

OVER DE ROESTEN VAN HET RIET, EEN INLEIDING TOT DE UREDINALES

H.A. van der Aa

Ferd. Huycklaan 37
Baarn

Een van de grote groepen mikrofungi die in Coolia zelden aan de orde komen is die van de Uredinales of Roesten, die in zoverre verwanten zijn van de ons beter bekende paddestoelen, dat ze hun geslachtelijke sporen op basidiën vormen. Hoewel klein en zonder mikroskoop nauwelijks toegankelijk, zijn veel vertegenwoordigers van deze groep opvallende verschijningen omdat ze parasiteren op hogere planten en daarop vaak in het oog lopende symptomen veroorzaken: galachtige vervormingen (fytosecidiën), groei-afwijkingen of alleen maar door rijke sporulatie en daarmee gepaard gaande kleur- of geurafwijkingen. Tijdens exkursies worden deze schimmels wel opgemerkt, maar men kan er verder niet veel mee beginnen. Daarom wilden we, ook al ter wille van de variatie, in dit blad een serietje korte beschrijvingen van opvallende of veel voorkomende roesten opnemen, waarvoor dit artikel bedoeld is als algemene inleiding.

De Uredinales is een van de ordes der Basidiomyceten die gesepteerde basidiën hebben (Phragmobasidiomyceten). Agaricales, Aphyllophorales en Gasteromycetes hebben de ongesepteerde basidiën waarmee de paddestoelenkenner beter vertrouwd is (Holobasidiomyceten). De septen in het phragmobasidium kunnen vertikaal staan (evenwijdig aan de lengteas) zoals bij de Tremellales, of loodrecht op de lengteas zoals bij de Auriculariales en Uredinales. In bijgaand schema zijn de belangrijkste basidium typen nog eens naast elkaar gezet (Fig. 1).

Hoe belangrijk deze achtergronden ook zijn voor de plaatsing van de roesten binnen de basidiomyceten, zelden zal het basidium en de basidiospore van belang blijken bij de verdere indeling. Niet alleen heeft dit stadium meestal een zeer kortstondig bestaan, maar bovendien is de variatie te beperkt om bruikbaar te zijn voor verdere indelingen. Een bezwaar is dat niet, want bij de roesten komen steeds enkele andere sporenvormen voor, die variabel en opvallender zijn en elkaar op een karakteristieke wijze opvolgen, waardoor ze voldoende aanknopingspunten bieden voor een indeling in families en genera. Om deze sporenvormen te leren kennen, zal hierna wat uitvoeriger worden ingegaan op de levenscyclus van *Puccinia phragmitis* (Schum.) Körnicke, een algemeen voorkomende roest die een deel van zijn leven doorbrengt op

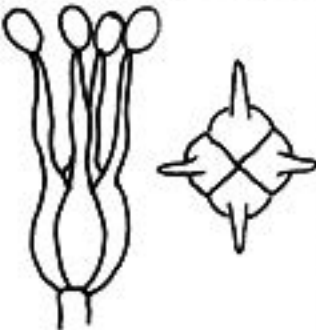
	HOLOBASIDIOMYCETEN
	Agaricales Aphylllophorales Gasteromyceten
	PHRAGMOBASIDIOMYCETEN
	Tremellales
	Auriculariales Uredinales

Fig. 1, De belangrijkste basidium-typen

Phragmitis australis, het Riet, en een ander deel op bepaalde Polygonaceae. Ik heb voor deze inleiding de Riet-roesten gekozen, omdat het goede voorbeelden zijn van soorten met een volledige cyclus die voor iedereen gemakkelijk te vinden zijn en bovendien van waardplant wisselen met al even algemene planten als *Ranunculus*- en *Rumex*-soorten.

In het voorjaar kiemen de teleutosporen met het voor de roesten typische phragmobasidium, waaraan onder reductiedeling vier éénkernige, haploïde basidiosporen ontstaan. Deze basidiosporen ontkiemen op de jonge bladeren van *Rumex*-soorten of van *Rheum*, waarin ze een monokaryontisch mycelium vormen, d.w.z. een mycelium waarvan iedere cel maar één kern bevat. Aan de bovenzijde van de bladeren ontstaan nu in min of meer verbleekte of galachtig opgezwollen vlekken met rode of purperen rand, talrijke kleine bolvormige vruchtlichaampjes, die spermogoniën genoemd worden en die ontelbare kleine ronde celletjes, de spermatiën bevatten.

Deze komen in een slijmdruppel naar buiten en kunnen door insecten of door de wind vervoerd worden naar spermogoniën die ontstaan zijn aan mycelium dat uit een andere basidiospore gegroeid is. (Fig. 2, 1). Daar kunnen ze worden opgevangen door zgn. ontvangsthyphe, die als fijne draadjes uit de spermogoniën naar buiten steken, om van daaruit door te lopen naar de onderkant van het blad, waar zich dan de aanleggingen van een tweede vruchtvorm, de aecidiën, bevinden. Het spermatium staat zijn kern af aan de

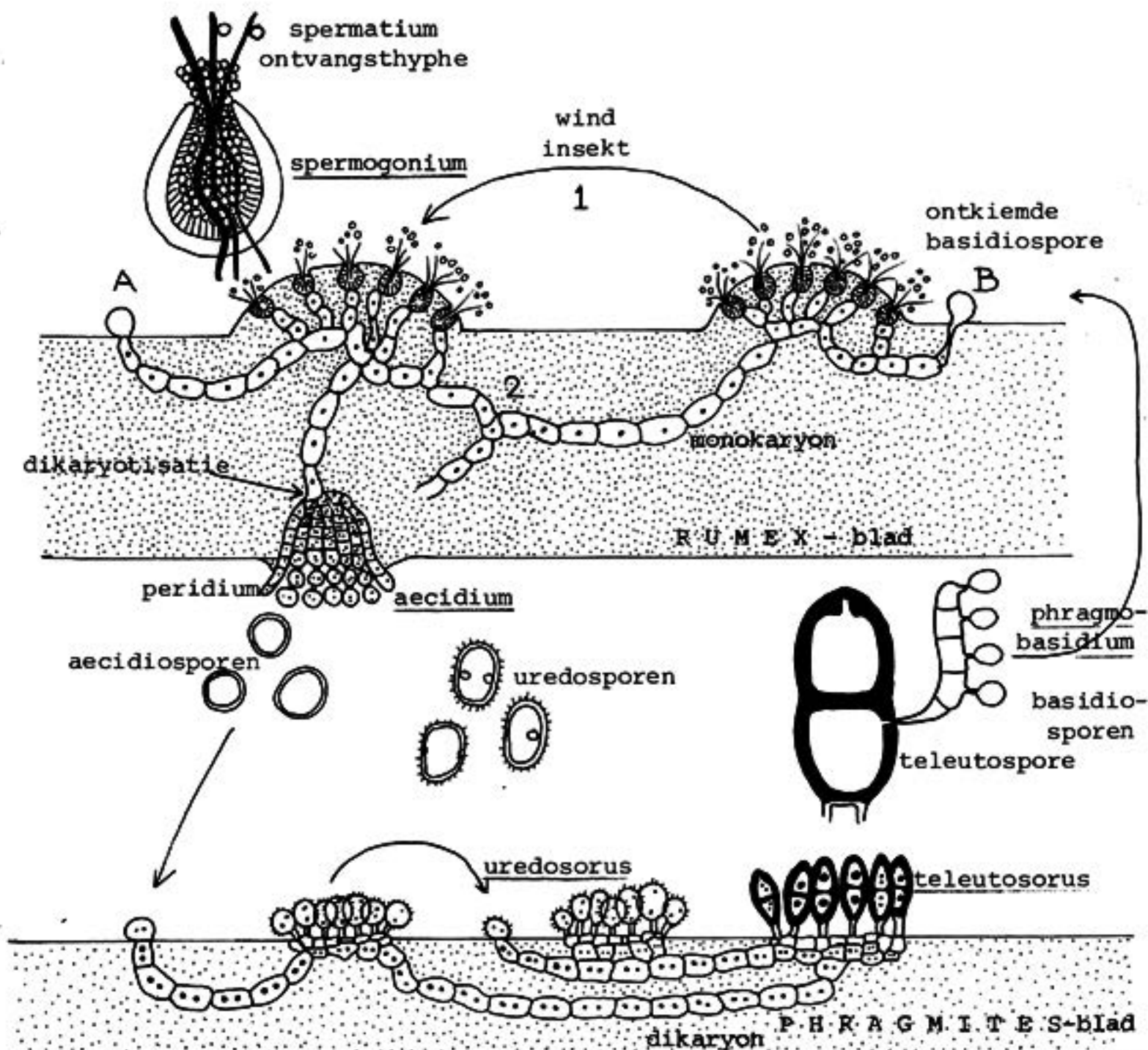


Fig. 2. De levenscyclus van *Puccinia phragmitis*

ontvangsthyphae en deze kern wordt van cel tot cel doorgegeven tot aan de basis van het nieuw te vormen aecidium. Vanaf dat punt begint zich in het aecidium een weefsel te vormen dat twee kernen per cel bevat: een dikaryon.

De bovengeschetste vorm van bevruchting is vergelijkbaar met kruisbestuiving; de kernen van het resulterende dikaryon zijn afstammelingen van twee verschillende basidiosporen (Fig. 2, A en B). Overigens kan overdracht van kernen ook rechtstreeks gebeuren op plaatsen in het bladweefsel waar mycelia afkomstig van verschillende basidiosporen elkaar ontmoeten (Fig. 2,2).

De aecidiën van *P. phragmitis* zijn witte bekertjes, die met de loep gemakkelijk als zodanig te herkennen zijn, maar die ook aan het ongewapende oog opvallen omdat ze voorkomen aan de onderkant van in het oog lopende bladvlekken. In Baarn en omgeving was dit stadium de laatste jaren algemeen op verschillende *Rumex*-soorten en op de bladeren van de Rabarber. Terloops kan hier reeds worden opgemerkt dat vooral op *Rumex*-bladeren ook gele of fel oranje gekleurde aecidiën voor kunnen komen. Deze behoren echter in de levenscyclus van geheel andere soorten die niet met Riet wisselen en hier verder buiten beschouwing blijven. De bekertjes hebben een wand die bestaat uit steriele cellen waarvan nog niet vast staat of ze één- dan wel tweekernig zijn. Tweekernig zijn in ieder geval wel de vrijwel kleurloze aecidiosporen, die in de bekertjes in lange, vanuit de basis aangroeiende snoeren worden gevormd om bij rijpheid door de wind verspreid te worden.

P. phragmitis is heteroecisch, dat wil zeggen dat het dikaryontisch mycelium dat uit de kiemende aecidiospore groeit een andere waardplant nodig heeft dan het monokaryon. De aecidiosporen kunnen alleen een rietblad infekteren. Daarin ontwikkelt zich een mycelium dat spoedig weer naar buiten uitbreekt met de zgn. uredosori; dat zijn verdichtingen van het dikaryontische mycelium waaraan groepjes sporenvormende cellen ontstaan. In eerste instantie ontstaan hieraan alleen de uredosporen. Dit zijn ellipsoïde sporen met een dikke, bruinachtige wand, vrijwel kleurloze inhoud, fijn gestekeld en voorzien van 4 grote kiemporen die meestal in één vlak liggen. Ook deze sporen worden door de wind verspreid en kunnen onmiddellijk andere infecties op Riet veroorzaken. Het uredo-stadium is hier en bij vele andere, verwante soorten de oorzaak van het snel om zich heen grijpen van een roestepidemie gedurende het grootste deel van de vegetatie-periode van de waardplant. De uredospore wordt daarom ook wel zomer-spore genoemd.

De uredosori zijn sterk in de bladrichting verlengd en vooral door onderlinge samensmelting onbepaald van lengte. Later in het jaar ontstaan tussen de uredosporen ook teleutosporen, die ook wel wintersporen of rustsporen genoemd worden; aanvankelijk

naast de uredo's in één sorus, later ook in eigen, niet gemengde teleutosori, die tot laat in het volgende voorjaar als zwarte lengte-strepen op blad en stengel zichtbaar zijn.

De teleutosporen zijn in het geslacht *Puccinia* tweecellig, dikwandig, meestal bruin tot zeer donkerbruin en glad, terwijl iedere cel is voorzien van één kiemporus. Een belangrijke eigenschap van de teleutosporen is voorts dat de kernen van het dikaryon er versmelten, zodat de cellen monokaryotisch, maar diploïd zijn. Deze sporen vallen af of overwinteren op het afgestorven riet, om in het voorjaar weer te ontkiemen.

Naar de vorm, septering en rangschikking in de sorus kunnen de teleutosporen in de verschillende genera sterk verschillen. Ik hoop daar in volgende artikeltjes enkele voorbeelden van te geven. Naast *Puccinia phragmitis* zijn nog tenminste 8 *Puccinia*-soorten op Riet beschreven. Enkele daarvan zijn in de dikaryontische fase niet tot Riet beperkt maar komen voor op een groot aantal andere grasgeslachten. Daaronder is de bekende *P. graminis* Pers., de zwarte graanroest, die zijn aecidiën vormt op *Berberis*- en *Mahonia*-soorten en die op het Riet vooral van *P. phragmitis* verschilt door de uredosporen die een veel dunnere wand hebben. Ook *Puccinia coronata* Corda komt op talrijke andere grassen voor en wisselt met *Frangula* en *Rhamnus*. De teleutosporen zijn gekarakteriseerd door een typische gelobde apex, waaraan de soort zijn naam Kroontjesroest dankt. Deze soort heeft bovendien in de uredosorus naast sporen steriele cellen die paraphysen genoemd worden. Deze ontbreken bij de eerder genoemde soorten op Riet maar worden wel weer gevonden bij een vierde, algemeen op Riet voorkomende soort, *P. magnusiana* Koern., waarvan men de aecidiën kan vinden op *Ranunculus*-soorten. De andere 4 van Riet bekende *Puccinia*-soorten laat ik hier buiten beschouwing; over hun voorkomen in Nederland heb ik onvoldoende informatie en in de literatuur bestaat over enkele van deze soorten geen eenstemmigheid. Voor een tabel waarmee men ze kan determineren zij verwezen naar Blumer (1).

De hier behandelde algemene rietroesten kan men eigenlijk het gehele jaar door verzamelen; in het voorjaar op beide waardplanten, waarbij men in korte tijd een goed beeld kan krijgen van de hele cyclus. De teleuto's vindt men in korte of lange, zwarte lengtestrepen op stengels en bladeren, zwartglanzend in de herfst, en winter en dan sterk kontrasterend met de afstervende bleekbruine of gele planten; in het voorjaar soms met een grijze gloed, door de talrijke basidiën die dan worden gevormd (Fig. 3). De ontkiemende teleutosporen zijn er gemakkelijk af te krabben en kunnen in een waterpreparaat bekeken worden. Men ziet dan hoe de phragmobasidiën uit de teleutosporen groeien en aan stevige stigmata hun basidiosporen vormen. Voor de typische uredovormen,

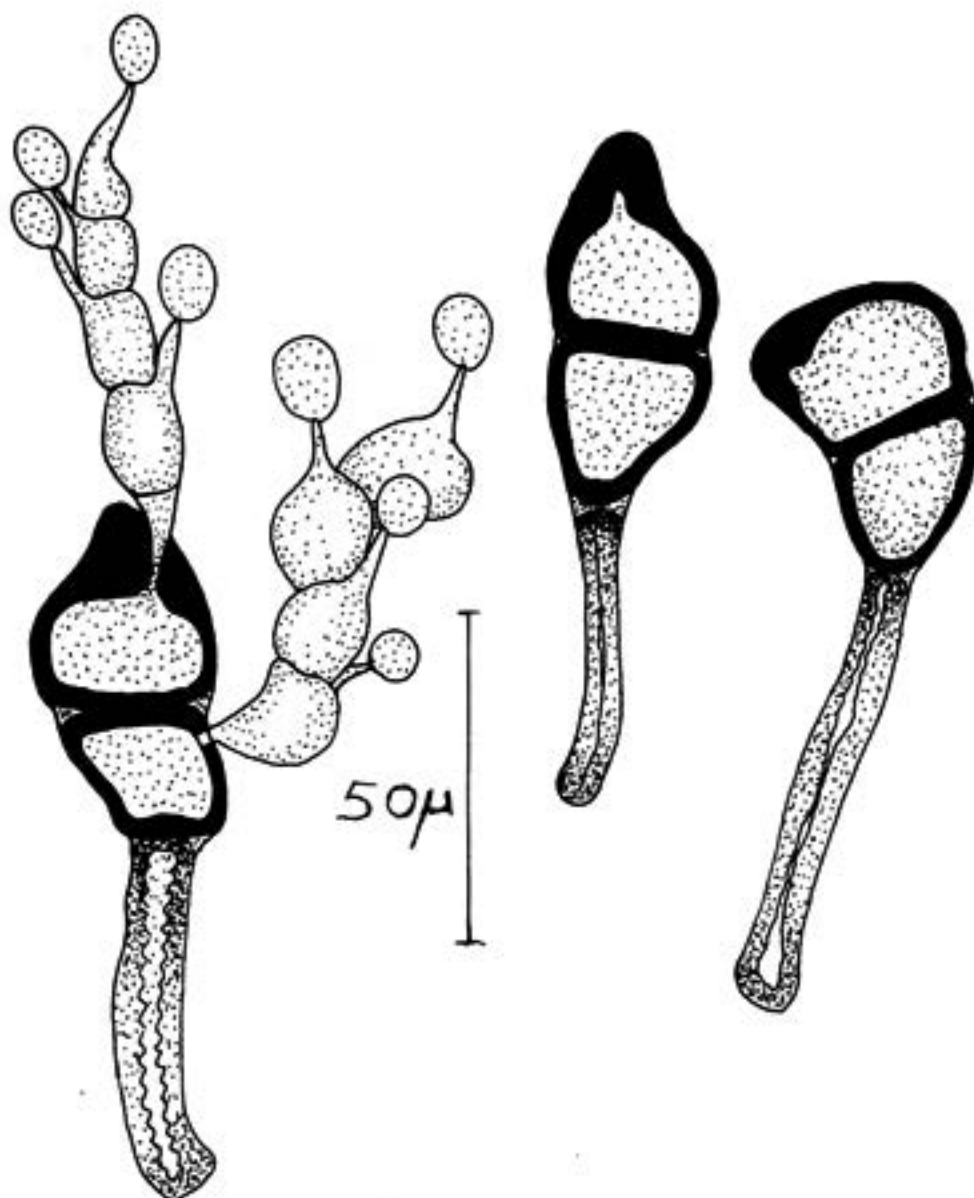


Fig. 3. *Puccinia magnusiana*, teleutosporen waarvan één met basidium en basidiosporen.

vooral van *P. magnusiana*, moet men wachten tot juni-juli.

De levenscycli van de tot nu toe behandelde soorten zijn in hoofdlijnen overeenkomende volledige cycli. Dit is echter geenszins een bij alle roesten voorkomend model, want de enige sporevormen die bij alle soorten voorkomen zijn de teleuto- en basidiosporen, waarbij de eerstgenoemde bovendien soms geheel onherkenbaar zijn. De andere sporevormen kunnen in alle denkbare combinaties ontbreken. Een volledige of makrocycli, met waardplantwisseling heet heteroecisch, zonder waardplantwisseling autoecisch. Is een cyclus onvolledig (mikrocycli), dan draagt hij één van de namen van bijgaande tabel (tabel 1).

Het zou te ver voeren als ik hier al dieper op de andere cycli zou ingaan; deze zullen in latere roesten-stukjes wel aan

		heteroecisch	autoecisch	spermogonium	aecidium	uredosporen	teleutosporen	basidiosporen
makrocyclus		+	+	+	+	+	+	+
mikrocycli	brachyvorm		+	+		+	+	+
	heteropsisvorm	+		+	+		+	+
	autopsisvorm		+	+	+		+	+
	mikrovorm		+	+			+	+
	leptovorm		+				+	+
	endovorm		+	+	+		(+)	+
	hemivorm					+	+	+

Tabel 1. Verschillende variaties op de roestencyclus.

bod komen. Wel kan er hier al op gewezen worden dat niet alle soorten star in het schema passen. Bij de endovormen bijvoorbeeld komen eigenlijk geen teleutosporen voor, maar vindt reeds binnen de aecidiospore de kernversmelting plaats, waarna er onder reductie een basidium uitgroeit. Men spreekt hier wel van aecidiofide teleutosporen. Voorts kunnen spermogoniën in alle cycli ontbreken, zoals uit de tweede kopulatieweg bij *Puccinia phragmitis* (Fig. 2, 2) kan worden begrepen. Uit dit voorbeeld weten we ook dat het uredostadium zich kan herhalen. Bij andere soorten geldt dit voor het aecidium-stadium, zoals bij de op *Rosa* voorkomende *Phragmidium mucronatum* het geval is. Experimenteel is het bovendien mogelijk gebleken om makrocyclische roesten in een mikrocyclus te dwingen, waarbij dan ook de waardplantwisseling wegvalt. Bij bepaalde kruisingen van *Puccinia graminis* bijvoorbeeld bleef het aecidiumstadium achterwege en vormden zich, tegen alle regels in, uredo- en teleutosporen op de *Berberis*, waarop normaal alleen de aecidiën en spermogoniën worden aangetroffen. Of een soort een makro- of een mikrocyclus ontwikkelt, hangt af van het klimaat, de duur van de vegetatieperiode van de waardplant en allerlei andere factoren. Er zijn tal van voorbeelden bekend van makrocyclische laaglandsoorten, die nauw verwant zijn met alpine

soorten met een aan de in het hooggebergte en zijn kortere vegetatie-periode aangepaste mikrocyclis.

Over het verzamelen van roesten kan ik kort zijn: men verzamelt ze samen met de waardplant en behandelt ze, als waren ze bestemd voor het phanerogamenherbarium: dus drogen in de plantentpers, met dit verschil, dat men soms kan volstaan met één of enkele bladeren met typische sporulatie. Een enkele keer kan het zinvol zijn om een galachtige woekering of typische vergroeiing op vloeistof te bewaren (bv. 2-4% formaline), waarbij notities over de kleur van het verse exemplaar van nut kunnen zijn. Ook is het raadzaam, om er bij het verzamelen op te letten of zich op een ander deel van de waardplant niet een andere sporevorm bevindt: soms zijn namelijk de uredosori beperkt tot de bladeren en de teleuto's tot de stengels.

Tenslotte nog enkele opmerkingen over de roestenliteratuur. Voor het determineren zijn we aangewezen op buitenlandse werken. Klassiek en niet meer overtroffen is het 4-delige standaardwerk van P. & H. Sydow (7) waarvan een recente, ongewijzigde herdruk echter een dikke f 600,-- kost. Voor een goed overzicht van alle roestengeslachten kan men terecht bij Cummins (3); van dezelfde auteur verscheen enkele jaren geleden een omvangrijke monografie voor de roesten op Gramineae (grassen) (4). Beperken we ons tot het midden- en westeuropese floragebied, dan moet ik vooral twee werken noemen, waarmee alle nederlandse soorten gedetermineerd kunnen worden. Gäumann (5) biedt een schat aan gegevens over alle middeneuropese soorten en is om die reden onmisbaar voor de roestliefhebber. Een nadeel is echter dat de auteur, als ras-"splitter" een groot aantal overbodige soorten onderscheidt, die niets anders zijn dan rassen of vormen. Wilson & Henderson (7) hebben veel van die soorten weer bijeengevoegd en hun boek is stellig het bruikbaarste recente werk voor het britse floragebied en dus ook voor ons land zeer goed te gebruiken. handig bij het determineren is Blumer (1), die zich echter beperkt tot de kultuurplanten in de ruimste zin (rietroesten worden er bv. ook in behandeld).

Nederlandse roestenliteratuur is er wel, maar sterk verouderd, zoals Calkoen (2), die de enige echte nederlandse roestenflora schreef, of verspreid in de tijdschriften en dan vaak over slechts één soort handelend. Gremmen (6) heeft in het Gallenboek van Docters van Leeuwen een aantal opvallende, gallenveroorzakende soorten behandeld, maar als overzicht van de nederlandse soorten is het natuurlijk erg onvolledig.

Het ligt in de bedoeling om, na deze lange inleiding, regelmatig korte beschrijvingen van opvallende, algemene soorten in Coolia op te nemen, met een voorkeur voor soorten op wilde planten of tuinplanten, die niet reeds uitvoerig in de plantenziek-

tenkundeboeken behandeld zijn. Dat daarbij bijdragen van andere dan deze auteur zeer welkom zijn spreekt vanzelf.

Literatuur:

1. Blumer, S. (1963). Rost- und Brandpilze auf Kulturpflanzen. V.E.B. Gustav Fischer Verlag, Jena. 379 pp.
2. Calkoen, J.J. (1883). De Uredineae en Ustilagineae van Nederland. Academisch Proefschrift, Amsterdam, 184 pp.
3. Cummins, G.B. (1959). Illustrated genera of rustfungi. Burgess Publishing Company Minneapolis. 131 pp.
4. Cummins, G.B. (1971). The rustfungi of cereals, grasses and bamboos. Springer, New York. 570 pp.
5. Gäumann, E. (1959). Die Rostpilze Mitteleuropas. - Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, Bd. 12. 1407 pp.
6. Gremmen, J. (1957). In Docters van Leeuwen, W.M., Gallenboek. Zutphen. 332 pp.
7. Sydow, P. en H. (1904-1924). Monographia Uredinearum. Lipsiae. 4 delen, resp. 972, 396, 726 en 671 pp. (Herdruk, 1971, bij J. Cramer, Lehre).
8. Wilson, W. en Henderson, D.M. (1966). British rust fungi. Cambridge University Press. 384 pp.

GALERINA-VREUGDE II: GALERINA FARINACEA OF G. FALLAX IN NEDERLAND?

E. Kits van Waveren

Koninginneweg 134
Amsterdam

Op 22 september 1972 vonden wij in het Bosch van Twickel (Delden) 4 exemplaren van een zeer kleine "gewone" *Galerina* in een dicht mosbed, en op 22 okt. 1973 vonden wij dezelfde *Galerina*, ook weer in Twickel, in het mos van een liggende bemoste boomstam. Tijdens de exkursie van de Britse Mycologische Vereniging in het St. Gwynno's Forest bij Cardiff vonden wij dezelfde *Galerina* voor de derde maal en wederom in een kort mosbed (onder Coniferen). Bij alle drie vondsten bleek het makroskopisch om een soort te gaan, die wij in vroegere jaren vanwege zijn standplaats