

KRYSTYNA BRZEZICKA-SZYMCZYK

Wydział Rolniczy
Katedra Botaniki
SGGW
WarszawaGRZYBY RDZAWNIKOWE (*UREDINALES*) — PASOŻYTY ROŚLIN

Grzyby rdzawnikowe są bardzo popularnymi patogenami roślin. Porażając masowo rośliny uprawne wywołują epidemie przynoszące poważne straty materialne. Sprzyja temu niezwykła łatwość rozprzestrzeniania się przez zarodniki wytwarzane w ogromnych ilościach. Woda, zwierzęta, a głównie wiatr przenoszą zarodniki na odległość wielu setek, a nawet tysięcy kilometrów. W ten sposób grzyby dopasowują swoje cykle rozwojowe do faz rozwojowych roślin żywicielskich uprawianych w odległych rejonach i w różnych strefach klimatycznych.

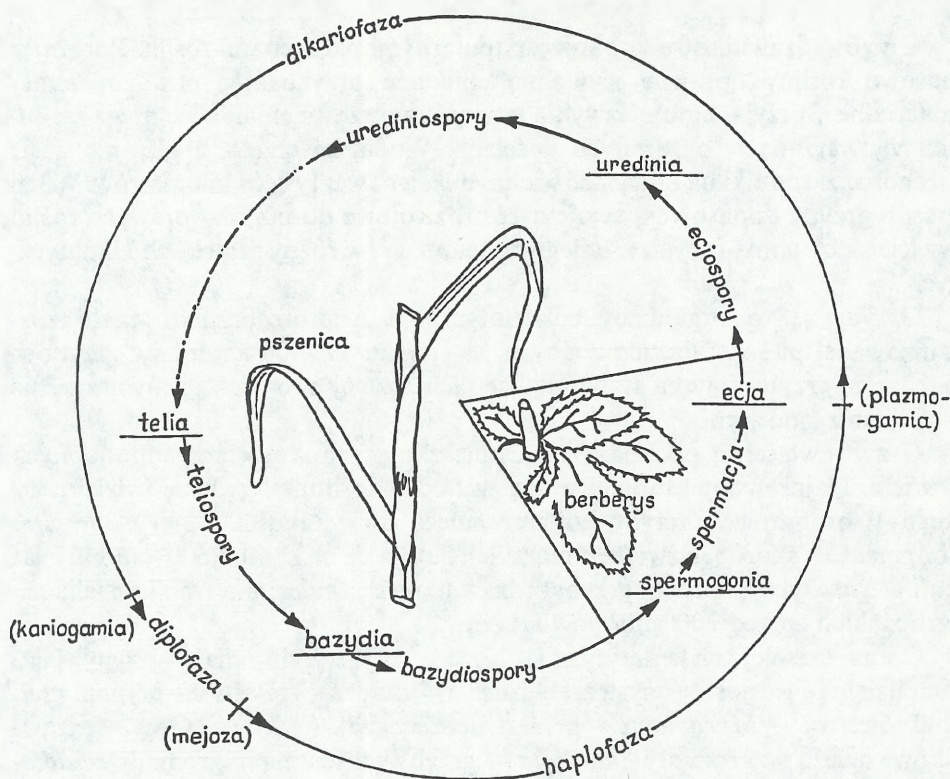
Grzyby są to organizmy eukariotyczne i heterotroficzne o mało zorganizowanej pleśze. Obecnie znanych jest ponad 120 000 gatunków grzybów. Najstarsze grzyby żyły na stałym lądzie i ich rozwój odbywał się równocześnie z roślinami lądowymi.

Grzyby właściwe pochodzą od zamieszkujących wody grzybopodobnych *Protista*. Najprawdopodobniej w grę wchodzi roślinne i zwierzęce wiciowce, ameby i brunatnice. Grzyby kopalne należą do rzadkości. *Chytridiomycetes* z fragmentów skorupki zwierząt morskich datuje się na kambr (600 milionów lat temu). Pasożyty paproci, grzyby rdzawnikowe, znaleziono w skamielinach karbońskich sprzed 300 milionów lat.

Coraz częściej systematycy [1, 12, 13, 14] wyodrębniają grzyby jako samodzielną jednostkę systematyczną w randze królestwa *Mycota* lub podkrólestwa — *Mycobionta* w królestwie *Eucaryota* (jądrowe). Grzyby rdzawnikowe należą do gromady *Eumycota* — grzyby właściwe, podgromady *Basidiomycotina* — podstawczaki, klasy *Teliomycetes* — teliozarodnikowe, rzędu *Uredinales* — rdzawnikowce.

Rdzawnikowce są pasożytami obligatoryjnymi paproci i roślin nasiennych. Rząd ten obejmuje ok. 5000 gatunków rozszczepiających się na szereg form specjalnych, mających określony zakres roślin żywicielskich. Specjalizacja biologiczna rdzawnikowców prowadzi do wytworzenia jeszcze mniejszych jednostek biologiczno-systematycznych zwanych biotypami lub rasami fizjologicznymi odznaczającymi się wysoką wybiórczością w stosunku do poszczególnych odmian roślin danego gatunku.

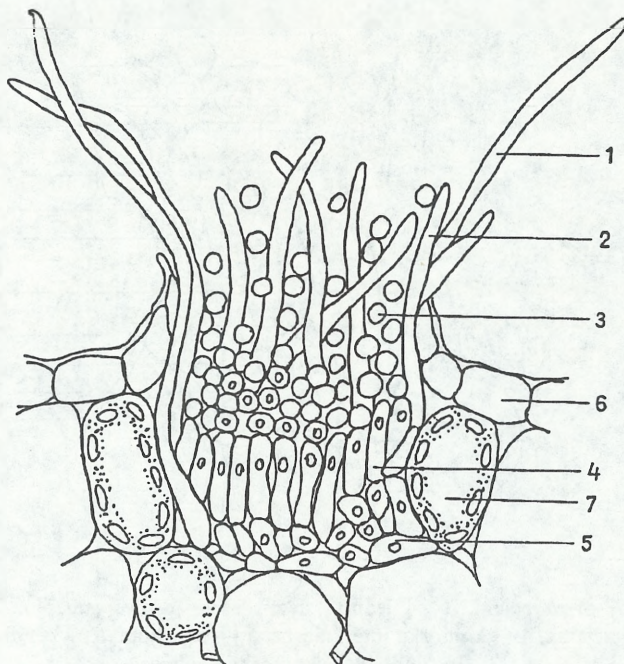
Cykl rozwojowy grzybów rdzawnikowych (zwłaszcza gatunków uważanych za pierwotniejsze) jest bardzo złożony [2, 6, 7, 10, 11, 12]. U gatunków tych występują trzy fazy kariologiczne grzybni i zarodników, a mianowicie faza haploidalna, dikariotyczna i diploidalna. Wśród tych grzybów występuje zjawisko pleomorfizmu, polegające na wytworzeniu 5 różnych rodzajów zarodnikowania występujących po sobie w określonym porządku, tj. spermacja, ecjospory, urediniospory, teliospory i bazydiospory. Spośród tych pięciu typów zarodników pełnego cyklu życiowego, w haplofazie występują spermacja i bazydiospory. W dikariofazie — ecjospory, urediniospory oraz początkowo teliospory. W diplofazie — teliospory w końcowym stadium przed mejozą (rys. 1).



Rys. 1 Cykl rozwojowy rdzy żdźbłowej

Za początek cyklu życiowego grzybów rdzawnikowych można uznać zainfekowanie rośliny żywicielskiej haploidalną bazydiosporą. W wyniku infekcji rozwija się na żywicielu haploidalna, międzykomórkowa grzybnia tworząca pierwsze struktury zarodnikowe, tzw. spermogonia — pyknidia (rys. 2).

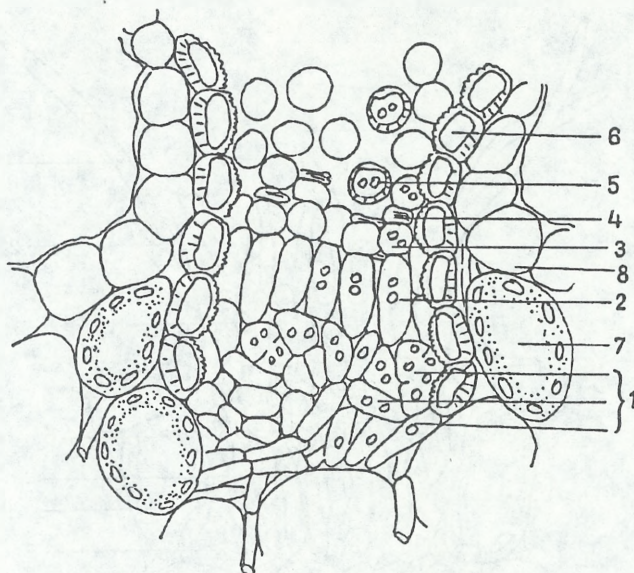
Spermogonia tworzą się pojedynczo lub w grupach pod górną epidermą lub w korze pierwotnej. Podstawę spermogonium stanowi warstwa



Rys. 2 Przekrój przez spermatogonium. 1 — strzępka receptorowa, 2 — parafriza, 3 — spermacjum, 4 — spermacyjfor, 5 — pseudoparenchyma, 6 — komórka epidermy, 7 — komórka mezofilu

ciasno upakowanych komórek pseudoparenchymy, z której wyrastają spermacyjfory, parafrizy i strzępki receptorowe. Zarodniki zwane spermacjami tworzą się przez nabrzmiewanie i odcinanie poprzeczną ścianą komórkową wierzchołkowych części spermacyjforu. Zarodniki te nie mogą bezpośrednio infekować żywiciela, natomiast biorą udział w procesie płciowym, zapoczątkowując dikariofazę. Spermacja przenoszona są przez wiatr lub owady zwabione słodką wydzieliną na długie, wiotkie, bezbarwne strzępki receptorowe, które w liczbie od 20 do 50 wyrastają u ujścia spermatogonium. Po zetknięciu się spermacjum (poprzez strzępkę łączącą) ze strzępką przyjmującą dochodzi do plazmogamii i utworzenia heterokarionu (pary jąder o przeciwnych znakach). Zdarza się, że powstanie dikarionu jest wynikiem somatogamii haploidalnych strzępek o przeciwnych znakach wewnątrz żywiciela lub pomiędzy grzybnia dikariotyczną a haploidalną strzępką innej grzybni.

Prawie równocześnie z powstawaniem spermatogonii, strzępki grzyba na dolnej powierzchni liścia tworzą zawiązki następnej formy zarodnikowania, tj. e c j u m (rys. 3). Do tych zawiązków przesuwają się dikariotyczne jądra. Podstawę ecjum stanowią strzępki jedno- i wielojądrowe (powstałe w wyniku fuzji komórek). Tu też następuje zróżnicowanie zawiązków na część wytwarzającą zarodniki oraz na jednowarstwową ścianę ecjum — perydium. Z podstawy ecjum wyrastają dikariotyczne ecjosporofory, które tworzą ecjos-

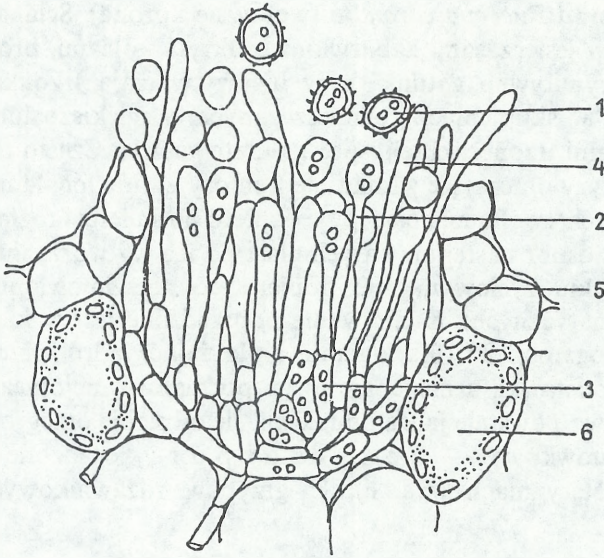


Rys. 3 Przekrój przez ecjum. 1 — jedno-, dwu-, wielojądrowe strzępki, 2 — ecjosporofor, 3 — ecjospora inicjalna, 4 — komórka interkalarna, 5 — ecjospora, 6 — perydium, 7 — komórka mezofilu, 8 — komórka epidermy

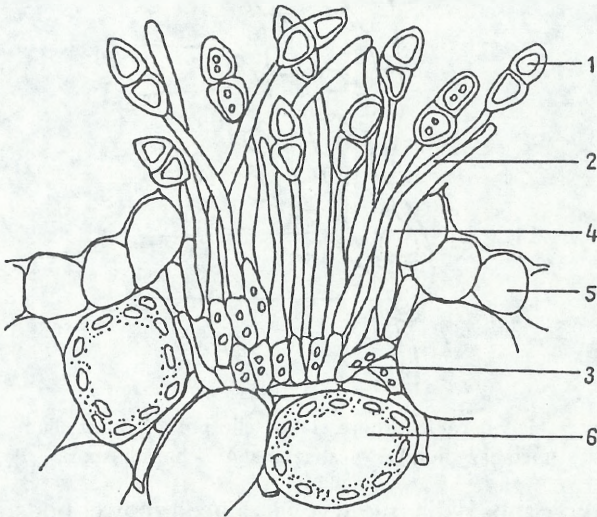
porę inicjalną, i następnie przez podział tej ostatniej powstaje komórka interkalarna i ecjospora. W czasie dojrzewania ecjospor komórki interkalarne degenerują. Ecjospery zwane zarodnikami wiosennymi są jednokomórkowe, dikariotyczne, bezbarwne, pokryte brodawkami różnego kształtu lub wyrostkami o kształcie zębów. Niektóre gatunki rdzy, oprócz typowych ecjów zwanych pierwotnymi, wytwarzają ecja wtórne, do których zaliczamy ecja uredinialne i ecja telialne. Produkują one zarodniki odpowiadające urediniosporom i teliosporom. Ecjospery infekują tego samego żywiciela w przypadku gatunków jednodomowych lub żywiciela z innej grupy systematycznej w przypadku dwudomowości, wytwarzając grzybnię dikariotyczną, z której powstają następne formy zarodnikowania, tj. uredinia (rys. 4).

U r e d i n i a tworzą się bezpośrednio pod skórą, czasami otoczone są perydium. Posiadają parafyzy (uropyzy). Podstawę uredinium stanowią ciasno upakowane komórki sporogenne. Z nich wyrastają pedicele (trzonki), na których szczycie tworzą się urediniospery o bardzo urozmaiconej ornamentacji w postaci regularnie rozmieszczonych kolców. Urediniospery (zarodniki letnie) są jednokomórkowe. W ciągu okresu wegetacyjnego może pojawić się kilka generacji tych zarodników powodujących masowe porażenie roślin. U gatunków nie wytwarzających ecjów i teliów mogą powstawać uredinia ecjalne i telialne pełniące ich funkcje.

Telia i teliospery (zarodniki zimowe) są następnym typem zarodnikowania. Telia tworzą się z tych samych grzybni co uredinia pod koniec



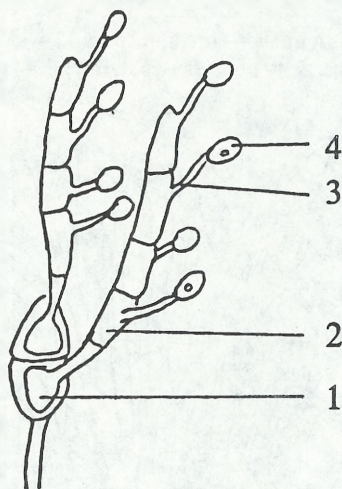
Rys. 4 Przekrój przez uredinium. 1 — urediniospora, 2 — pedicel, 3 — komórka sporogenna, 4 — urofyza, 5 — komórka epidermy, 6 — komórka mezofilu



Rys. 5 Przekrój przez telium. 1 — teliospora, 2 — pedicel, 3 — komórka sporogenna, 4 — teliofyza, 5 — komórka skóry, 6 — komórka mezofilu

okresu wegetacyjnego i wytwarzają zarodniki przetrwalnikowe (rys. 5). Podstawą telium są także dwujądrowe komórki sporogenne. Wydłużają się one, dzielą i odcinają na szczycie pierwotną teliosporę i bazalną komórkę tworzącą pedicel. Pierwotna teliospora przechodzi podział i tworzą się dwie dwujądrowe teliospory (mogą tworzyć się też teliospory wielokomórkowe). Cechą charakterystyczną teliospor jest wyraźne zgrubienie ściany komórkowej w wierz-

chołkowej części (u *Puccinia coronata* tworzy się korona). Ściana komórkowa tych zarodników jest czasami zabarwiona, pokryta kolcami, brodawkami lub wyrostkami. Prymitywne gatunki rdzy nie wytwarzają trzonka. Mogą być pojedynczo lub w skupieniach rozmieszczonych w miększu lub pod skórą żywiciela. Czasami trzoneczki teliospor galaretowacieją. Często między teliami występują teliofity otaczające zamknięte komory zwane loculami, zawierające teliospory, których uwolnienie następuje dopiero po śmierci i rozłożeniu rośliny. Kielkowanie teliospor następuje natychmiast po ich wytworzeniu (u gatunków o niepełnym cyklu życiowym) lub dopiero po przezimowaniu (w naszych warunkach klimatycznych). Kielkowanie poprzedzone jest w każdej komórce teliospory kariogamią. Po kariogamii diploidalne jądro przesuwają się do tworzącej się podstawki, a następnie ulega podziałowi mejotycznemu. Cztery haploidalne, nowo powstałe jądra oddzielają się od siebie przegrodami tworząc zarodniki podstawkowe — bazydiospory, osadzone na krótkich trzonkach — sterygmach (rys. 6). U grzybów rdzawnikowych teliospory



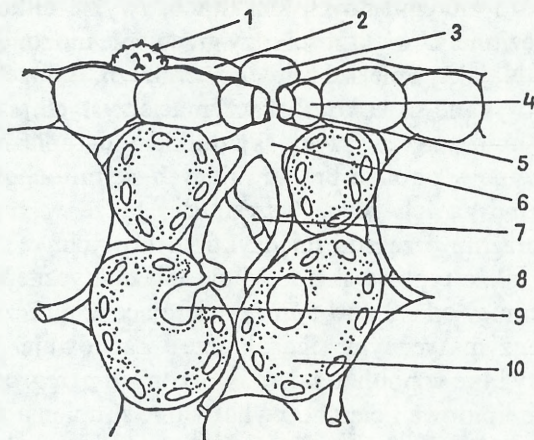
Rys. 6 Przekrój przez kielkującą teliosporę. 1 — teliospora (probazydium), 2 — podstawka (metabazydium), 3 — sterygma, 4 — bazydiospora

opisywane są jako probazydia, nie wytwarzające typowej podstawki, tylko po kariogamii i mejozie tworzące m e t a b a z y d i u m (promycelium, przedgrzybnę) podzielone poprzecznymi przegrodami na cztery komórki, z których na sterygmach wyrastają bazydiospory. Metabazydia mogą rozrastać się na powierzchni liści wynoszone przez rozciągające się pediciele teliospor. Bazydiospory mają różne kształty, często owalne. Powodują zakażenie rośliny żywicielskiej.

W wyniku długotrwałej koewolucji, niektóre rdze wyeliminowały ze swojego cyklu rozwojowego pewne typy zarodnikowania, a także zrezygnowały z dwudomowości, ograniczając się tylko do jednego gospodarza. Przykładem takiej

adaptacji jest rdza brunatna pszenicy (*Puccinia recondita*), u której praktyczne znaczenie mają tylko urediniospory. W ciągu jednego sezonu pojawia się wiele pokoleń urediniospor powodujących kolejne infekcje.

Cykł życiowy rdzawnikowych [3, 5, 11] związany jest z wytworzeniem struktur infekcyjnych umożliwiających im проникnięcie zarówno do wnętrza rośliny, jak i do komórek żywiciela (rys. 7). Naniesione na powierzchnię liścia zarodniki, w odpowiednich warunkach temperatury i wilgotności, kiełkują. Przez specjalne pory rostkowe z zarodnika wyrasta strzęпка kielkowa. Grzyby wydzielają specjalną substancję klejącą, umożliwiającą strzęпce ściśle przyleganie do powierzchni liścia i równocześnie swobodną ich penetrację. Grzyby rdzawnikowe mogą wnikać do rośliny albo bezpośrednio przez komórki skórki, albo przez aparaty szparkowe.



Rys. 7 Schemat cyklu życiowego rdzy brunatnej *Puccinia recondita* od kiełkowania zarodnika do wytworzenia haustorium. 1 — urediniospora, 2 — strzęпка kielkowa, 3 — appresorium, 4 — aparat szparkowy, 5 — strzęпка infekcyjna, 6 — pęcherzyk podszparkowy 7 — strzęпка intercellularna, 8 — komórka macierzysta ssawki, 9 — haustorium, 10 — komórka mezofilu

Strzęпка kielkowa może rozrastać się po powierzchni liścia we wszystkich kierunkach. Jest gładka i bezbarwna. Otoczona jest ścianą komórkową, która jest kontynuacją wewnętrzną ściany zarodnika. Do strzęпки kielkowej przewędrowuje z zarodnika cały jego protoplast. Nad aparatem szparkowym wytwarzana jest przycistka (appresorium). Appresorium oddzielone jest od strzęпки kielkowej ścianą komórkową. Wytworzenie appresorium pociąga za sobą wakuolizację protoplastu strzęпки kielkowej. Pokonanie aparatu szparkowego odbywa się przez wytworzenie strzęпки infekcyjnej o kształtach dopasowanych do szparki, która w komorze podszparkowej przekształca się w pęcherzyk podszparkowy. Przemieszczanie protoplastu z appresorium do pęcherzyka podszparkowego spowodowane jest wzrostem ciśnienia osmotycznego powiększającej się wakuoli (do wakuoli wprowadzane są substancje

osmotycznie czynne magazynowane w mikrociśnięciach cytoplazmatycznych). W ten sposób powstają „wakuole przepychające”, które później wypełniają appresorium. Po wytworzeniu pęcherzyka podszparkowego, zewnętrzne struktury infekcyjne (zarodniki, strzępki kielkowe, appresoria) degenerują. Z pęcherzyka podszparkowego wyrasta pierwotna grzybnia międzykomórkowa. Zadaniem intercellularnych strzępek jest odnalezienie właściwych komórek mezofilu i wytworzenie na ich powierzchni komórek macierzystych ssawek.

Jak zbudowana jest grzybnia międzykomórkowa? Zależy to przede wszystkim od fizjologicznego stadium rozwojowego strzępki. Najaktywniejsze są szczytowe komórki rosnącej strzępki. Mają one gęsty protoplast z bardzo licznymi, wolnymi rybosomami. Rzadko występuje szorstkie retikulum endoplazmatyczne, częste są natomiast kanały gładkiego ER. Mitochondria są wydłużone, o bardzo nieregularnych kształtach, zwykle nitkowate. Mogą być wygięte lub rozgałęzione. U większości rdzy grzebień ułożony jest w równoległe, spłaszczone stopy. Najaktywniejsze mitochondria, tzn. o dużej liczbie grzebień i gęstej matrix, spotykane są w komórkach macierzystych ssawek i w samych ssawkach. Mikrotubule są zwykłym składnikiem cytoplazmatycznym rdzy. Zwykle zlokalizowane w pobliżu przesuwających się mitochondriów i jąder są współodpowiedzialne za ich ruch. Uczestniczą także w rozbudowie ściany komórkowej i tworzeniu przegród międzykomórkowych.

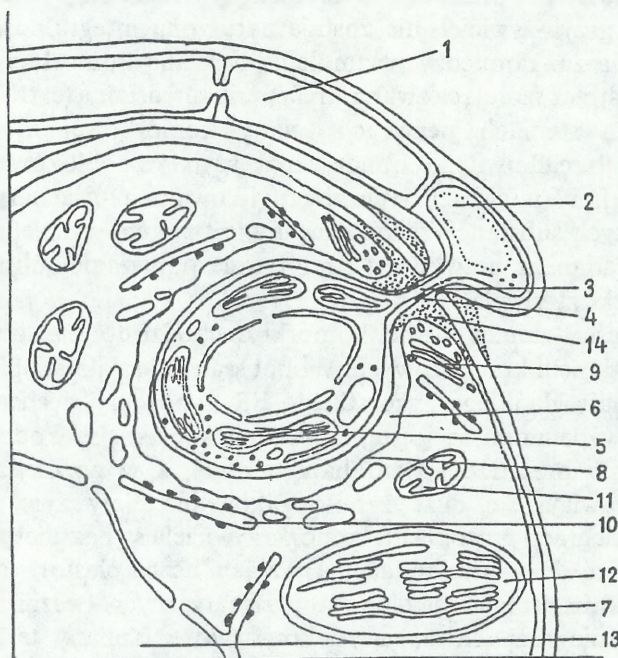
Mikrociśnięcia to także typowe składniki cytoplazmatyczne rdzy. Są to małe, kuliste ciała o średnicy od 0,2 do 1,5 μm , zawierające amorficzny lub krystaliczny materiał o enzymatycznym charakterze. Zachowują łączność z ER. Najczęściej są spotykane w pobliżu nowo tworzonej przegród. W cytoplazmie znajdują się krople lipidowe i ciemno wybarwione skupienia granul glikogenu. Drobne wakuole są charakterystyczne dla młodych komórek. Mogą zawierać inkluzje opisywane jako polifosforany. W starszych komórkach pojawiają się duże wakuole wypełniające, powstające z połączenia drobnych. U grzybów brak typowych diktiosomów, występują natomiast pojedyncze cysterny. Pęcherzyki, pochodne cystern, włączane są w plazmolemę, a ich zawartość wbudowywana w ścianę komórkową.

Strzępki grzybni mogą być mono- lub dikariotyczne. Jądra są zwykle różnego kształtu: owalne, nitkowate lub rozgałęzione, o różnej średnicy. W strzępkach międzykomórkowych są to typowe jądra interfazowe, ze słabo widoczną, rozproszoną chromatyną, zwykle z jednym jąderkiem. Mają dwuwarstwową otoczkę z porami o strukturze charakterystycznej dla roślin wyższych. Zewnętrzna membrana otoczki może łączyć się z kanałami ER. Z jądrami związane są mikrotubule opisywane jako NAO (nucleus associated organelle) — organelle związane z jądrem, odpowiedzialne za prawidłowy przebieg mitozy. W wierzchołku rosnącej strzępki, poza rybosomami i kanałami retikulum endoplazmatycznego, brak innych organelli. Skupione są tam najczęściej drobne pęcherzyki uczestniczące w tworzeniu ściany komórkowej. Rosnące strzępki kompartmentowane są przez poprzeczne ściany komórkowe lub przez prze-

grody. W przegrodach mogą występować pory. Zwykle jest to jeden por centralny wysłany plazmolemą i otoczony aparatem porowym. Por taki, o średnicy ok. 30—150 nm, zamknięty jest diafragmą rozciągającą się na plazmolemę i otoczony elektronogęstą cytoplazmą pozbawioną organelli. Na obrzeżu tej strefy występują mikrociała z krystalicznymi inkluzjami, mogące łączyć się z ER. Mikrociała te mogą być wprowadzane do cytoplazmy przyporowej.

Strzępki międzykomórkowe otoczone są zewnętrzną i wewnętrzną ścianą komórkową [4, 8, 9]. W zewnętrznej ścianie komórkowej wyróżnia się trzy warstwy, w wewnętrznej dwie. Zewnętrzna ściana komórkowa zawiera głównie glikoproteidy, wewnętrzna natomiast także chitynę. Przegrody międzystrzępkowe są kontynuacją wewnętrznych ścian komórkowych.

Komórki macierzyste ssawek — (rys. 8) tworzą się przy ścianie komórkowej żywiciela. Komórkę macierzystą ssawki otacza dodatkowa wewnętrzna warstwa ściany komórkowej rozciągająca się także na przegrodę. Komórka macierzysta ssawki jest zwykle mniejsza od innych komórek wegetatywnych strzępki, a jej protoplast jest bardzo gęsty. W miejscu penetracji ściany komórkowej żywiciela tworzy się uwypuklenie przekształcone



Rys. 8 Fragment komórki miększowej z haustorium. 1 — strzępka międzykomórkowa, 2 — komórka macierzysta ssawki, 3 — szyjka, 4 — kołnierzyk, 5 — haustorium, 6 — strefa perihaustralna, 7 — ściana komórkowa, 8 — plazmolema, 9 — diktiosom, 10 — szorstkie retikulum endoplazmatyczne, 11 — mitochondrium, 12 — chloroplast, 13 — jądro komórkowe, 14 — zgrubiała ściana komórkowa

w strzępkę penetracyjną. Jest ona otoczona zgrubiałą zewnętrzną warstwą ściany komórkowej. Miejsce styku komórki macierzystej ssawki i komórki żywiciela zapelniane (uszczelniane) jest substancją będącą najprawdopodobniej produktem komórki roślinnej. Wrastająca w ścianę strzępka penetracyjna otoczona jest już tylko wewnętrzną ścianą komórkową komórki macierzystej ssawki. W miejscu penetracji występują pektynazy i celulazy rozkładające ścianę komórkową żywiciela. Dodatkową siłą przepychającą protoplast jest wakuola tworząca się w komórkach macierzystych ssawki i rozrastająca się od strony przegrody. W tym czasie aparat porowy pomiędzy komórką macierzystą ssawki a innymi komórkami strzępki zostaje zamknięty. Po przejściu przez ścianę komórkową żywiciela komórka macierzysta ssawki wytwarza ssawkę (haustorium) — strzępkę o ograniczonym wzroście. Haustorium może być wydłużone (monokariotyczne) lub banieczkowate (dikariotyczne). Połączone jest ono z komórką macierzystą ssawki — szyjką. Na niektórych szyjkach obserwowany jest kołnierzyk — obrączka ciemnej substancji otaczająca szyjkę, a także wypełniająca na tym odcinku jej ścianę komórkową. W strefie tej zlokalizowano aktywną peroksydazę. Miejsce to być może jest odpowiedzialne za przerwanie apoplastowego transportu między komórką macierzystą ssawki a haustorium.

Całą ssawkę otacza plazmolema komórki żywiciela. Nigdy więc, w normalnym układzie grzyb-żywiciel, nie zostaje naruszona integralność protoplastu rośliny gospodarza. Pomiędzy plazmolemą a ścianą komórkową ssawki wytwarza się przestrzeń izolująca zwana strefą perihaustralną (extrahaustorialną). We wczesnych stadiach penetracji ściany komórkowej może dojść do częściowego lub całkowitego obudowania szyjki i zablokowania dalszego rozwoju ssawki. W miejscach tych zidentyfikowano polisacharydy i kallozę. W produkcję tych substancji zaangażowany jest system wydzielniczy komórki gospodarza. Zadaniem ssawki jest osmotyczne pobieranie substancji odżywczych z komórki żywiciela.

W protoplaście zainfekowanej komórki dochodzi do przestrzennego przemieszczenia organelli komórkowych. Wokół ssawki i szyjki skupiają się przede wszystkim kanały gładkiego i szorstkiego ER, rybosomy, pęcherzyki i tubule. Struktury te wypełnione są gęstą, osmoofilną substancją. Podobny materiał widoczny jest w przestrzeni ekstrahaustorialnej, a w późniejszych stadiach w ssawce pojawiają się duże krople glikogenu. Pierwszym zauważalnym objawem dezintegracji protoplastu komórki żywiciela są pęczniejące chloroplasty. Zanika w nich skrobia asymilacyjna, wzrasta liczba plastoglobul, rozpadają się grana. Zachodzi proliferacja błon cytoplazmatycznych. Pęcznieją mitochondria. Jako ostatnie rozpada się jądro komórkowe. Zmiany te są najczęściej nieodwracalne i prowadzą do śmierci komórki. Natomiast, kosztem uzyskanych substancji, grzyb wytwarza grzybnięć wtórną, której strzępki nie tylko infekują nowe komórki, ale mogą także uczestniczyć w formowaniu struktur zarodnikowych związanych z cyklem życiowym charakterystycznym dla danego gatunku pasożyta.

LITERATURA

1. Ainsworth G. C., Sussman A. S. — *The Fungi An Advanced Treatise*. Academic Pres, New York 1965.
2. Borecki Z. — *Nauka o chorobach roślin*, PWRiL, Warszawa 1987.
3. Brzezicka-Szymczyk K., Golinowski W., Gąsowski A. — *Zmiany cytologiczne kilku odmian pszenicy jarej porażonej rdzą brunatną*. Biul. IHAR t. 32, z. 3/4; 79—93, 1988.
4. Chong J., Harder D. E., Rohringer R. — *Cytochemical studies on Puccinia graminis f. sp. tritici in a compatible wheat host. I. Walls of intercellular hyphal cells and haustorium mother cells*. Can. J. Bot. Vol. 63, No 10: 1713—1724, 1985.
5. Golinowski W., Gąsowski A. — *Dynamika rozwoju rdzy brunatnej (Puccinia recondita Rob. ex. Desm., f. sp. tritici) w okresie inkubacji i sporulacji na pszenicy ozimej oraz cytologiczna ocena reakcji mezofilu liścia flagowego na obecność patogena*. Biul. IHAR 1158: 11—32, 1985.
6. Harder D. E. — *Developmental Ultrastructure of Hyphe and Spores*. The Cereal Rusts. Vol. 1: 333—373, 1984.
7. Hughes S. J. — *Ontogeny of spore forms in Uredinales*. Can. J. Bot. 48: 2147—2157, 1970.
8. Jacobs Th. — *The occurrence of Cell Wall Appositions in Flag Leaves of Spring Wheats Susceptible and Partically Resistans to Wheat Leaf Rust*. J. Phytopath. 127: 239—249, 1989.
9. Jacobs Th. — *Haustrorium Formation and Cell Wall Appositions in Susceptible and Barley Seedings Infected with Wheat Leaf Rust*. J. Phytopath. 127: 250—261, 1989.
10. Kochman J. — *Zakażenie roślin przez grzyby*. Wyd. Ossolineum, 1980.
11. Littlefield L., Heath H. — *Ultrastructure of Rust Fungi*. Academic Press, London 1979.
12. Majewski T. — *Grzyby (Mycota) rdzawnikowe (Uredinales) cz. I, t. IX, 1977; cz. II, t. XI, PWN, Warszawa—Kraków 1979*.
13. Müller E., Loeffler W. — *Zarys mikologii*. PWRiL, Warszawa, 1987.
14. Whittaker R. H. — *New concepts of kingdoms of organism*. Science 163: 150—160, 1969.