propagativne spore koje vjetar raznosi na velike udaljenosti. Klijanje spore na odgovarajućoj biljci domaćinu rezultira nastajanjem haustorija, strukture pomoću koje parazitska gljiva crpi hranjive tvari iz stanica svog domaćina.

Simptomi zaraze biljne vrste nekom vrstom hrđa, na primjer crnom žitnom hrđom (*Puccinia graminis*), često izazivaju velike ekonomske štete, u ovom slučaju, na usjevima žitarica. Međutim, postoje i vrlo zanimljivi, čak i dekorativni učinci hrđastih gljiva na biljku domaćina.

Mnogo osnovnih pitanja o gljivama ovog reda još uvijek nije razjašnjeno. Na primjer, kako uspijevaju zaraziti i parazitirati na dva filogenetski udaljena biljna domaćina i kako preživljavaju u situacijama kada jedan od dva domaćina nije dostupan. Hrđe su jedan od najboljih primjera koevolucije sa svojim domaćinima. Fascinantno je kako se brzo nove vrste

šire, zauzimaju staništa i postižu ravnotežu sa svojim domaćinima. Činjenica da se mnoge od vrsta hrđa danas vrlo lako uzgajaju na hranjivim podlogama ne mijenja njihov status obligatnih biotrofnih parazita u prirodi.

8. SUMMARY

The order Pucciniales, in the older nomenclature Uredinales, is the most numerous order of phytopathogenic fungi. Fungi of this order, also known as rust fungi, belong to division Basidiomycota, class Pucciniomycetes which has 14 families, 166 genera and even 7789 so far known species (Kirk et al., 2010). All rusts are obligately biotrophic organisms which parasite on plants.

Rusts don't create a fertile body. Their life cycle is one of the most complicated in the living world, and includes two to five stages that develop in one host or to two phylogenetically distant hosts. Each stage represented a special type of slow and fructification bodies which produce the spores. The stages in the life of rust are pycnium, aecium, uredinium, telium and basidium. Rusts which develop all five stages are called macrocyclic rust, those who lack uredinium called demicyclic. Species that are missing uredinium and aecium are called microcyclic species. Species that are parasites on the two hosts to complete its life cycle are called heteroecious species, and those who need only one host species autoecious. If a species parasitic on two hosts, one of them is the primary host and fungus on it develops uredinium, telium and basidium, and the other is a secondary host and the fungus develops it basidium and aecium.

Rusts were named to the uredinium which produces red, yellow, brown or orange uredospore. These are propagation spores spread by wind over long distances. Germination of spores on the appropriate host plant resulting in formation haustorium, structures by which a parasitic fungus draws nutrients from its host cell.

Symptoms of plant species, a kind of rust, such as wheat black rust (*Puccinia graminis*), often causing great economic damage, in this case, the grain yields. However, there are very interesting, even decorative effects of rust fungi on host plants.

Numerous fundamental questions about rust fungi remain to be answered, e.g. how they manage to infect and parasitize two unrelated hosts using different mechanisms on either or how rust fungi survive in situations where one of their two hosts is unavailable. Rusts are one of the best examples of coevolution with their hosts. It's fascinating how quickly new rust

species or races spread to new habitats and then come to equilibrium with their host plants. The fact that many of them can now be cultivated on agar media in the laboratory does not alter their status as obligate biotrophs in nature.