

Strategie di penetrazione di origine basidiosporica di alcune *Uredinales* (*Basidiomycota*) e cere epicuticolari delle piante ospiti. Considerazioni su possibili relazioni

N. LONGO e B. NALDINI

ABSTRACT - *Basidiospore-derived penetration strategies of some Uredinales (Basidiomycota) and host plant epicuticular waxes. Observations on possible relations* - This work is a bibliographic study following the previous observations on the relations between the host surface tissues and the different basidiospore-derived penetration strategies which are accomplished by some species of *Uredinales*. Indeed, the basidiospore-derived infections of *Cronartium ribicola* J.C. Fisher ex Rabenh., *C. flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint., *C. comandrae* Pk., *Coleosporium* Lév. sp., *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Unger occur on leaves of Gymnosperms with indirect penetration strategy through the host stomatal apertures (the characteristic way of the aeciospore and urediniospore – derived penetration), but not directly through the intact wall of the epidermal cells. After a discussion on the assumptions from literature about this behaviour, some bibliographic informations on the morphology and distribution pattern of epicuticular waxes on aerial organs of Angiosperms and Gymnosperms were gathered; especially, the epicuticular waxes of the hosts of some species of *Ascomycota* and *Uredinales* and the penetration strategies of these species were considered. This research allows to see a possible relation between the host epicuticular wax distribution and the penetration strategy achieved by the pathogens during the coevolution with their hosts, and then to explain the atypical behaviour of some basidiospore-derived penetration strategies which are described for some species of *Uredinales*.

Key words: *Ascomycota*, penetration strategies, plant epicuticular waxes, *Uredinales*

Ricevuto il 10 Maggio 2011
Accettato l'1 Gennaio 2012

INTRODUZIONE

In un precedente lavoro è stata studiata la relazione fra i tessuti di superficie dell'ospite e le differenti strategie di penetrazione proprie di alcune specie di *Uredinales* durante l'infezione basidiosporica (LONGO *et al.*, 2006). È da ricordare che la maggior parte dei contributi riguardanti le penetrazioni delle *Uredinales* sui loro ospiti riporta che la modalità caratteristica della penetrazione di origine basidiosporica (fase monocariotica del ciclo ontogenetico) è per via "diretta" attraverso la parete integra delle cellule epidermiche dell'ospite, con formazione di una struttura intracellulare (vescicola intraepidermica) dalla quale ha inizio la colonizzazione dei tessuti; invece la penetrazione di origine ecidiosporica ed uredosporica (fase dicariotica) avviene per via "indiretta" attraverso la rima dello stoma, con formazione nella camera sottostomatica di una struttura intercellulare (vescicola sottostomatica) che a sua volta dà

origine alla colonizzazione (LITTLEFIELD, HEATH, 1979; BUSHNELL, ROELFS, 1984; HOCH, STAPLES, 1991; MENDGEN *et al.*, 1996; EPSTEIN, NICHOLSON, 1997; MENDGEN, 1997). D'altra parte, alcuni Autori descrivono la penetrazione "indiretta" di origine basidiosporica di alcune specie di *Uredinales* su foglie di Gimnosperme, e cioè: *Cronartium ribicola* J.C. Fisher ex Rabenh. su *Pinus strobus* L. (PATTON, JOHNSON, 1970); *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Unger su *Picea abies* (L.) H. Karst. (GRILL *et al.*, 1980); *Coleosporium* Lév. sp. su *Pinus pinea* L. sp. (BAUER, 1983); *Cronartium comandrae* Pk. su *Pinus banksiana* Lamb. (BERGDHAL, FRENCH, 1985); *Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint. su *Pinus pinea* L. (LONGO *et al.*, 2000); *Cronartium ribicola* J.C. Fisher ex Rabenh. su *Pinus monticola* Dougl. (WOO *et al.*, 2001). GOLD, MENDGEN (1984) spiegano questo particolare comportamento sostenendo che i tubetti germina-

tivi delle basidiospore delle *Uredinales* penetrano in modo diretto le foglie delle Angiosperme e in modo indiretto quelle delle Gimnosperme, e ipotizzano che la diversa strategia di penetrazione nei due raggruppamenti di ospiti possa essere dovuta alla forte cutinizzazione e al notevole spessore delle pareti delle cellule epidermiche caratteristici delle foglie delle Gimnosperme. Nonostante le affermazioni di questi ultimi Autori, da molti altri contributi che trattano la penetrazione dei tubetti basidiosporici di *Uredinales* sugli organi di Gimnosperme (MILLER *et al.*, 1980; HOPKIN *et al.*, 1988; LONGO *et al.*, 1988, 1991, 1997; MORICCA *et al.*, 2003; RAGAZZI *et al.*, 2005, 2007), si può apprendere che gli stessi organi - per es. cotiledoni e aghi primari¹ - sono penetrati direttamente o indirettamente in rapporto alle specie di *Uredinales* coinvolte. Secondo LONGO *et al.* (1991, 2000), tale comportamento potrebbe essere dovuto al tipo di strategia di penetrazione attuata sugli organi delle Gimnosperme solitamente infettati in natura, e ciò come conseguenza dell'interazione che si verifica fra specie di *Uredinales* e ospite durante il processo di coevoluzione.

In un più recente contributo, e diversamente da quanto sostenuto da GOLD, MENDGEN (1984), LONGO *et al.* (2006) hanno rilevato che lo spessore della cuticola e delle pareti delle cellule epidermiche potrebbe non essere determinante nell'indirizzare la strategia di penetrazione dei tubetti germinativi delle basidiospore, ipotizzando invece un ruolo della lignina, messa in evidenza a livello della parete delle cellule epidermiche di alcuni tipi di organo, nel condizionare tale strategia. D'altro canto, è necessario precisare che sia GOLD, MENDGEN (1984) che LONGO *et al.* (2006) hanno esaminato lo spessore della cuticola *in toto*, senza prendere in considerazione separatamente il possibile ruolo delle cere epicutcolari.

La cuticola costituisce un'interfaccia di gran significato fra la superficie delle piante e l'ambiente circostante; essa riveste infatti, come una continua matrice extracellulare, l'epidermide degli organi vegetali aerei in struttura primaria; di natura idrofobica, è costituita principalmente da biopolimeri, cutina e lipidi cuticolari. Questi ultimi, definiti *in toto* "cere", presentano un alto grado di variabilità nella composizione e nella struttura (BARTHLOTT *et al.*, 1998; KOCH, ENSIKAT, 2008). Le cere si ritrovano sia incluse nella matrice di cutina ad impermeabilizzare la parete sottostante che depositate come "cere epicutcolari" sulla superficie degli organi, sui quali spesso esse formano delle complesse strutture microcristalline.

Le cere epicutcolari sono costituite da un'ampia mescolanza di differenti sostanze chimiche. Queste sono rappresentate da composti ciclici ed alifatici a lunga catena che possono essere classificati secondo la loro struttura, i gruppi funzionali e la distribuzione

dei loro omologhi. Per quanto riguarda la morfologia, le cere epicutcolari formano microstrutture caratterizzate da grande variabilità. Una iniziale generica separazione può essere individuata fra un sottile film, che è considerato come uno strato sempre presente delimitante superficialmente la cuticola, ed uno strato ad esso sovrapposto; quest'ultimo può svilupparsi come uno strato continuo di vario spessore, o come strutture crostiformi strettamente contigue, o ancora come cristalloidi isolati. I cristalloidi assumono differenti forme e dimensioni, presentando anche elevata specificità di assemblaggio e combinazione di tipi (BARTHLOTT *et al.*, 1998; KOCH, ENSIKAT, 2008).

La composizione chimica e la derivante struttura morfologica delle cere epicutcolari sono altamente variabili, sia nell'ambito delle specie che fra gli organi di una medesima specie, e perfino fra le singole cellule o durante l'ontogenesi degli organi (BARGEL *et al.*, 2006). Ancora, i cristalloidi delle cere epicutcolari offrono altrettanto variabili caratteristiche di distribuzione sulla superficie degli organi, in particolare sulla lamina fogliare, dove possono essere limitati a determinate zone, quali le nervature e/o gli apparati stomatici, estendersi uniformemente a tutta la lamina, interessare entrambe le pagine della foglia o limitarsi ad una sola di esse.

La cuticola, con la frazione di cere incluse, e le "cere epicutcolari" svolgono un gran numero di funzioni che favoriscono la vita delle piante in innumerevoli e differenti habitats, rivestendo ruoli di primo piano nelle interazioni a livello di interfaccia, anche durante il contatto iniziale e l'adesione fra i funghi parassiti e le piante ospiti (HOCH, STAPLES, 1991; GNIWOTTA *et al.*, 2005; CARVER, GURR, 2006; WEN *et al.*, 2006; ZABKA *et al.*, 2008; FENG *et al.*, 2009; LIU *et al.*, 2011). Molti Autori (vedi WEN *et al.*, 2006) ritengono che proprio le cere epicutcolari costituiscano la vera superficie esterna degli organi delle piante e di conseguenza che possano svolgere importanti funzioni di carattere ecologico nell'interazione con i patogeni. Inoltre, ricordando le particolari osservazioni di ZABKA *et al.* (2008) sulle relazioni fra le caratteristiche di superficie delle parti aeree dell'orzo e la strategia di penetrazione da parte di *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*, si può riportare quanto affermato da questi Autori: "..... the functional interdependence of specific wax constituents and surface hydrophobicity demonstrates the significance of cuticular wax surfaces as hydrophobic sites of initial contact between filamentous fungi and their host plants. Jointly, surface hydrophobicity, which depends on micromorphology and the chemical nature of the surface constituents, and the chemical composition of cuticular waxes are substantially responsible for providing initial cues promoting *B. graminis* prepenetration processes". Ad analoghe conclusioni giungono FENG *et al.* (2009) per quanto riguarda l'interazione fra *B. graminis* f.sp. *tritici* e *Triticum aestivum*, e LIU *et al.* (2011) per l'interazione fra *Magnaporthe oryzae* e *Oryza sativa*. È in modo particolare il processo di adesione fra le superfici dei due bionti - mediato,

¹ Si fa notare che, nella letteratura che fa riferimento alle specie del gen. *Pinus*, gli Autori chiamano "aghi primari" i profilli, cioè gli aghi macroblastali che si differenziano dopo i cotiledoni e che sono morfologicamente e anatomicamente distinguibili dai nomofilli, aghi brachiblastali, che si differenziano susseguentemente; questi ultimi vengono a loro volta chiamati "aghi secondari". In questo lavoro verrà quindi adottata tale nomenclatura.

com'è generalmente riconosciuto dalla letteratura, dal materiale extracellulare con la sua carica enzimatica secreto dalle spore fungine e dai loro tubetti germinativi – che rappresenta la tappa iniziale e determinante per la riuscita dell'infezione da parte di molti patogeni (CHASSOT, MÉTRAUX, 2005; CARVER, GURR, 2006; FENG *et al.*, 2009). Inoltre, i prodotti di demolizione dei componenti della superficie dell'ospite, e in particolare della cuticola, costituiscono per il parassita una parte essenziale nell'insieme dei segnali che stimolano la germinazione delle spore e la differenziazione delle strutture di infezione (FENG *et al.*, 2009).

Lo scopo di questo lavoro è quello di considerare con particolare attenzione i dati bibliografici riguardanti la micromorfologia e le caratteristiche di distribuzione dei cristalloidi

delle cere epicuticolari che rivestono gli organi di specie, sia Angiosperme che Gimnosperme, ospiti della fase monocariotica di alcune *Uredinales* già prese in considerazione in LONGO *et al.* (2006). In conseguenza di queste osservazioni, potrebbe essere possibile verificare se e come la strategia di penetrazione di origine basidiosporica sia legata ad alcune caratteristiche delle cere epicuticolari degli organi dell'ospite esaminati durante il periodo vegetativo in cui essi si dimostrano suscettibili all'infezione.

DATI BIBLIOGRAFICI E CONSIDERAZIONI RELATIVE ALLE CERE EPICUTICOLARI

La ricerca bibliografica sulle cere epicuticolari microcristalline sia di Gimnosperme che di Angiosperme ha avuto come oggetto: **1)** la micromorfologia; **2)** la modalità di distribuzione sulla superficie degli organi (per la maggior parte foglie). Relativamente al punto **1)** è stata considerata la diversa tipologia dei cristalloidi. Relativamente al punto **2)** sono state considerate: *a)* la distribuzione uniforme o limitata a particolari zone; *b)* l'eventuale differenza di distribuzione fra le pagine fogliari.

Secondo la letteratura, la morfologia delle strutture cristalline epicuticolari è oltremodo variabile, sia se si considerano le diverse specie descritte dagli Autori, ma anche relativamente ad una stessa specie secondo l'interpretazione che ogni Autore fornisce. Un testo base che si può considerare di riferimento per la classificazione e la terminologia delle cere epicuticolari è quello ad opera di BARTHLOTT *et al.* (1998), ed è a quella trattazione che questo lavoro si attiene per la nomenclatura relativa ai cristalloidi usata nelle Tabb. 1, 2 e 3. Un'altra trattazione di rilievo, contenente un'ampia documentazione sulle formazioni epicuticolari relative ad un gran numero di specie dei più rappresentativi *phyla*, è quella di NEINHUIS, BARTHLOTT (1997), che si è rivelata di grande utilità sia come fonte di notizie originali ed altrimenti non reperibili sia a conferma di quanto ritrovato in altri contributi.

La ricerca di notizie bibliografiche sulle caratteristiche delle cere epicuticolari di diverse specie ha avuto lo scopo di ottenere un quadro esemplificativo che

illustrasse le differenze fra Gimnosperme e Angiosperme, utili allo studio sulle interazioni fra le caratteristiche di superficie dei loro organi e le strategie di penetrazione delle *Uredinales*.

Dall'analisi dei dati bibliografici, di cui un esempio è riportato nelle Tabb. 1, 2 e 3, si possono ricavare le seguenti osservazioni.

Gimnosperme (Tab. 1)

I tipi di cristalloidi che la quasi totalità degli Autori consultati riporta per le Gimnosperme possono riferirsi ai "tubules", intesi secondo la nomenclatura di BARTHLOTT *et al.* (1998, 2003) che li descrivono come ".....cylindrical, hollow crystalloids with a terminal opening".....

Le specie delle diverse Famiglie considerate in letteratura presentano una modalità di distribuzione dei cristalloidi, intesa come localizzazione sulla superficie fogliare, per la maggior parte solo in correlazione con gli apparati stomatici (RIEDERER, 1989; BARTHLOTT *et al.*, 2003). È da puntualizzare che la letteratura sull'argomento si riferisce solitamente ai nomofilli (vedi Nota, pag. 98).

Vengono descritti invece con una distribuzione "uniforme" su tutta la superficie fogliare, ovunque siano presenti gli apparati stomatici (faccia adassiale e/o abassiale): le foglie di *Ginkgo biloba* L. (*Ginkgoaceae*) (BARTHLOTT *et al.*, 2003); gli aghi primari di *Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC. In Buch (STABENTHEINER *et al.*, 2004) e gli aghi di *Larix decidua* Mill. (*Pinaceae*), sia macroblastali (GRILL, 1973) che brachiblastali (GELLINI, 1980); le foglie di *Agathis robusta* F. Muell. (*Araucariaceae*) (DRAGOTA, RIEDERER, 2008). Una situazione diversa offrono gli aghi di *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (*Pinaceae*) (THAIR, LISTER, 1975; CHIU *et al.*, 1992) e di *Abies alba* Mill. (*Pinaceae*) (RIEDERER, 1989), che si presentano con distribuzione "uniforme" dei cristalloidi sulla loro faccia adassiale sprovvista di stomi, mentre tale distribuzione è in relazione agli stomi su quella abassiale; e ancora gli aghi di *Taxus baccata* L. (*Taxaceae*) (WEN *et al.*, 2006) con distribuzione "uniforme" sulla loro faccia abassiale, che è quella stomatica.

Poche sono le notizie riportate sulla differenza fra le pagine fogliari relativamente alla presenza o meno dei cristalloidi. Tale differenza è stata descritta in relazione agli aghi di *Pinus cembra* L. e *Pinus strobus* L., per i quali risulta una presenza di cristalloidi limitata alla faccia adassiale dell'ago (YOSHIE, SAKAI, 1985); agli aghi secondari di *P. canariensis* (STABENTHEINER *et al.*, 2004) e agli aghi di *T. baccata* (WEN *et al.*, 2006), per i quali risulta una presenza di cristalloidi limitata alla faccia abassiale (vedi Tab. 1).

Angiosperme-Monocotiledoni (Tab. 2)

I tipi di cristalloidi riportati per le Monocotiledoni variano in relazione alle specie considerate, ma per la maggior parte di esse, anche appartenenti a Famiglie diverse, si parla di "platelets" che, secondo BARTHLOTT *et al.* (1998), appaiono come ".....flat

TABELLA 1

Gymnospermae: morfologia e distribuzione delle cere epicuticolari sulla superficie fogliare.
Gymnospermae: morphology and distribution of epicuticular waxes on the leaf surface.

Famiglie	Specie	Tipi di cristalloidi		
		tubules	uniforme	Distribuzione sulla superficie fogliare relazione stomi
GINKGOACEAE	<i>Ginkgo biloba</i> L.	*	*	
PINACEAE	<i>Pinus sylvestris</i> L.	*		*
	<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	*		*
	<i>Pinus mugo</i> Turra	*		*
	<i>Pinus cembra</i> L.	*		* adax
	<i>Pinus strobus</i> L.	*		* adax
	<i>Pinus canariensis</i> Chr. Sm. ex DC. In Buch	*	**	* abax
	<i>Pinus pinaster</i> Aiton	*		*
	<i>Pinus monticola</i> Dougl.	*		*
	<i>Pinus</i> L. spp. south Asia	?		*
	<i>Pinus nigra</i> J.F. Arnold	*		*
	<i>Picea sitchensis</i> Carr.	*		*
	<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	*		*
	<i>Picea pungens</i> Engelm.	*		*
	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	*	* adax	* abax
	<i>Tsuga</i> Carr.	*		*
	<i>Abies alba</i> Mill.	*	* adax	* abax
<i>Larix decidua</i> Mill.	*	*		
CUPRESSACEAE	<i>Cryptomeria</i> D. Don	*		*
	<i>Juniperus communis</i> L.	*		*
	<i>Juniperus sabina</i> L.	*		*
	<i>Chamaecyparis</i> Spach.	*		*
CEPHALOTAXACEAE	<i>Cephalotaxus</i> Sieb. et Zucc.	*		*
TAXACEAE	<i>Taxus baccata</i> L.	*	* abax	
ARAUCARIACEAE	<i>Agathis robusta</i> F. Muell.	*	*	
	<i>Araucaria araucana</i> K. Koch	*		*

* = riportato da Autore per i "nomofilli" (aghi secondari per le specie del gen. *Pinus*); ? = non riportato da Autore; ** = riportato da Autore per i "profilili" (aghi primari per le specie del gen. *Pinus*); adax = faccia adassiale foglia; abax = faccia abassiale foglia.

* = reported by Author for "normal leaves" (secondary needles for the species of gen. *Pinus*); ? = not reported by Author; ** = reported by Author for "earlier leaves" (primary needles for the species of gen. *Pinus*); adax = adaxial leaf side; abax = abaxial leaf side.

crystalloids, connected to the surface by their narrow side, their margin may be entire or irregular and their width/length ratio varies considerably....."; sono riportate anche altre formazioni cristalline, a volte contemporaneamente alle "platelets", quali: "rodlets" (in maggior quantità), "granules", "plates", "threads", "tubules" (vedi NEINHUIS, BARTHLOTT, 1997; BARTHLOTT *et al.*, 1998).

In questo raggruppamento sistematico la "modalità di distribuzione" dei cristalloidi sulla superficie fogliare delle specie considerate in letteratura è preminentemente di tipo "uniforme", cioè con strutture cristalline ricoprenti tutta la lamina. Così viene descritta per le seguenti specie di *Poaceae*: *Hordeum chilense* Roem. & Schult. (VAZ PATTO, NIKS, 2001); *Hordeum vulgare* L. (ZABKA *et al.*, 2008); *Triticum aestivum* L. (KOCH *et al.*, 2006); *Avena sativa* L. (CARVER *et al.*, 1995); *Zea mais* L. (BEATTIE, MARCEL, 2002); *Lolium perenne* L. (RINGELMANN *et al.*, 2009); e per *Allium*

cepa L. (*Liliaceae*) (AKAI, 1973). Per le rimanenti specie elencate in Tab. 2 si può giungere con un buon margine di sicurezza ad affermare un'uguale modalità di distribuzione dei cristalloidi, per quanto si può "dedurre" o dal testo dei lavori (ma in questi non chiaramente espressa), o dall'esame critico delle figure riportate dagli Autori, ma non commentate su questo aspetto (NEINHUIS, BARTHLOTT, 1997; MEUSEL *et al.*, 1999; KOCH *et al.*, 2004).

Anche in questo caso, come per le Gimnosperme, i dati riportati in letteratura sulla "differenza di distribuzione" (cioè presenza o meno) dei cristalloidi fra le pagine fogliari non sono molti; per le specie di cui si è trovato notizie a riguardo, limitate ad alcune *Poaceae* (CARVER *et al.*, 1995; VAZ PATTO, NIKS, 2001; BEATTIE, MARCEL, 2002; KOCH *et al.*, 2006; ZABKA *et al.*, 2008; RINGELMANN *et al.*, 2009) e *Liliaceae* (AKAI, 1973), la distribuzione dei cristalloidi è riportata su entrambe le pagine. Si può ipotizza-

TABELLA 2

Angiospermae - Monocotyledones: morfologia e distribuzione delle cere epicuticolari sulla superficie fogliare.
 Angiospermae - Monocotyledones: morphology and distribution of epicuticular waxes on the leaf surface.

Famiglie	Specie	Tipi di cristalloidi						Distribuzione sulla superficie fogliare uniforme
		granules	platelets	plates	rodlets	threads	tubules	
POACEAE	<i>Colocasia esculenta</i> (L.) Schott		*					a
	<i>Orontium aquaticum</i> L.		*					b
	<i>Hordeum chilense</i> Roem. & Schult.		*	*		*		*
	<i>Hordeum vulgare</i> L.		*	*		*		*
	<i>Hygroryza aristata</i> (Pretz.) Nees		*					a
	<i>Oryza sativa</i> L.		*					b
	<i>Zizania aquatica</i> L.		*					b
	<i>Triticum aestivum</i> L.		*					*
	<i>Avena sativa</i> L.			*				*
	<i>Zea mays</i> L.	*	*		*			*
LILIACEAE	<i>Lolium perenne</i> L.		*					* adax
	<i>Galanthus nivalis</i> L.				*			a
	<i>Allium cepa</i> L.	*			*			*
	<i>Leucojum aestivum</i> L.				*		*	a
IRIDACEAE	<i>Fritillaria pallidiflora</i> Schrenk				*			a
	<i>Iris pallida</i> Lam.		*					b
	<i>Gladiolus watsonioides</i> Baker		*					a

* = riportato da Autore; a = dedotto da Figg. in letteratura; b = dedotto da testo in letteratura; adax = faccia adassiale foglia.
 * = reported by Author; a = deduced from Figs. in literature; b = deduced from text in literature; adax = adaxial leaf side.

re che tale carattere non sia stato considerato dalla maggior parte degli A.A. consultati a causa delle caratteristiche di isolateralità proprie della maggioranza delle foglie delle Monocotiledoni. Una eccezione è offerta da *Lolium perenne* che, secondo RINGELMANN *et al.* (2009), presenta cristalloidi solo sulla faccia adassiale delle foglie, che è quella provvista di stomi.

Angiosperme – Dicotiledoni (Tab. 3)

Per quanto riguarda i tipi di cristalloidi, nelle Dicotiledoni si presentano piuttosto vari in relazione alle specie considerate (NEINHUIS, BARTHLOTT, 1997), ma per la maggior parte di esse vengono riportati “platelets” *sensu* BARTHLOTT *et al.* (1998); gli altri tipi segnalati, anche se con minore frequenza, sono “rodlets” e “tubules” *sensu* BARTHLOTT *et al.* (1998); è rara la presenza degli altri tipi di cristalloidi.

Nella maggior parte delle specie appartenenti a questo raggruppamento sistematico ritrovate in letteratura, la “modalità di distribuzione” dei cristalloidi sulla superficie fogliare si può “presumere” di tipo “uniforme”; si giunge a questa conclusione interpretando il testo e le figure dei lavori consultati (CARR *et al.*, 1985; DENTON, 1994; NEINHUIS, BARTHLOTT, 1997; BARTHLOTT *et al.*, 1998; MEUSEL *et al.*, 1999, 2000; ENSIKAT *et al.*, 2000; WISSEMAN, 2000; GNIWOTTA *et al.*, 2005; PERKINS *et al.*, 2005; BUSCHHAUS *et al.*, 2007; KIM *et al.*, 2009), poiché gli Autori qui riportati non si esprimono in modo esplicito sull’argomento.

cito sull’argomento.

Pur considerando la limitatezza di questa indagine bibliografica, il carattere “differenza di distribuzione” dei cristalloidi fra le pagine fogliari sembra essere addirittura ignorato dagli Autori che hanno studiato i caratteri delle cere epicuticolari in questo gruppo sistematico; tant’è che, nell’ambito delle specie per le quali si sono cercate descrizioni al riguardo, si sono trovate soltanto tre segnalazioni, che interessano: *Rosa canina* L. e *Rosa micrantha* Borrer ex Sm. (*Rosaceae*) (WISSEMAN, 2000), in cui viene evidenziata una distribuzione dei cristalloidi sulle foglie limitata alla faccia adassiale, e *Pisum sativum* L. (*Fabaceae*) (GNIWOTTA *et al.*, 2005) con distribuzione esclusivamente abassiale. Tenendo in considerazione che le Dicotiledoni sono caratterizzate da foglie dorsoventrali con caratteri istologici e citologici differenti fra le due pagine fogliari (particolarmente a livello epidermico, quali presenza di stomi e spessore cuticolare), potrebbe essere logico il riscontrarvi con maggior frequenza una “diversità di distribuzione” dei cristalloidi.

Sintesi dei dati ottenuti dalla letteratura consultata

I risultati della ricerca bibliografica sulle cere epicuticolari dei diversi tipi di foglie delle specie che interessano maggiormente questa indagine si possono così riassumere: nelle Gimnosperme, gli aghi secondari delle specie del gen. *Pinus* presentano solitamente cristalloidi epicuticolari di aspetto tubulare (*tubu-*

TABELLA 3

Angiospermae - Dicotyledones: *morfologia e distribuzione delle cere epicuticolari sulla superficie fogliare.*
 Angiospermae - Dicotyledones: *morphology and distribution of epicuticular waxes on the leaf surface.*

Famiglie	Specie	Tipi di cristalloidi					Distribuzione sulla
		granules	platelets	rodlets	threads	tubules	superficie fogliare uniforme
LAURACEAE	<i>Laurus nobilis</i> L.			*			a
PIPERACEAE	<i>Aristolochia gigantea</i> Mart. & Zucc.			*			a
RANUNCULACEAE	<i>Thalictrum flavum</i> L.					*	b
CARYOPHYLLACEAE	<i>Gypsophila acutifolia</i> Fisch.			*			a
HYPERICACEAE	<i>Hypericum olimpicum</i> L.		*				b
	<i>Hypericum aegypticum</i> L.		*				a
BRASSICACEAE	<i>Brassica oleracea</i> L.		*				b
PAEONIACEAE	<i>Paeonia officinalis</i> L.			*			a
CRASSULACEAE	<i>Sedum spathulifolium</i> Hook.				*		b
	<i>Sedum obtusatum</i> Gray		*				a
ROSACEAE	<i>Fragaria x ananassa</i> Duchesne		*	*			a
	<i>Rosa canina</i> L.			*			a
	<i>Rosa micrantha</i> Borrer ex Sm.	*					a
	<i>Prunus laurocerasus</i> L.		*				a
MIMOSACEAE	<i>Acacia dealbata</i> Link					*	b
	<i>Acacia glaucoptera</i> Benth.		*				b
	<i>Neptunia oleracea</i> Lour.		*				b
FABACEAE	<i>Pisum sativum</i> L.		*				a
	<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.		*				a
	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.		*				b
MYRTACEAE	<i>Eucalyptus ficifolia</i> F. Muell.		*				a
	<i>Eucalyptus macrocarpa</i> Hook.					*	b
BUXACEAE	<i>Buxus sempervirens</i> L.			*		*	a
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia myrsinites</i> L.		*				b
	<i>Phyllanthus fluitans</i>		*				b
TROPAEOLACEAE	<i>Tropaeolum majus</i> L.					*	a
APIACEAE	<i>Bupleurum salicifolium</i> L.		*	*			a
ASTERACEAE	<i>Chrysanthemum segetum</i> (L.) Fourr.			*		*	a
HALORAGACEAE	<i>Myriophyllum brasiliense</i> Cambess.		*				b

* = riportato da Autore; a = dedotto da Figg. in letteratura; b = dedotto da testo in letteratura.

* = reported by Author; a = deduced from Figs. in literature; b = deduced from text in literature.

les), preminentemente in relazione con gli apparati stomatici e con questa modalità di distribuzione su tutte le facce della foglia. Diversamente, gli aghi primari di alcune specie del gen. *Pinus* e gli aghi di *Larix decidua* presentano cristalloidi epicuticolari ugualmente di tipo tubulare, ma con modalità di distribuzione uniforme su tutta la superficie fogliare e ovunque siano presenti gli stomi (faccia adassiale e/o abassiale). Nelle Angiosperme (Mono e Dicotiledoni) le foglie, in generale rispettivamente isolaterali e dorsoventrali, mostrano per lo più cristalloidi epicuticolari di forma appiattita (*platelets*), con modalità di distribuzione sulla superficie fogliare di tipo uniforme (documentata per alcune Monocotiledoni e “presumibile” per le Dicotiledoni), senza particolari notizie sulla presenza o meno di tali strutture su una o entrambe le pagine fogliari.

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Tenendo a mente le importanti funzioni attribuite alle strutture di superficie degli organi nell'interazione fra ospite e parassita (HOCH, STAPLES, 1991; GNIWOTTA *et al.*, 2005; CARVER, GURR, 2006; WEN *et al.*, 2006; ZABKA *et al.*, 2008; KOCH, ENSIKAT, 2008; FENG *et al.*, 2009), è ampia la letteratura che, trattando l'adesione delle spore fungine e la differenziazione delle strutture di penetrazione e infezione, prende in considerazione il ruolo delle cere epicuticolari nell'interazione ospite-fungo. Sull'argomento si possono ricordare i contributi su alcuni *Ascomycota*, quali: *Lophodermella sulcigena* (Rostr.) Höhnelt su *Pinus nigra* var. *maritima* (Aiton) Melville (CAMPBELL, 1972); *Alternaria porri* (Ellis) Cif. su *Allium cepa* L. (AKAI, 1973); *Erysiphe graminis* DC. su *Triticum* L. sp. (SCHWINN, DAHMEN, 1973);

Erysiphe graminis DC. ex Merat su *Hordeum* L. sp. e *Erysiphe cichoracearum* DC. su *Citrullus* Schrader sp. (STAUB *et al.*, 1974); *Erysiphe graminis* DC. f.sp. *avenae* Marchal su *Avena sativa* L. (CARVER *et al.*, 1995); *Magnaporthe grisea* (Hebert) M.E. Barr su *Oryza sativa* L. (HOWARD, 1997); *Blumeria graminis* Speer f.sp. *hordei* Marschal su *Hordeum vulgare* L. (TSUBA *et al.*, 2002; ZABKA *et al.*, 2008); *Erysiphe pisi* DC. su *Pisum sativum* L. (GNIWOTTA *et al.*, 2005); *Curvularia eragrostidis* Boedijn su *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. (WANG *et al.*, 2008); *Blumeria graminis* Speer f.sp. *tritici* su *Triticum aestivum* L. (FENG *et al.*, 2009); *Blumeria graminis* Speer su *Lolium perenne* L. (RINGELMANN *et al.*, 2009); *Botrytis cinerea* (De Bary) Whetzel e *Alternaria solani* (Ellis & G. Martin) L. R. Jones & Grout su *Agathis robusta* F. Muell. (MOHAMMADIAN *et al.*, 2009); *Magnaporthe oryzae* su *Oryza sativa* L. (LIU *et al.*, 2011). Va da sé che tutti gli esempi sopra riportati si riferiscono alla fase monocariotica di un Ascomicete sull'ospite, generalmente descritta con penetrazione diretta su Angiosperme.

Per le *Uredinales* (*Basidiomycota*), vanno ricordati i contributi su: *Cronartium ribicola* J.C. Fisher ex Rabenh. su *Pinus strobus* L. (PATTON, JOHNSON, 1970; PATTON, SPEAR, 1980; SMITH *et al.*, 2006) e su *Pinus monticola* Dougl. (WOO *et al.*, 2001); *Puccinia graminis* Pers. f.sp. *tritici* Eriks & E. Henn. su *Triticum* L. sp. (LEWIS, DAY, 1972; REISIG *et al.*, 2006); *Puccinia coronata* Corda su *Avena* L. sp. (ONOE *et al.*, 1972); *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Unger su *Picea abies* (L.) H. Karst. (GRILL *et al.*, 1980); *Uromyces appendiculatus* (Pers.) Unger su *Phaseolus* L. sp. (NICHOLSON, 1984); *Puccinia sorghi* su *Zea mais* L. (CHAUBAL *et al.*, 1989); *Melampsora pinitorqua* (A. Br.) Rostr. su *Pinus pinaster* Aiton (DESPREZ-LOUSTAU, LE MENN, 1989); *Puccinia hordei* Otth su *Hordem chilense* Roem. & Schult. (VAZ PATTO, NIKS, 2001). Di questi, le osservazioni su specie in fase dicariotica riguardano strategie di penetrazione indiretta, come è di norma per questa fase; quelle su specie in fase monocariotica trattano casi di penetrazione diretta, tipici della fase, e due - *Cronartium ribicola* e *Chrysomyxa abietis* - di penetrazione indiretta, considerate, come abbiamo riportato nell'Introduzione, eccezioni alla regola.

Allo scopo di discutere di una possibile relazione che coinvolga le strategie di penetrazione di alcune *Uredinales* in fase monocariotica, gli organi dei loro ospiti e le caratteristiche delle cere epicuticolari sulla superficie di tali organi, sono state esaminate alcune specie di tale ordine e di *Ascomycota* delle quali si è potuto prendere in considerazione il processo di penetrazione. Le specie appartenenti agli *Ascomycota* sono state trattate per confronto e conferma. Per ogni specie sono stati inseriti in tabella i dati relativi agli aspetti da mettere in relazione (Tabb. 4 e 5).

È da precisare che, per le specie di *Ascomycota* riportate in Tab. 4, la strategia di penetrazione viene indicata come "diretta" quando così è descritta in letteratura, o "presunta diretta" per le specie congeneriche

alle precedenti ma non esplicitamente documentate, e anche per specie di altri generi, anch'esse non documentate, in considerazione che tale strategia è quella che segue la maggioranza degli *Ascomycota* su Angiosperme. Invece, per tutte le specie di *Uredinales* riportate in Tab. 5 la strategia di penetrazione è ampiamente documentata. È da precisare ancora che per alcuni ospiti, sia di *Ascomycota* che di *Uredinales*, la modalità di distribuzione delle cere epicuticolari messa in correlazione con le differenti strategie di penetrazione (vedi Tabb. 4 e 5) è stata indicata come "presunta" (uniforme o in relazione agli stomi) per analogia con le caratteristiche di distribuzione delle cere in altre specie ospiti, appartenenti allo stesso raggruppamento sistematico, considerate in letteratura (vedi Tabb. 1, 2 e 3).

Per quanto riguarda la morfologia dei cristallobi nei differenti *taxa*, i dati bibliografici non permettono di riconoscere una qualche apparente relazione fra la loro tipologia e la strategia di penetrazione messa in atto dalle specie fungine.

Infatti, esaminando i casi di penetrazione sia di *Ascomycota* che di *Uredinales* sulle specie ospiti riportate in Tabb. 4 e 5, si può notare che la strategia muta in rapporto alla specie del patogeno, a quella dell'ospite e al tipo di organo sul quale la specie del patogeno si è evoluta, ma indipendentemente dalla morfologia dei cristallobi sulla superficie degli ospiti coinvolti, come riportata nelle Tabb. 1, 2 e 3. Relativamente invece alla distribuzione delle cere epicuticolari si può rilevare che: **1)** i casi di penetrazione diretta attraverso le pareti delle cellule epidermiche avvengono su organi caratterizzati da una modalità di distribuzione di tipo uniforme, sia che si tratti di foglie di Angiosperme che, nel caso delle Gimnosperme, di aghi primari e fusti in struttura primaria di specie del gen. *Pinus* e aghi brachiblastali di *Larix decidua*; **2)** i casi di penetrazione indiretta attraverso la rima stomatica si verificano su organi con modalità di distribuzione delle cere epicuticolari in correlazione con gli apparati stomatici, come gli aghi secondari di Gimnosperme.

I risultati della ricerca bibliografica possono quindi confermare una possibile relazione fra la distribuzione delle cere epicuticolari e le strategie di penetrazione di origine basidiosporica di alcune specie di *Uredinales*. Di conseguenza, oltre al ruolo della lignina a livello parietale epidermico già ipotizzato in un precedente lavoro (LONGO *et al.*, 2006), si può aggiungere anche l'influenza di tale relazione per interpretare le ragioni della dinamica di penetrazione, eccezionalmente indiretta per via stomatica, di alcune specie di *Uredinales* in fase monocariotica che si sono evolute a infettare aghi secondari di Gimnosperme con distribuzione delle cere epicuticolari in relazione agli stomi. La stessa relazione fra distribuzione delle cere epicuticolari e strategia di penetrazione può essere valida per interpretare la penetrazione diretta su tutta la superficie dell'organo da parte dei tubetti basidiosporici di altre specie che si sono evolute a infettare foglie di Angiosperme e

TABELLA 4

Ascomycota: strategie di penetrazione e distribuzione delle cere epicuticolari sugli ospiti.

Ascomycota: penetration strategies and distribution of epicuticular waxes on the hosts.

Patogeno	Penetraz.	Ospite		Organo	Letteratura	Distribuzione cere uniforme relaz. stomi
		Gimnosp.	Angiosp.			
<i>Lophodermella sulcigena</i> (Rostr.) Höhnelt	indiretta	<i>Pinus nigra</i> var. <i>maritima</i> (Aiton) Melville		aghi II°	CAMPBELL, 1972	**
<i>Erysiphe graminis</i> DC. f. sp. <i>avenae</i> Marchal	diretta		<i>Avena sativa</i> L.	foglie	CARVER <i>et al.</i> , 1995	*
<i>Erysiphe graminis</i> DC.	diretta		<i>Triticum</i> L. sp.	foglie	SCHWINN, DAHMEN, 1973	*
<i>Blumeria graminis</i> Speer	diretta		<i>Lolium perenne</i> L.	foglie	RINGELMANN <i>et al.</i> , 2009	* adax
<i>Erysiphe graminis</i> DC. ex Merat	diretta - 1		<i>Hordeum</i> L. sp.	foglie	STAUB <i>et al.</i> , 1974	*
<i>Erysiphe cichoracearum</i> DC.	diretta - 1		<i>Citrullus</i> Schrader sp.	foglie	STAUB <i>et al.</i> , 1974	3
<i>Erysiphe pisi</i> DC.	diretta - 1		<i>Pisum sativum</i> L.	foglie	GNIWOTTA <i>et al.</i> , 2005	*
<i>Magnaporthe grisea</i> (Hebert) M.É. Barr.	diretta		<i>Oryza sativa</i> L.	foglie	HOWARD, 1997	*
<i>Botrytis cinerea</i> (De Bary) Whetzel	diretta	<i>Agathis robusta</i> F. Muell.		foglie	MOHAMMADIANN <i>et al.</i> , 2009	*
<i>Alternaria solani</i> (Ellis & G. Martin) L.R. Jones & Grout	diretta	<i>Agathis robusta</i> F. Muell.		foglie	MOHAMMADIANN <i>et al.</i> , 2009	*
<i>Curvularia eragrostidis</i> Boedijn	diretta - 2		<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	foglie	WANG <i>et al.</i> , 2008	3

1 = presunta diretta: vedi gli altri esempi nello stesso genere; 2 = presunta diretta: cfr. altri *Ascomycota* su *Angiospermae*; 3 = presunta uniforme: cfr. altre *Angiospermae* in Tab. 2, 3; * = vedi distribuzione cere nelle specie corrispondenti in Tab. 2, 3; ** = vedi distribuzione cere nella specie corrispondente in Tab. 1; aghi II° = aghi secondari; adax = faccia adassiale foglia.

1 = direct presumed penetration: see other cases in the same genus; 2 = direct presumed penetration: see other *Ascomycota* on *Angiospermae*; 3 = uniform presumed wax distribution: see other *Angiospermae* in Tabs. 2, 3; * = see wax distribution in the same species in Tabs. 2, 3; ** = see wax distribution in the same species in Tab. 1; aghi II° = secondary needles; adax = adaxial leaf side.

foglie e fusti in struttura primaria di Gimnosperme con distribuzione uniforme delle cere epicuticolari. Riguardo a queste interpretazioni è necessario ricordare, anche allo scopo di comprendere meglio quanto è discusso qui di seguito, che le *Uredinales* sono parassiti obbligati altamente specializzati per i loro ospiti, e ciò comporta una stretta interdipendenza e un reciproco adattamento fra l'ospite e il parassita durante il loro iter evolutivo. Del resto la teoria di coevoluzione delle *Uredinales* con i loro ospiti durante il rapporto di interazione è stata già da tempo formulata in letteratura (LEPPIK, 1953; SAVILE, 1971; HIRATSUKA, SATO, 1982; MILLAR, KINLOCK, 1991). A questo punto si possono considerare alcuni esempi di penetrazione indiretta di origine basidiosporica di *Uredinales* su Gimnosperme, fra quelli riportati in Tab. 5, che possono ulteriormente mettere in evidenza l'importanza del cammino evolutivo del parassita in relazione alle caratteristiche di distribuzione delle cere epicuticolari sull'ospite. È stata riportata infatti, da PATTON, JOHNSON (1970) per *Cronartium ribicola* su *Pinus strobus*, da BERGDHAL, FRENCH (1985) per *C. comandrae* su *P. banksiana* e da LONGO *et al.* (2000) per *C. flaccidum* su *P. pinea*, la penetrazione inaspettatamente indiretta dei tubetti basidiosporici sugli aghi primari degli ospiti (vedi Tab. 5). Tale strategia di penetrazione appare in contrasto con

la modalità di distribuzione delle cere epicuticolari sugli aghi primari delle specie del gen. *Pinus*, indicata in Tab. 5 come "presunta uniforme" per analogia con quella descritta da STABENTHEINER *et al.* (2004) per gli aghi primari di *P. canariensis* (vedi Tab. 1). Il contrasto deriva dal fatto che, come già rilevato in precedenza, gli organi che presentano tale distribuzione vengono di solito penetrati direttamente. La penetrazione indiretta sugli aghi primari da parte di queste specie del gen. *Cronartium* può essere spiegata - tenendo presente la coevoluzione fra ospite e parassita - se si ammette la possibilità (vedi LONGO *et al.*, 1991, 2000) che tali specie di *Uredinales* si siano evolute adattando la dinamica di penetrazione agli aghi secondari dell'ospite, organi che vengono penetrati indirettamente attraverso la rima stomatica. Tali organi, secondo la letteratura consultata, presentano cere epicuticolari proprio e unicamente a livello stomatico; quindi si può ritenere che la strategia di penetrazione raggiunta venga mantenuta anche sugli aghi primari con una distribuzione delle cere epicuticolari che interessa uniformemente tutta la superficie dell'organo e non solo l'area stomatica. È importante tenere in considerazione che, nel caso di *C. flaccidum* (LONGO *et al.*, 2000), una volta avvenuta la penetrazione dei tubetti basidiosporici attraverso la rima stomatica, la colonizzazione del micelio a parti-

TABELLA 5

Uredinales - Basidiomycota: strategie di penetrazione nell'infezione basidiosporica e distribuzione delle cere epicuticolari sugli ospiti.

Uredinales - Basidiomycota: basidiospore-derived penetration strategies and distribution of epicuticular waxes on the hosts.

Patogeno	Penetraz.	Ospite		Organo	Letteratura	Distribuz. Cere uniforme relaz. stomi
		Gimnosp.	Angiosp.			
<i>Cronartium ribicola</i> J.C. Fisher ex Rabenh.	indiretta	<i>Pinus strobus</i> L.		aghi II° aghi I° - 1	PATTON, JOHNSON, 1970 PATTON, JOHNSON, 1970	* 3
<i>Cronartium ribicola</i> J.C. Fisher ex Rabenh.	indiretta	<i>Pinus monticola</i> Dougl.		aghi II°	WOO <i>et al.</i> , 2001	*
<i>Cronartium flaccidum</i> (Alb. et Schw.) Wint.	indiretta	<i>Pinus pinea</i> L.		aghi II° aghi I° - 1	LONGO <i>et al.</i> , 2000 LONGO <i>et al.</i> , 2000	4 3
<i>Cronartium comandrae</i> Pk.	indiretta	<i>Pinus banksiana</i> Lamb.		aghi I° - 1	BERGDHAL, FRENCH, 1985	3
<i>Coleosporium</i> Lév. sp.	indiretta	<i>Pinus</i> L. sp.		aghi II°	BAUER, 1983	*
<i>Chrysomyxa abietis</i> (Wällr.) Unger	indiretta	<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.		aghi	GRILL <i>et al.</i> , 1980	*
<i>Cronartium quercuum</i> (Berk.) Miyabe ex Shirai f. sp. <i>fusiforme</i> (Cumm.) Burds. & Snow	diretta	<i>Pinus elliotii</i> Engelm. var. <i>elliotii</i>		aghi I° fusti str. prim. aghi II° - 2	MILLER, 1980 MILLER, 1980 MILLER, 1980	3 5 4
<i>Endocronartium harknessii</i> (J.P. Moore) Y. Hirat.	diretta	<i>Pinus contorta</i> Dougl. var. <i>latifolia</i> Engelm.		fusti str. prim.	HOPKIN <i>et al.</i> , 1988	5
<i>Melampsora pinitorqua</i> (A.Br.) Rostr.	diretta	<i>Pinus pinaster</i> Aiton		fusti str. prim.	DESPREZ-LOUSTAU, LE MENN, 1989	**
<i>Melampsora pinitorqua</i> (A.Br.) Rostr.	diretta	<i>Pinus pinea</i> L.		aghi I°	LONGO <i>et al.</i> , 1991	3
<i>Melampsora pinitorqua</i> (A.Br.) Rostr.	diretta	<i>Pinus sylvestris</i> L.		fusti str. prim.	LONGO <i>et al.</i> , 1991	5
<i>Melampsora larici-tremulae</i> Kleb.	diretta	<i>Larix decidua</i> Mill.		aghi brachibl.	LONGO <i>et al.</i> , 1997	*
<i>Melampsora pulcherrima</i> (Bub.) Maire	diretta		<i>Mercurialis annua</i> L.	foglie	LONGO <i>et al.</i> , 1994	6
<i>Uromyces appendiculatus</i> (Pers.) Unger	diretta		<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	foglie	GOLD, MENDGEN, 1984	6
<i>Uromyces vignae</i> Barclay	diretta		<i>Vigna unguiculata</i> L.	foglie	HEATH, 1989	6
<i>Puccinia xanthii</i> Schw.	diretta		<i>Xanthium occidentale</i> Bertol.	foglie	MORIN <i>et al.</i> , 1992	6

1 = penetrazione indiretta su aghi I° per evoluzione della specie su aghi II°; 2 = penetrazione diretta nelle cellule sussidiarie dello stoma su aghi II° per evoluzione della specie su aghi I° e fusti str. prim.; 3 = presunta uniforme: cfr. aghi I° *Pinus canariensis* in Tab.1; 4 = presunta in relazione stomi: cfr. aghi II° gen. *Pinus* in Tab.1; 5 = presunta uniforme: cfr. fusti str. prim. *Pinus pinaster* in DESPREZ-LOUSTAU, LE MENN, 1989; 6 = presunta uniforme: cfr. foglie altre *Angiospermae* in Tab. 2, 3; aghi I° = aghi primari; aghi II° = aghi secondari; fusti str. prim. = fusti in struttura primaria; * = vedi distribuzione cere nelle specie corrispondenti in Tab. 1; ** = vedi DESPREZ-LOUSTAU, LE MENN, 1989.

1 = indirect penetration on primary needles through evolution of the species on secondary needles; 2 = direct penetration in the stomatal subsidiary cells on secondary needles through evolution of the species on primary needles and stems in primary growth; 3 = uniform presumed wax distribution: see primary needles of *Pinus canariensis* in Tab.1; 4 = wax distribution presumed in relation to stomata: see secondary needles of gen. *Pinus* in Tab.1; 5 = uniform presumed wax distribution: see stems in primary growth of *Pinus pinaster* in DESPREZ-LOUSTAU, LE MENN, 1989; 6 = uniform presumed wax distribution: see leaves of other *Angiospermae* in Tabs. 2, 3; aghi I° = primary needles; aghi II° = secondary needles; fusti str. prim. = stems in primary growth; * = see wax distribution in the same species in Tab. 1; ** = see DESPREZ-LOUSTAU, LE MENN, 1989.

re dalla camera sottostomatica prosegue con modalità e caratteristiche morfologiche simili a quelle proprie della fase monocariotica; e così avviene sia negli aghi primari che nei secondari (vedi strutture inter e intracellulari descritte in LONGO *et al.*, 2000).

È stata anche descritta da MILLER *et al.* (1980) la penetrazione, indicata come diretta, dei tubetti basidiosporici di *Cronartium quercuum* f.sp. *fusiforme* su aghi secondari di *Pinus elliotii* var. *elliotii* (vedi Tab. 5), che fa riflettere ancora sulla possibile relazione fra

cere epicuticolari e strategie di penetrazione. L'Autore definisce "diretta" questa strategia, nonostante che in tale specie di *Uredinales* lo stadio iniziale della penetrazione nell'ospite avvenga "indirettamente" per via stomatica dove solitamente sono localizzate le cere epicuticolari degli aghi secondari dei pini (vedi Tab. 1). Infatti, come è puntualizzato da MILLER *et al.* (1980), nei primi stadi di questa interazione il tubetto basidiosporico penetra soltanto apparentemente con strategia indiretta a livello stomatico, poiché in realtà si arresta nella camera epistomatica senza interessare la rima stomatica, proseguendo poi con penetrazione diretta nelle cellule sussidiarie dello stoma dove dà luogo ad una struttura intracellulare come avviene a livello delle cellule epidermiche nella tipica penetrazione diretta della fase monocariotica. Il particolare comportamento di *C. quercuum* f.sp. *fusiforme* su aghi secondari può essere spiegato se si ritiene che questa specie si sia evoluta adattandosi ad infettare aghi primari e fusti in struttura primaria; tali organi vengono penetrati direttamente attraverso le pareti delle cellule epidermiche e "presumibilmente" presentano una distribuzione uniforme di cere epicuticolari, per analogia con quanto descritto per gli aghi primari di *P. canariensis* da STABENTHEINER *et al.* (2004) e per i fusti in struttura primaria di *P. pinaster* da DESPREZ-LOUSTAU, LE MENN (1989) (vedi Tab. 5). Nel caso di *C. quercuum* f. sp. *fusiforme* il parassita avrebbe in realtà mantenuto la strategia di penetrazione "diretta" della fase monocariotica, pur penetrando inizialmente per via stomatica organi (aghi secondari) con localizzazione delle cere a livello degli stomi, interagendo quindi con una struttura di superficie differente da quella uniforme degli aghi primari. Tale comportamento del tubetto basidiosporico potrebbe essere dovuto al fatto che solo a livello stomatico trova la presenza dei cristalloidi di cere in relazione con i quali ha evoluto la dinamica di penetrazione.

Dopo queste argomentazioni, pur non dimenticando un possibile ruolo dello spessore di cuticola e parete delle cellule epidermiche (GOLD, MENDGEN, 1984) e della presenza di lignina a livello parietale epidermico (LONGO *et al.*, 2006), si può concludere che quanto deriva da questo studio permette di formulare un'altra interpretazione, e cioè: i casi di penetrazione "indiretta" riportati per *Cronartium ribicola*, *C. flaccidum*, *C. comandrae*, *Coleosporium* sp., *Chrysomyxa abietis* in fase monocariotica potrebbero essere dovuti ad una possibile relazione fra la modalità di distribuzione delle cere epicuticolari coinvolte nell'interazione fra i due bionti e la strategia di penetrazione raggiunta dalle singole specie di *Uredinales* in seguito alla coevoluzione con i rispettivi ospiti.

È ovvio comunque che, al fine di confermare le ipotesi che questo studio bibliografico ha permesso di esprimere, sono necessarie attente e ripetute osservazioni sperimentali sulle caratteristiche delle cere epicuticolari di quelle specie di piante ospiti - sia Angiosperme che Gimnosperme - con le quali le spe-

cie di *Uredinales* considerate in questa indagine stabiliscono l'interazione di parassitismo obbligato altamente specifico.

LETTERATURA CITATA

- AKAI S., 1973 – *Recent advance in studying the mechanism of fungal infection in plants*. Shokubutsu Byogai Kenkyu, 8: 1-60.
- BARGEL H, KOCH K., CERMAN Z., NEINHUIS C., 2006 – *Structure-function relationship of the plant cuticle and cuticular waxes-a smart material?* Functional Plant Biol., 33: 893-910.
- BARTHLOTT W., NEINHUIS C., CUTLER D., DITSCH F., MEUSEL I., THEISEN I., WILHELMI H., 1998 – *Classification and terminology of plant epicuticular waxes*. Bot. J. Linn. Soc., 126: 237-260.
- BARTHLOTT W., THEISEN I., BORSCH T., NEINHUIS C., 2003 – *Epicuticular waxes and vascular plant systematics: integrating micromorphological and chemical data*. In: T.F. STUESSY, V. MAYER, E. HORANDL (Eds.), *Deep morphology towards a renaissance of morphology in plant systematics*: 189-206. (A.R.G. Gartner Ruggel).
- BAUER R., 1983 – *Experimentell - ontogenetische und karyologische Untersuchungen an Uredinales*. Doctoral dissertation, Univ. Tübingen, Tübingen, Federal Republic Germany.
- BEATTIE G.A., MARCEL L.M., 2002 – *Effect of alteration in cuticular wax biosynthesis on the physicochemical properties and topography of maize leaf surface*. Plant Cell Environ., 25: 1-16.
- BERGDAHL D.R., FRENCH D.W., 1985 – *Penetration of the primary tissues of Pinus banksiana by Cronartium comandrae*. In: J. BARROWS - BROADDUS, H.R. POWERS (Eds.), Proc. IUFRO "Rusts of hard pines" Conf., Oct. 1984, Athens, Univ. Georgia: 179-192.
- BUSCHHAUS C., HERZ H., JETTER R., 2007 – *Chemical composition of epicuticular and intracuticular wax layers on adaxial sides of Rosa canina leaves*. Ann. Bot., 100: 1557-1564.
- BUSHNELL W.R., ROELFS A.P., 1984 – *The cereal rusts*. Vol. 1. Academic Press, Orlando.
- CAMPBELL R., 1972 – *Electron microscopy of the epidermis and cuticle of the needles of Pinus nigra var. maritima in relation to infection by Lophodermella sulcigena*. Ann. Bot., 36: 307-314.
- CARR D.J., CARR S.G.M., LENDZ J.R., 1985 – *Oriented arrays of epicuticular wax plates in Eucalyptus species*. Protoplasma, 124: 205-212.
- CARVER T.L.W., GURR S.J., 2006 – *Filamentous fungi on plant surfaces*. Annu. Plant Rev., 23: 369-397.
- CARVER T.L.W., THOMAS B.J., INGERSON - MORRIS S.M., 1995 – *The surface of Erysiphe graminis and the production of extracellular material at the fungus-host interface during germling and colony development*. Can. J. Bot., 73: 272-287.
- CHASSOT C., MÉTRAUX J.P., 2005 – *The cuticle as source of signals for plant defence*. Plant Biosystems, 139(1): 28-31.
- CHAUBAL R., WILMOT V.A., WINN W., 1989 – *Why urediniospore germ tubes of Puccinia sorghi do not adhere to maize leaves without epicuticular wax*. Phytopathology, 79: 1175.
- CHIU S.-T., ANTON L.H., EWERS F.W., HAMMERSCHMIDT R., PREGITZER K.S., 1992 – *Effects of fertilization on epicuticular wax morphology of needle leaves of Douglas fir, Pseudotsuga menziesii (Pinaceae)*. Am. J. Bot., 79(2): 149-154.

- DENTON M.F., 1994 – *S.E.M. analysis of leaf epicuticular waxes of Sedum section Gormania* (Crassulaceae). *Brittonia*, 46: 296-308.
- DESPREZ-LOUSTAU M.-L., LE MENN R., 1989 – *Epicuticular waxes and Melampsora pinitorqua Rostr. pre-infection behaviour on maritime pine shoots. A scanning electron microscopy study*. *Eur. J. For. Path.*, 19: 178-188.
- DRAGOTA S., RIEDERER M., 2008 – *Comparative study on epicuticular waxes of Araucaria araucana, Agathis robusta and Wollemia nobilis* (Araucariaceae). *Austr. J. Bot.*, 56: 644-650.
- ENSİKAT H.J., NEINHUIS C., BARTHLOTT W., 2000 – *Direct access to plant epicuticular wax crystals by a new mechanical isolation method*. *J. Plant Sci.*, 161: 143-148.
- EPSTEIN L., NICHOLSON R., 1997 – *Adhesion of spores and hyphae to plant surfaces*. In: G.C. CARROL, P. TUDZYNSKI (Eds.), *Plant relationships*. The Mycota, Vol V, (part A): 11-25. Springer, Berlin.
- FENG J., WANG F., LIU G., GREENSHIELDS D., SHEN W., KAMINSKYI S., HUGHES G.R., PENG Y., SELVARAJ G., ZOU J., WEI Y., 2009 – *Analysis of a Blumeria graminis-secreted lipase reveals the importance of host epicuticular wax components for fungal adhesion and development*. *MPMI*, 22 (12): 1601-1610.
- GELLINI R., 1980 – *Botanica forestale*. II ediz. Edizioni Clusf, Firenze.
- GNIWOTTA F., VOGG G., GARTMANN V., CARVER T.L.W., RIEDERER M., JETTER R., 2005 – *What do Microbes encounter at the Plant surface? Chemical composition of Pea leaf cuticular waxes*. *Plant Physiol.*, 139: 519-530.
- GOLD R.E., MENDGEN K., 1984 – *Cytology of basidiospore germination, penetration, and early colonization of Phaseolus vulgaris by Uromyces appendiculatus var. appendiculatus*. *Can. J. Bot.*, 62: 2003-2010.
- GRILL D., 1973 – *Rasterelektronenmikroskopische untersuchungen an wachsstrukturen der nadeln von Picea abies (L.) Karsten*. *Micron*, 4: 146-154.
- GRILL D., HAFELLNER J., WALTINGER H., 1980 – *Rasterelektronenmikroskopische untersuchungen an Chrysomyxa abietis befallenen fichtennadeln*. *Phyton*, 20: 279-284.
- HEATH M.C., 1989 – *A comparison of fungal growth and plant response in cowpea and bean cultivars inoculated with urediospore or basidiospores of the cowpea rust-fungus*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 34: 415-426.
- HIRATSUKA Y., SATO S., 1982 – *Morphology and taxonomy of rust fungi*. In: K.J. SCOTT, A.K. CHAKRAVORTY (Eds.), *The rust fungi*: 1-36. Academic Press, New York.
- HOCH H.C., STAPLES R.C., 1991 – *Signaling for infection structure formation in fungi*. In: G.T. COLE, H.C. HOCH (Eds.), *The fungal spore and disease initiation in plants and animals*: 25-46. Plenum Press, New York, N.Y.
- HOPKIN A.A., REID J., HIRATSUKA Y., ALLEN E., 1988 – *Initial infection and early colonization of Pinus contorta by Endocronartium harknessii (western gall rust)*. *Can. J. Plant Pathol.*, 10: 221-227.
- HOWARD R.J., 1997 – *Breaching the outer barriers. Cuticle and cell wall penetration*. In: G.C. CARROL, P. TUDZYNSKI (Eds.), *Plant relationships*. The Mycota, Vol V (part A): 43-60. Springer, Berlin.
- KIM K.W., AHN J.J., LEE J.-O., 2009 – *Micromorphology of epicuticular wax structures of the garden strawberry leaves by electron microscopy: syntopism and polymorphism*. *Micron*, 40: 327-334.
- KOCH K., BARTHLOTT W., KOCH S., HOMMES A., WANDEL T. K., MANDOUH W., DE-FEYTER S., BROEKMAN P., 2006 – *Structural analysis of weath wax (Triticum aestivum, c.v. 'Naturastar' L.): from the molecular level to three dimensional crystal*. *Planta*, 223: 258-270.
- KOCH K., ENSİKAT H.J., 2008 – *The hydrophobic coatings of plant surfaces: epicuticular wax crystals and their morphologies, crystallinity and molecular self-assembly*. *Micron*, 39: 759-772.
- KOCH K., NEINHUIS C., ENSİKAT H.J., BARTHLOTT W., 2004 – *Self assembly of epicuticular waxes on living plant surfaces imaged by atomic force microscopy (AFM)*. *J. Experimental Bot.*, 55: 711-718.
- LEPPIK E.E., 1953 – *Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi. I. Coniferous rusts*. *Mycologia*, 45: 46-74.
- LEWIS B.G., DAY J.R., 1972 – *Behaviour of uredospore germ-tube of Puccinia graminis tritici in relation to the fine structure of wheat leaf surfaces*. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 58(1): 139-145.
- LITTLEFIELD L.J., HEATH M.C., 1979 – *Ultrastructure of the rust fungi*. Academic Press, New York, S. Francisco, London.
- LIU W.D., ZHOU X.Y., LI G.T., LI L., KONG L.G., WANG C.F., ZHANG H.F., XU J.R., 2011 – *Multiple plant surface signals are sensed by different mechanisms in the rice blast fungus for appressorium formation*. *Plos pathogens*, 7, Issue 1, Number e10011261.
- LONGO N., NALDINI B., CECCHI FIORDI A., TANI G., DI FALCO P., 2006 – *Host surface tissues and basidiospore derived infection strategies of some rust fungi*. *Caryologia*, 59: 168-176.
- LONGO N., NALDINI B., PAOLILLO A., DROVANDI F., TANI G., GONNELLI T., 1997 – *Morphological aspects of early host-parasite interactions in infections of Melampsora pinitorqua and Melampsora larici-tremulae on Pinus sylvestris. Implications in the taxonomical relationship of the two rust fungi*. *Caryologia*, 50: 35-57.
- LONGO N., NALDINI LONGO B., TANI G., DROVANDI F., 1988 – *Osservazioni sull'infezione basidiosporica di Melampsora pinitorqua Rostr. (Uredinales) in alcuni ospiti del gen. Pinus*. *Giorn. Bot. Ital.*, 122 (suppl. 1): 155.
- , 1991 – *Penetration and early colonization in basidiospore-derived infection of Melampsora pinitorqua Rostr. on Pinus. Structural and ultrastructural observations*. In: Y. HIRATSUKA et al. (Eds.), *Rusts of Pine*. Proc. IUFRO "Rusts of pine" Conf., Sept. 1989, Banff, Alberta. *Inf. Rep. Nor - X - 317*: 120-127.
- LONGO N., POGGIOLESI S., NALDINI B., TANI G., 2000 – *Penetration and early colonization in basidiospore-derived infection on needles of Pinus pinea L. by Cronartium flaccidum (Alb. et Schw.) Wint.* *Caryologia*, 53: 9-29.
- MENDGEN K., 1997 – *The Uredinales*. In: G.C. CARROL, P. TUDZYNSKI (Eds.), *Plant relationships*. The Mycota, Vol V (part B): 79-85. Springer, Berlin.
- MENDGEN K., HAHN M., DEISING H., 1996 – *Morphogenesis and mechanism of penetration by plant pathogenic fungi*. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 34: 367-386.
- MEUSEL I., NEINHUIS C., MARKSTÄDTER C., BARTHLOTT W., 1999 – *Ultrastructural, chemical composition, and recrystallization of epicuticular waxes: transversely ridged rodlets*. *Can. J. Bot.*, 77: 706-720.
- , 2000 – *Chemical composition and recrystallization of*

- epicuticular waxes: coiled rodlets and tubules*. Plant Biol., 2: 462-470.
- MILLAR C.I., KINLOCK B.B., 1991 – *Taxonomy, phylogeny and coevolution of pines and their stem rusts*. In: Y. HIRATSUKA *et al.* (Eds.), *Rusts of Pine*. Proc. IUFRO "Rusts of pine" Conf., Sept. 1989, Banff, Alberta. Inf. Rep. Nor - X - 317: 1-38.
- MILLER T., PATTON R.F., POWERS H.N.J., 1980 – *Mode of infection and early colonization of slash pine seedlings by Cronartium quercuum f. sp. fusiforme*. Phytopathology, 70: 1206-1208.
- MOHAMMADIANN M.A., HILL R.S., WATLING J.R., 2009 – *Stomatal plugs and their impact on fungal invasion in Agathis robusta*. Austr. J. Bot., 57: 389-395.
- MORICCA S., NALDINI B., DELLAVALLE I., LONGO N., RAGAZZI A., 2003 – *Basidiospore-derived penetrations in some species of Cronartium and Melampsora. An outline*. Communication Intern. Symp. "Melampsora Rusts of Salicaceae". 10-12 Sept. 2003, Belfast, Ireland.
- MORIN L., BROWN J.F., AULD B.A., 1992 – *Teliospore germination, basidiospore formation and the infection process of Puccinia xanthii on Xanthium occidentale*. Mycol. Res., 96: 661-669.
- NEINHUIS C., BARTHLOTT W., 1997 – *Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces*. Ann. Bot., 79: 667-677.
- NICHOLSON R.L., 1984 – *Adhesion of fungi to the plant cuticle*. In: D.W. ROBERTS, R.J. AIST. (Eds.), *Infection process of Fungi*: 74-89. The Rockefeller Foundation.
- ONOE T., TANI T., NAITO N., 1972 – *Scanning electron microscopy of crown rust appressorium produced on oat leaf surface*. Kagawa Daigaku Nogakubu Gakuzyutu Hokoku, 24(1): 42-47.
- PATTON R.F., JOHNSON D.W., 1970 – *Mode of penetration of needles of eastern white pine by Cronartium ribicola*. Phytopathology, 60: 977-982.
- PATTON R.E., SPEAR R.N., 1980 – *Stomatal influences on white pine blister rust infection*. Phytopath. Medit., 19: 1-7.
- PERKINS M.C., ROBERTS C.J., BRIGGS D., DAVIES M.C., FRIEDMANN A., HART C.A., BELL G.A., 2005 – *Surface morphology and chemistry of Prunus laurocerasus L. leaves: a study using x-ray photoelectron spectroscopy, time-of-flight secondary-ion mass spectrometry, atomic-force microscopy and scanning-electron microscopy*. Planta, 221: 123-134.
- RAGAZZI A., LONGO N., NALDINI B., MORICCA S., DELLAVALLE I., 2005 – *Basidiospore-derived penetration by species of Cronartium and Melampsora: an outline*. In: M.H. PEI, A.R. MCCracken (Eds.), *Rust diseases of Willow and Poplar*: 161-174.
- RAGAZZI A., MORICCA S., DELLAVALLE I., 2007 – *Ruggini di piante arboree forestali ed ornamentali*. Patron Editore, Bologna. 200 pp.
- REISIG K., GORZELANNY C., DANIELS U., MOERSCHBACHER B.M., 2006 – *The C28 aldehyde octacosanal is a morphogenetically active component involved in host plant recognition and infection structure differentiation in the wheat stem rust fungus*. Physiol. Mol. Plant Path., 68: 33-40.
- RIEDERER M., 1989 – *The cuticle of conifers: structure, composition and transport properties*. In: P.E. KOLATTUKUDY (Ed.), *Chemistry and Biochemistry of Natural Waxes*: 236-287. Elsevier, Amsterdam.
- RINGELMANN A., RIEDERER M., RIEDERER M., HILDEBRAND U., 2009 – *Two sides of a leaf blade: Blumeria graminis needs chemical cues in cuticular waxes of Lolium perenne for germination and differentiation*. Planta, 230: 95-105.
- SAVILE D.B.O., 1971 – *Coevolution of the rust fungi and their hosts*. Quad. Rev. Biol., 46: 211-218.
- SCHWINN F.J., DAHMEN H., 1973 – *Beobachtungen zum Infektionvorgang bei Erysiphe graminis DC*. Phytopath. Z., 77: 72-89.
- SMITH J.A., BLANCHETTE R.A., BURNES T.A., GILLMAN J.H., DAVID A.J., 2006 – *Epicuticular wax and white pine blister rust resistance in resistant and susceptible selections of eastern white pine (Pinus strobus)*. Am. Phytopath. Soc., 96: 171-177.
- STABENTHEINER E., PFEIFHOFER H.W., PETERS J., JIMENEZ M.S., MORALES D., GRILL D., 2004 – *Different surface characteristics of primary and secondary needles of Pinus canariensis*. Flora, 199: 90-99.
- STAUB T., DAHMEN H., SCHWINN F.J., 1974 – *Light and scanning electron microscopy of cucumber and barley powdery mildew on host and nonhost plants*. Phytopathology, 64(3): 364-372.
- THAIR B.W., LISTER G.R., 1975 – *The distribution and fine structure of the epicuticular leaf wax of Pseudotsuga menziesii*. Can. J. Bot., 53: 1063-1071.
- TSUBA M., KATAGIRI C., TAKEUCHI Y., TAKADA Y., YAMAOKA N., 2002 – *Chemical factors of the leaf surface involved in the morphogenesis of Blumeria graminis*. Physiol. Mol. Plant Path., 60: 51-57.
- VAZ PATTO M.C., NIKS R.E., 2001 – *Leaf wax layer may prevent appressorium differentiation but does not influence orientation of the leaf rust fungus Puccinia hordei on Hordeum chilense leaves*. Eur. J. Plant Path., 107: 795-803.
- WANG F., ZHANG P., QIANG S., ZHU Y.Z., XU L.L., 2008 – *Effects of epicuticular wax from Digitaria sanguinalis and Festuca arundinacea on infection by Curvularia eragrostidis*. Australas. Plant Path., 37: 43-52.
- WEN M., BUSCHHAUS C., JETTER R., 2006 – *Nanotubules on plant surfaces: chemical composition of epicuticular wax crystals on needles of Taxus baccata L.* Phytochemistry, 67: 1808-1817.
- WISSEMANN V., 2000 – *Epicuticular wax morphology and the taxonomy of Rosa (section Canina, subsection Rubiginosae)*. Plant Syst. Evol., 221: 107-112.
- WOO K-S, FINS L., McDONALD G.I., WIESE M.V., 2001 – *Difference in needle morphology between blister rust resistant and susceptible western white pine stocks*. Can. J. For. Res., 31: 1880-1886.
- YOSHIE F., SAKAI A., 1985 – *Types of Floring rings, distributional patterns of epicuticular waxes, and their relationships in the genus Pinus*. Can. J. Bot., 63: 2150-2158.
- ZABKA V., STANGL M., BRINGMANN G., VOGG G., RIEDERER M., HILDEBRAND U., 2008 – *Host surface properties affect prepenetration processes in the barley powdery mildew fungus*. New Phytol., 177(1): 251-263.

RIASSUNTO - Questo lavoro è il proseguimento, a carattere esclusivamente bibliografico, di precedenti osservazioni sulle relazioni fra i tessuti di superficie dell'ospite e le strategie di penetrazione proprie di alcune specie di Uredinales (Basidiomycota) nell'infezione di origine basidiosporica. Riguardo a questo argomento, risulta che Cronartium ribicola, C. flaccidum, C. comandrae, Coleosporium sp., Chrysomyxa abietis mettoni in atto, durante la fase monocariotica su foglie di Gimnosperme, non la strategia di penetrazione diretta attraverso la parete

delle cellule epidermiche, caratteristica di questa fase, ma quella indiretta per via stomatica, caratteristica della fase dicarionica. Dopo aver esaminato e discusso varie ipotesi tracciate in letteratura su questo particolare comportamento, sono state ricercate notizie sulla morfologia e sulle caratteristiche di modalità di distribuzione delle cere epicuticolari che rivestono gli organi aerei di Angiosperme e Gimnosperme; in particolare sono state considerate le cere epicuticolari degli ospiti di alcune specie di *Ascomycota* e

Uredinales e le varie strategie di penetrazione di tali specie. Tutto ciò ha permesso di individuare una possibile relazione fra la modalità di distribuzione delle cere epicuticolari dell'ospite e la strategia di penetrazione raggiunta dai patogeni considerati in seguito alla coevoluzione con i rispettivi ospiti. È stato quindi possibile dare una interpretazione riguardo al comportamento atipico della penetrazione di origine basidiosporica descritta per alcune specie di *Uredinales*.

AUTORI

Nicola Longo (nicola.longo@unifi.it), Biancamaria Naldini, Dipartimento di Biologia Evoluzionistica - Biologia Vegetale, Università di Firenze, Via La Pira 4, 50121 Firenze