

UNIVERZITET U BANJOJ LUCI

Prirodno-matematički fakultet

BIOLOGIJA GLJIVA

Svjetlana Lolić

Banja Luka, 2018. godina

BIOLOGIJA GLJIVA

Dr Svjetlana Lolić

Izdavač:

Univerzitet u Banjoj Luci, Prirodno-matematički fakultet

Za izdavača:

Goran Trbić

Recenzenti:

Prof. dr Milan Matavulj, redovni profesor

Prirodno-matematički fakultet Univerziteta u Novom Sadu

Prof. dr Ljiljana Topalić-Trivunović, redovni profesor

Tehnološki fakultet Univerziteta u Banjoj Luci

Autori fotografija:

Svjetlana Lolić

Ivana Vuković

Urednik:

Duško Jojić

Lektor:

Boško Đurđević

Štampa:

Grafid Banja Luka

Tiraž:

50 primjeraka

Senat Univerziteta u Banjoj Luci je odobrio upotrebu ovog udžbenika odlukom od 1. novembra 2018. godine, br. 02/04-3.2905-67/18

PREDGOVOR

Udžbenik *Biologija gljiva* je prvenstveno nastao iz potrebe za adekvatnom literaturom na osnovnim studijima *Biologije i Ekologije i zaštite životne sredine* Prirodno-matematičkog fakulteta Univerziteta u Banjoj Luci gdje se gljive izučavaju na osnovnim studijama u okviru predmeta *Biologija gljiva i lišajeva* i *Mikologija*. Vijekovima su gljive smatrane biljkama i mikologija, kao naučna disciplina koja proučava gljive, se razvijala u okviru botanike. Razvojem tehnologije i sticanjem novih naučnih saznanja gljive su još polovinom prošlog vijeka izdvojene u posebno carstvo organizama, iako se u domaćoj literaturi još uvijek često pogrešno nazivaju nižim biljkama. Od izdvajanja gljiva u posebnu grupu njihova sistematika se više puta mijenjala tako da se javila potreba za pisanjem udžbenika u kom bi bila predstavljena savremena taksonomija gljiva i gljivama sličnih organizama, kao i najnovija saznanja iz oblasti mikologije.

Osnovni cilj knjige jeste da se sistematizuju podaci iz udžbenika koji se koriste širom svijeta kako bi studenti bili upoznati sa rezultatima novih istraživanja iz ove oblasti. Takođe, želja mi je da se studenti detaljnije upoznaju sa najčešćim jestivim i otrovnim gljivama našeg područja, jer se kroz praksu pokazalo da im upravo ovaj aspekt nauke o gljivama najviše privlači pažnju, a u udžbeničkoj literaturi je obično nedovoljno ili nikako obrađen. Knjiga je stoga, osim studentima, namijenjena svima koji se bave gljivama.

Posebnu zahvalnost dugujem profesoru Milanu Matavulju koji me je uveo u čarobni svijet gljiva i koji je svojim sugestijama i korisnim savjetima poboljšao kvalitet rukopisa.

SADRŽAJ

1. UVOD U MIKOLOGIJU	1
1.1. Kratak istorijski pregled	1
1.2. Položaj gljiva u živom svijetu	4
2. MORFOLOGIJA GLJIVA	11
2.1. Čelija gljiva.....	11
2.1.1. Čelijski zid gljiva	12
2.1.2. Septe i Woroninova tjelašca.....	13
2.1.3. Čelijska membrana.....	15
2.1.4. Citoplazma i organele	16
2.1.5. Jedro	18
2.2. Hife i micelija	18
2.2.1. Modifikacije micelije	22
2.2.2. Plodna tijela	25
2.2.2.1. Tipovi askokarpa	26
2.2.2.2. Tipovi bazidiokarpa.....	29
3. RAZMNOŽAVANJE GLJIVA.....	38
3.1. Bespolno razmnožavanje.....	38
3.2. Polno razmnožavanje.....	41
3.3. Pleomorfizam.....	48
4. EKOLOGIJA GLJIVA	52
4.1. Mikoriza.....	54
4.2. Lišajevi	57
5. ULOGA I ZNAČAJ GLJIVA.....	64
5.1. Privredni značaj gljiva	65
5.1.1. Gljive u prehrambenoj industriji.....	65

5.1.2.	Gljive u medicini i farmaciji	68
5.1.3.	Industrijska upotreba gljiva.....	73
5.2.	Gljive u ishrani	74
5.2.1.	Jestive gljive naših prostora	78
5.3.	Negativno dejsto gljiva	94
5.3.1.	Gljive izazivači bolesti biljaka.....	95
5.3.2.	Gljive izazivači bolesti čovjeka i životinja	98
5.3.3.	Otrovne gljive	100
5.3.4.	Mikotoksini	117
6.	TAKSONOMIJA GLJIVA.....	121
6.1.	Microsporidia.....	121
6.2.	Chytridiomycota	123
6.3.	Neocallimastigomycota	127
6.4.	Blastocladiomycota	128
6.5.	Glomeromycota	129
6.6.	Incertae sedis	132
6.6.1.	Mucoromycotina	132
6.6.2.	Entomophthoromycotina.....	136
6.6.3.	Kickxellomycotina	137
6.6.4.	Zoopagomycotina	138
6.7.	Ascomycota	138
6.7.1.	Taphrinomycotina	140
6.7.2.	Saccharomycotina	142
6.7.3.	Pezizomycotina	144
6.8.	Basidiomycota	157
6.8.1.	Pucciniomycotina.....	159
6.8.2.	Ustilaginomycotina	164
6.8.3.	Agaricomycotina.....	167
6.9.	Wallemiomycetes	183

7. Gljivama slični organizmi – pseudogljive	185
7.1. Myxomycota - sluzave gljive	185
7.2. Oomycota – vodene plijesni	191
7.3. Hyphochytriomycota	196
PRILOG	197
LITERATURA.....	211

1. UVOD U MIKOLOGIJU

1.1. Kratak istorijski pregled

Ljudi sakupljaju gljive još od praistorije. Crteži gljiva koji se nalaze na pećinskim zidovima na području Španije potiču još iz starijeg kamenog doba. Da je čovjek znao za dobrobiti koje može imati od gljiva govori i nalaz zaleđene mumije koja je pronađena na Alpama na granici između Austrije i Italije, i to na 3200 metara nadmorske visine. Mumija je popularno nazvana Ötzi ili Ledeni čovjek (Slika 1), a pretpostavlja se da je živio prije otprilike 5300 godina. Ovo je jedan od najznačajnijih arheoloških nalaza budući da je Ötzi najstarije datirani čovjek kom je potpuno sačuvana odjeća i obuća. Za pojasom je imao okačenu torbicu u kojoj su se između ostalog nalazili komadići gljive *Fomes fomentarius*, u narodu poznatoj kao trud (Slika 2). Ova gljiva se dugo koristila kao kresivo za paljenje vatre, budući da se osušena veoma lako zapali i dugo gori, a i danas se koristi u pčelarstvu za smirivanje pčela prilikom rada sa njima. Druga gljiva, čije je komade Ötzi nosio zavezane oko ruke, je *Fomitopsis betulina* ili brezova guba (Slika 3), koja ima protivupalno dejstvo, a koristi se i za ublažavanje stomaknih tegoba.



Slika 1. Ötzi–ledeni čovjek



Slika 2. Trud



Slika 3. Brezova guba

Gljive su naročito cijenjene u Kini, gdje se vijekovima koriste u ishrani i tradicionalnoj medicini. O njihovoj upotrebi u Starom Rimu govori i latinski naziv jedne od najcjenjenijih jestivih gljiva. Naime, gljiva poznata kao blagva je bila omiljena hrana rimskog imperatora Nerona pa odatle potiče i njen latinski naziv *Amanita caesarea*. Često se pominju u mitologijama različitih naroda gdje su povezivane sa mračnim silama, vilama i čarobnjacima, ali su nerijetko bile i simbol dugovječnosti i blagostanja. Neke gljive su i danas zadržale narodna imena koja ukazuju na strah koji su izazivale među ljudima, kao što su vještičje srce (*Clathrus ruber*) (Slika 4), ludara (*Boletus satanas*), đavolji prsti (*Clathrus archeri*) (Slika 5) i mrtvačevi prsti (*Xylaria polymorpha*). Druge visoko cijenjene gljive su dobile nazive po mitskim i biblijskim likovima i kraljevima,

kao što su kraljevka (*Boletus regius*), judino uvo (*Auricularia auricula judae*), Adonis mikenski (*Mycena adonis*) ili gljiva svetog Georgija – đurđevača (*Calocybe gambosa*). Gljive se spominju i u Bibliji, a gljiva reishi (*Ganoderma lucidum*) je oslikana na zidovima zabranjenog grada u Pekingu. Starosjedioci američkog kontinenta su koristili halucinogene gljive za dobijanje vizija od bogova, a spore puhara su koristili za zasipanje rana i udisali su ih kada ih boli grlo. Gljive se mogu naći i na slikama u egipatskim piramidama, kao i na radovima Asteka, Inka i Maja. Stršak (*Phallus impudicus*) se javlja u narodnim pričama kao falusni simbol, a za tartufe se vijekovima smatra da imaju afrodizijačko dejstvo.



Slika 4. Vještičje srce



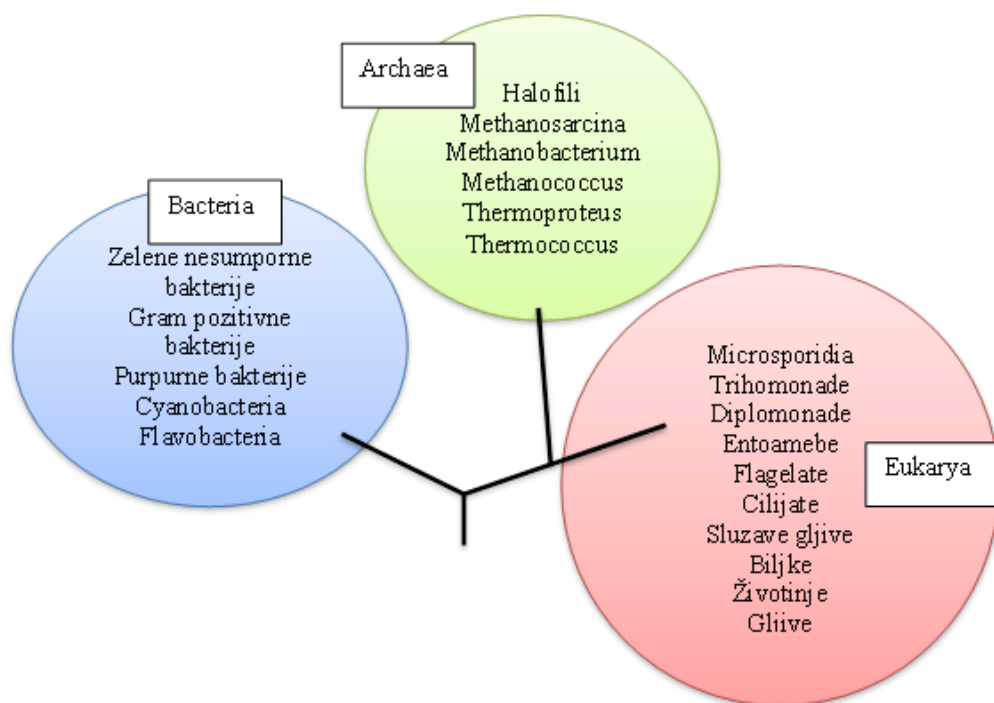
Slika 5. Đavolji prsti

Prve pisane opise gljiva dao je još Euripid u V vijeku p.n.e. Aristotel je u IV vijeku p.n.e. sve žive organizme podijelio u dvije velike grupe: biljke i životinje. Gljive je, prije svega zbog toga što je posmatrao uglavnom makrogljive koje nemaju sposobnost kretanja, smatrao biljkama kojima nedostaju određeni organi. Plinije Stariji ih je u I vijeku podijelio na jestive i otrovne. Još u XII vijeku Albert von Bolsted je smatrao da su gljive prelazna grupa organizama između biljaka i životinja. Međutim, na status carstva, odnosno posebne grupe organizama koja se razlikuje od biljaka i životinja, čekale su još punih 600 godina, sve do 1821. godine kada ih je Elias Magnus Fries izdvojio kao zasebno carstvo. Fries se u naučnim krugovima, zajedno sa Christiaan Hendrik Persoon-om, smatra pioninom moderne taksonomije gljiva. Sistemi klasifikacije organizama su se mijenjali dalje kroz istoriju i neki od najznačajnijih su oni koje su predložili Haeckel, Whittaker, Woese i Cavalier-Smith.

Ernst Haeckel je 1878. godine živi svijet podijelio na tri carstva; postojećim carstvima Animalia (životinje) i Plantae (biljke) je dodao još jedno, treće carstvo, koje je nazvao Protista, a u koje je svrstao „prostije građene biljke i životinje“. Sve do polovine dvadesetog vijeka gljive su smatrane biljkama pa otuda i njihovi raniji nazivi Mycophyta i Eumycophyta (gr. *phyton* – biljka). Tek su 1969. godine, prihvatanjem Whittaker-ove podjele živog svijeta na pet carstava, gljive u naučnom svijetu definitivno dobile status posebnog carstva. Naime, Whittaker je sve žive organizme razvrstao u sljedeća carstva:

- **Monera** – organizmi sa prokariotskim tipom ćelije;
- **Protisti** – prostije građeni eukariotski organizmi koji nemaju tkiva;
- **Plantae** – biljke, organizmi sa eukariotskim tipom ćelije koja ima razvijen ćelijski zid i autotrofnim načinom ishrane;
- **Animalia** – životinje, organizmi sa eukariotskim tipom ćelije koja nema razvijen ćelijski zid i heterotrofnim načinom ishrane;
- **Fungi** – gljive, organizmi sa eukariotskim tipom ćelije koja ima razvijen ćelijski zid i heterotrofnim načinom ishrane.

1977. godine američki naučnik Carl Woese, zajedno sa svojim kolegama, predlaže novi način klasifikacije živog svijeta na osnovu sličnosti i razlika 16S ribozomalnih RNK molekula. Oni su živi svijet podijelili na tri domena (Slika 6):



Slika 6. Filogenetsko stablo života

Međutim, i ovaj sistem klasifikacije ima svoje nedostatke. Protisti obuhvataju veliku grupu organizama koji se razlikuju i prema tipu ishrane i prema filogenetskom porijeklu. Cavalier-Smith i saradnici su 1993. godine predložili da se ovo carstvo podijeli na dva nova: **Protozoa**, koje obuhvata

dotkivne, najčešće jednoćelijske eukariotske organizme sa heterotrofnim načinom ishrane (dotkivni organizmi mogu biti i višećelijski, ali nikada ne obrazuju prava tkiva i organe po čemu su i dobili naziv), i **Chromista**, koje obuhvata dotkivne, jednoćelijske, kolonijalne ili končaste eukariotske organizme sa autotrofnim načinom ishrane. Ni prema ovoj podjeli npr. virusi uopšte nisu klasifikovani u žive organizme. Generalno, još uvijek ne postoji sistematska podjela koja je prihvaćena od strane cjelokupne naučne javnosti, budući da je 2012. godine predloženo da se i virusima da rang carstva. Naime, iako ne posjeduju neke od osnovnih karakteristika živih bića, nemaju ćelijsku organizaciju, ne rastu, nemaju sopstveni metabolizam i karakteristike živog pokazuju samo kada se nađu unutar ćelije domaćina, neosporno je da ostvaruju genetički kontinuitet, tj. da se na osnovu jedne virusne čestice formira veći broj identičnih kopija pa većina naučnika ipak smatra da se radi o obliku života. Pored toga, postoji i čitav niz organizama sa nejasnim sistematskim položajem, koji imaju karakteristike dvije različite grupe organizama. Sluzave gljive npr. u jednom svom životnom stadijumu imaju karakteristike gljiva, dok su u drugom građeni kao protozoe i danas kažemo da su to „gljivama slični organizmi“. Euglene sadrže hlorofil a i b, primarno su autotrofni organizmi, ali imaju sposobnost i heterotrofije, aktivno se kreću pomoću bičeva, sadrže očnu mrlju pa ih većina naučnika više ne smatra algama, gdje su ranije svrstavane, već ih ubraja u bičare, odnosno u protozoe. Sa napretkom nauke, novim saznanjima o filogenetskim vezama i razvojem molekularnih analiza neprekidno se mijenja i sistematika živog svijeta i predlažu se novi sistemi klasifikacije organizama.

1.2. Položaj gljiva u živom svijetu

Grana biologije koja se bavi proučavanjem gljiva, njihove građe, metabolizma, biohemije, ekologije i sistematike, naziva se **mikologija** (od grčkog *mykes* – gljiva, i *logos* – nauka). Budući da su gljive dugo smatrane nižim biljkama mikologija se prvobitno razvijala u okviru botanike. Botaničari su biljke dijelili na **kormofite**, odnosno više biljke koje posjeduju korijen, stablo i list, i **talofite**, odnosno niže biljke koje ne posjeduju tkiva i organe, a u koje su svrstavali alge, gljive, lišajeve, pa čak i bakterije i viruse. Međutim, za razliku od biljaka koje su autotrofni organizmi, posjeduju hlorofil i vrše fotosintezu, gljive su heterotrofi, tj. hrane se uginulom organskom materijom - saprotrofne gljive, ili živom organskom materijom – parazitske gljive.

Pored osnovne razlike u tipu ishrane postoji i niz drugih karakteristika po kojima se gljive razlikuju od biljaka. Biljna ćelija sadrži ćelijski zid čija je osnova izgrađena od celuloze i pektina, dok osnovnu komponentu ćelijskog zida gljiva predstavlja hitin; ista ona supstanca koja ulazi u sastav egzoskeleta beskičmenjaka i daje čvrstinu tijela rakovima i insektima. Vodene plijesni koje

pripadaju grupi Oomycota u sastavu ćelijskog zida sadrže celulozu kao i biljke, ali je njihov sistematski položaj upitan. Ranije su svrstavane u carstvo gljiva, neki ih upravo zbog građe ćelijskog zida smatraju čak i algama, a prema novijim sistemima klasifikacije riječ je o gljivama sličnim organizmima koji pripadaju carstvu hromista.

Za razliku od autotrofnih organizama koji u sastavu svojih ćelija sadrže pigment hlorofil, gljive posjeduju pigment melanin koji je tipičan za životinjsku ćeliju. Kod čovjeka na primjer melanin je odgovoran za boju kože, kose i oči. Njegova osnovna uloga kod gljiva je potpuno suprotna ulozi koju pigmenti imaju u biljnoj ćeliji: melanin štiti ćeliju od negativnog uticaja UV zračenja, dok kod biljaka pigmenti apsorbuju svjetlost određene talasne dužine i koriste energiju fotona u procesu fotosinteze. Gljive reaguju i na različitu talasnu dužinu svjetlosti u odnosu na biljke. Biljke posjeduju fotoreceptor fitohrom koji je odgovoran za fotomorfogenezu. Od ovog pigmenta zavisi početak cvjetanja, klijanje sjemena, veličina, oblik i broj listova i niz drugih karakteristika, i kod biljaka apsorbuje crvenu svjetlost sa maksimumom apsorpcije vidljive svjetlosti talasne dužine oko 660 nm. S druge strane, talasna dužina svjetlosti koja izaziva fotomorfogenezu kod gljiva iznosi 320 do 480 nm. I sistem hormona koji utiču na rast, diobu i diferenciranje ćelija se potpuno razlikuje od hormona koji istu funkciju obavljaju u biljnoj ćeliji. Sistem citohroma koji se nalazi na unutrašnjoj membrani mitohondrija i učestvuje u transportu elektrona u procesu ćelijskog disanja je sličan sistemu citohroma koji se nalazi kod ptica i sisara, a potpuno se razlikuje od sistema citohroma kod biljaka. Rezervna materija koju gljive nakupljaju je glikogen, što je takođe animalna karakteristika, dok biljke u svojim ćelijama nakupljaju skrob.

Ipak, možda i najveća razlika po kojoj se gljive razlikuju od ostalih organizama se odnosi na njihovo jedro. Kod većine eukariotskih organizama tjelesne, odnosno somatske ćelije, sadrže dvije garniture hromozoma i takve ćelije se označavaju kao diploidne ($2n$). Pritom jedna garnitura hromozoma potiče od oca, a druga od majke. Gameti sadrže jednu garnituru hromozoma i takve ćelije su haploidne (n). Kod biljaka se javlja i pojava poliploidije, tj. da se u jedru može naći i veći broj garnitura hromozoma. U razvojnem ciklusu gljiva se pored haploidne i diploidne faze javlja još i faza **dikariona**, kod koje svaka ćelija sadrži po dva haploidna jedra. Pojava dva jedra u ćeliji nije neuobičajena za živi svijet. Ćelije jetre hepatociti takođe mogu sadržati dva jedra, ali je riječ o dva diploidna jedra. Pojava dva haploidna jedra u ćeliji je jedinstvena za svijet gljiva. Kod nekih grupa gljiva ova faza traje relativno kratko, dok je kod najsloženije građenih gljiva iz razdjela Basidiomycota ovo dominantna faza u ciklusu razvika. Druga specifičnost vezana za jedro gljiva jeste njegova sposobnost **migracije** iz ćelije u ćeliju. Biljne ćelije sadrže kanale plazmodezme kroz koje prolaze citoplazmatične niti pomoću kojih se ostvaruje komunikacija između susjednih ćelija. Međutim, kroz plazmodezme može da struji samo

citoplazma, ne i jedro ili druge organele. Između ćelija gljiva postoje otvori, pore kroz koje mogu prolaziti i jedro i organele i ovo je jedinstvena pojava za živi svijet. Ova jedinstvena sposobnost migracije jedra i organela iz ćelije u ćeliju, postojanje dikarionske faze u ciklusu razvića, kao i heterotrofni način ishrane su osnovni razlozi zbog kojih se gljive nikako ne mogu smatrati biljkama. Danas nema sumnje da je riječ o posebnoj, specifičnoj i veoma raznovrsnoj grupi organizama koja sadrži oko 100.000 opisanih vrsta svrstanih u posebno carstvo gljiva ili Fungi. Prema slobodnim procjenama, smatra se da postoji preko milion vrsta gljiva i da, pored insekata, pripadaju najbrojnijoj grupi organizama na Zemlji.

Generalno, klasifikacija gljiva u određene kategorije se susreće sa brojnim izazovima. Naučna disciplina koja proučava raznovrsnost organizama, istražuje njihove sličnosti i razlike, ali i njihove evolucione i filogenetske odnose, naziva se **sistematika**. Jedan od osnovnih zadataka sistematike jeste da izvrši klasifikaciju organizama pa se u zavisnosti od grupe organizama koju proučava razlikuje npr. sistematika bakterija, sistematika algi, sistematika gljiva, sistematika biljaka ili sistematika životinja. Dio sistematike koji se bavi identifikacijom, imenovanjem i razvrstavanjem organizama u sistem klasifikacije koji se sastoji iz niza hijerarhijskih jedinica se naziva **taksonomija**. Sistematska jedinica bez obzira na hijerarhijski nivo se označava kao *takson*. Taksoni su konkretne kategorije i imaju latinske nazive koji se pišu prema pravilima Međunarodnog kodeksa botaničke nomenklature. Takson može biti tačno određena vrsta, kao npr. *Amanita muscaria*, ali i porodica Amanitaceae ili razdio Basidiomycota. **Sistematska kategorija** je bilo koji takson koji obuhvata grupu organizama na istom hijerarhijskom nivou. Osnovne sistematske kategorije su vrsta (*species*), rod (*genus*), porodica (*familia*), red (*ordo*), klasa (*classis*), razdio (*divisio*) carstvo (*regnum*) i domen (*regio*). Pored osnovnih postoje i dopunske kategorije, kao što su podrazdio, potklasa, superfamilija, podvrsta, varijetet, soj i druge.

Osnovna taksonomska kategorija je vrsta ili *species*. Vrstu čini skup populacija jedinki koje imaju zajedničke genetičke, morfološke i fiziološke karakteristike, a koje su međusobno povezane i prostorno i vremenski i ostvaruju genetički kontinuitet. Vrsta ima latinski naziv koji se sastoji iz dvije riječi; prva označava naziv roda i piše se velikim slovom, a druga bliže opisuje samu vrstu i piše se malim slovom (*Calvatia gigantea* = velika puhara). Vrste koje su međusobno filogenetski povezane i imaju niz zajedničkih karakteristika se svrstavaju na viši hijerarhijski nivo, a to je rod ili *genus*. Filogenetski bliski rodovi sa zajedničkim karakteristikama se dalje grupišu u porodice ili *familiae*. Naziv porodice se formira tako što se na naziv tipičnog roda dodaje nastavak *aceae*. Više srodnih familija se dalje svrstava u red ili *ordo*, čiji se latinski naziv dobija dodavanjem nastavka *ales* na naziv tipične familije. Više redova sa zajedničkim porijeklom se svrstava u klasu ili *classis* za koju je kod gljiva

karakterističan nastavak *mycetes*. Klase dalje obrazuju razdio ili *divisio* čiji je karakterističan nastavak *mycota*, a više razdjela obrazuje carstvo ili *regnum*. Najviša sistematska kategorija je domen ili *regio* (Tabela 1). Dopunske sistematske kategorije se formiraju dodavanjem nastavka *sub* (pod) ili *super* (nad) na naziv osnovne kategorije.

Tabela 1. Primjer klasifikacije gljiva

kategorija	naziv	
domen (<i>regio</i>)	Eucarya	Eucarya
carstvo (<i>regnum</i>)	Fungi	Fungi
podcarstvo (<i>subregnum</i>)	Dikarya	Dikarya
razdio (<i>divisio</i>)	Basidiomycota	Ascomycota
podrazdio (<i>subdivisio</i>)	Agarycomycotina	Pezizomycotina
klasa (<i>classis</i>)	Agaricomycetes	Pezizomycetes
red (<i>ordo</i>)	Agaricales	Pezizales
porodica (<i>familia</i>)	Amanitaceae	Morchellaceae
rod (<i>genus</i>).	<i>Amanita</i>	<i>Morchella</i>
vrsta (<i>species</i>)	<i>Amanita muscaria</i> (L.) Lam.	<i>Morchella rotunda</i> Boudier

Poseban izazov za sistematiku gljiva jeste što se o njihovoj filogeniji i evoluciji vrlo malo zna, a i fosilni ostaci gljiva su rijetki. Drugi problem sa kojim se sistematika gljiva susreće jeste taj što veliki broj gljiva ima složene životne cikluse sa razvojnim stadijumima koji su međusobno toliko različiti da su im naučnici davali različite latinske nazive ne znajući da je riječ o jednoj te istoj vrsti organizma. Tako je npr. Micheli 1729. godine opisao plijesan koja formira strukturu nalik na stabljiku čiji prošireni vrh formira nizove spora i dao joj naziv *Aspergillus capitatus*. Skoro sto godina poslije, Link je 1824. godine opisao novu vrstu koja formira žuta loptasta tjelašca unutar kojih se obrazuju vrećice sa sporama i dao joj naziv *Eurotium herbariorum*. Tek 1854. godine De Bary je gajeći gljivice na vještačkoj podlozi pokazao da se radi o dva razvojna stadijuma iste vrste plijesni.

Za gljivice za koje se nije znalo da li uopšte posjeduju polni stadijum razvića Fuckel je 1870. godine uveo naziv „nesavršene gljive“, odnosno „*Fungi imperfecti*“, a kasnije su sve takve gljivice svrstane u vještački formiran podrazdio gljiva Deuteromycotina. Posljedica je da se jedna vrsta gljiva svrstava u dva različita podrazdjela i to pod različitim latinskim nazivima kojih je često bilo i mnogo više od dva, u zavisnosti koliko različitih razvojnih stadijuma gljivica ima. Ovo je potpuno u suprotnosti sa principom binarne nomenklature koji je uveo Carl Linne u 18-tom vijeku gdje se svakoj vrsti pripisuje jedan latinski naziv. Savremena sistematika gljiva zahvaljujući razvoju molekularne biologije pokušava da prevaziđe ovaj problem i da klasifikaciju izvrši prema filogenetskim srodničkim odnosima.

Ainsworth je 1973. godine podijelio carstvo gljiva na dva razdjela: sluzave gljive ili Myxomycota (grč.: *myxa* – sluzav), koje u svom životnom ciklusu imaju karakterističan ameboidni stadijum, i prave gljive ili Eumycota (grč.: *eu* – pravi). Prave gljive je zatim podijelio na pet podrazdjela (Tabela 2):

- Mastigomycotina (grč. *mastix* – bič) za koje su karakteristične pokretne spore sa dva biča različite dužine i građe;
- Zygomycotina (grč. *zygon* – par) koje ne formiraju gamete već imaju specifičan polni proces zigogamiju;
- Deuteromycotina – (grč. *deuteros* – drugi) gljive kod kojih nije poznat polni proces u ciklusu razvića;
- Ascomycotina (grč. *askos* – kesa) kod kojih se u polnom procesu formira vrećica, askus, unutar koje se obrazuje 8 unutrašnjih endospora;
- Basidiomycotina (grč. *basidion* – baza) kod kojih se u polnom procesu formira vrećica, bazidija, na kojoj se obrazuju 4 spoljašnje egzospore.

Navedena podjela gljiva prema Ainsworth-u je sa novim naučnim saznanjima pretrpila brojne izmjene, ali se i danas vrlo često zbog svoje jednostavnosti može naći u literaturi. Tako su npr. sluzave gljive i oomikote u potpunosti izbačene iz carstva gljiva i označavaju se kao „gljivama slični organizmi“. Značajan broj gljiva se označava kao *incertae sedis* – tj. ubrajaju se u carstvo gljiva, ali sa nejasnim taksonomskim položajem, odnosno ne ubrajaju se niti u jedan od definisanih razdjela gljiva.

Tabela 2. Sistematika gljiva prema Ainsworth-u (1973)

carstvo	razdio	podrazdio	klasa
Fungi	Myxomycota	Myxomycotina	Acrasiomycetes
			Myxomycetes
			Plasmodiophoromycetes
	Eumycota	Mastigomycotina	Chytridiomycetes
			Hyphochytridiomycetes
			Oomycetes
		Zygomycotina	Zygomycetes
			Trichomycetes
		Deuteromycotina	Blastomycetes
			Hyphomycetes
			Coelomycetes
		Ascomycotina	Hemiascomycetes
			Plectomycetes
			Pyrenomycetes
			Laboulbeniomycetes
			Loculoascomycetes
			Discomycetes
		Basidiomycotina	Hymenomycetes
			Gasteromycetes
			Teliomycetes

Savremena sistematika gljiva prema podacima iz 2018. godine prihvata podjelu koju su dali Hibbet i saradnici 2007. godine i razlikuje sledeće više taksone (Tabela 3):

Tabela 3. Sistematika gljiva prema Hibbet-u (2007)

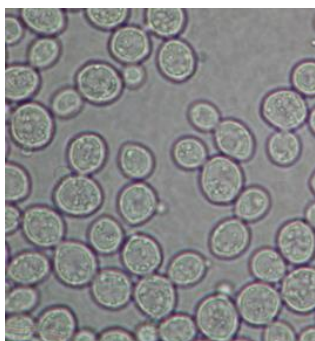
carstvo	podcarstvo	razdio	podrazdio
Fungi		Microsporidia	
		Chytridiomycota	
		Neocallimastigomycota	
		Blastocladiomycota	
		Glomeromycota	
		<i>Incertae sedis</i> *	Entomophthoromycotina
			Kickxellomycotina
			Mucoromycotina
			Zoopagomycotina
	Dikarya	Ascomycota	Taphrinomycotina
			Saccharomycotina
			Pezizomycotina
		Basidiomycota	Pucciniomycotina
			Ustilaginomycotina
			Agaricomycotina

* Gljive koje ne pripadaju nijednom razdjelu

Treba napomenuti da bez obzira koliko sistemi klasifikacije zaista odražavaju filogenetske odnose, riječ je o vještačkoj tvorevini koja je pod subjektivnim uticajem čovjeka. Različiti naučnici pridaju različitu važnost pojedinim karakteristikama organizama pa otud i postojanje različitih sistema klasifikacije koji su podložni neprestanim promjenama.

2. MORFOLOGIJA GLJIVA

U morfološkom pogledu gljive predstavljaju raznovrsnu grupu organizama. Među njima ima predstavnika koji su jednoćelijski, kao što su npr. kvasci (Slika 7), preko končastih plijesni (Slika 8) čija se struktura jasno vidi isključivo pod mikroskopom, do gljiva čija samo plodna tijela (sporokarpi) mogu imati preko jednog metra u prečniku i imati masu od nekoliko kilograma, kao što je velika puhara *Calvatia gigantea* (Slika 9).



Slika 7. kvasac



Slika 8. plijesni



Slika 9. *Calvatia gigantea*

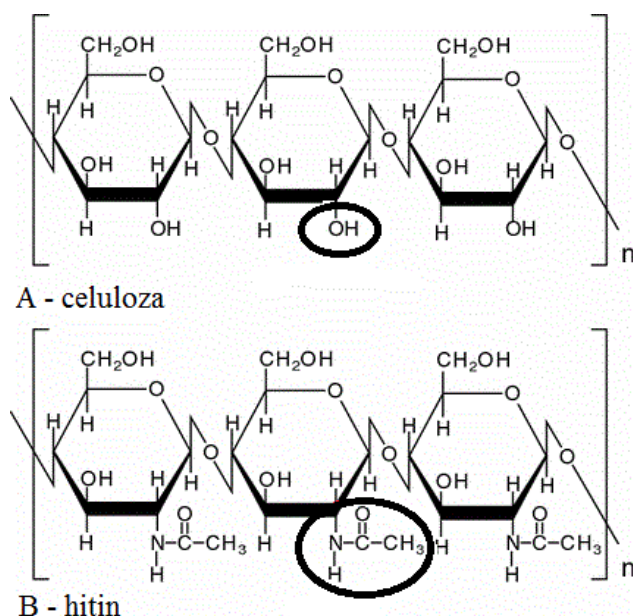
Struktura im može biti nježna i končasta (*Penicillium notatum*), ali i tvrda i kožasta, kao što je slučaj sa plodnim tijelima gljiva *Ganoderma lucidum*, *Fomes fomentarius* i drugim. Bez obzira na nivo organizacije, osnovna strukturna i funkcionalna jedinica građe gljiva je ćelija.

2.1. Ćelija gljiva

Ćelija gljiva je tipična eukariotska ćelija koja se sastoji iz ćelijskog zida, citoplazmatične membrane, citoplazme, organela i diferenciranog jedra. Iako sadrži sve glavne komponente kao i biljna ili životinjska ćelija, ona ima i niz specifičnosti. Jedna od specifičnosti jeste građa ćelijskog zida koja se razlikuje od građe ćelijskog zida kod biljaka, dok animalna ćelija uopšte ne posjeduje ćelijski zid.

2.1.1. Čelijski zid gljiva

Spoljašnji omotač ćelije gljiva je ćelijski zid. On daje oblik i čvrstinu ćelijama, vrši njihovo međusobno povezivanje i učestvuje u procesima apsorpcije i ekskrecije. Za razliku od bakterija, kod kojih u sastavu ćelijskog zida dominira peptidoglukan murein i biljaka kod kojih se sastoji od celuloze i pektina, u sastavu ćelijskog zida pravih gljiva dominira hitin. Hitin je polisaharid sastavljen od velikog broja linearno povezanih jedinica β -1,4 N-acetilglukozamina (Slika 10), a sintetise ga citoplazmatska membrana. Pored ćelijskog zida gljiva ulazi u sastav spoljašnjeg egzoskeleta artropoda, krljušti riba, a može se naći i kod mekušaca. Druga komponenta koja dominira u sastavu ćelijskog zida je glukan, polimer glukoze koji je odgovoran za unakrsno povezivanje molekula hitina što daje čvrstinu ćelijskom zidu. Pored hitina i glukana u sastav ćelijskog zida ulaze i proteini. Riječ je o strukturnim glikoproteinima i o enzimima koji učestvuju u samom procesu sinteze ćelijskog zida.



Slika 10. Strukturna formula molekula celuloze (A) i hitina (B)

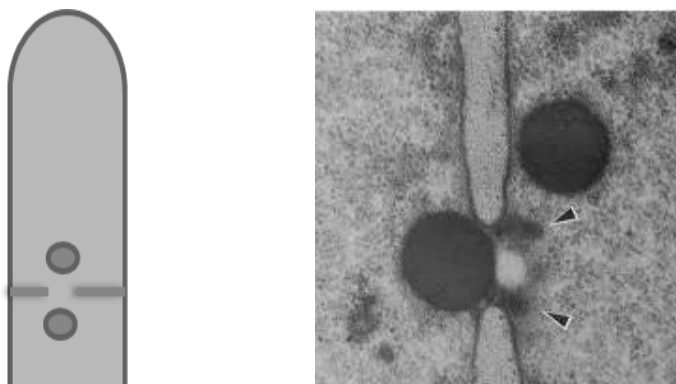
Kod kvasaca iz razdjela Ascomycota u ćelijskom zidu dominiraju manan i glukan, dok kod kvasaca koji pripadaju razdjelu Basidiomycota dominiraju hitin i manan. Vodene plijesni Oomycota u sastavu ćelijskog zida sadrže celulozu i glukane, mada i među njima ima izuzetaka. Tako npr. gljivice iz roda *Saprolegnia* sadrže i hitin. Sluzave gljive imaju ameboidni stadijum koji uopšte ne posjeduje ćelijski zid. Prilikom formiranja sporonosnih struktura ćelije se udružuju i formiraju dršku koja na vrhu nosi mješak u kom se formiraju spore,

tzv. sporangiju. Čelije koje obrazuju dršku, kao i same spore, sadrže ćelijski zid u kom dominira celuloza. Obe ove grupe su, između ostalog i zbog posjedovanja celuloze u ćelijskom zidu, prema novoj sistematici izbačene iz carstva gljiva.

2.1.2. Septe i Woroninova tjelašca

Još jedna od specifičnosti građe ćelije kod gljiva jeste postojanje već navedene mogućnosti kretanja citoplazme, ali i organela pa i jedra iz jedne ćelije u drugu. To je moguće zahvaljujući postojanju specifičnih otvora **pora** na pregradama, **septama**, koje razdvajaju dvije susjedne ćelije. Građa pora, kao i mehanizam njihovog zatvaranja, karakterističan je za različite grupe gljiva. Budući da zbog postojanja pora između ćelija postoji kontinuitet, ukoliko bi došlo do mehaničke povrede iscurio bi kompletan ćelijski sadržaj, ne samo iz oštećene, već i iz susjednih ćelija, što bi moglo dovesti do ugibanja cijelog organizma. Da do toga ne bi došlo, uz pore se nalaze posebne strukture **Woroninova tjelašca**, čija je osnovna funkcija zatvaranje pora kako bi se gljiva zaštitila od ozlijeda.

Končaste gljive iz razdjela Ascomycota imaju prostije građene pore i Woroninova tjelašca (Slika 11). Kod njih su pore predstavljene jednim centralnim prostim otvorom na septi između dvije ćelije, a zatvaraju ih granularna Woroninova tjelašca.

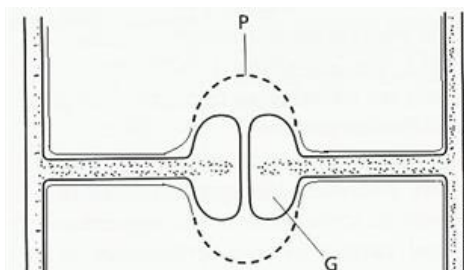


Slika 11. Woroninova tjelašca

Septe nastaju invaginacijom naspramnih bočnih dijelova ćelijskog zida i ćelijske membrane pri čemu u centru ostaje otvor pora kroz koji struji citoplazma brzinom 1 do 40 cm/sat. Ovo kretanje citoplazme i organela se može jasno pratiti posmatranjem aktivnih hifa pod svjetlosnim mikroskopom. Granularna Woroninova tjelašca nastaju kao modifikacija peroksizoma, tj.

predstavljena su vezikulom prečnika 0,1 do 1 μm koja je obavijena jednostrukom membranom. Unutrašnjost vezikule je ispunjena proteinom hex-1 koji obrazuje kristalno jezgro. Zatvaranjem septe ona izoluju povrijeđeni dio i omogućavaju nastavak rasta ostatku gljive.

Gljive iz razdjela Basidiomycota imaju složenije građene pore i septe. Kod podrazdjela Pucciniomycotina septe i pore su građene slično kao kod končastih Ascomycota, ali ne posjeduju Woroninova tjelašca. Kod Agaricomycotina pora je centralno postavljena na septi, ima izgled kanala i nastaje tako što ćelijski zid na krajevima septi formira bačvasta proširenja od glukana (Slika 12). Ovakav tip septe se označava kao **doliporni**. Sa obe strane kanala se nalazi mrežica membrana, tzv. parentozomi, koje su porijeklom od endoplazmatičnog retikuluma. U slučaju povrede ove membrane kolabiraju i formiraju kapicu koja zatvara otvor kanala i na taj način obavljaju istu funkciju kao Woroninova tjelašca. Jedra ne mogu migrirati kroz nemodifikovane doliporne septe i njihovo kretanje iz ćelije u ćeliju se vrši samo u određenim fazama životnog ciklusa kada dolazi do enzimske razgradnje septe. Kod podrazdjela Ustilagomycotina krajevi septe su blago zadebljali i formira se pora koja, kao i kod Agaricomycotina posjeduje sa obe strane membransku kapicu.

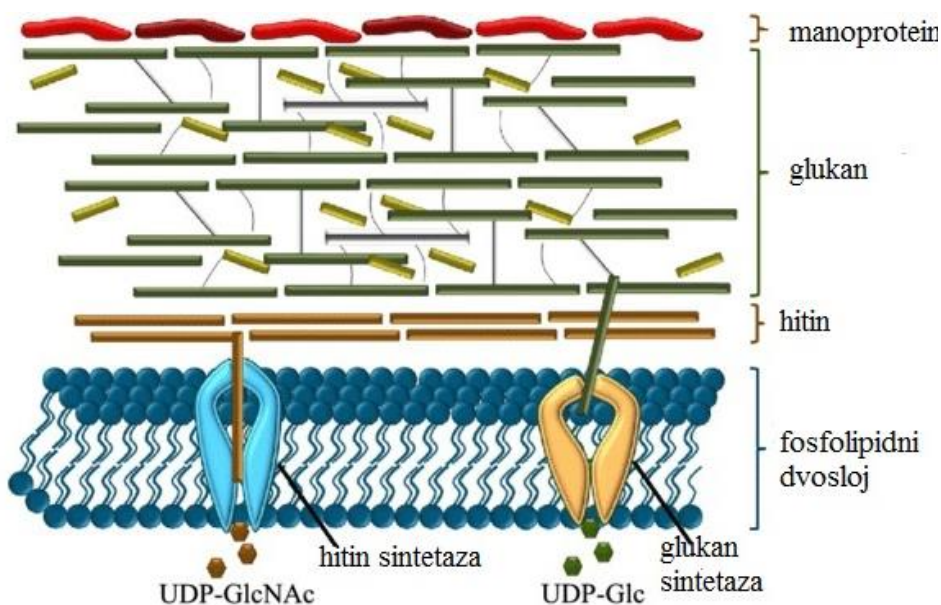


Slika 12. Doliporna septa: G – glukan; P – parentozomi

Postojanje mehanizma koji sprečava oticanje citoplazme u slučaju mehaničkih povreda je veoma značajno. Pečurke su hrana za veliki broj crvića, nematoda, insekata pa i kičmenjaka, i svaka povreda bi, da ne postoje ovi mehanizmi, mogla biti fatalna. Zahvaljujući mehanizmima zatvaranja pora mogu se izolovati i odijeliti pojedine strukture od ostatka micelije, kao što su npr. strukture koje omogućavaju reprodukciju ili preživljavanje nepovoljnih uslova. Kod končastih gljiva koje su cenocitične građe (Mucoromycotina), tj. nemaju septe koje razdvajaju ćelije, već je riječ o jednoj citoplazmatičnoj masi sa velikim brojem jedara, septe se formiraju samo da odvoje sporonosne strukture od ostatka tijela gljive.

2.1.3. Čelijska membrana

Citoplazmatična membrana ili plazmalema naliježe na citoplazmu i odgovorna je za transport materija u ćeliju i van nje, kao i za sintezu komponenti ćelijskog zida. Membrana je polupropustljiva, tj. selektivno propušta manje molekule kao što su voda, joni i gasovi koji lako prolaze kroz membranu, dok krupne molekule ne mogu proći. Sastoji se od fosfolipidnog dvosloja u kom su uronjeni proteini i slična je ćelijskoj membrani ostalih eukariota, s tim da umjesto holesterola kao stabilizujući molekul sadrži ergosterol (Slika 13). Fosfolipidi se sastoje od hidrofilne glavice koju čini glicerol za koji su vezane dvije hidrofobne masne kiseline. Zbog različite rastvorljivosti dva kraja, molekule fosfolipida su tako raspoređene da su hidrofilne glavice okrenute prema vani, a hidrofobni repovi prema unutrašnjosti.



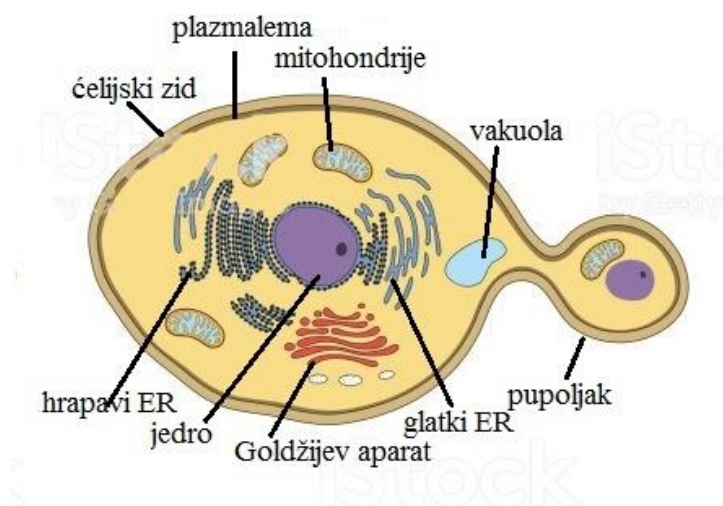
Slika 13. Građa ćelijske membrane i ćelijskog zida gljiva

Proteini u sastavu membrane mogu biti integralni ili transmembranski, koji prolaze kroz cijelu membranu, ili periferni koji se nalaze na površini membrane i nisu potpuno uronjeni u fosfolipidni dvosloj. Fosfolipidi i proteini se mogu okretati oko svoje ose, ali i bočno kroz membranu kao da teku, pa se ovaj model građe membrane naziva model tečnog mozaika.

Između ćelijskog zida i ćelijske membrane, naročito kod ćelija u intenzivnoj fazi rasta, nalaze se granična tjelašca **lomazomi**. Njihova funkcija nije u potpunosti poznata, ali se javljaju na mjestima gdje dolazi do spajanja sekretornih vezikula iz citoplazme sa plazmalemom.

2.1.4. Citoplazma i organele

Unutrašnjost ćelije gljiva je ispunjena citoplazmom u koju su uronjeni jedro, organele i različite ćelijske inkluzije (Slika 14). U citoplazmi se odvijaju biohemijske reakcije neophodne za funkcionisanje ćelije i organizma u cjelini pa se citoplazma kod aktivnih ćelija neprestano kreće. Kod mladih ćelija citoplazma je homogena, providna, želatinozna ili tečna masa koja se sastoji od oko 80% vode, rastvorenih jona i soli, a sadrži i brojne aminokiseline, RNK molekule i enzime.



Slika 14. Građa ćelije kod gljiva

Ćelijske organele su obično membranom odvojene od ostatka citoplazme i svaka obavlja određenu funkciju u ćeliji. Izuzetak su ribozomi, koji ne sadrže spoljašnju membranu pa ih zbog toga mnogi danas ne svrstavaju u organele već u granularna tjelašca.

Ribozomi gljiva su kao i kod ostalih eukariotskih ćelija tipa 80S i mogu biti pojedinačni ili grupisani u polizome. Njihova osnovna funkcija je sinteza proteina. Izuzetak su ribozomi koji se nalaze unutar mitohondrija, a koji su kao i kod prokariota i unutar mitohondrija ostalih eukariota 70S tipa.

Endoplazmatični retikulum predstavlja membranski sistem koji je povezan sa jedrovom membranom. Može sadržavati povezane ribosome pa se naziva hrapavi, ili je slobodan bez ribozoma, kada se označava kao glatki endoplazmatični retikulum. Osnovna funkcija mu je sinteza kompleksnijih proteina. Dok u biljnoj i životinjskoj ćeliji zauzima znatan dio unutrašnjosti, kod gljiva je slabije izražen.

Goldžijev aparat predstavlja sistem vrećica u kom se vrše završne etape sinteze kompleksnih jedinjenja. Ona se zatim pakuju u sekretorne vezikule i prenose do plazmaleme ili do lizozoma. Goldžijev aparat kod Ascomycota je slabo izražen, dok je kod vodenih plijesni potpuno razvijen. Kvasac *Saccharomyces sp.* sadrži Goldžijev aparat koji se sastoji od tri ravne vrećice.

Mitochondrije su organele odgovorne za proces ćelijskog disanja pri čemu se sintetiše energijom bogato jedinjenje adenzin trifosfat (ATP). Njegovim cijepanjem se oslobađa energija neophodna za različite procese koji se odigravaju u ćeliji. Sadrže dvostruku membranu, pri čemu spoljašnja odvaja unutrašnjost mitochondrija od ostatka citoplazme, dok je unutrašnja izuvijana i formira tzv. kriste na kojima se nalaze enzimi neophodni za sintezu ATP-a. Mitochondrije su specifične po tome što sadrže sopstvene ribosome tipa 70S i sopstvenu cirkularnu DNK pa su autonomne i dijele se nezavisno od procesa diobe ćelije. Broj mitochondrija u ćelijama gljiva zavisi od njihove aktivnosti. U fiziološki aktivnim ćelijama kojima je za odvijanje procesa metabolizma neophodna energija su mnogobrojne, dok ih kod kvasaca koji se nalaze u anaerobnoj sredini uopšte nema.

Lizozomi su membranom odvojene organele u kojima se vrši enzimska razgradnja složenih molekula.

Peroksizomi su slični lizozomima, a glavna funkcija im je cijepanje toksičnog vodonik peroksida i njegovo prevođenje u vodu. Kvasci koriste vodonik peroksid za oksidaciju složenih organskih molekula.

U rastućim vršnim ćelijama, kao i kod starijih ćelija gljiva jasno se uočavaju **vakuole** koje su inače karakteristične za biljne ćelije. Starenjem ćelija povećava se broj i veličina vakuola koje se u njima nalaze. Vakuolarni sistem ima značajnu funkciju u procesu osmoze. Kod rastućih ćelija se u njima akumuliraju rezervne supstance, naročito lipidi, čijom oksidacijom se dobija neophodna energija za procese biosinteza, kao i aminokiseline neophodne za sintezu sopstvenih proteina.

Za razliku od ćelijskih organela koje obavljaju određene fiziološke procese, ćelijske **inkluzije** predstavljaju nakupine određenih hemijskih supstanci kao što su kapljice ulja, glikogen ili volutinska zrnca

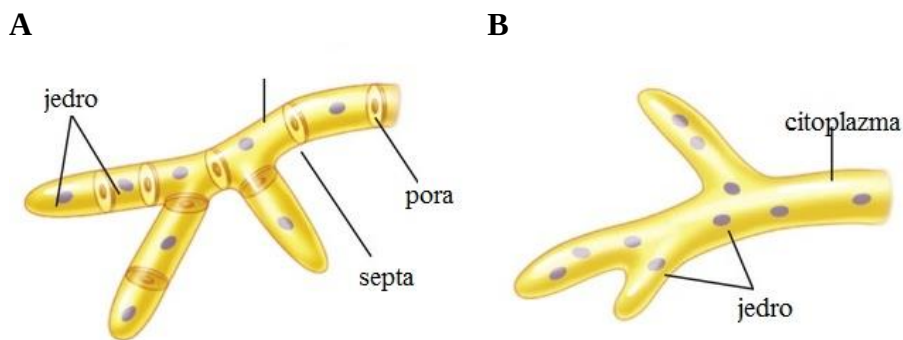
2.1.5. Jedro

Jedro kod gljiva je sitnije u odnosu na jedro drugih eukariotskih organizama pa se teško uočava pomoću svjetlosnog mikroskopa. Veličina mu se kreće obično od 1-3 μm , dok kod biljaka npr. iznosi 5-8 μm . U ćeliji se može nalaziti jedno, dva ili veći broj loptastih jedara koja imaju sposobnost migracije iz jedne u drugu ćeliju. Kod gljiva iz roda *Sordaria* jedro može obavljati funkciju Woroninovog tjelašca i zatvoriti septalnu poru kako bi se spriječilo oticanje citoplazme usljed oštećenja susjednih ćelija. Sadrže mali broj hromozoma, u haploidnim jedrima najčešće 6 do 15, koji su zajedno sa jedarcem odvojeni dvoslojnom jedrovom membranom od ostatka citoplazme. Jedrova membrana sadrži mali broj pora i često je povezana sa endoplazmatičnim retikulumom.

U zavisnosti od broja hromozomskih garnitura jedro gljiva može biti haploidno (n), diploidno ($2n$) ili dikarion ($n+n$). Kod predstavnika razdjela Chytridiomycota i podrazdjela Mucoromycotina ćelije međusobno nisu razdvojene septama i radi se o jednoj citoplazmatičnoj masi sa velikim brojem haploidnih jedara. Ovakav tip građe gdje nema jasnih granica između ćelija se naziva cenocitičan. Kod pravih gljiva iz razdjela Ascomycota i Basidiomycota svaka ćelija tokom najvećeg dijela njihovog životnog ciklusa sadrži dva haploidna jedra koja se dijele mitozom. Ovakve ćelije se označavaju kao dikarionske po čemu je i čitavo podcarstvo dobilo naziv Dikarya. Diploidno jedro se javlja samo tokom polnog razmnožavanja nakon procesa spajanja jedara koji se naziva kariogamija. Nakon formiranja diploidnog zigota ćelije se dijele mejozom i nastaju haploidne spore.

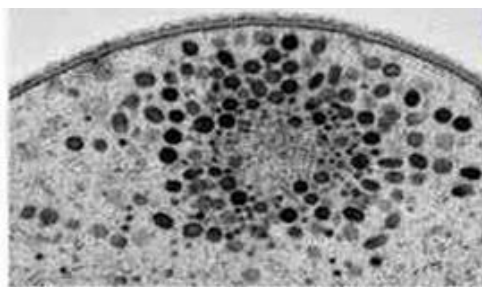
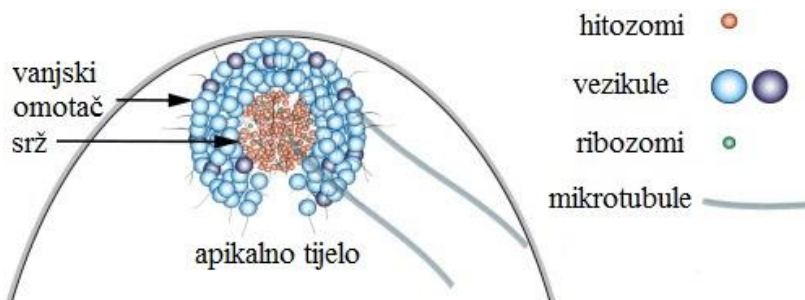
2.2. Hife i micelija

Sem kod sluzavih gljiva i malog broja jednoćelijskih predstavnika – kvasaca, tijelo gljiva je izgrađeno iz končića koji se nazivaju hife. Hife (grč. *hyphae* – mreža, paučinast) su cjevaste strukture koje kod većine predstavnika sadrže pregrade ili septe pa se takve hife nazivaju septirane (Slika 15). Kod manjeg broja gljiva hife su neseptirane ili cenocitične i svaka hifa predstavlja jednu krupnu višejedarnu ćeliju. Pored toga što mogu biti septirane ili neseptirane, hife mogu biti i razgranate i nerazgranate.



Slika 15. Tipovi hifa: A - septirane hife; B - neseptirane hife

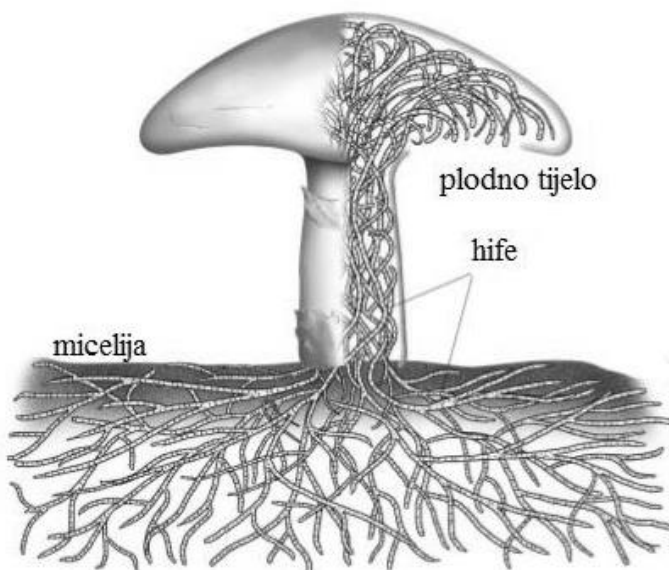
Hife karakteriše vršni rast. Tokom rasta vrha, ćelijski zid se izdužuje zahvaljujući intenzivnim procesima sinteze komponenti ćelijskog zida, a sa unutrašnje strane se formira nova ćelijska membrana. Gradivni materijal je nakupljen u membranom obavijenim vezikulicama koje se u velikom broju nalaze neposredno u samom vrhu hife. Ove vezikule se formiraju od Goldžijevog aparata. Zahvaljujući mikrotubulama ćelijskog skeleta, dolaze do ćelijske membrane i egzocitozom prenose svoj sadržaj na mjesto formiranja ćelijskog zida. Membrana vezikula se stapa sa ćelijskom membranom i učestvuje u njenom izduživanju. Kod Dikarya ovaj sistem sekretornih vezikula grupisanih u gustu sferičnu agregaciju je označen kao posebna organela koja se naziva **apikalno tijelo**. Vanjski omotač apikalnog tijela se sastoji od vezikula, dok centralni dio čine ribozomi i **hitozomi** (Slika 16).



Slika 16. Apikalno tijelo

Hitozomi su vezikule veličine 40-70 nm i sadrže enzim hitin-sintetazu koja omogućava sintezu hitina. Apikalno tijelo je u fazi intenzivnog rasta hife vidljivo pod svjetlosnim mikroskopom. Oomycota i Mucoromycotina nemaju jasno izraženo apikalno tijelo već su kod njih vezikule rastresito raspoređene ispod ćelijske membrane, obično u obliku polumjeseca. Iza vršne zone u kojoj se nakupljaju vezikule sa hitinom nalazi se kratka zona koju karakteriše odsustvo organela. Energija za procese sinteze se dobija u mitohondrijama koje su takođe vrlo brojne u vršnim ćelijama i smještene su neposredno nakon zone u kojoj nisu prisutne organele. Zbog ovakve distribucije organela unutar ćelije vrhovi hifa su polarizovani.

Preplitanjem hifa obrazuje se tijelo gljive – **micelija** (Slika 17). U zavisnosti da li je formirana od septiranih ili neseptiranih hifa, razlikuje se i septirana ili neseptirana micelija. Ona može biti rastresita i nježna mrežasta tvorevina, kao što je slučaj kod plijesni, ili može obrazovati kompaktne čvrste strukture, kao što je slučaj kod nekih Basidiomycota koje su gotovo drvenaste konzistencije. Micelija koja prorasta kroz supstrat se označava kao **vegetativna** ili **supstratna micelija**. U prirodi ju je vrlo teško izolovati budući da njene hife toliko prožimaju supstrat da ih je fizički gotovo nemoguće odvojiti. Micelija koja se nalazi iznad supstrata se označava kao **vazdušna micelija**. Kod gljiva koje vode parazitski način života micelija može biti ektotrofna i endotrofna. **Ektotrofna micelija** se razvija na površini domaćina i obavija njegove dijelove, npr. list ili plod biljaka. Kod **endotrofne micelije** hife prodiru u ćelije (intracelularna) i međućelijske prostore (intercelularna) domaćina i crpe hranjive materije.



Slika 17. Micelija

Micelije mogu biti izrazito male i formirati kolonije koje se ne vide golim okom, a mogu biti i ogromne i zauzimati površinu i od nekoliko hektara. Najveći do sada poznati živi organizam predstavlja gljiva *Armillaria ostoyae* (Oregon, SAD) (Slika 18) čija micelija zauzima površinu od oko 8,8 km², a starost joj se procjenjuje na 2200 godina. Koliko su ustvari micelije gljiva rasprostranjene u prirodi govori podatak da površinski sloj zemljišta do dubine od 20 cm na površini od 1 km² sadrži oko 5 tona gljiva i bakterija.

Zbog velikog odnosa površine i zapremine hifa od kojih su izgrađene, micelije imaju znatnu moć apsorpcije pa veoma brzo usvajaju vodu i hranjive materije iz spoljašnje sredine. Usvajanje hranjivih materija se vrši u dvije faze. Prvo hife u spoljašnju sredinu izlučuju enzime koji razgrađuju složene organske materije na prostije komponente. U drugoj fazi se ova prostija jedinjenja difuzijom ili aktivnim transportom apsorbuju u hife. Micelija naročito brzo usvaja vodu što gljivama omogućava izrazito brz rast budući da im ćelije sadrže i 90 do 95% vode. Upravo zato se nakon obilnih kiša za samo nekoliko dana obrazuju pečurke. Vrsta *Phallus impudicus* (Slika 19) predstavlja najbrže rastući organizam budući da drška pečurke raste brzinom i do 5 mm u minuti.

Gljive nemaju prava tkiva. One mogu formirati strukture koje imaju zaštitnu, mehaničku, akumulativnu, provodnu ili generativnu funkciju, ali je riječ o prividnim tkivima, odnosno **pseudoparenhimu** ili **plektenhimu** (grč.- *plektos* - isprepleteno). Za razliku od pravih tkiva koja predstavljaju skup morfološki sličnih ćelija koje imaju zajedničko porijeklo i funkciju, plektenhim nastaje preplitanjem hifa. Na ovaj način se obrazuju različite modifikacije micelije.



Slika 18. *Armillaria ostoyae*



Slika 19. *Phallus impudicus*

2.2.1. Modifikacije micelije

Preplitanjem hifa mogu se obrazovati različite strukture koje se razlikuju od ostatka vegetativne micelije, a koje su modifikovane tako da obavljaju određenu funkciju. Tako npr. hife koje obavljaju mehaničku funkciju i daju čvrstinu ili uspravan položaj imaju zadebljale ćelijske zidove i mali lumen unutar ćelije. Zadebljale ćelijske zidove imaju i ćelije koje obrazuju tvrda plodna tijela, a koje imaju zaštitnu funkciju. Za razliku od njih hife čija je uloga provodna imaju jako širok lumen ispunjen tečnošću i podsjećaju na traheje biljaka. U procesu polnog razmnožavanja hife mogu obrazovati i različita plodna tijela. Postoje različiti tipovi modifikacija micelije:

Mliječne cijevi predstavljaju dugačke hife bogate hranjivim materijama, sa velikim brojem jedara i krupnim vakuolama koje sadrže ćelijski sok. Javljaju se npr. u plodnim tijelima gljiva iz reda *Agaricales* (šampinjoni) i ispunjene su tzv. mliječnim sokom.

Rizoidi su granate hife koje se nalaze u supstratu, podsjećaju na korijen biljaka i glavna funkcija im je apsorpcija vode i hranjivih materija.

Stoloni su dugačke, zadebljale, nigranate vitice koje se razvijaju na površini iznad supstrata. Na mjestu gdje dotaknu podlogu u supstratu formiraju rizoide slične korijenu biljaka, a na površini formiraju strukture za bespolno razmnožavanje. Javljaju se npr. kod *Rhizopus stolonifer* (Slika 20) i omogućavaju mu brzo širenje po podlozi.



Slika 20. Rizoidi i stolon
(*Rhizopus stolonifer*)



Slika 21. Rizomorfi
(*Agaricus bisporus*)

Apresorije su izraštaji preko kojih parazitske gljive ostvaruju kontakt sa domaćinom. To su zadebljali dijelovi vrhova hifa koji se preko proširene površine spajaju sa domaćinom i na mjestu kontakta luče sluzavi sekret. Sekret sadrži enzime koji izazivaju fina oštećenja na ćelijskom zidu biljaka i omogućavaju prodiranje hifa.

Haustorije (lat. *haustum* – piti) su izraštaji koji kao sisaljke prodiru u tkivo domaćina i apsorbiraju hranjive materije. Javljaju se kod parazitskih gljiva.

Rizomorfi su strukture slične korjenu biljaka, karakteristične za gljive sa krupnim plodnim tijelima (Slika 21). Nastaju paralelnim spajanjem hifa i rastu brže od tipičnih hifa. Spolja sadrže korteks od debelozidnih ćelija, a u sredini je centralni kanal čija je funkcija transport gasova i hranjivih materija.

Micelijalne vrpce su slične rizomorfima, ali su nježnije građe i nemaju jasno izdvojen korteks.

Strome predstavljaju gusto isprepletenu pseudoparenhimastu masu micelije koja se najčešće obrazuje ispod površine supstrata, ali se mogu naći i iznad supstrata. Unutar strome ili na njenoj površini se formiraju strukture za vegetativno ili polno razmnožavanje. Ćelije su zadebljelih zidova koji imaju zaštitnu funkciju pa su strome uglavnom čvrste, drvenaste konzistencije. Kod rodova *Nectria* i *Xylaria* npr. stroma nosi plodna tijela u kojima se obrazuju polne spore (Slika 22). Na našim prostorima je široko rasprostranjeno oboljenje šljive poznato pod nazivom plamenjača koje izaziva gljivica *Polystigma rubrum* (Slika 23). Oboljenje je dobilo naziv po narandžasto-crvenim stromama koje se javljaju na listovima oboljelih biljaka. One zahvataju veliku površinu listova i smanjujući fotosintetsku površinu u znatnoj mjeri smanjuju prinos, tj. plodovi su sitni i opadaju.



Slika 22. Stroma
(*Xylaria* sp.)



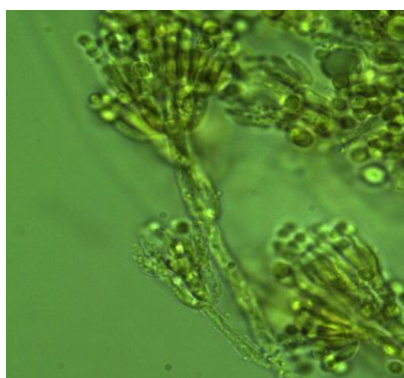
Slika 23. Stroma
(*Polystigma rubrum*)



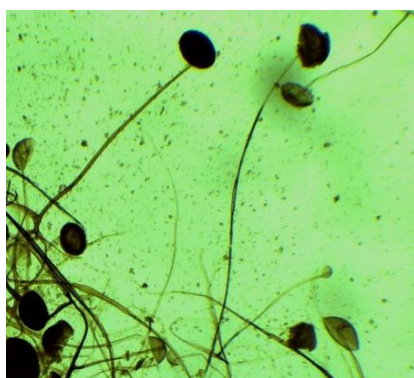
Slika 24. Sklerocija
(*Claviceps* sp.)

Sklerocije (lat. *sclerotium* - tvrd) su tvrde, izmijenjene micelije koje nastaju zbijanjem i spajanjem hifa koje gube svoju končastu strukturu, tj. anastomoziraju i obrazuju pseudoparenhim. Obično imaju spoljašnju tvrdu koru ili korteks sačinjen od tamnih debelozidnih ćelija i centralni mekši dio izgrađen od bezbojnih ćelija tankih zidova. Sadrže male količine vode, svega 5-10%, a bogate su rezervnim materijama pa im je osnovna funkcija preživljavanje nepovoljnih sušnih uslova. Mogu opstati i nekoliko godina, a kada prođu nepovoljni uslovi sklerocija obrazuje plodna tijela ili klija u miceliju koja formira bespolne spore. Veličina sklerocija se kreće, u zavisnosti od vrste, od nekoliko milimetara do nekoliko desetina centimetara. Na klasovima biljaka iz porodice trava (Poaceae) gljiva *Claviceps purpurea* obrazuje cilindrične, crne, tvrde sklerocije dužine 1 do 3 cm, prečnika 3 do 4 mm, koje izgledom podsjećaju na pseće nokte (Slika 24) pa otud i narodno ime ove gljive. Javlja se na žitaricama, naročito na pšenici, raži i ječmu, a konzumiranje brašna napravljenog mljevenjem zrna zaraženih biljaka dovodi do oboljenja poznatog kao ergotizam koje je bilo široko rasprostranjeno u Srednjem vijeku. Sklerocija sadrži alkaloid ergot koji izaziva halucinacije, gangrenu i žareću bol pa je oboljenje bilo poznato i kao vatra svetog Antuna. Ergot dovodi do kontrakcija materice pa je gljiva korištena za indukovanje poroda i abortusa, ali i za dobijanje lijekova protiv migrene. Velike štete na poljoprivrednim kulturama izaziva vrsta *Sclerotinia sclerotiorum* koja izaziva bijelu trulež soje, graha, paradajza i drugih biljaka. Osnovni rezervoar ove gljive je suncokret, čije sjemenke gotovo potpuno budu zamijenjene tamnim sklerocijama, koje potom godinama ostaju u zemljištu.

Konidiofori ili **konidionoše** su specijalizovane proste ili razgranate hife koje na svom vrhu obrazuju bespolne, egzogene spore koje se zovu **konidije** (Slika 25).

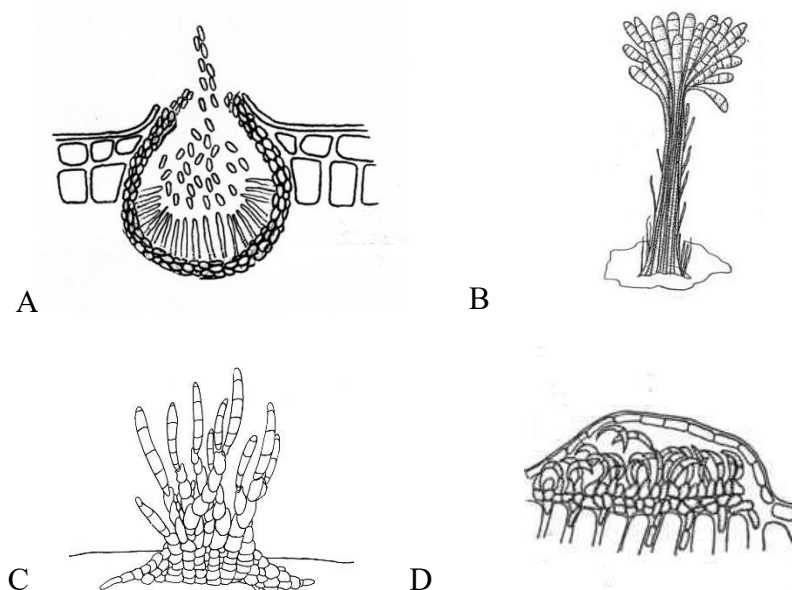


Slika 25. Konidiofor (*Penicillium* sp.)



Slika 26. Sporangiofor (*Mucor* sp.)

Sporangiofori ili **sporangionoše** su specijalizovane proste ili razgranate hife koje na svom vrhu formiraju vrećaste **sporangije** unutar kojih se obrazuju bespolne, endogene **sporangiospore** (Slika 26).



Slika 27. Modifikacije micelije
A – piknidija; B – koremija; C – sporodohija; D – acervula

Piknidije predstavljaju šuplja, kruškasta tijela sa otvorom na vrhu. U unutrašnjosti se obrazuju brojni konidiofori sa konidijama (Slika 27 A).

Koremije su grupe konidiofora metličastog izgleda koje su udružene i obrazuju snopice (Slika 27 B)

Sporodohije predstavljaju jastučaste tvorevine na kojima se obrazuje veliki broj gusto zbijenih kratkih konidiofora (Slika 27 C).

Loža ili **acervula** je slična sporodohijama. Grade je gusto zbijeni konidiofori, ali se oni za razliku od sporodohija obrazuju na ravnom spletu hifa, obično ispod kutikule ili epidermisa domaćina (Slika 27 D).

Posebnu grupu modifikacije micelija čine **plodna tijela**.

2.2.2. Plodna tijela

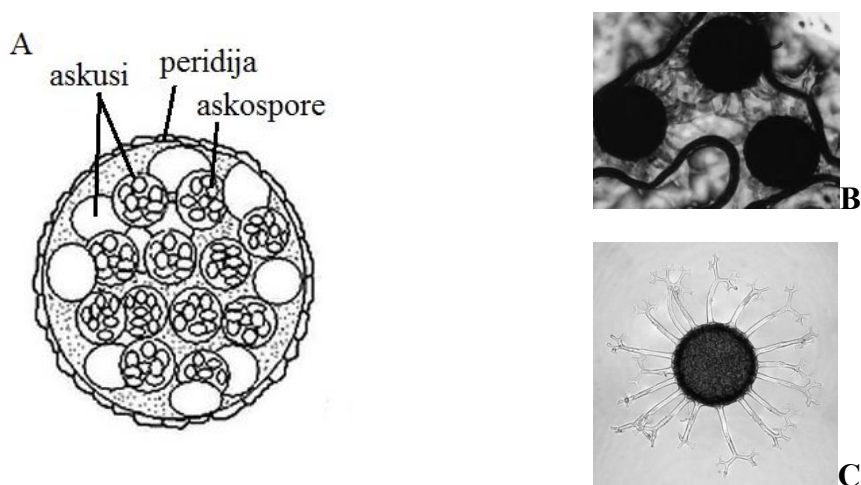
Kod gljiva iz podcarstva Dikarya polno razmnožavanje se odvija na posebnim višćelijskim modifikacijama micelije koja se jednim imenom

nazivaju plodna tijela ili **sporokarpi**. Izgled sporokarpa predstavlja osnovnu karakteristiku prilikom identifikacije vrste. Veličina im se kreće od mikroskopskih dimenzija do preko jednog metra. Kod gljiva iz razdjela Ascomycota plodna tijela se univerzalno nazivaju **askokarp** ili **askom**, a kod gljiva iz razdjela Basidiomycota **bazidiokarp**. Plodna tijela koja se formiraju iznad podloge se označavaju kao **epigeična** (npr. pečurke), dok se kod nekih razvijaju ispod zemlje i nazivaju se **hipogeična** (npr. tartufi).

2.2.2.1. Tipovi askokarpa

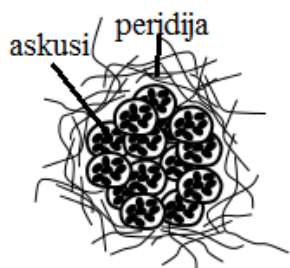
Askokarp se sastoji od omotača **peridije**, koji je izgrađen iz gusto ispreplitanih hifa i ima funkciju da štiti mješkolike tvorevine **askuse**. Unutar askusa se procesom mejoze i mitoze obrazuje najčešće 8 endogenih **askospora**. Između askusa se mogu nalaziti sterilne hife **parafize** koje zajedno sa askusima čine **himeniju**. U zavisnosti od građe, razlikuju se sledeći tipovi askokarpa: kleistotecija, gimnotecija, apotecija i peritecija.

Kleistotecije (grč. *kleistos* – zatvoreno) su potpuno zatvorena plodna tijela bez posebnog otvora (Slika 28). Spoljašnji omotač peridija je izgrađen iz gusto prepletenih hifa i može biti gladak bez izraštaja, kao što je slučaj kod rodova *Penicillium* i *Aspergillus*, a može i sadržati izraštaje **apendikse**. Izgled apendiksa takođe predstavlja važnu taksonomsku karakteristiku. Kod *Erysiphe communis* npr. apendiksi su prosti i negranati, dok kod *Microsphaera alphitoides* imaju razgranate završetke.



Slika 28. Kleistotecija: A – šema; B – *Erysiphe* sp.; C – *Microsphaera* sp.

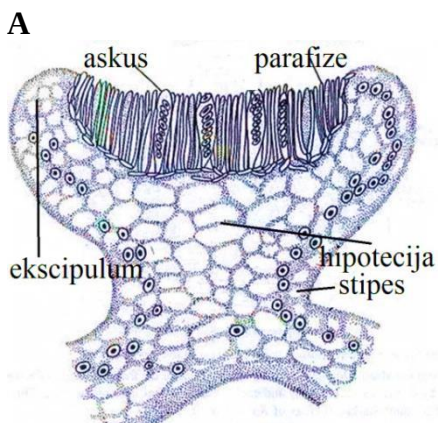
Askusi se nalaze unutar peridije, loptastog su oblika i najčešće su nepravilno raspoređeni po unutrašnjosti kleistotecije, kao što je slučaj npr. kod roda *Eurotium*. Kleistotecije kod roda *Erysiphe* sadrže askuse koji polaze u bokorima sa bazalnog regiona. Budući da se spore nalaze unutar zatvorenog, čvrstog omotača, dobro su zaštićene od nepovoljnih uslova sredine, ali se teže rasijavaju. Zato su različite vrste gljiva razvile različite strategije za njihovo rasijavanje. Neke imaju apendikse koji im omogućavaju lakše kačenje za krzno životinja koje kraj njih prolaze. Druge vrste mirisom privlače divlje životinje koje se njima hrane i na taj način se rasijavaju.



Slika 29. Gimnotecija

Gimnotecije su slične kleistotecijama, tj. riječ je o potpuno zatvorenim askokarpima, ali je njihova peridija mekana i izgrađena iz labavo povezanih hifa (Slika 29). Ovaj tip plodnog tijela imaju npr. *Gymnoascus* i *Arthroderma*.

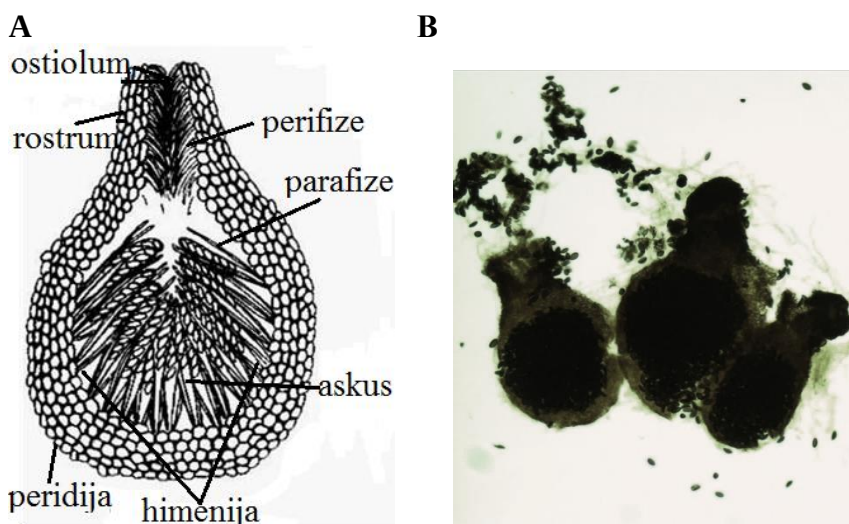
Apotecije su potpuno otvorena plodna tijela i imaju izgled pehara ili činije (Slika 30). Drška **stipes** nosi proširenu osnovu **hipoteciju** na kojoj se nalazi himenija. Bočne sterilne strane izdignute u odnosu na hipoteciju su označene kao **ekscipulum**.



Slika 30. Apotecija: A – šema; B – *Peziza* sp.; C – *Morchella* sp.

Spore se lako rasijavaju pošto su askusi potpuno izloženi, ali su i pod direktnim uticajem uslova spoljašnje sredine. Ovaj tip plodnog tijela imaju gljive iz rodova *Peziza*, *Morchella*, *Tuber*, kao i askomikote koje ulaze u sastav lišajeva. Iako se uglavnom radi o sitnim askokarpima, neki predstavnici Ascomycota imaju krupna plodna tijela. Gljive iz familije Pezizaceae imaju krupnu tanjirastu apoteciju sa mesnatom peridijom bez drške. Kod smrčaka (*Morchella*) jestivi askokarp izgledom podsjeća na pečurke jer ima jasno diferenciranu šuplju dršku i mesnati klobuk, ali ustvari predstavlja masu sraslih apotecija u jedno plodno tijelo. Za razliku od pečuraka, kod kojih se himenija nalazi sa donje strane klobuka, kod njih je himenija smještena u komoricama po čitavoj površini klobuka.

Peritecije (grč. *peri* – okolo, *thekion* – vreća, džak) su sferična ili flašolika plodna tijela koja na peridiji imaju otvor **ostiolum** ili **ostiola** kroz koji zrele spore izlaze napolje (Slika 31). Ostiolum se može nalaziti na tijelu sferične peritecije ili se nalazi na suženom vratnom regionu **rostrumu** kod flašolikih formi. Rostrumi mogu biti dugački i uski ili kratki i široki i takođe predstavljaju taksonomski karakter. Sa rostruma prema bazi peritecije kod nekih predstavnika polaze sterilne hife **perifize**. Na bazalnom dijelu peritecije se nalazi himenija sačinjena od askusa i parafiza. Periteciju imaju gljive iz rodova *Sordaria*, *Xylaria*, *Chaetomium*, *Claviceps* itd. Raspored peritecija, da li se nalaze pojedinačno ili u grupama, da li su rostrumi srasli ili su pojedinačni, da li se nalaze unutar strome, na ili u supstratu, važne su karakteristike za identifikaciju vrste.



Slika 31. Peritecija: A – šema; B – *Sordaria* sp.

Neki predstavnici Ascomycota imaju krupna podzemna hipogeična plodna tijela, kao što je to slučaj kod predstavnika roda *Tuber*. Njihova plodna tijela su krtolasta i u unutrašnjosti su prožeta kanalima čiji lumen ispunjava himenija. To su ustvari apotecije koje se pod pritiskom okolnog zemljišta formiraju gomoljasto, bez otvora. Nemaju sposobnost aktivnog izbacivanja spora već se rasijavaju pomoću životinja koje se njima hrane – **zoohorno**. Tako tartufi mirisom privlače divlje svinje koje se njima hrane i sa izmetom rasijavaju gljive na velikim rastojanjima.

2.2.2.2. *Tipovi bazidiokarpa*

Kod Basidiomycota plodno tijelo je izgrađeno iz dikarionskih hifa koje preplitanjem, u zavisnosti od vrste, mogu obrazovati nekoliko tipova bazidiokarpa. Bazidiokarp sadrži himeniju koja se sastoji iz sterilnih hifa parafiza i vrećastih tvorevina **bazidija** na kojima se procesom mejoze, a zatim jedne ili više mitotičkih dioba, formiraju 2, 4 ili 8, ali najčešće 4 egzogene spore **bazidiospore**.

Konzolasto plodno tijelo je za podlogu pričvršćeno svojom bočnom stranom, a himenija sa bazidijama se nalazi na donjoj strani (Slika 32). Gljive iz rodova *Fomes*, *Ganoderma*, *Daedalea*, *Trametes* i druge imaju plodna tijela ovog tipa. To su gljive sa parazitskim načinom života koje izazivaju truljenje drveta.

Resupinantno plodno tijelo je izgrađeno od rastresitog spleta hifa koje naliježu na supstrat (Slika 33) i teško ih je od njega odvojiti. Plodna tijela rastu neprekidno po obodu i nose bazidije ili na gornjoj površini ili na izdignutim ivicama. Ovaj tip plodnog tijela imaju npr. *Tulasnella violea* i *Corticium penicillatum*.

Klavaroidna plodna tijela su valjkasta i uzdignuta sa podloge, bez diferencirane drške i šešira. Mogu biti prosta, nerazgranata u obliku **batine**, kao kod *Clavaria sp.* ili razgranata u obliku koralala. **Koralno** plodno tijelo imaju npr. gljive iz roda *Ramaria* (Slika 34).

Želatinozna plodna tijela su nepravilnog oblika (Slika 35). U prisustvu vode su želatinozne ili gumirane konzistencije, dok su u sušnom periodu suha i krta. Tipični predstavnici su *Auricularia auricula-judae*, *Exidia glandulosa* i *Tremella foliacea*.



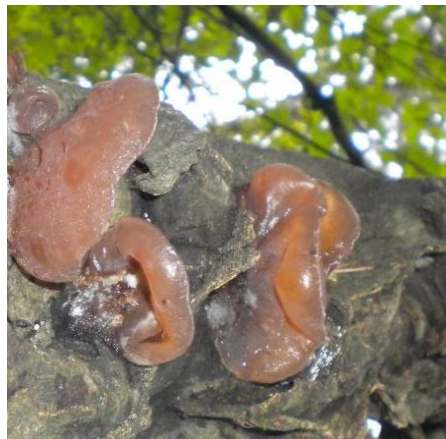
Slika 32. Konzolasto plodno tijelo



Slika 33. Resupinantno plodno tijelo



Slika 34. Koralno plodno tijelo



Slika 35. Želatinozno plodno tijelo

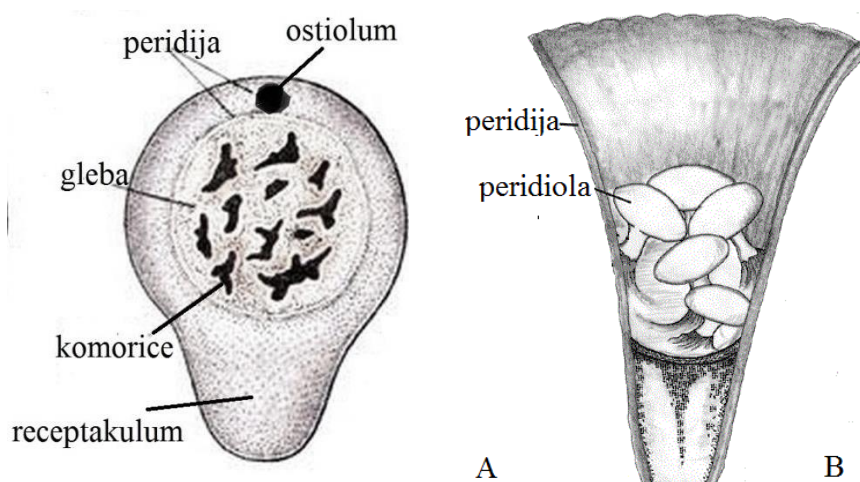


Slika 36. Gasteroidno plodno tijelo



Slika 37. Pečurka

Gasteroidna ili **trbušasta** plodna tijela su zatvorena, loptastog ili kruškastog oblika (Slika 36). Spolja se nalazi omotač peridija, koji štiti unutrašnjost ispunjenu sporama – **sporonosnu glebu**. Ovako zatvorena plodna tijela se označavaju kao **angiokarpna**, a imaju ih npr. puhare (Lycoperdaceae) i gljive zvane ptičja gnijezda (Nidulariaceae). Peridija može biti jednoslojna ili izdijeljena na spoljašnju - egzoperidiju i unutrašnju - endoperidiju. Kod mladih plodnih tijela glebu čini bijela jedinstvena micelijska masa koja se kasnije diferencira na komorice. Unutrašnji sloj komorica predstavlja fertilni dio glebe gdje se formiraju bazidije sa bazidiosporama. Sazrijevanjem spora gleba dobija žutu ili mrku boju. Kod nekih predstavnika spore se izbacuju aktivno, dok kod drugih cure u sluzavoj masi i mirisom privlače insekte pa se rasijavanje vrši zoohorno. Kod predstavnika familije Nidulariaceae unutar zrelih plodnih tijela se nalazi veći broj sitnih ovalnih tjelašaca **peridiola**, čija je unutrašnjost ispunjena bazidiosporama. Peridiole nastaju razdjeljivanjem glebe i mogu biti slobodne ili međusobno povezane. Ovakav oblik plodnog tijela podsjeća na ptičje gnijezdo pa otud potiče i narodno ime ovih gljiva (Slika 38). Tipičan predstavnik je *Cyathus striatus*.

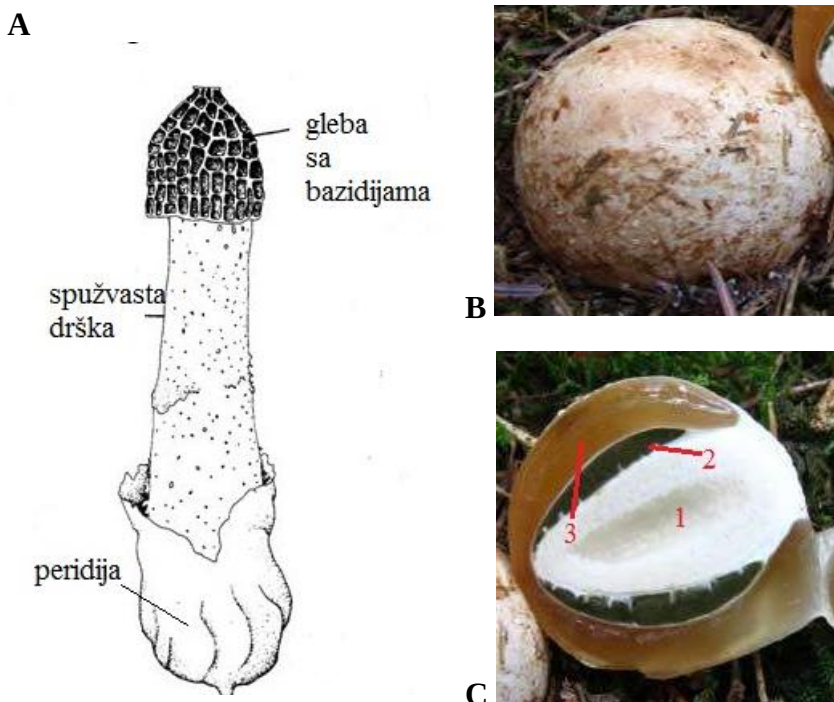


Slika 38. Građa gasteroidnog plodnog tijela:

A – Lycoperdaceae; B – Nidulariaceae

Faloidna plodna tijela izgledom podsjećaju na askokarp smrčaka (Slika 39). Mlada plodna tijela su zatvorena i u narodu su poznata kao vještičija jaja. Sa spoljašnje strane se nalazi debela, bijela peridija koja zatvara želatinoznu glebu i sloj iz kog će se obrazovati „šešir“. Zrela plodna tijela se sastoje iz spužvaste drške receptakuluma i konusnog šešira koji je prekriven sluzavom sporogenom glebom. Površina je mrežasta sa izraženim naborima i šupljinama. Za razliku od pečuraka čije se spore rasijavaju uglavnom vjetrom, kod faloidnih

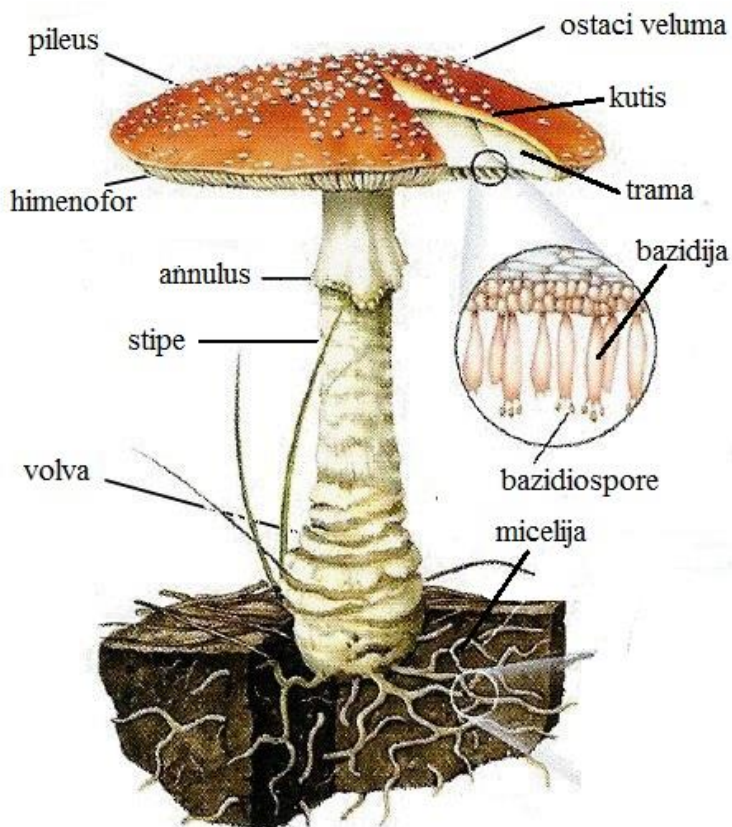
plodnih tijela spore se oslobađaju u ljepljivoj masi koja ima miris trulog mesa i privlači muhe i druge insekte.



Slika 39. Građa faloidnog plodnog tijela:
A – zrelo plodno tijelo; B – stadijum jajeta; C – presjek (1 – receptakulum; 2 – gleba; 3 – želatinozna kapa)

Pečurke su najsloženije građen tip bazidiokarpa (Slika 37). Potpuno razvijena pečurka se sastoji iz drške – **stipe**, i šešira ili klobuka – **pileus**. Drška je izgrađena iz čvrstih paralelno sraslih hifa i može biti postavljena centralno ili ekscentrično. Osnova drške na mjestu kontakta sa supstratom može biti proširena u tzv. **volvu**. Na dršci se može nalaziti prsten – **annulus velumae partiale**, koji predstavlja ostatak djelimičnog omotača koji štiti pečurku u ranoj fazi razvoja. Zaštitni omotač može obavijati cijelu mladu pečurku i tada se označava kao **opšti veo** ili **velum universale**, ili pokriva samo klobuk i silazi na dršku, kada se označava kao **djelimični** ili **velum partiale**. Razvijanjem šešira velum puca i njegovi ostaci se uočavaju kao krpice i ljupe na šeširu. Šešir je izgrađen iz rastresitih hifa pa je obično mekši od drške. Kod nekih porodica ima površinski omotač **kutis (pileipelis)** koji se može odvojiti od ostatka šešira. Kutis naliježe na „mesnati“ dio klobuka koji se naziva **trama**. Trama nosi **himenofor** sa himenijskim slojem (Slika 40). Himenija se sastoji od sterilnih hifa parafiza i vrećastih bazidija. Između grupa bazidija, naročito kod pečurki sa listastim himenoforom, se često nalazi jedna krupna, sterilna ćelija koja se

naziva cistidija. Položaj i oblik cistidije su obično specifični za određeni rod ili čak vrstu, pa predstavljaju važnu karakteristiku prilikom identifikacije.



Slika 40. Građa pečurke

Kao poseban tip plodnih tijela se među pečurkama izdvajaju tzv. agarikoidno, boletoidno i kantarelloidno plodno tijelo. Naime, agarikoidno plodno tijelo je predstavljeno tipičnom pečurkom sa diferenciranim drškom i klobukom sa čije donje strane se nalazi listast himenofor (Slika 41). Boletoidno plodno tijelo (Slika 42) je karakteristično za vrganje (rod *Boletus*), a odlikuje se mesnatim bazidiokarpom, sa obično zadebljalom drškom bez prstena i cjevastim himenoforom. Kantarelloidno plodno tijelo (Slika 43) je karakteristično za lisičarke (rod *Cantharellus*) i odlikuje se ljevkastim ili trubastim plodnim tijelom bez jasne granice između drške i šešira i sa himenoforom koji silazi niz dršku.



Slika 41. Agarikoidni bazidiokarp



Slika 42. Boletoidni bazidiokarp



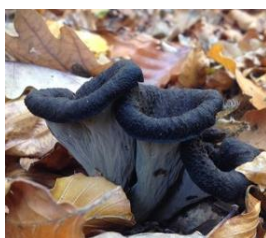
Slika 43. Kantareloidni bazidiokarp

Većina Basidiomycota ima epigeična plodna tijela. Međutim, postoje i takvi predstavnici, kao što je *Melanogaster tuberiformis*, koji imaju hipogeična podzemna plodna tijela. Oni izgledom podsjećaju na tartufe pa se nazivaju još i lažni tartufi.

Postojanje, oblik i položaj svih navedenih dijelova plodnih tijela predstavlja važnu taksonomsku karakteristiku. Sam oblik plodnog tijela može biti zvjezdast (*Geastrum sp.*), loptast (*Bovista sp.*), kopitast (*Ganoderma sp.*), koralan (*Ramaria sp.*), trubast (*Craterellus sp.*), falusan (*Phallus impudicus*) valjkast (*Clavaria sp.*), tanjirast (*Auricularia auricula-judae*), mrežast (*Clathrus ruber*) itd (Slika 44). Šešir (klobuk) može biti pravilnog poluokruglog oblika, kao npr. kod šampinjona (*Agaricus sp.*) ili kod predstavnika pupavki - *Amanita*, ali može biti i ljevkasto udubljen kao kod lisičarke - *Cantharellus cibarius*, mrke trube - *Craterellus cornucopioides*, paprene mliječnice - *Lactarius piperatus*, tanjirasto udubljen kod gustolisne ulegnice - *Clitocybe densifolia*, stožast kod šljemovki - *Mycena sp.*, ispupčen kod jestive vrganjke - *Strobilurus esculentus*, jajast kod jarčića ili gnojištarke - *Coprinus comatus*, ravan kod sunčanice - *Macrolepiota procera* i predstavnika roda koprenki - *Cortinarius*, zvonast kod Bongardijeve vlaknatice - *Inocybe bongardii* itd.



A



B



C

Slika 44. Različiti oblici bazidiokarpa:
A – zvjezdast; B – trubast; C – kopitast

Plodna tijela mogu biti različitih boja, od neupadljivih bijelih kao kod bijele puževice - *Hygrophorus eburneus*, do jarko crvenih kod skarletne kapice - *Hygrocybe coccinea* ili ljubičastih kod ljubičaste koprenke - *Cortinarius violaceus* (Slika 45).



Slika 45. Različite boje bazidiokarpa

Različite vrste Basidiomycota imaju i različite tipove himenofora (Slika 46). Rudnjača - *Agaricus campestris* i zelena pupavka - *Amanita phalloides* imaju listast himenofor, lisičarka - *Cantharellus cibarius* rebrast, žuta ježevica - *Hydnum repandum* bodljast, vrganj - *Boletus edulis* cjevast, hrastova lavirintovka - *Daedalea quercina* u obliku lavirinta itd. Važnu taksonomsku karakteristiku predstavlja i položaj himenofora, da li je slobodan ili prirastao za dršku, da li se spušta niz dršku, da li je rub ravan, talasast ili nazubljen itd.



A – Listast himenofor



B – Rebrast himenofor



C – Cjevast himenofor (presjek)



D – Cjevast himenofor



E – Himenofor u obliku lavirinta



F – Bodljast himenofor

Slika 46. Različiti tipovi himenofora

Drška kod *Amanita phalloides* i *Agaricus campestris* je postavljena centralno, dok je kod bukovače - *Pleurotus ostreatus* i hrastove sjajnice - *Ganoderma lucidum* postavljena ekscentrično. Može biti valjkasta kod zeka - *Russula*, trbušasta kod vrganja – *Boletus*, ispunjena, sunderasta ili šuplja, sa glatkom, hrapavom ili mrežastom površinom itd. Predstavnici roda *Russula* nemaju ni prsten ni volvu u osnovi drške, dok npr. predstavnici roda *Amanita* imaju i prsten i izraženu volvu. Kod nekih vrsta je prsten usko povezan sa drškom, dok je kod *Macrolepiota procera* prsten slobodan i može se pomjerati niz dršku. Prsten može biti prost, dvostruk, nitast, okrenut prema gore ili prema dolje.

Važnu karakteristiku prilikom determinacije vrste predstavlja i miris i okus plodnog tijela. Među zekama, gljivama iz roda *Russula*, ima veliki broj sličnih predstavnika, ali bljuvara – *Russula emetica* se ističe prijatnim mirisom

na voće i klobukom izrazito ljutog okusa. Neki predstavnici roda *Agaricus* se razlikuju od ostalih po karakterističnom mirisu. Tako lipika - *Agaricus arvensis* miriše na anis, dok druga vrsta Bernardov šampinjon - *Agaricus bernardii* ima neprijatan miris na ribu. Neophodno je napomenuti i da se pojedine karakteristike mijenjaju sa sazrijevanjem plodnog tijela. Kod nekih je npr. klobuk kod mladih predstavnika jajast, da bi sa sazrijevanjem postao ravan ili udubljen. Boja himenofora je kod mladih plodnih tijela obično bijela, ali sa sazrijevanjem spora može preći u žutu ili mrku.

3. RAZMNOŽAVANJE GLJIVA

Gljive se mogu razmnožavati bespolno ili polno. Veliki broj gljiva ima kompletan životni ciklus koji uključuje i bespolno i polno razmnožavanje, ali ima i takvih vrsta kod kojih je poznata isključivo polna ili isključivo bespolna faza. Već je ranije pomenuto da su prema sistematici po Ainsworth-u gljive kod kojih je poznat samo anamorf, odnosno bespolni stadijum, svrstavane u vještački formiran podrazdio Deuteromycotina, bez obzira na njihovo filogenetsko porijeklo. Zahvaljujući razvoju molekularnih tehnika danas je moguće odrediti njihov sistematski položaj bez obzira iako još uvijek nisu poznate njihove polne strukture.

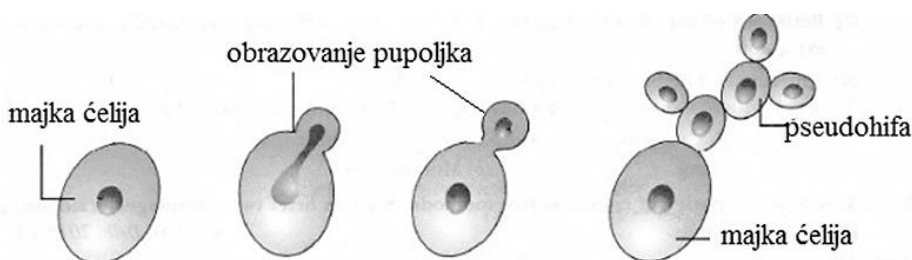
Sporulacija, odnosno proces formiranja spora, je univerzalna karakteristika svih gljiva. Bespolne **mitospore** nastaju procesom mitoze i imaju identičan genetički materijal kao i jedinka na kojoj se obrazuju, dok su polne **mejospore** obrazovane procesom mejoze i imaju rekombinovan genetički materijal. Spore mogu biti bezbojne ili različitih boja (žute, narandžaste, smeđe, crne), jednoćelijske ili višećelijske, sa ili bez zadebljalog zida, sitne ili krupne. Neke spore, kod gljivama sličnih organizama, se mogu aktivno kretati pomoću bičeva ili flagela i takve spore se nazivaju **zoospore**. Većina spora ipak nema sposobnost aktivnog kretanja i one se nazivaju **aplanospore**. Spore sadrže malu količinu vode i zahvaljujući tome nema kretanja citoplazme i usporeni su metabolički procesi, što im omogućava da prežive duži vremenski period. Ćelijski zid trajnih spora je zadebljao i sadrži dipikolinsku kiselinu pa je njihova unutrašnjost zaštićena od nepovoljnih vremenskih uslova kao i od dejstva povišene temperature.

3.1. Bespolno razmnožavanje

Kod bespolnog razmnožavanja novonastale jedinice imaju identičan genetički materijal kao i roditelj jer se strukture za razmnožavanje formiraju procesom mitoze. Postoje dva osnovna tipa bespolnog razmnožavanja: vegetativno i bespolnim sporama. Vegetativno razmnožavanje se može odvijati pupljenjem ili fragmentacijom.

Pupljenje je najčešći oblik razmnožavanja kod kvasaca, ali se javlja i kod nekih končastih gljiva. Na majci ćeliji se formira jedan ili veći broj pupoljaka koji postepeno rastu, pri čemu su citoplazme majke ćelije i rastućih pupoljaka spojene (Slika 47). Kada pupoljak dostigne skoro punu veličinu jedro

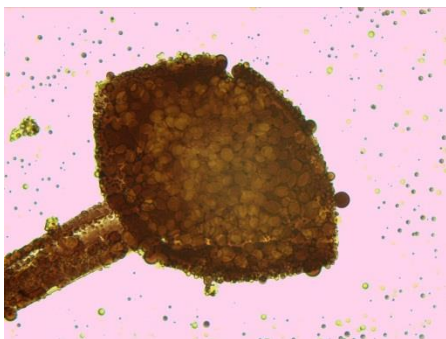
majke ćelije se dijeli mitozom. Jedno jedro će ostati u majci ćeliji, a drugo prelazi u pupoljak koji se na kraju formiranjem septe odvajaju od majke ćelije. Na mjestu gdje je došlo do odvajanja na obe ćelije ostaje ožiljak na ćelijskom zidu. Novonastala ćelija može ostati i labavo vezana sa majkom ćelijom, a zatim i sama formirati nove pupoljke. Na ovaj način se formiraju končaste strukture koje liče na hife i nazivaju se **pseudohife**, a ako su razgranate nazivaju se **pseudomicelija**. Pupoljci koji se razvijaju na hifama končastih gljiva se nakon odvajanja od majke ćelije ponašaju kao spore i klijanjem obrazuju novu hifu.



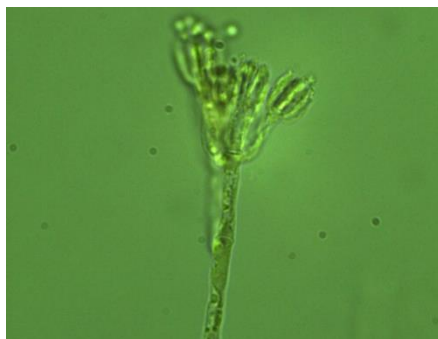
Slika 47. Pupljenje

Fragmentacija predstavlja razdvajanje micelije gljive na više dijelova koji će nastaviti samostalan rast nezavisno od ostalih fragmenata. U laboratorijama se gljive namjenski razmnožavaju fragmentacijom prilikom prenošenja sa jedne na drugu Petrijevu posudu sa hranjivom podlogom. Poseban oblik fragmentacije jeste formiranje tzv. **artrospora**, odnosno **oidija**, kratkih, ovalnih ćelija bez zadebljanih zidova koje nastaju fragmentacijom hife.

Bespolne spore su najčešći oblik bespolnog razmnožavanja gljiva. Budući da nastaju procesom mitoze, sve bespolne spore se jednim imenom nazivaju **mitospore**. U zavisnosti od građe, mjesta i načina formiranja postoji nekoliko tipova mitospora. Generalno, spore koje se formiraju razdjeljivanjem protoplasta unutar jedne ćelije ili unutar višećelijske vrećaste strukture, bez obzira da li je riječ o polnim ili bespolnim sporama, označavaju se kao **endogene spore**. Za razliku od njih, **egzogene spore** se formiraju na krajevima hifa ili sa spoljašnje strane vrećastih tvorevina. Bespolne spore koje se formiraju unutar specijalizovanih ćelija sporangija se nazivaju **sporangiospore** (Slika 48). Sporangije mogu biti jednoćelijske ili višećelijske. Mogu biti postavljene terminalno, na vrhu specijalizovane hife sporangiofora, a mogu biti i umetnute, odnosno mogu imati interkalarni položaj. Bespolne spore koje nastaju interkalarno razdjeljivanjem hifa ili odvajanjem vršnog dijela hife se nazivaju **hlamidospore**. Imaju zadebljao ćelijski zid, obično su mrke boje i mogu dugo da izdrže uslove suše. Bespolne, nepokretne spore koje se obrazuju egzogeno na specijalizovanoj vegetativnoj hifi konidioforu se nazivaju **konidije** (Slika 49).

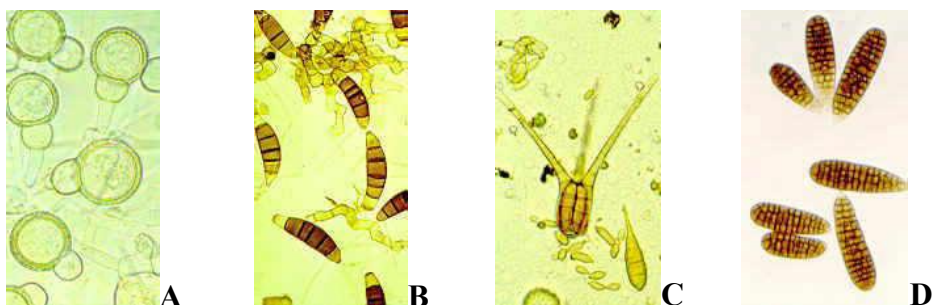


Slika 48. Sporangija sa sporangiosporama



Slika 49. Konidiofor sa konidijama

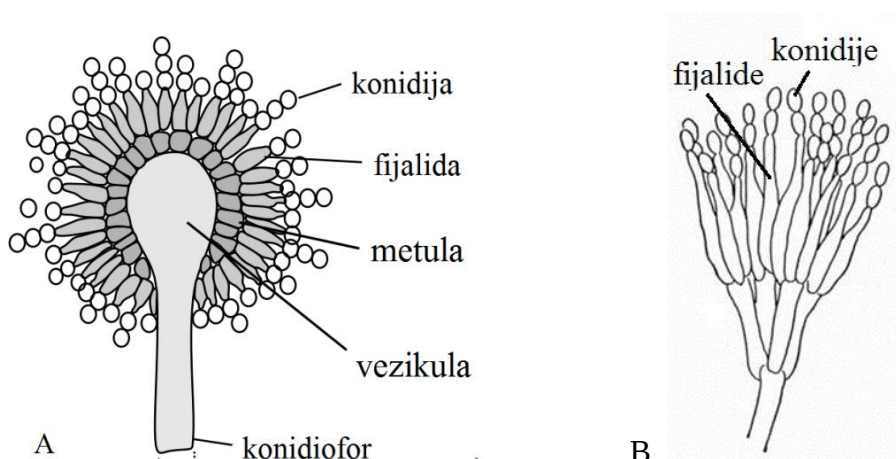
Izgled i građa spora predstavljaju važnu taksonomsku karakteristiku prilikom determinacije vrste. Jednoćelijske spore se još nazivaju i **amerspore** (grč. *ameristos* – nedijeljen), dvoćelijske su **didimospore** (grč. *didymos* – blizanci), a višećelijske su **fragmospore** (grč. *phragma* – pregrada). Višećelijske spore mogu imati oblik navoja ili heliksa pa se zovu **helikospore**, mogu biti zvjezdaste **staurospore**, u obliku mreže **diktiospore** (Slika 50).



Slika 50. Tipovi spora: A – didimospore; B – fragmospore;
C – staurospore; D – diktiospore

Konidiofori mogu biti jednoćelijski ili višećelijski, prosti ili razgranati, pojedinačni ili grupisani, što je bitna taksonomska karakteristika prilikom determinacije vrste. Vrh konidiofora može biti identičan kao i kod ostalih hifa, a može biti i diferenciran. Najčešći tip diferencijacije jeste obrazovanje flašolikih ćelija **fijalida** na čijem vrhu se formiraju konidije. Kod *Aspergillus spp.* konidiofor se završava vezikulom sa koje polaze prvo višeugaone ćelije metule, a zatim se na njih nastavljaju fijalide (Slika 51). Kod *Penicillium spp.* konidiofori se grupišu u metličastu strukturu koja se naziva **koremija**. Jastučaste tvorenive izgrađene od izdignutog spleta hifa koje na površini nose kratke, gusto

zbijene konidiofore se nazivaju **sporodohije**. Kod nekih gljiva konidiofori su gusto zbijeni i razvijaju se na ravnom spletu hifa formirajući strukturu koja se naziva **loža** ili **acervula**. Konidije se mogu formirati i unutar flašolikih struktura **piknidija** koje izgledom podsjećaju na plodno tijelo periteciju, ali su spore koje se u njima formiraju rezultat mitotičke diobe. Vodene plijesni Oomycota imaju pokretne bespolne spore koje sadrže bičeve, čime im je omogućeno kretanje kroz vodenu sredinu. Ovakve spore se nazivaju **zoospore**.



Slika 51. Građa konidiofora: A – *Aspergillus*; B – *Penicillium*

Prednost bespolnog razmnožavanja u odnosu na polno jeste što se odvija mnogo brže i formira se daleko veći broj spora. Međutim, sve novonastale jedinice imaju identičan genetički materijal kao i polazni organizam i na ovaj način se ne postiže po evolutivni opstanak veoma bitan genetički diverzitet.

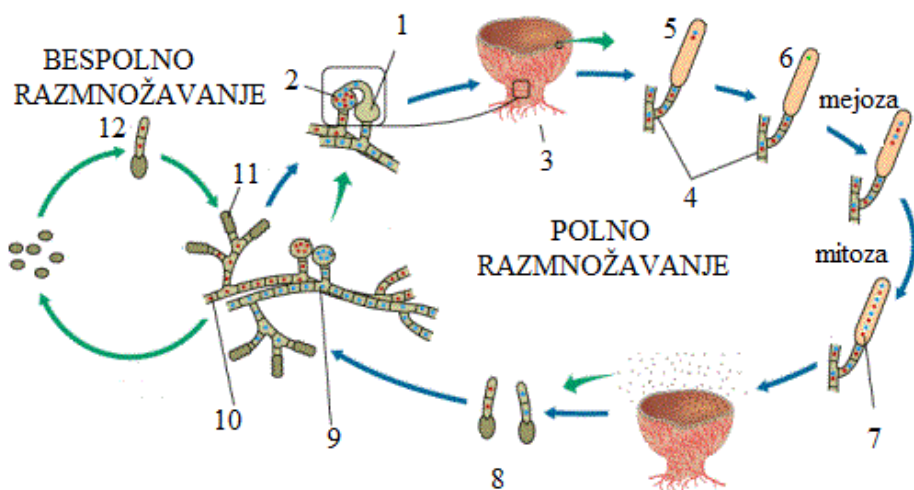
3.2. Polno razmnožavanje

Polno razmnožavanje karakteriše odvijanje procesa mejoze pri čemu dolazi do rekombinacije gena i obrazuju se nove jedinice sa genetičkim materijalom koji se razlikuje od genetičkog materijala roditelja. Genetička varijabilnost omogućuje organizmima da se prilagođavaju uslovima sredine i omogućuje im opstanak kroz vrijeme. Sam proces polnog razmnožavanja kod većine gljiva se u znatnoj mjeri razlikuje od polnog procesa kod biljaka ili životinja. Naime, kod ostalih organizama nakon spajanja muške i ženske haploidne polne ćelije dolazi do stapanja jedara pri čemu se obrazuje diploidan zigot. Kod gljiva međutim, dolazi do spajanja citoplazmi ćelija suprotnih polova, tj. dolazi do **plazmogamije**, ali se jedra ne spajaju odmah već

nastavljaju da se, simultano sa diobom (umnožavanjem) ćelija dijele nezavisno održavajući tako stanje dikariona. Kod nižih gljiva proces spajanja jedara, odnosno **kariogamije**, se odigrava odmah nakon procesa plazmogamije, dok su kod viših gljiva plazmogamija i kariogamija vremenski razdvojeni. Dikarion je dominantna faza u životnom ciklusu velikog broja gljiva. Nakon kariogamije nastaje diploidan zigot i kod većine gljiva to je jedina diploidna ćelija u čitavom životnom ciklusu. Zigot se zatim dijeli mejozom nakon čega se formiraju haploidne spore koje se jednim imenom nazivaju **meiospore**.

Proces polnog razmnožavanja se razlikuje kod različitih grupa gljiva i javlja se kod predstavnika svih razdjela izuzev kod Glomeromycota. Načini na koji će doći do spajanja dva kompatibilna haploidna jedra se razlikuju kod različitih vrsta gljiva. Neke gljive produkuju posebno diferencirane polne strukture – **gametangije**, unutar kojih se obrazuju specijalizovane haploidne polne ćelije **gameti**. Gameti se oslobađaju iz gametangija i spajanjem dva gameta suprotnih polova nastaje zigot. Kod nekih vrsta gljiva iz grupa Chitridiomycota i Hemiascomycetes se spajaju čitave gametangije, pri čemu jedra iz muških gametangija prelaze u ženske, bez posebnog diferenciranja gameta. U ovom slučaju cijela gametangija preuzima ulogu gameta i takav polni proces se naziva **gametangiogamija**. Neke gljive uopšte ne obrazuju gametangije, već dolazi do fuzije vegetativnih hifa suprotnih polova koje razmijene jedra i ovakav polni proces se naziva **somatogamija**. Kod nekih vrsta se i muške i ženske gametangije mogu naći na istoj miceliji, dok se kod drugih formiraju posebno micelije sa muškim, a posebno micelije sa ženskim gametangijama. Kod **homotalusnih** gljiva do oplodnje može doći iako muški i ženski gamet potiču sa iste jedinice, dok kod **heterotalusnih** gljiva gameti dolaze sa različitih tipova micelija, koji se označavaju sa „+“ (micelija na kojoj se obrazuju isključivo muški gameti) i „-“ (micelija na kojoj se obrazuju isključivo ženski gameti). Ako se „+“ i „-“ gameti ne razlikuju po obliku i veličini takvi gameti se označavaju kao **izogameti**, a sam polni proces **izogamija**. Suprotno od toga, kod **anizogamije** ili **heterogamije** se „+“ i „-“ gameti morfološki međusobno razlikuju.

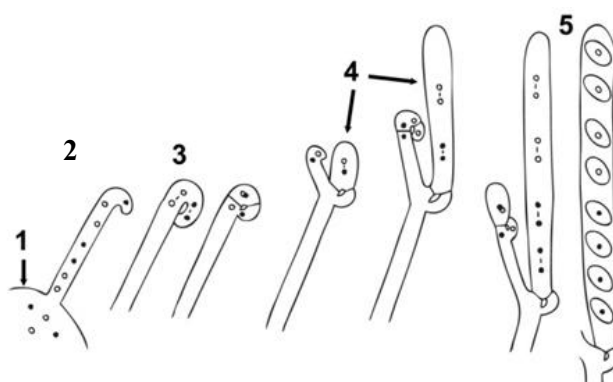
Ascomycota obrazuju vrećaste tvorevine **askuse** unutar kojih se formira osam endogenih meiospora koje se nazivaju **askospore**. Kod nekih predstavnika broj nastalih askospora može da varira. U životnom ciklusu micelijalnih Ascomycota dominira haploidna faza, dikarionska faza traje relativno kratko, dok je diploidan samo zigot (Slika 52).



Slika 52. Životni ciklus Ascomycota.

1) anteridija; 2) askogonija; 3) askokarp; 4) dikarionska hifa; 5) dikarionski askus; 6) diploidni askus; 7) haploidne askospore; 8) haploidna micelija; 9) „+“ hifa; 10) „–“ hifa; 11) haploidne mitospore; 12) haploidna micelija

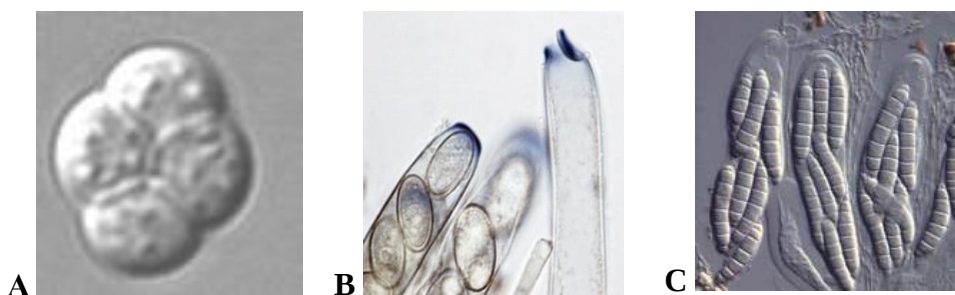
Polni proces počinje formiranjem polnih struktura, ženske **arhikarpa** i muške **anteridije**. Arhikarp se sastoji od dvije ćelije: donja je mjehurasto proširena i naziva se **askogonija**, a na njoj se obrazuje druga ćelija – cilindrična fertilizaciona cijev **trihogin**. Kroz trihogin prolazi haploidno jedro iz anteridije, ali ne dolazi do spajanja jedara već nastaje dikarionska askogena hifa sa dva haploidna jedra u svakom segmentu porijeklom od dvije kompatibilne micelije. Na dikarionskoj hifi se formira „kuka“ koja obezbjeđuje pravilnu raspodjelu dva različita haploidna jedra nakon svake mitotske diobe. Naime, jedra dikariona se mitotski podijele istovremeno pri čemu od četiri novonastala jedra jedno prelazi u kukasti izraštaj, drugo odlazi u bazalni dio, a dva haploidna jedra različitog pola ostaju u vršnoj ćeliji. Vršna ćelija predstavlja majku ćeliju askusa. Na njoj počinje formiranje miješkastog askusa čiji oblik, građa zida, broj i raspored spora u askusu predstavljaju važnu taksonomsku karakteristiku. U vršnoj ćeliji askogene hife dolazi do **kariogamije**. Diploidni zigot se odmah dijeli procesom mejoze, a zatim slijede obično dvije mitotičke diobe i nastaje 8 haploidnih jedara sa rekombinovanom genetičkim materijalom od kojih će se formirati askospore (Slika 53). Spore mogu biti jednoćelijske ili septirane i njihovim klijanjem se obrazuje haploidna micelija. Kod većine Ascomycota askusi se obrazuju unutar plodnog tijela askokarpa. Kod predstavnika Hemiascomycetes (kvasci) se ne obrazuju ni askogene hife ni askokarpi, već se odmah nakon kopulacije čitavih gametangija formira askus.



Slika 53. Obrazovanje askusa sa askosporama: 1) askogonija; 2) askogena hifa; 3) kuka; 4) inicijalni askus; 5) formiran askus

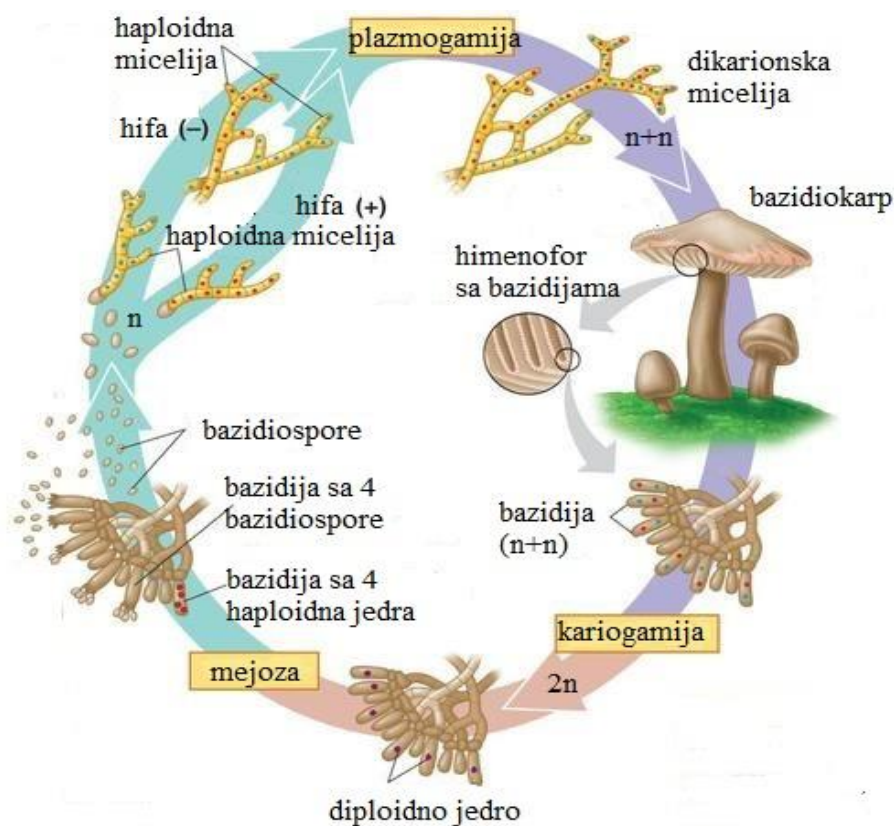
Prema građi zida askuksi mogu biti **prototunikatni**, obično sferičnog oblika sa tankim zidom koji se razlaže kako bi se oslobodile askospore, i **eutunikatni** sa kompaktnim zidom koji se otvara na vrhu (Slika 54). U zavisnosti od broja omotača koje sadrže, eutunikatni askusi mogu biti **unitunikatni** (askusi imaju jednoslojan omotač) ili **bitunikatni** (imaju dvoslojni omotač askusa). Unitunikatni askusi koji se otvaraju pomoću poklopca operkuluma na vrhu se označavaju kao **operkulatni**. Drugi tip unitunikatnog askusa je **inoperkulatni** koji umjesto poklopca na vrhu ima elastični prsten. Prilikom sazrijevanja spora prsten se pod pritiskom otvara i oslobađa spore u spoljašnju sredinu.

Bitunikatni askusi imaju tanki spoljašnji omotač i zadebljali, elastični unutrašnji zid. Kada spore sazriju, spoljašnji omotač se cijepa, a unutrašnji usvaja vodu što dovodi do rasta askusa i njegovog izlaska iz askokarpa kako bi se spore oslobodile u spoljašnju sredinu. Naime, ovaj tip askusa se javlja kod gljiva koje obrazuju plodna tijela tipa peritecije.



Slika 54. Tipovi askusa: A – prototunikatni; B – unitunikatni (sa operkulumom na vrhu); C – bitunikatni

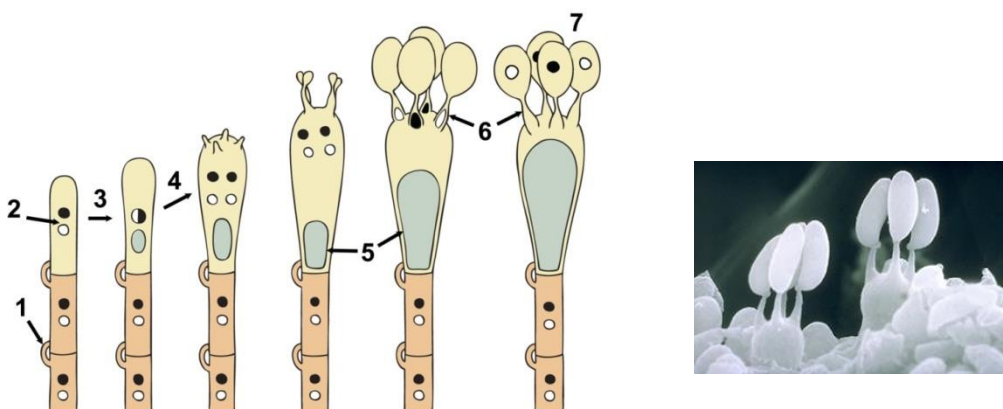
U životnom ciklusu micelijalnih Basidiomycota dominira dikarionska faza (Slika 55). Izuzev Ustilaginomycotina koje ne obrazuju posebno diferencirana plodna tijela već se bazidije formiraju direktno na miceliji, u povoljnim uslovima micelija ostalih Basidiomycota obrazuje plodna tijela koja sadrže generativne hife. One obrazuju miješak **bazidiju**, na kom se formiraju 4 egzogene haploidne **bazidiospore**. Kod nekih vrsta, kao što je šampinjon – *Agaricus bisporus*, formiraju se samo dvije, dok se kod predstavnika roda *Phallus* obrazuje i 8 ili 9 bazidiospora. Broj bazidiospora na bazidiji je najčešće paran, dok se neparan broj bazidiospora rijetko susreće i posljedica je abortovanja pojedinačnih haploidnih jedara prije ulaska u vršna proširenja od kojih će se obrazovati bazidiospore. Građa bazidija je takođe važna taksonomska karakteristika. Bazidije mogu biti jednoćelijske i tad se nazivaju **holobazidije**, ili su izdijeljene septama pa se nazivaju **fragmobazidije**. Klijanjem bazidiospora obrazuju se kratkotrajne primarne haploidne micelije. Vrlo brzo dolazi do somatogamije, odnosno do spajanja hifa kompatibilnih micelija, čime nastaje dikarionska hifa koja će dalje rasti i formirati sekundarnu dikarionsku miceliju.



Slika 55. Životni ciklus Basidiomycota

Održavanje dikariona je omogućeno zahvaljujući postojanju kljunastog izraštaja („*clamp connection*“). U vršnoj ćeliji generativne hife dijeljenjem 2 jedra dikariona nastaju 4 haploidna jedra od kojih jedno prelazi u kljunasti izraštaj, jedno ostaje u bazalnom dijelu ćelije, a dva jedra suprotnih polova prelaze u vršni dio hife. Bazalni dio i kljunasti izraštaj se odvoje septama, a od vršnog dijela se formira bazidija. Unutar bazidije dolazi do kariogamije. Formirani diploidni zigot se dijeli procesom mejoze i mitoze i nastaju 4 haploidna jedra. Na bazidiji se obrazuju 4 cjevasta izraštaja **sterigme** koja na vrhu nose proširene bazidiospore. Četiri haploidna jedra sa rekombinovanim genetičkim materijalom pod pritiskom vakuole koja se formira u bazidiji preko sterigmi migriraju u egzogene spore (Slika 56). Bazidije mogu biti jednoćelijske, kao što je slučaj kod vrsta roda *Agaricus*, ili višćelijske kao kod *Phragmidium* spp.

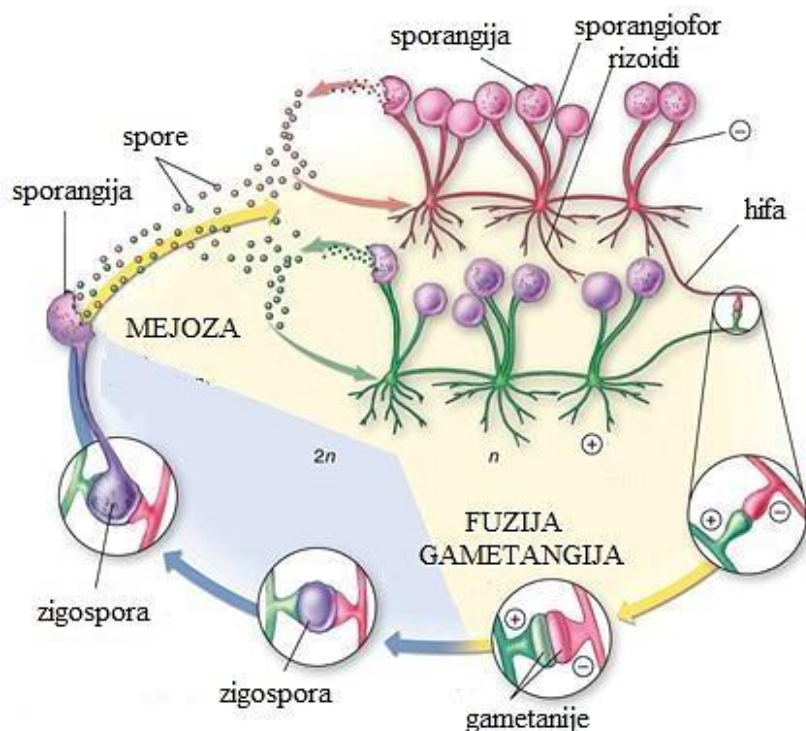
Poseban oblik polnog razmnožavanja koji se javlja kod Oomycota se naziva **oogamija**. Kod njih se unutar posebno diferencirane strukture **oogonije** formira jedna krupna nepokretna ženska polna ćelija **oocita**, a unutar **anteridije** veliki broj sitnih pokretnih muških haploidnih jedara **spermatocita**. Na oogoniji se obrazuje fertilizaciona cijev kroz koju spermatocite ulaze u oogoniju i spajaju se sa oocitom obrazujući diploidnu oosporu. Klijanjem oospore nastaje neseptirana cenocitična micelija ili sporangija koja formira bespolne pokretne zoospore.



Slika 56. Obrazovanje bazidije sa bazidiosporama:

- 1) kljunasti izraštaj; 2) haploidna jedra; 3) kariogamija; 4) mejoza; 5) vakuola;
6) sterigma; 7) bazidiospore

Kod gljiva iz podrazdjela Mucoromycotina polni proces je **zigogamija** (Slika 57). To je oblik gametangiogamije budući da ne dolazi do formiranja posebno diferenciranih gameta već se spaja sadržaj dvije gametangije. Kod homotalusnih vrsta se od hifa iste micelije, a kod heterotalusnih vrsta se od hifa kompatibilnih različitih micelija obrazuju kratki vazdušni izraštaji **zigofori**. Vršni dio zigofora se odvaja od ostatka neseptirane hife stvaranjem poprečne pregrade i na taj način se obrazuje gametangija. Gametangije se ne razlikuju po izgledu i veličini i proširene su u regionu spajanja. U gametangijama ne dolazi do obrazovanja posebno diferenciranih gameta već se u njima nalazi jedno ili veći broj jedara. Čelijski zid gametangija na mjestu njihovog kontakta se lizira i dolazi do fuzije sadržaja, pri čemu poslije plazmogamije dolazi do kariogamije – spajanja jedara suprotnih polova. Tako, spajanjem gametangija suprotnih polova nastaje diploidni zigot – **zigospora**. To je žuta ili mrka, trajna spora, često prekrivena izraštajima apendiksima. Nakon perioda mirovanja zigospora klija obrazujući sporangiju unutar koje se mejozom formiraju haploidne spore. Njihovim klijanjem nastaje haploidna micelija „+“ ili „-“ pola.

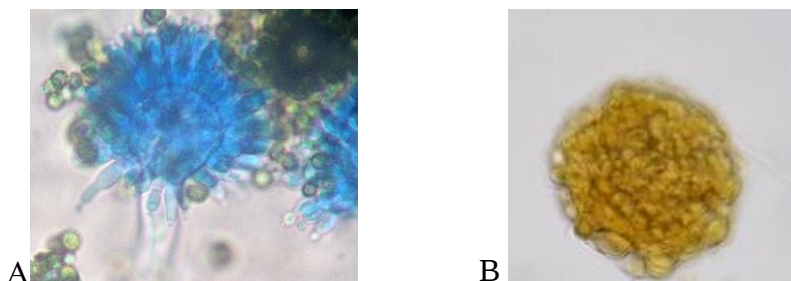


Slika 57. Zigogamija

3.3. Pleomorfizam

Kod gljiva iz razdjela Ascomycota je česta pojava da u toku životnog ciklusa obrazuju nekoliko različitih tipova polnih i bespolnih spora, kao i nekoliko različitih morfoloških oblika modifikacija micelije. Ova pojava se označava kao **pleomorfizam** i ima za posljedicu da je jedna te ista vrsta gljive opisana od strane različitih istraživača pod različitim latinskim nazivima, a ustvari se radi o različitim fazama životnog ciklusa jedne vrste. Pleomorfizam se javlja i kod Basidiomycota, ali samo kod malog broja vrsta.

Jedan od najpoznatijih primjera pleomorfizma jeste gljivica *Aspergillus*. Micheli je 1729. godine opisao bespolnu konidijsku fazu razvoja gljive *Aspergillus*, a njen polni stadijum u kom se obrazuju kleistotecije je tek 1824. godine opisao Link, smatrajući da se radi o novom rodu koji je dobio naziv *Eurotium* (Slika 58). Prošlo je više od 30 godina kada je De Bary (1854. godine) pokazao da se radi o dve faze životnog ciklusa jedne te iste vrste.



Slika 58. Pleomorfizam: A – *Aspergillus*; B – *Eurotium*

Pojava da gljiva ima dvije morfološki različite faze u svom životnom ciklusu se naziva **dimorfizam**. Pritom se bespolni stadijum u ciklusu razvića označava kao **anamorf** i najčešće je riječ o gljivama tipa plijesni koje posjeduju končaste hife i sitne modifikacije micelije. Ranije su sve gljive kojima je poznat isključivo bespolni stadijum i za koje se uopšte nije znalo da li posjeduju polnu fazu u ciklusu razvića svrstavane u vještački formiran podrazdio Deuteromycotina, koji je zbog toga nazivan još i „*Fungi imperfecti*“, odnosno nesavršene gljive. Polni stadijum životnog ciklusa se označava kao **teleomorf** i u ovom stadijumu gljive obrazuju plodna tijela. Za gljive kojima je poznata i bespolna i polna faza životnog ciklusa se kaže da su **holomorfi**.

Dimorfizam je naročito česta pojava kod gljiva koje imaju parazitski način života. Tako gljive koje izazivaju oboljenja kod čovjeka i životinja jedan dio svog životnog ciklusa provode u zemljištu kao saprotrofi koji se hrane uginulom organskom materijom. U ovom stadijumu njihovo tijelo je micelijalne

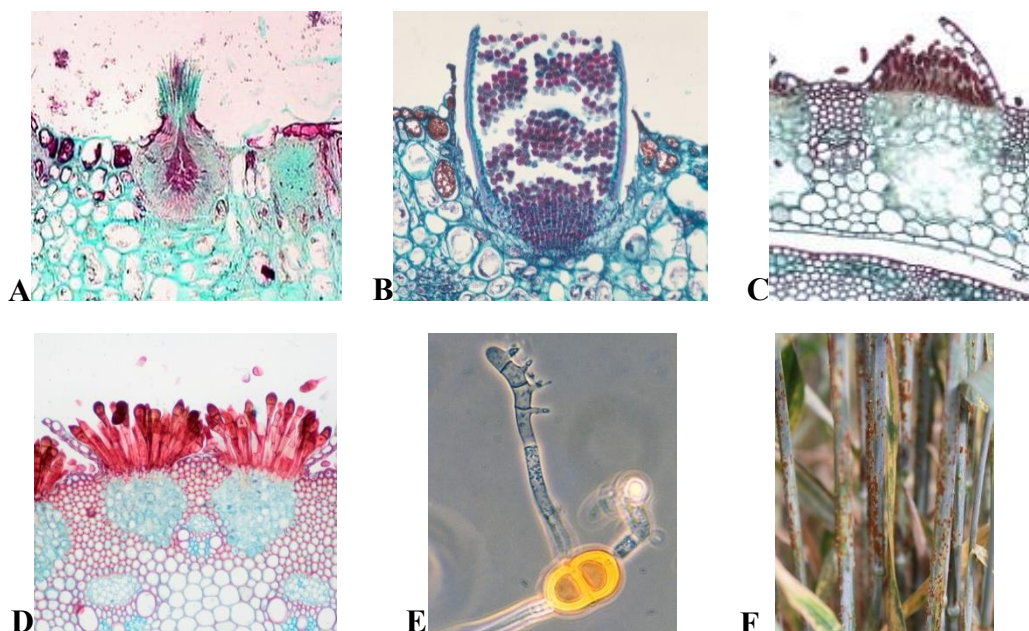
građe i sastoji se iz septiranih hifa. Kada spore udisanjem dospiju u organizam čovjeka ili životinje razvija se forma kvasca, odnosno jednoćelijski oblik. Tako npr. gljivica *Histoplasma capsulatum* se u zemljištu nalazi u formi plijesni, a udisanjem spora u plućima dolazi do razvoja talusa u vidu kvasca koji izaziva oboljenje histoplazmozu. *Blastomyces dermatitidis* je takođe gljivica koja u zemljištu ima micelijalnu formu, a u plućima, mozgu, bubrezima ili krvotoku ima formu kvasca i izaziva oboljenje blastomikozu. Parazitska faza u formi kvasca se označava kao „K“ faza, a saprotrofna micelijalna kao „M“ faza. Kod nekih vrsta gljiva da li će biti u M ili K fazi zavisi od uslova spoljašnje sredine, najčešće od temperature i ishrane. Tako *Blastomyces* na temperaturi od 25 °C obrazuje miceliju, a na 37 °C je u obliku kvasca.

Postoje i mnogo složeniji slučajevi pleomorfizma gdje gljiva ima veći broj različitih, obično bespolnih stadijuma koji se označavaju kao **sinanamorfi**. Tako gljive iz roda *Fusarium* koje izazivaju oboljenja na poljoprivrednim kulturama imaju tri stadijuma, jedan polni i dva bespolna. *Fusarium solani* koji izaziva bijelu trulež krompira u biljci domaćinu formira miceliju, a kada se gaji na vještačkim podlogama ima formu kvasca.

Tipičan primjer složenog životnog ciklusa imaju vrste roda *Puccinia* (rđe) koje mogu obrazovati pet različitih vrsta spora: bazidiospore ili sporidije, piknospore ili spermacije, proljećne ili ecidiospore, ljetne ili urediospore i teliospore (Slika 59). Kod nekih vrsta, kao što je žitna rđa *Puccinia graminis*, tokom životnog ciklusa se javlja svih pet vrsta spora prema tačno određenom redoslijedu i to na dva različita domaćina: šimširici i pšenici. Za ovakve vrste se kaže da imaju potpun ciklus i označene su kao **heteretske** vrste. Kod **autetskih** vrsta se ne obrazuju svi tipovi spora i životni ciklus se odvija na jednom domaćinu. Tako vrsta *Puccinia malvacearum* ne obrazuje piknospore, ecidiospore ni urediospore.

Kada u rano proljeće haploidne bazidiospore vrste *Puccinia graminis* dospiju na listove šimširike *Berberis vulgaris* u povoljnim uslovima će doći do njihovog klijanja. Pritom se obrazuju haploidne hife koje prodiru u tkivo listova ili cvasti domaćina i inficiraju ga. Nakon pet do šest dana inkubacije masa hifa obrazuje narandžasto obojene strukture piknidije (Slika 59 A), koje se uočavaju na licu lista kao udubljenja eliptičnog oblika. Na unutrašnjoj strani piknidija se formiraju sitne spore – piknospore i receptivne hife ili trihogine. Piknospore su haploidne i izlaze iz piknidija kroz otvor ostiolum u sluzavoj masi koja privlači insekte, a mogu se rasijavati i putem kišnih kapi. Spajanjem piknospora i trihogina različitih polova obrazuje se dikarionska micelija. Ovo je polni stadijum životnog ciklusa u kom se obezbjeđuje genetička rekombinacija. Kod nekih parazitskih gljiva (snijeti, rđe i garke), dikarion se obrazuje spajanjem dvije piknospore različitog pola koje se, zbog te funkcije označavaju i kao spermacije. Dikarionska micelija zatim u tkivu prema naličju lista formira peharaste strukture ecidije (Slika 59 B). Ecidija se sastoji iz dva dijela, vršnog

koji se sastoji od sterilnih hifa, i donjeg dijela koji se sastoji iz fertilnih hifa. Na granici između sterilnog i fertilnog dijela ecidije se nalaze bazalne ćelije koje formiraju dikarionske ecidiospore. Za njihovo klijanje je neophodno prisustvo vlage i mogu klijati odmah, a u uslovima suše mogu opstati i duži vremenski period dok se ne steknu povoljni uslovi za klijanje. Rasijavaju se pomoću vjetra ili insekata i njihov životni ciklus se nastavlja kada dospiju na drugu biljku domaćina. Najčešće inficiraju pšenicu, ali mogu inficirati i druge biljke iz porodice *Poaceae* (trave), a ne mogu se razvijati na prvobitnom domaćinu šimširici. Klijanjem ecidiospore obrazuje se cijev koja prolazi kroz stome biljaka i ispod epidermisa obrazuje dikarionsku miceliju. Nakon 7 do 14 dana na miceliji se obrazuju ležišta sa uspravnim drškama koje nose strukture uredinije (Slika 59 C).

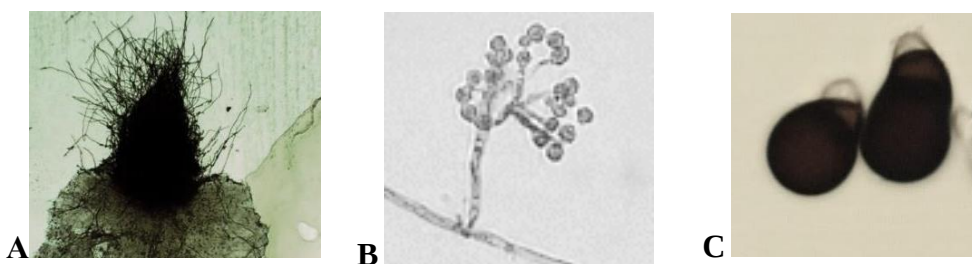


Slika 59. *Puccinia graminis*: A – piknidija; B – ecidija; C – uredija; D – telija; E – bazidija; F – inficirana biljka

Uredinije mogu dovesti do kidanja epidermisa lista čime nastaju specifične strukture tzv. sorusi. Unutar uredinija se formiraju dikarionske žuto-narandžaste, hrapave ili bodljikave urediospore (urediniospore). Urediospore vjetrom mogu biti raznesene na velike udaljenosti i dovode do sekundarne infekcije pšenice. Krajem vegetacionog perioda pšenice u sorusima se obrazuju specifične strukture telije koje obrazuju crne, debelozidne teliospore (Slika 59 D). Ovo je jedini oblik u kom gljiva može da prezimi nezavisno od biljke domaćina. Teliospore sadrže dva haploidna jedra čijim spajanjem nastaje diploidno jedro. Nakon zimskog perioda dolazi do klijanja pri čemu se iz svake

teliospore obrazuje po jedna četvoroćelijska bazidija. Diploidno jedro prelazi u bazidiju i dijeli se prvo mejozom, čime se obezbjeđuje genetička rekombinacija, a zatim mitozom. Od četiri novonastala jedra formiraju se bazidiospore od kojih su dvije pozitivnog (muškog), a dvije negativnog (ženskog) pola. Bazidiospore (Slika 59 E) su tankih zidova, rasijavaju se vjetrom i mogu inficirati isključivo alternativnog domaćina šimširiku.

Još jedan primjer pleomorfizma sa većim brojem različitih morfoloških oblika je gljivica *Chaetomium* (Slika 60). Teleomorf *Chaetomium* ima pet anamorfnih stadijuma koji su u literaturi opisani kao pet različitih rodova, iako je riječ o jednoj te istoj vrsti: *Botryotrichum*, *Scopulariopsis*, *Trichocladium*, *Papulospora* i *Humicola*.



Slika 60. Pleomorfizam:

A – *Chaetomium*; B – *Scopulariopsis*; C – *Trichocladium*

Pojava da jedna vrsta kod gljiva može imati veći broj latinskih naziva može dovesti do čitavog niza zabuna, naročito u slučaju medicinski, poljoprivredno ili ekonomski značajnih vrsta. Da do ovoga ne bi dolazilo, od 1. januara 2013. godine na snazi je pravilo „jedna vrsta jedan naziv“, prema kom svaka vrsta gljiva mora imati samo jedan latinski naziv, bez obzira da li se radi o anamorfnom ili teleomorfnom stadijumu.

4. EKOLOGIJA GLJIVA

Gljive su kosmopolitski organizmi koji pretežno nastanjuju kopnena staništa, ali se mogu naći i u vodenim ekosistemima. Pritom znatno veći broj predstavnika živi u slatkim vodama nego u morima. Iako u vodenoj sredini dominiraju gljive mikroskopskih dimenzija među njima se čak mogu naći i forme pečurki. U Sjevernoj Americi je 2005. godine otkrivena vrsta *Psathyrella aquatica* koja živi u brzotekućim potocima (Slika 61). Formira plodno tijelo tipa pečurke, a micelija se proteže i do pola metra dubine u sedimentu.



Slika 61. *Psathyrella aquatica*

Iako većina gljiva za svoj razvoj zahtijeva povišenu vlažnost, ima i takvih predstavnika koji žive u pustinjском, aridnom tlu. Gljive se mogu naći i na planinama na velikim nadmorskim visinama gdje zbog surovih klimatskih uslova više nema vegetacije. Izolovane su i iz snijega i leda na Arktiku i Antarktiku.

Svakako najznačajnija uloga gljiva u ekosistemu je uloga u kruženju materije. Naime, gljive i bakterije predstavljaju osnovne razlagače organske materije i imaju ključnu ulogu u biogeohemijskim ciklusima kruženja elemenata. Razlažu organsku materiju i prevode je u mineralni oblik koji zatim biljke i alge koriste za sintezu novih organskih jedinjenja. U zavisnosti od toga da li se hrane uginulom ili živom organskom materijom, gljive mogu biti saprotrofi ili paraziti. **Saprotrofne** gljive se hrane uginulom, a **parazitske** živom organskom materijom. Među saprotrofnim gljivama postoje takve kojima je neophodno prisustvo samo organskog ugljenika, dok postoje i gljive sa specifičnim zahtjevima za pojedinim aminokiselinama i vitaminima. Parazitske gljive mogu biti **obligatni paraziti**, koji van tijela domaćina mogu opstati isključivo u nekoj latentnoj formi kao što su spore, ali rast i razvoj reproduktivnih struktura je moguć isključivo kada se nađu na ili u odgovarajućem domaćinu. Sa druge strane, **fakultativni paraziti** mogu živjeti na različitim supstratima. Tu spadaju mnoge fitopatogene gljivice koje dio životnog ciklusa mogu provesti i u zemljištu.

Terikolne gljive, odnosno gljive koje naseljavaju zemljište, su po tipu ishrane uglavnom saprotrofi. One razgrađuju uginulu organsku materiju biljnog i životinjskog porijekla i na taj način utiču na brže formiranje zemljišta i doprinose njegovom boljem kvalitetu. Gljive sadrže enzime celulaze i ligninaze koji im omogućavaju razgradnju velikih molekula celuloze i lignina. One

usitnjavaju velike složene organske molekule čime omogućavaju njihovu dalju bakterijsku razgradnju. Prevođenjem organskih molekula u mineralna jedinjenja gljive stvaraju uslove za razvoj biljaka. Organsku materiju u raspadanju prvo koriste one vrste gljiva koje se hrane prostim šećerima. Takve su npr. gljive iz reda Mucorales za koje uopšte nije poznato da mogu koristiti lignin i celulozu. Zatim slijede Ascomycotae koje u ishrani koriste celulozu. Nje u zemljištu ima u ogromnim količinama budući da čini glavnu komponentu ćelijskog zida biljaka. Iscrpljivanjem celuloze, u biljnim tkivima ostaje još lignin koji predstavlja teško razgradljivu makromolekulu. Glavni razlagači lignina su gljive iz razdjela Basidiomycota.

Koprofilne gljive su saprotrofi koji se razvijaju na izmetu životinja. Tu spadaju gljive iz različitih grupa: *Pilobolus* (Mucorales), *Chaetomium globosporum*, *Sordaria tetraspora* (Ascomycota), *Coprinus comatus* (Basidiomycota) i druge. Neke rastu na izmetu samo određenih vrsta životinja. Tako *Panaeolus campanulatus* i *Coprinus radiatus* (Basidiomycota) rastu isključivo na konjskom izmetu. Najveći broj koprofilnih gljiva raste na izmetu biljojednih životinja, ali ima i takvih vrsta koje rastu na izmetu svaštojeda pa čak i mesoždera.

Veliki broj gljiva su **paraziti**, u najvećem broju biljaka, ali i čovjeka, životinja i drugih gljiva. Parazitske gljive izazivaju ogromne štete na poljoprivrednim kulturama i u šumarstvu. Vrste iz rodova *Ustilago*, *Taphrina*, *Fusarium*, *Monilia*, *Pythium*, *Botrytis*, *Sclerotinia* i mnoge druge svake godine smanjuju prinose žitarica, voća i povrća. Gljive koje su paraziti čovjeka i životinja izazivaju različita oboljenja, od kojih neka mogu biti i fatalna. Najčešća gljivična oboljenja su izazvana gljivama iz rodova *Candida*, *Aspergillus*, *Histoplasma*, *Trichoderma*, *Cryptococcus* itd. Oko 200 vrsta gljiva ima sposobnost da u ishrani dodatno koristi i sitne životinje, kao što su nematode i kolebole. Bukovača *Pleurotus ostreatus* izaziva truljenje drveća, ali je ujedno i **predatorska karnivorna** gljiva čija micelija ima sposobnost hvatanja nematoda. One obrazuju ljepljive omče od hifa pomoću kojih zarobe nematode i zatim hifama prodiru kroz kutikulu i razlažu njihovu unutrašnjost.

Keratinofilne gljive imaju sposobnost razlaganja keratina. To je teško rastvorljivi protein koji ulazi u sastav rogova, kandži, noktiju, dlake i perja. Ova grupa gljiva je veoma važan „čistač prirode“, tj. nakon ugibanja životinja one razlažu rožne strukture i na taj način vraćaju ugljenik, azot i sumpor iz molekula keratina u ciklus kruženja materije. Gljivice iz rodova *Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Microsporum*, *Trichoderma*, *Onygena* (Slika 62) i *Chrysosporium* su među najaktivnijim razlagačima keratina. Najveći broj ovih gljiva su dermatofite, tj. žive na koži životinja.

Entomofilne gljive napadaju insekte, najčešće u stadijumu larve, dok im kutikula još nije potpuno očvrstnula. Ova grupa gljiva je naročito interesantna

zbog njihove moguće primjene u biokontroli insekata. Poznato je oko 1000 vrsta entomofilnih gljiva koje pripadaju različitim grupama: Microsporidia, Chytridiomycota, Entomophthoromycotina, Basidiomycota i Ascomycota. Jedan od najpoznatijih predstavnika je tzv. gljiva zombi *Ophiocordyceps unilateralis* (Slika 63). Spore ove gljive ispuštaju hemikalije koje utiču na nervni sistem insekata i primoravaju ih da se penju visoko na drveće. Zatim spora klija i obrazuje se plodno tijelo koje izbija kroz kutikulu insekta.



Slika 62. *Onygena equina*



Slika 63. *Ophiocordyceps unilateralis*

Gljive mogu stupati u specifične simbiotske zajednice sa drugim grupama organizama. Svakako najpoznatiji primjer simbioze jesu **lišajevi**, ali daleko rasprostranjeniji i za funkcionisanje čitavih ekosistema značajniji oblik simbioze gljiva sa drugim organizmima predstavlja **mikoriza**.

4.1. Mikoriza

Mikoriza (grč. *mykós* – gljiva, *riza* – korijenje) predstavlja specifičnu simbiotsku zajednicu koja se uspostavlja između gljiva i korijena vaskularnih biljaka. U umjerenom kontinentalnom području većina drvenastih vrsta živi u mikorizi. Hife gljiva pritom obavijaju korijen biljke i zahvaljujući svojoj građi koja je daleko finije strukture od građe korijenskih dlačica, kao i zahvaljujući velikoj površini micelije, povećavaju apsorpcionu moć same biljke. Prečnik hifa je daleko manji od prečnika najtanjih korijenskih dlačica zbog čega mogu dospjeti na mjesta nedostupna korijenu. Biljka vrši fotosintezu, proizvodi organske materije i snabdijeva gljive neophodnim ugljenim hidratima, prije svega glukozom i saharozom. Zauzvrat, gljiva vrši apsorpciju vode i mineralnih materija kojima snabdijeva biljku, čime se povećava njen apsorpcioni kapacitet. Ovakav odnos je pozitivan i omogućava bolji rast oba organizma pa je riječ o mutualističkoj zajednici. U mineralima siromašnim zemljištima gljive, razlažući organsku materiju, mobiliziraju azot i fosfor neophodan za razvoj biljaka. U zemljištu koje sadrži visok udio gline ili zemljištima koja imaju nešto višu pH

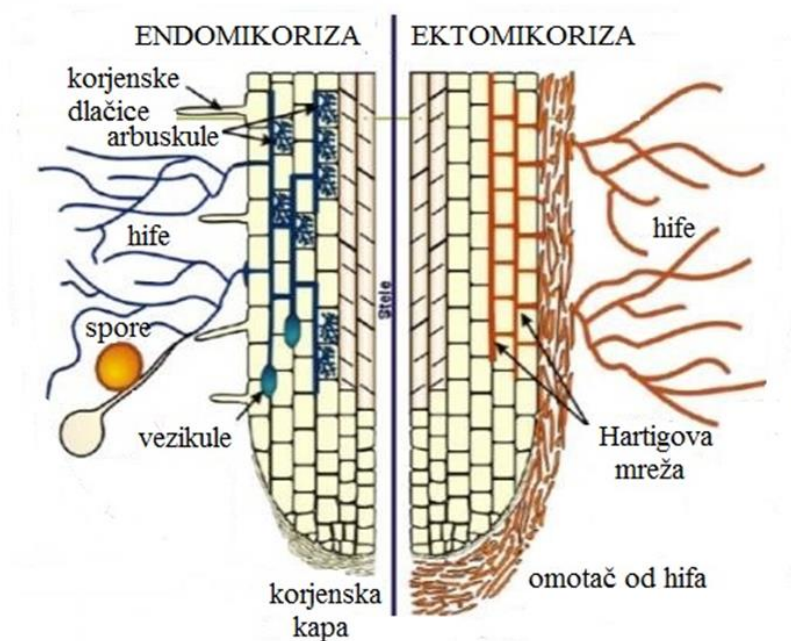
vrijednost biljke nemaju sposobnost usvajanja neophodnih fosfatnih jona već tu funkciju u potpunosti preuzimaju gljive. Novija istraživanja su pokazala da funkcija mikorize nije samo razmjena vode i hranjivih materija. Naime, preko hifa gljiva uspostavlja se komunikacijska mreža između biljaka pomoću kojih se prenose hemijski znaci upozorenja. Tako npr. kada biljku napadnu lisne vaši ona proizvodi lako isparljiva jedinjenja koja privlače predatore lisnih vaši. Hemijski signali koji upozoravaju na prisustvo lisnih vaši se prenose preko hifa na okolne biljke, koje zatim i same sintetišu isparljiva jedinjenja, iako same nisu napadnute lisnim vašima. Na ovaj način biljke koje žive u mikorizi mogu međusobno prenositi informacije o napadu biljojedih insekata ili parazitskih gljiva na velika rastojanja. Takođe, mikoriza ima i zaštitnu funkciju u kiselim zemljištima i zemljištima koja su opterećena teškim metalima. Biljke koje žive na kiselim zemljištima, kao što su četinari, gdje je proces nitrifikacije slabo izražen, zahvaljujući mikorizi se snabdijevaju dovoljnim količinama neophodnih azotnih jedinjenja. Gljiva *Suillus bovinus* usvaja teške metale i omogućava opstanak bijelog bora *Pinus sylvestris* na kontaminiranom zemljištu.

U zavisnosti od toga da li hife gljive prodiru u same ćelije korijena biljke razlikuju se ektotrofna i endotrofna mikoriza (Slika 63).

Ektotrofnu mikorizu formira oko 10% biljnih porodica, uglavnom drvenastih vrsta. Česte su mikorize različitih vrsta Ascomycota i Basidiomycota sa drvećem iz familija Betulaceae (lijeska, breza), Fagaceae (bukva, kesten), Rosaceae (ruže), Pinaceae (borovi), Salicaceae (vrbe) itd. Kod ektotrofne mikorize hife gljiva obavijaju kratko i debelo bočno korijenje ne prodirući u same ćelije korijena i obrazuju mrežu u okolnom supstratu. Ta mreža hifa oko samog korijena zalazi djelimično u međućelijske prostore epidermisa obrazujući tzv. **Hartigovu mrežu**. U slučaju da hife prodiru i u same biljne ćelije ovakva mikoriza se označava kao ektoendotrofna. Neki rodovi gljiva kao što su pupavke (*Amanita*), vrganji (*Boletus*), krasnice (*Russula*) i mliječnice (*Lactarius*) žive gotovo isključivo simbiotski, formirajući Hartigovu mrežu oko korijena.

Kod **endotrofne mikorize** hife prodiru u ćelije korijena gdje obrazuju vezikule i unutarćelijske mreže hifa, tzv. **arbuskule**. Pomoću njih se povećava kontaktna površina između hifa i ćelije čime se pospješuje razmjena materija. Do sada je opisano oko 250 vrsta gljiva koje obrazuju endomikorizu i većina ih pripada razdjelu Glomeromycota. Česte su sa biljkama iz familija Ericaceae (vrijeskovi: borovnica i brusnica), Poaceae (trave) i Orchidaceae (orhideje). Borovnica i brusnica ne posjeduju razvijene korijenske dlačice i ne mogu opstati bez mikorize. Kod orhideja čak nije moguće klijanje sjemena ako nisu prisutne hife gljiva, budući da njihovo sjeme ne sadrži rezervne materije. Za ovakvu mikorizu kažemo da je obligatna, tj. neophodna. Vrijeskovi sadrže hife gljiva isključivo iz grupe Ascomycota i to samo u epidermalnim ćelijama korijena i hife ne prodiru daleko u okolni supstrat. Neke od najznačajnijih poljoprivrednih kultura, kao što su pšenica, kukuruz, leguminoze, riža, vinova loza, krompir,

paradajz, luk i suncokret obrazuju endotrofnu mikorizu. Biljke iz porodica *Brassicaceae* (kupusnjače: kupus, karfiol, brokula), *Chenopodiaceae* (lobodnjače: špinat i šećerna repa) i *Caryophyllaceae* (karanfil, cikla) ne obrazuju endomikorizu. Do sada je opisano oko 250 vrsta gljiva koje obrazuju endomikorizu i većina ih pripada razdjelu Glomeromycota.



Slika 63. Mikoriza

Neke vrste gljiva, kao što su predstavnici roda *Amanita*, obrazuju nespecifične mikorize sa velikim brojem familija biljaka. Postoje međutim i takve vrste koje obrazuju specifičnu mikorizu samo sa jednim rodnom biljaka. Tako npr. grabov djed – *Leccinum carpini* najčešće obrazuje mikorizu sa grabom (*Carpinus betulus*), brezov djed – *Leccinum scabrum* sa brezom (*Betula pendula*), ariševac – *Boletus flavus* sa arišem (*Larix*), a slinavke – *Suillus* sa borovima (*Pinus*). Zato je poznavanje samog staništa gljive bitno prilikom sakupljanja i determinacije pečuraka. Takođe, prilikom pošumljavanja, ako se u šumski ekosistem uvodi neka vrsta koja tu prije nije postojala, da bi se uspješno razvila moraju se unijeti i njeni simbionti.

4.2. Lišajevi

Lišajevi (lat. *lichenes*) predstavljaju simbiozu gljiva i algi ili gljiva i cijanobakterija. Pritom gljiva **mikobiont** kvantitativno čini veći udio tijela – talusa lišaja. Ona štiti algu od isušivanja i vrši apsorpciju vode i mineralnih materija iz supstrata ili iz atmosfere. Alge i cijanobakterije su **fotobionti** (alga se označava kao **fikobiont**, a cijanobakterija kao **cijanobiont**). One vrše fotosintezu i snabdijevaju gljivu gotovim organskim matrijama, a cijanobakterije i azotnim jedinjenjima nastalim u procesu azotifikacije. Na ovaj način lišajevi mogu živjeti u sredinama u kojima same alge, cijanobakterije ili gljive nikada ne bi mogle opstati. Mogu se naći na stijenama, zidovima, stablima drveća, na zemljištu, u veoma negostoljubivim klimatskim područjima, od vrhova planina na velikim nadmorskim visinama (na Himalajima rastu i iznad 7000 m nadmorske visine) do hladnih predjela Arktika i Antartika, ali i spod kamenja u vrelim pustinjama. U tundri lišajevi predstavljaju dominantnu „vegetaciju“ i u zimskom periodu čine osnovu ishrane sjevernih jelena. Za njih se često kaže da predstavljaju „pionirsku vegetaciju“ jer prvi naseljavaju određena staništa: mogu rasti na golim stijenama i postepeno razgrađuju supstrat stvarajući uslove za razvoj biljaka. Zahvaljujući izrazito visokoj sposobnosti adaptacije opstaju u MSL laboratoriji (Mars Simulation Laboratory), koja simulira uslove sredine na Marsu. Rijetko se nalaze na plodnom zemljištu jer biljke rastu znatno brže od njih pa su u kompetitivnoj prednosti.

Budući da oba organizma u sastavu lišaja imaju koristi od zajedničkog života riječ je o mutualističkoj zajednici. Postoje i takva mišljenja da je ovdje ustvari riječ o parazitizmu, jer je gljiva zarobila algu ili cijanobakteriju i ima dominantnu ulogu u zajednici. Fotobiont može da funkcioniše i samostalno pod određenim uslovima, dok bi mikobiont odvojen od svog partnera uginuo. Lišajevi su obično dualni organizmi, tj. sastoje se iz jedne vrste mikobionta i jedne vrste fotobionta. U rijetkim slučajevima se sastoje iz 3 ili 4 različite vrste i za takve lišajeve se kaže da su himere. U sastav lišaja najčešće ulaze gljive iz razdjela Ascomycota, dok se kod manjeg broja vrsta, i to najčešće kod lišaja tropskih krajeva, mogu naći i neki predstavnici Basidiomycota. Najčešći fotobionti su jednoćelijske zelene alge (najčešće iz roda *Trebouxia*) koje ulaze u sastav talusa oko 80% do sada opisanih lišajeva. Oko 10% vrsta sadrži zelene končaste alge (dominira *Trentepohlia*) i 10% vrsta u talusu ima cijanobakterije (najčešće *Nostoc* i *Scytonema*). Do danas je opisano oko 20.000 vrsta lišajeva koji se sistematski, zbog svoje dominantne komponente, svrstavaju u gljive.

Postoji više morfoloških tipova talusa lišaja (Slika 64):

- **Korasti (krustozni)** lišajevi su čvrsto priljubljeni za supstrat na kom rastu i teško se mogu od njega odvojiti. Javlja se kod *Graphis scripta*, *Lecanora muralis* itd.



A – Korasti lišaj (*Graphis scripta*)



B – Listasti lišaj (*Phycia sp.*)



C – Listasti lišaj
(*Lobaria pulmonaria*)



D – Žbunasti lišaj (*Usnea florida*)



E – Ljuspasti lišaj (*Cladonia sp.*)



F – Praškasti lišaj (*Lepraria incana*)

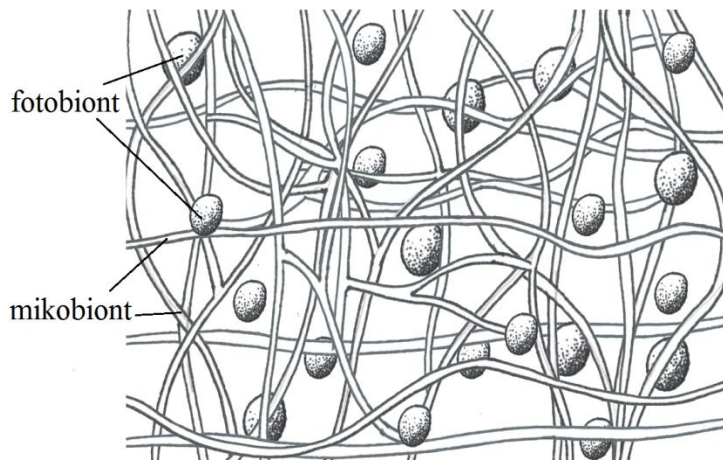
Slika 64. Različiti morfološki tipovi talusa lišaja

- **Listasti (foliozni)** lišajevi imaju listast, režnjevito izdijeljen talus slabije priljubljen za podlogu. Na njima se razlikuje gornja i donja strana lisne

ploče, a na donjoj strani se često nalaze rizini kojima se talus pričvršćuje za supstrat. Ovaj tip građe imaju *Evernia prunastri*, *Peltigera canina*, *Xanthoria parietina* i dr.

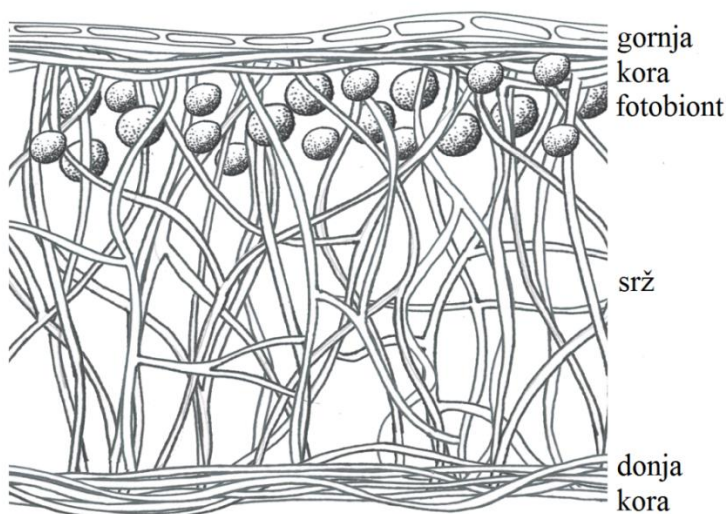
- **Žbunasti (frutikozni)** imaju talus koji je razgranat i visi sa supstrata ili se izdiže iznad njega. Za podlogu može biti pričvršćen zadebljalom drškom - gomfom, a ostatak lišaja je slobodan. Ovo je morfološki najsloženiji tip talusa. Javlja se npr. kod predstavnika rodova *Usnea* i *Alectoria*.
- **Ljuspasti (skvamozni)** lišajevi predstavljaju prelaznu morfološku građu jer se sastoje iz mnogobrojnih sitnih ljuspica nastalih fragmentacijom talusa koje se izdižu iznad površine. Najpoznatiji predstavnik je *Cladonia sp.*
- **Praškasti (leprozni)** lišajevi imaju rastresit talus u obliku praškastih nakupina. Javlja se npr. kod *Lepraria incana*.
- **Želatinozni** lišajevi imaju gelastu, želatinoznu konzistenciju. U svom sastavu obično sadrže cijanobakterije. Najpoznatiji predstavnik je *Collema sp.*

U zavisnosti od toga kako su raspoređeni fotobiont i mikobiont u talusu, postoje dva osnovna tipa građe lišajeva. Kod **homeomerne** građe lišaja fotobiont je raspoređen po cijelom talusu ne obrazujući posebno diferenciran sloj (Slika 65). Ovo je filogenetski stariji i primitivniji tip građe lišaja i zastupljen je kod malog broja vrsta.



Slika 65. Homeomerna građa talusa lišaja

Lišajevi složenije građe imaju **heteromerni** talus sa posebno diferenciranim slojevima (Slika 66). Najčešće su građeni iz četiri sloja. **Gornja kora** ili **korteks** se sastoji od gustog spleta hifa koje međusobno anastomoziraju i formiraju deblji zaštitni sloj. Ona štiti unutrašnjost talusa od isušivanja, negativnog uticaja ultraljubičastog zračenja, kao i od napada parazita. Ispod gornje kore se nalazi **fotobiontski** sloj koji sadrži alge ili cijanobakterije i zauzima 5-10% zapremine talusa. Čelije fotobionta su obavijene rastresitim slojem tankozidnih hifa što omogućava razmjenu materija sa mikobiontom. Razmjena se ostvaruje preko apsorborija gljiva koje su priljubljene za čelije algi ili preko haustorija koje prodiru u same čelije fotobionta. Kompleksnije građeni lišajevi pored zelenih algi u svom talusu sadrže i cijanobakterije grupisane u posebne mjehuraste strukture **cefalodije**. U njima se vrši proces fiksacije azota čime se omogućuje vezivanje atmosferskog azota i njegovo uključivanje u procese sinteza organske materije. Ispod fotobiontskog sloja se nalazi medula ili srž koju obrazuju rastresite hife gljiva. Četvrti sloj je **donja kora** ili **korteks** izgrađena iz gusto spletenih hifa, ali je ovaj sloj znatno tanji u odnosu na gornju koru. Donja kora može sadržati končaste strukture – **rizine**, koji podsjećaju na korijen i povezuju lišaj sa supstratom na kom raste.



Slika 66. Heteromerna građa talusa lišaja

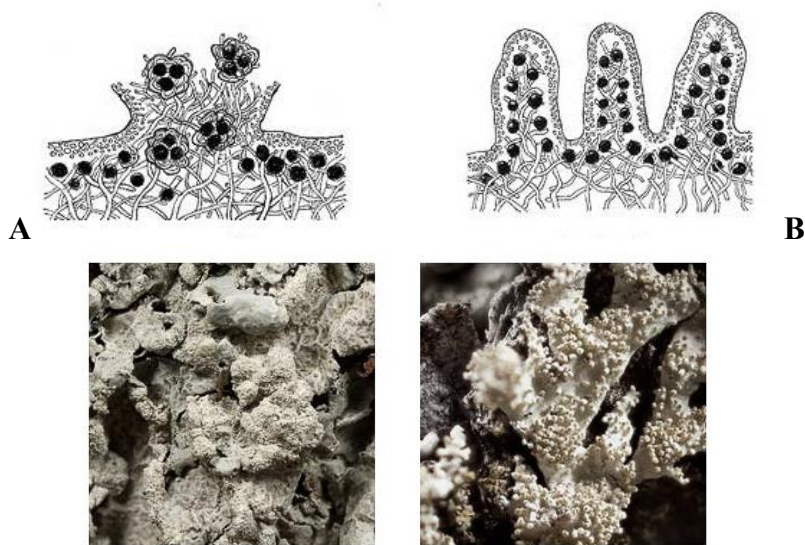
Nemaju svi heteromerni lišajevi jasno izdiferencirana sva četiri sloja talusa. Žbunasti lišajevi imaju samo jedan korteks koji obavija razgranati talus. Korasti i ljuspasti lišajevi imaju samo gornju koru, a srž im je u direktnom kontaktu sa supstratom sa kojim su čvrsto povezani. Leprozni i želatinozni lišajevi uopšte nemaju korteks, ni gornji ni donji.

Talus lišaja ima neograničen, kontinuiran i veoma spor rast. Budući da imaju veoma slab intenzitet fotosinteze većina lišajeva raste svega 0,5 do 4 mm

godišnje. Žive veoma dugo: za neke primjerke na Arktiku se smatra da su stari i osam hiljada godina što ih čini najstarijim živućim organizmima. Žive dugo zahvaljujući tome što u nepovoljnim uslovima mogu preći u stanje anabioze. Vodu apsorbuju cijelom površinom, kako iz podloge, tako i iz atmosfere, i nemaju mehanizam njenog čuvanja. U uslovima suše mogu u potpunosti da se isuše, a kada je voda dostupna veoma brzo se rehidratizuju.

Lišajevi sintetišu **lišajske kiseline**, jedinjenja koja ne sintetiše ni fotobiont ni mikobiont kada se nalaze van simbiotske zajednice. Postoji oko 600 različitih jedinjenja, a najčešće se radi o masnim kiselinama, laktionima i ketonima. Ove supstance im omogućavaju da prežive u nepovoljnim staništima i štite ih od bakterija, ali i preživara koji se njima hrane.

Razmnožavanje lišajeva se vrši uglavnom vegetativno, razdjeljivanjem talusa. U periodu suše talus je krt, lako puca i fragmenti se raznose najčešće vjetrom. Kada dospije na povoljnu podlogu iz fragmenta će se razviti novi organizam. Pored toga, lišajevi mogu obrazovati i posebne bespolne strukture sooredije i izidije. **Soredije** (Slika 67 A) predstavljaju loptaste strukture koje se sastoje od nekoliko ćelija algi obavijenih hifama gljiva. Javljaju se u praškastoj masi na površini talusa ili ispod kore čijim pucanjem se oslobađaju. Budući da su veoma lagane vjetar i kiša ih mogu odnijeti na veće udaljenosti. **Izidije** (Slika 67 B) su prstaste proste ili razgranate strukture na površini talusa koje se takođe sastoje od ćelija algi obavijenih hifama gljiva. Za razliku od sooredija, izidije imaju tamno obojenu koru koja ih dodatno štiti od nepovoljnih vremenskih uslova. Prstaste strukture se otkidaju sa talusa i raznose vjetrom ili kišom, ali su dosta teže od sooredija i ne prenose se tako daleko.



Slika 67. A – sooredije; B – izidije

Polno razmnožavanje kod lišajeva nije poznato. Naime, polno se može razmnožavati samo mikobiont obrazujući askospore ili bazidiospore, u zavisnosti od vrste gljive koja obrazuje zajednicu. Na površini talusa se najčešće mogu uočiti apotecije gljiva koje nose askuse sa askosporama. Kod nekih vrsta se obrazuju i peritecije, dok lišajevi u čiji sastav ulazi Basidiomycota na površini obrazuju pečurkaste sporokarpe. Mikobiont se može razmnožavati i bespolnim putem, formirajući konidije. Alge u sastavu lišaja se razmnožavaju diobom ćelija ili formiranjem aplanospora.

Lišajevi nemaju sposobnost izlučivanja apsorbovanih materija zbog čega su osjetljivi na prisustvo zagađujućih supstanci u vazduhu. One se akumuliraju u talusu što na poslijetku dovodi do njihovog odumiranja. Naročito su osjetljivi na kisele kiše kao i na prisustvo sumpor-dioksida i fluora pa se koriste kao bioindikator kvaliteta vazduha. Akumuliraju i teške metale, pesticide i radionuklide pa služe i za određivanje stepena zagađenosti životne sredine ovim materijama. Različite vrste lišajeva imaju različitu osjetljivost pa se u zavisnosti od prisutnih vrsta može odrediti i stepen zagađenosti vazduha. Tako npr. *Xanthoria parietina* i *Physcia* sp. imaju visoku toleranciju i česti su u gradskim sredinama. Lišajevi iz roda *Lobaria* su osjetljivi na kisele kiše, dok se *Usnea florida* i *Alectoria* sp. razvijaju samo u uslovima izrazito čistog vazduha. Mjesta koja su toliko zagađena da na njima ne rastu lišajevi se nazivaju lišajske pustinje.

Lišajevi ne samo da služe kao hrana životinjama na području tundre već ih u ishrani koriste i ljudi. Na Islandu se *Cetraria islandica* i *Lecanora esculenta* koriste za pravljenje hljeba jer imaju visok sadržaj skroba. Neke vrste proizvode antibiotike kao što je usninska kiselina. *Evernia prunastri* se od davnina koristi za proizvodnju parfema jer sadrži aromatična jedinjenja. Vrste *Roccella fucoides* i *Roccella tinctoria* su korištene za dobijanje lakmus papira (indikator pH vrijednosti) i boja za tekstil.

Budući da je riječ o simbiozi, postavlja se pitanje – kako izvršiti klasifikaciju lišajeva. Ranije su bili izdvojeni u poseban razdio Mycophycophyta, ali ovaj koncept danas više nije prihvaćen, budući da se svaki lišaj sastoji od najmanje dvije vrste koje pripadaju različitim carstvima. Neki lišajevi sadrže u svom talusu i gljivu, i zelenu algu i cijanobakteriju – tri komponente iz tri različita carstva organizama. Zatim je klasifikacija vršena u zavisnosti od gljive koja čini dominantnu komponentu u njihovom sastavu. Ako je mikobiont iz grupe Ascomycota, što je slučaj kod 98% svih poznatih lišajeva, onda se lišaj svrstavao u Ascolichenes, a ako je iz Basidiomycota, lišaj je spadao u Basidiolichenes. Danas se lišajevi klasifikuju kao lihenizovane gljive i to u okviru razdjela Ascomycota i Basidiomycota.

Lišajevima se daje naučni naziv po pravilima binarne nomenklature u zavisnosti od gljive koja je dominantna komponenta u talusu. Međutim, ista

gljiva može obrazovati morfološki potpuno različite taluse u zajednicama sa različitim vrstama algi ili cijanobakterija, što izaziva dodatnu konfuziju sistematičarima. Iako je riječ o organizmima koji većim dijelom imaju identičan DNK materijal, lišajevi koje obrazuju mogu imati potpuno različitu ne samo morfologiju, već i fiziološke i biokemijske karakteristike.

5. ULOGA I ZNAČAJ GLJIVA

Kada se govori o značaju nekih organizama prvo na šta se pomisli jeste - za šta ih čovjek sve upotrebljava i kakvu korist od njih može imati. Međutim, uloga organizama u ekosistemima je daleko značajnija. Upravo zbog svog antropocentričnog pogleda na svijet ljudi uništavaju brojne ekosisteme, dovodeći u opasnost opstanak cjelokupnog života na Zemlji. Sve češće se zbog ljudske nemarnosti i stavljanjem interesa čovjeka u prvi plan suočavamo sa problemima kiselih kiša, ozonskih rupa, globalnog zagrijavanja, sječe šuma, nedostatka pitke vode, erozije zemljišta, zagađivanja mora i okeana. U trci za profitom ljudi zaboravljaju da je održavanje ravnoteže u ekosistemima krhko, da su svi procesi koji se u njima odigravaju međusobno usko povezani i da djelovanje, na nama nebitne članove ekosistema, može imati dalekosežne posljedice. Kada se pomene značaj gljiva, prvo na šta se pomisli jesu jestive i otrovne gljive, ili gljive koje se koriste u prehrambenoj industriji. Međutim, daleko je važnija funkcija koju gljive imaju u ekosistemu, a to je mineralizacija organskih materija. Naime, gljive su zajedno sa bakterijama, jedini razlagači organske materije i imaju ključnu ulogu u biogeohemijskim ciklusima kruženja elemenata. Prevođenjem organske materije u mineralne oblike, gljive i bakterije vraćaju jedinjenja ugljenika, azota, sumpora, fosfora itd. u cikluse kruženja i omogućavaju fotosintetskim organizmima da sintetišu nova organska jedinjenja čime utiču na razvoj biljaka. Na ovaj način se vrši i „reciklaža“ uginule organske materije, a ujedno i „čišćenje“ ekosistema. Naime, gljive sadrže enzime za razlaganje krupnih, teško razgradljivih jedinjenja koja ulaze u sastav ćelija biljaka i životinja, kao što su celuloza, lignin ili keratin. Usitnjavanjem složenih organskih molekula na prostija organska jedinjenja omogućavaju njihovu dalju bakterijsku razgradnju. Mineralizacijom organske materije utiču na formiranje zemljišta i doprinose njegovom boljem kvalitetu. Da nema gljiva, planeta bi bila doslovno zatrpana nerazgradljivim biljnim i životinjskim ostacima. Zato se za gljive kaže da su čistači prirode.

Druga veoma bitna funkcija gljiva u ekosistemu jeste omogućavanje rasta biljaka uspostavljanjem mikoriznih zajednica. Mikoriza je neophodna za opstanak šumskih ekosistema. Naročito je značajna za održavanje velikih šumskih prostranstava pod četinarima koji žive na kiselim zemljištima. Na sjevernoj Zemljinoj polulopti se od Sjeverne Amerike, preko Skandinavije, Sibira i Mongolije prostiru četinarske šume ili tajge koje predstavljaju najveći šumski kompleks na svijetu – one čine 29% ukupnog svjetskog šumskog pokrivača. Klimatski uslovi koji tamo vladaju su surovi, zimi temperatura pada i do -50 °C, a ljeta su kratkotrajna. Zemljište je plitko, kiselo, siromašno nutrijentima, prekriveno iglicama četinara koje se zbog uslova sredine sporo razgrađuju. U kiselim sredinama se ciklusi kruženja materije odvijaju otežano

budući da bakterije koje vrše procese nitrifikacije ne podnose nisku pH vrijednost. Ključnu ulogu u snabdijevanju drveća azotnim jedinjenjima ovdje imaju gljivice koje žive u mikorizi sa njihovim korijenjem. Mikoriza je značajna i sa stanovišta čovjeka: veliki broj žitarica živi u mikoriznim zajednicama i bez gljiva bi njihov prinos bio znatno smanjen.

Čak i parazitske gljive koje, sa antropocentričnog stanovišta uništavaju stabla u šumama, imaju veoma važnu ulogu u održavanju ravnoteže ekosistema. One imaju značajnu ulogu u prirodnoj selekciji i uklanjanju oboljelih stabala. Mnoge parazitske gljive napadaju žive domaćine samo kada je njihova otpornost već oslabila. Razlagači drveta dospijevaju u stabla najčešće preko već postojećih rana.

5.1. Privredni značaj gljiva

Ljudi od davnina indirektno koriste gljive i proizvode njihovog metabolizma, iako toga nisu bili svjesni. Proces fermentacije koje vrše gljivice su korišteni za proizvodnju vina i piva vijekovima prije nego što su ljudi postali svjesni prisustva organizama koji ih vrše. Korištene su ne samo za proizvodnju različitih alkoholnih pića, već i za dobijanje kefira, pripremu hljeba, a korištene su i direktno u ishrani. Danas se gljive i proizvodi njihovog metabolizma koriste u različitim industrijskim procesima, kao i u medicini i farmaciji.

5.1.1. Gljive u prehrambenoj industriji

Gljive imaju značajnu ulogu u proizvodnji velikog broja prehrambenih namirnica. Pritom se koristi njihova sposobnost da vrše različite tipove fermentacija. Ovako dobijeni proizvodi su manje podložni kvarenju i imaju izmijenjena organoleptička svojstva. Često okus finalnog proizvoda varira u zavisnosti od vrste gljivice koja se dodaje prilikom njegove proizvodnje. Da bi se dobio proizvod određenog kvaliteta neophodni su odgovarajući supstrat i odgovarajući uslovi sredine. Kvascima je potrebno dodati konzumni šećer saharozu i osigurati im odgovarajuću temperaturu od oko 25 °C kako bi vršili fermentaciju skroba iz žitarica. Nekontrolisani razvoj gljivica bi mogao dovesti do dobijanja neodgovarajućih proizvoda. Tako npr. ako se vino čuva u aerobnoj sredini doći će do oksidacije etanola u sirćetnu kiselinu i vino će se pretvoriti u sirće.

Gljivica koja ima najširu upotrebu u prehrambenoj industriji je svakako pekarski ili pivski kvasac *Saccharomyces cerevisiae*. On se koristi u pekarstvu u

proizvodnji hljeba, kolača i drugih dizanih tijesta, ali i u proizvodnji piva, vina, viskija i drugih alkoholnih pića. Pritom se koristi njegova osobina da vrši fermentaciju različitih tipova šećera: glukoze, saharoze, fruktoze, i maltoze, pri čemu kao krajnji proizvodi nastaju etil alkohol (etanol) i ugljen dioksid.



Ugljen dioksid koji se pritom oslobađa je gas i on je odgovoran za dizanje tijesta, odnosno zahvaljujući njemu tijesto ima poroznu i mekanu strukturu. Beskvasni hljeb je tvrd i slijepljen. Etanol koji takođe nastaje fermentacijom isparava na visokoj temperaturi prilikom pečenja. Ranije se u pekarstvu i za proizvodnju piva koristila ista vrsta kvasca. Danas su razvijeni različiti sojevi *Saccharomyces cerevisiae* koji sintetišu male količine alkohola. Oni se koriste u pekarstvu za dobijanje tzv. „presovanog kvasca“ koji se dodaje tijestu.

Pivo („ale“ svijetlo pivo) se dobija fermentacijom ugljenih hidrata iz ječma ili pšenice koju vrši kvasac *Saccharomyces cerevisiae*. Pritom kvasac nema sposobnost direktnog korištenja skroba iz žitarica već se prvo priprema slad dodavanjem šećera. Kvasac se unosi u spremnike sa slalom i ostaje u njima 5-7 dana pri čemu se održava temperatura od 20-23 °C. Kada se postigne željena koncentracija alkohola etanola proces fermentacije se zaustavlja i pivo se pasterizuje i filtrira radi uklanjanja mikroorganizama. Za dobijanje tzv. „lager“ mutnih piva koriste se druge vrste kvasaca kao što su *Saccharomyces carlsbergensis* i *Saccharomyces pastorianus*. Nakon njihovog unošenja u slad inkubacija traje 8 do 10 dana na temperaturi od 12-17 °C.

Vino se dobija fermentacijom grožđa koje sadrži visoku koncentraciju šećera. Presanjem zrna grožđa nastaje mošt koji prirodno fermentira zahvaljujući kvascima koji se normalno nalaze na zrnima grožđa. U mošt je moguće i dodati različite sojeve kvasaca kako bi se postigla odgovarajuća aroma. Najčešće se koriste kulture *Saccharomyces vini*, *Saccharomyces bayanus* i *Saccharomyces ellipsoideus*. Rast kvasaca se pospješuje aerisanjem i kad se dostigne željena koncentracija etanola fermentacija se zaustavlja i vino se prebacuje u bačve. Daljom enzimskom aktivnošću u anaerobnim uslovima vino dozrijeva i postiže se njegov specifičan okus. Na kraju se vrši pasterizacija i filtriranje kako bi se spriječilo njegovo kvarenje. Najveći broj vina sadrži 10-12% etanola, jer sami kvasci ne mogu preživjeti u sredini koja sadrži više od 15% alkohola. Različite vrste vina se razlikuju i po sadržaju šećera. Kod suhih vina su svi šećeri prisutni u moštu razgrađeni u toku fermentacije, dok se kod slatkih vina fermentacija zaustavlja prije nego što su svi šećeri fermentisali. Za proizvodnju rižinog vina koje se koristi na Dalekom Istoku pod nazivom sake, koriste se kulture plijesni *Aspergillus oryzae* i kvasaca iz roda *Saccharomyces*. Kvasci se koriste i za dobijanje viskija fermentacijom žitarica, voćnih vina cidera i boze (piće koje se na Balkanu pravi fermentacijom kukuruznog brašna).

Različite gljivice iz roda *Penicillium* se koriste u procesu proizvodnje sireva, pri čemu okus zavisi od vrste gljivice koja se koristi. *Penicillium roqueforti* se koristi za dobijanje rokvefort sira, *Penicillium glaucum* za dobijanje plavog sira ili gorgonzole, *Penicillium camembertii* za dobijanje kamembera, *Penicillium candidum* za proizvodnju kraljevskog ili bri sira.

Limunska kiselina $C_6H_8O_7$ koja se prirodno nalazi u citrusima služi kao konzervans u prehrambenoj i kozmetičkoj industriji poznat pod oznakom E330. Dodaje se sokovima, džemovima, smrznutim proizvodima i suhomesnatim proizvodima kako bi se spriječilo njihovo kvarenje i radi poboljšavanja okusa. Zbog svoje široke upotrebe industrijski se dobija pomoću gljivice *Aspergillus niger*. Kao polazni supstrat se najčešće koristi melasa koja je nusproizvod prilikom proizvodnje šećera. Koriste se i kukuruzni skrob, šećerna repa, sok šećerne trske ili sirovi šećer. Sintezu limunske kiseline vrše i predstavnici rodova *Candida*, *Rhodotorula* i *Torula*, ali oni proizvode znatno manje količine.

Kefirna zrnca koja se dodaju prilikom proizvodnje kefira iz mlijeka sadrže bakterije iz rodova *Lactobacillus* i *Streptococcus* koje vrše mliječno-kiselinsku fermentaciju i kvasce koji vrše alkoholnu fermentaciju i mogu koristiti laktozu iz mlijeka, kao što su *Kluyveromyces marxianus*, *Kluyveromyces lactis*, i *Saccharomyces fragilis*. Kao međuproizvod nastaje polisaharid kefiran koji daje specifičan okus napitku.

Soja sos se industrijski dobija fermentacijom koju vrše gljivice *Aspergillus oryzae* ili *Aspergillus sojae* gajene na kuhanim zrnima soje.

Različite vrste gljivica se koriste i za dobijanje enzima koji se opet koriste u prehrambenoj industriji. Tako se *Aspergillus niger* i *Aspergillus oryzae* koriste za dobijanje enzima amilaze koja ima široku upotrebu u prehrambenoj, farmaceutskoj i tekstilnoj industriji. *A. niger* sintetise i lipazu koja se koristi u mliječnoj industriji, celulazu koja se primjenjuje kod pravljenja koncentrata kafe i pektinazu koja služi za bistrenje vina i sokova. *Saccharomyces cerevisiae* se koristi za dobijanje invertaze, enzima koji se koristi prilikom proizvodnje slatkiša i vještačkog meda.

Glukonska kiselina $C_6H_{12}O_7$ se koristi u prehrambenoj industriji kao regulator kiselosti E574. Pored toga, koristi se i u sredstvima za čišćenje, a njena so kinin glukonat se upotrebljava kao lijek protiv malarije. Iako se može proizvesti i hemijskom ili elektrolitičkom oksidacijom glukoze, najjednostavniji način dobijanja glukonske kiseline je fermentacijom pomoću gljivica. Pritom se najčešće koristi *Aspergillus niger*, ali i druge gljivice iz rodova *Penicillium*, *Pullularia* itd.

Gljivice proizvode i različite pigmente koji se koriste za dobijanje željene boje nekih prehrambenih proizvoda. Tako se *Monoascus purpureus*

koristi prilikom proizvodnje crvenih vina jer stvara pigmente koji su nerastvorljivi u kiseloj sredini. Gljive iz reda Mucorales sintetišu beta-karotene koji se dodaju radi boje različitim prehrambenim proizvodima. Zbog zabrinutosti da vještačke boje koje se dodaju kao aditivi hrani imaju toksično dejstvo i izazivaju alergijske reakcije, sve više se pribjegava upotrebi prirodnih pigmenata.

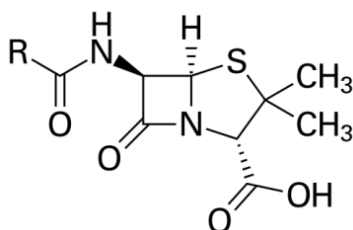
Danas kad je problem gladi jedan od dominantih problema u svijetu sve više se traga za različitim načinima proizvodnje hrane. Jedan od načina jeste i proizvodnja proteina u industrijskim fermentorima gdje se na otpadnim produktima prehrambene i poljoprivredne proizvodnje gaje plijesni i kvasci. Kao rezultat se dobija proteinski ekstrakt sa svim esencijalnim aminokiselinama koji je pogodan za upotrebu u prehrani ljudi. Jedan od najznačajnijih proizvoda ovog tipa su tzv. „single-cell proteins“ (mikrobni proteini) koji se mogu naći na tržištu pod nazivom „Quorn“, a proizvode se aktivnošću gljivice *Fusarium venenatum*. Quorn se prodaje u supermarketima širom svijeta kao visoko proteinska alternativa mesu sa niskim sadržajem masnoće i potpuno bez holesterola.

5.1.2. Gljive u medicini i farmaciji

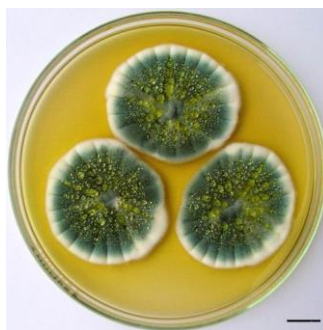
Gljive imaju široku upotrebu u medicini i farmaciji budući da sintetišu veliki broj biološki aktivnih supstanci koje se koriste za dobijanje lijekova protiv različitih oboljenja. Svakako najznačajnija grupa jedinjenja koje sintetišu gljive jesu antibiotici. Riječ je o toksinima koji nastaju kao sekundarni proizvodi metabolizma gljiva. Mogu da djeluju na bakterije tako što im sprečavaju rast (bakteriostatici) ili da potpuno uništavaju bakterijske ćelije (baktericidi). Analogno tome, ukoliko sprečavaju rast gljiva nazivaju se fungistatici, a ako ih ubijaju – fungicidi. Poznati su antibiotici iz gljiva sa algicidnim, nematocidnim, protozoocidnim i drugim dejstvima. Najšire posmatrano, svi toksini koji djeluju na žive sisteme, pa i na ćelije čovjeka, danas se svrstavaju u grupu antibiotika, kao što je slučaj sa citostaticima, od kojih su neki takođe izolovani iz gljiva.

U današnje vrijeme je odrastanje bez antibiotika gotovo i nezamislivo, a njihova upotreba uopšte ne seže tako daleko u prošlost. Era antibiotika je počela 1928. godine kada je škotski mikrobiolog Aleksandar Fleming iz gljivice *Penicillium notatum* izolovao prvi antibiotik koji je po gljivici i dobio naziv penicilin (Slika 68). On je uočio da je na Petrijevim posudama na kojima je gajio bakterije *Staphylococcus aureus* došlo do kontaminacije gljivicom za koju se kasnije pokazalo da je riječ o vrsti *P. notatum* ili kako je kasnije nazvana - *Penicillium chrysogenum*. Na mjestima na kojima se razvila gljivica nije bilo bakterijskih kolonija pa je Fleming pretpostavio da gljivica sintetiše neki enzim koji sprečava rast bakterijskih kultura. Zatim je ponovio eksperiment i pokazao

da ista gljivica inhibira rast i nekih drugih bakterija, različitih streptokoka, stafilokoka, difterije i antraksa. Okupio je tim naučnika koji ipak nije uspio razviti tehniku za dobijanje većih koncentracija čistog rafinisanog penicilina, ali su ukazali na njegovo kliničko dejstvo. Fleming je čak bio skeptičan da će penicilin ući u kliničku primjenu jer nikako nisu uspijevali proizvesti veću količinu antibiotika. Naime, penicilin predstavlja sekundarni proizvod metabolizma i gljivica ga ne sintetiše uvijek.



Slika 68. Strukturna formula penicilina



Slika 69. *Penicillium chrysogenum*

Sličnih istraživanja koja su ukazivala na inhibitorno dejstvo gljivica na bakterije je bilo i tridesetak godina prije Fleminga, ali niko nije uspio izolovati antibiotike niti su ukazali na njihovu moguću kliničku primjenu. Istraživači sa Univerziteta u Oxfordu Howard Florey i Ernst Chain su 1939. godine tehnikom liofilizacije uspjeli izolovati i koncentrovati penicilin u čistom obliku koji je bio milion puta aktivniji od supstance koju je izdvojio Fleming. Tokom Drugog svjetskog rata zbog brojnih septikemija (bakterijska infekcija krvi) penicilin je upotrebljavan u vojne svrhe, a 1943. godine se krenulo sa njegovom fabričkom proizvodnjom. 1945. godine su sva tri naučnika za svoj doprinos u otkriću penicilina dobili Nobelovu nagradu iz oblasti fiziologije i medicine, Fleming zbog svog otkrića, a Florey i Chain zbog razvijanja tehnike izolacije i prečišćavanja u stabilnu formu koja se može praktično koristiti kao lijek. Danas se penicilin dobija iz druge vrste *Penicillium chrysogenum*, koja se pokazala kao daleko potentnija, tj. sintetiše veću količinu antibiotika.

Većina antibiotika koji se danas koriste predstavljaju polusintetske modifikacije različitih prirodnih jedinjenja pa je takav slučaj i sa penicilinom. Naime, zbog njihove prekomjerne upotrebe i sposobnosti bakterija da brzo mutiraju sve veći problem predstavlja sticanje otpornosti bakterija na dejstvo antibiotika. Zato se antibioticima djelimično mijenja struktura ili se pridodaju određena jedinjenja kako bi se zadržala njihova aktivnost. Od otkrića penicilina pokazalo se i da mnoge druge gljive imaju izraženo antibiotsko dejstvo, i to ne

samo plijesni već i makrogljive. Komercijalni antibiotik cefalosporin čije je dejstvo slično penicilinu, ali ne izaziva alergijske reakcije, dobija se iz gljivice *Cephalosporium acremonium*. Još jedna vrsta penicilijuma, *P. griseofulvum* se koristi za dobijanje komercijalnog antibiotika griseofulvina. Makrogljive *Langermania gigantea*, *Ganoderma lucidum*, *Lentinula edodes* i mnoge druge imaju izraženo antibakterijsko djelovanje. Iako postoji veliki broj jedinjenja koji imaju dokazano antibakterijsko djelovanje, samo mali broj njih se koristi u kliničkoj praksi. Da bi se supstanca za koju je dokazano antibakterijsko djelovanje koristila kao lijek, mora djelovati u malim koncentracijama i mora imati selektivnu toksičnost, tj. negativno dejstvo na humane ćelije mora biti minimalno.

Pored antibiotskog dejstva, gljive se koriste i za proizvodnju lijekova protiv različitih oboljenja. Između ostalog, djeluju na povećanje imuniteta, regulišu krvni pritisak, stimulišu ili umiruju nervni sistem, koriste se za liječenje arterioskleroze, reume, kardiovaskularnih oboljenja, šećerne bolesti, a neke vrste gljiva imaju i antikancerogeno i antivirusno dejstvo. Zbog visokog sadržaja hitinskih vlakana i nezasićenih masnih kiselina u znatnoj mjeri snižavaju nivo holesterola, triglicerida i fosfolipida u krvi. Naročito visok sadržaj biološki aktivnih supstanci imaju parazitske gljive drvenaste konzistencije kao što su *Ganoderma lucidum*, *Ganoderma applanatum*, *Trametes versicolor*, *Fomes fomentarius* i druge.

Ganoderma lucidum (hrastova sjajnica, reiši) je jedna od najpoznatijih gljiva (Slika 70) koja se koristi u tradicionalnoj medicini, ali i u farmaceutskoj industriji (Slika 71). Ima terapeutsko dejstvo na inzulinsku rezistenciju, koristi se za jačanje imuniteta, za liječenje respiratornih oboljenja, hipertenzije, artritisa, hepatitisa, usporava razvoj kancera i djeluje kao antioksidans. Ova gljiva se hiljadama godina koristi u tradicionalnoj kineskoj medicini.

Ganoderma applanatum (Slika 72) se takođe koristi u tradicionalnoj kineskoj medicini, a u farmaceutskoj industriji se koristi za dobijanje lijekova koji usporavaju proliferaciju tumorskih ćelija. Ima izrazito antibakterijsko djelovanje.

Trametes versicolor ili ćuranov rep (Slika 73) sadrži polisaharid-K koji ima dokazano dejstvo na ćelije tumora debelog crijeva i na ćelije raka pluća, a primjenjuje se paralelno sa hemioterapijom. Od njega se dobijaju i preparati za snižavanje koncentracije šećera u krvi i lijekovi protiv reume. Ima dokazano antiviralno dejstvo i primjenjuje se za dobijanje lijekova protiv hepatitisa B. Zajedno sa *G. lucidum*, *T. versicolor* spada u najcjenjenije medicinske gljive.



Slika 70. *Ganoderma lucidum*



Slika 71. Komercijalni preparat ganoderme

Fomes fomentarius ili trud se koristi u farmaceutskoj industriji za dobijanje preparata za lokalnu njegu rana, protiv upale zglobova, za liječenje mokraćne bešike i protiv hemoroida. Djeluje kao imunostimulans i kao diuretik. Takođe utiče na snižavanje koncentracije šećera u krvi i na snižavanje krvnog pritiska. U kineskoj medicini se od ove gljive pripremaju preparati protiv kancera grla i materice.



Slika 72. *Ganoderma applanatum*



Slika 73. *Trametes versicolor*

Aktivne supstance gljivice *Ophiocordyceps sinensis* se koriste kao antikancerogeni, za poboljšavanje imuniteta, za snižavanje koncentracije šećera i holesterola u krvi, protiv umora, artritisa i autoimunih oboljenja.

Ipak, daleko veću primjenu u farmaceutskoj industriji imaju različite vrste plijesni.

Veliki broj vrsta iz roda *Penicillium* sintetiše aktivne supstance koje sprečavaju ubrzane mitotičke diobe karakteristične za tumorske ćelije. Ove supstance predstavljaju osnovu lijekova koji se koriste za hemioterapiju kod

različitih tipova kancera. *Penicillium raistrickii* se koristi za dobijanje asparginaze koja se koristi kao lijek za neke oblike leukemije. *Aspergillus terreus*, *Phoma spp.* i *Penicillium spp.* se koriste i za dobijanje statina, lijekova koji obaraju nivo holesterola u krvi. Ove gljive sintetišu i supstance koje snižavaju koncentraciju šećera u krvi pa se koriste za dobijanje lijekova protiv dijabetesa. *Aspergillus niger* i gljivice iz rodova *Penicillium* i *Pullularia* se koriste za dobijanje lijekova protiv malarije. Gljive koje sadrže psihotropne supstance se koriste za dobijanje lijekova protiv različitih psihičkih poremećaja. Među najznačajnijim derivatima gljiva koji se koriste u ovu svrhu su psilocin i ergotamin. Psilocin je supstanca koja se dobija iz gljiva roda *Psilocybe*, ali i iz *Amanita muscaria*. To je toliko jaka halucinogena supstanca da je posjedovanje gljiva iz roda *Psilocybe* u Sjedinjenim Američkim Državama strogo zabranjeno. Ergotamin se dobija iz sklerocije gljive *Claviceps purpurea*. Koristi se za proizvodnju lijekova protiv migrene, za izazivanje porođajnih kontrakcija, za regulaciju menstrualnog ciklusa, kao i za zaustavljanje postporođajnog krvarenja. Kvasac *Saccharomyces cerevisiae* sintetiše benzaldehid koji se koristi kao lijek protiv astme. *Rhizopus nigricans* se koristi za dobijanje steroidnih lijekova kortizona i progesterona. Kortizon se upotrebljava za ublažavanje alergijskih simptoma, za liječenje artritisa i psorijaze, a progesteron za regulaciju menstrualnog ciklusa i za održavanje trudnoće.

Gljive se koriste i za proizvodnju vitamina. Cjelokupna svjetska proizvodnja tableta vitamina B se zasniva na aktivnosti kvasaca iz roda *Saccharomyces*. Riboflavin, odnosno vitamin B₂, se do 1990. godine sintetisao hemijskim putem, kada se prešlo na njegovo dobijanje fermentacijom pomoću askomikote *Ashbya gossypii*. Vitamin C se dobija pomoću gljivice *Aspergillus* koja se gaji na nusproduktima šećerne industrije. Vitamin A sintetiše *Rhodotorula gracilis*, a za dobijanje vitamina D se takođe koriste vrste iz roda *Saccharomyces*.

Kojična kiselina C₆H₆O₄ se industrijski dobija fermentacijom pomoću *Aspergillus oryzae* i to kao nusproizvod prilikom proizvodnje japanskog rižinog vina sakea. Koristi se za liječenje oboljenja kože - melazme, a nalazi se i u preparatima za uklanjanje mrlja i pjega na koži budući da inhibira sintezu mrkog pigmenta melanina. U prehrambenoj industriji se koristi tako što se dodaje morskim plodovima kako bi sačuvali svoju prirodnu boju.

Interesantno je pomenuti da se gljive koriste i kao model organizmi za različita genetička istraživanja, kao i za istraživanja iz molekularne biologije i biologije ćelije. Beadle i Tatum su na osnovu istraživanja sprovedenih na genomu gljive *Neurospora crassa* postavili hipotezu „jedan enzim - jedan gen” za koju su dobili Nobelovu nagradu.

5.1.3. Industrijska upotreba gljiva

Pored primjene u prehrambenoj industriji, gljive se koriste i u drugim industrijskim granama. Sposobnost gljiva da vrše alkoholnu fermentaciju se koristi i za dobijanje tehničkog etil alkohola ili etanola (C_2H_5OH). Etanol ima široku primjenu u različitim sferama života: koristi se kao rastvarač za masti, ulja i boje, kao sredstvo za dezinfekciju, ekstrakciju i konzervisanje, kao gorivo, za proizvodnju različitih polimera, kaučuka, alkoholnih pića itd. Etanol se može dobiti sintetičkim putem iz etilena ili fermentacijom. Kao polazni supstrat se koristi melasa kojoj se dodaje kvasac *Saccharomyces*. U anaerobnim uslovima kvasac fermentira šećer u etanol sve dok njegova koncentracija u sredini ne bude 10-12%, budući da je viša koncentracija alkohola za njih toksična. Zatim se kvasac odvaja od fermentacione tečnosti koja se potom destiluje kako bi se postigla krajnja koncentracija etanola od 96%.

Preusmjeravanjem glavnih puteva metabolizma ograničavanjem dostupnosti nekih mikroelemenata, gljive mogu sintetisati različite organske kiseline. Tako se *Aspergillus terreus* i *Aspergillus itaconicus* koriste za dobijanje itakonske kiseline iz šećerne trske ili melase. Itakonska kiselina se upotrebljava kao polimer sa akrilnim smolama i koristi se za proizvodnju papira i u arhitekturi. Gljive se koriste i za dobijanje oksalne i fumarne kiseline.

U poljoprivrednoj proizvodnji se koriste hormoni koje sintetišu gljivice, a koji su po svojoj hemijskoj strukturi slični ili identični biljnim hormonima. Tako vrsta *Gibberella fujikuroi* sintetiše giberilin, hormon koji utiče na rast biljaka. Ova gljivica je inače parazit riže koji dovodi do abnormalnog izduživanja stabljike što ima za posljedicu polijeganje biljaka. Giberilin koji se industrijski dobija iz ove gljivice se koristi u poljoprivredi jer podspješuje klijanje sjemena, ubrzava cvjetanje i utiče na razvoj krupnijih plodova. Zanimljivo je da su giberilini inače poznati kao biljni hormoni, a prvi put su izolovani upravo iz ove gljivice po kojoj i nose naziv.

Budući da gljive sadrže enzime za razgradnju svih organskih jedinjenja, sve više pažnje se posvećuje njihovoj upotrebi u procesima bioremedijacije. Suština procesa bioremedijacije jeste korištenje metaboličkih procesa organizama kako bi se razgradile zagađujuće materije, bilo da je riječ o toksičnim supstancama ili o nagomilanom organskom otpadu. Pritom se razvijaju nove tehnologije kako bi se povećala efikasnost i brzina ovih transformacija. Naročita pažnja se posvećuje upotrebi gljiva u razlaganju pesticida, kao i nafte i naftnih derivata. Pojedine vrste gljiva iz rodova *Pythium*, *Cladosporium* i *Trichoderma* imaju sposobnost degradacije nekih pesticida. *Candida*, *Hansenula*, *Rhodotorula* i druge vrste kvasaca mogu koristiti naftne derivate kao izvor hrane pa se razvijaju različiti tehnološki procesi za uklanjanje

nafte „*in situ*“, odnosno na samom mjestu zagađenja. *Aspergillus repens*, *Chaetomium globosum*, *Penicillium notatum*, *Cladosporium herbarum* i druge vrste gljiva razlažu toksične fenole. Posebna pažnja se posvećuje razvijanju novih tehnologija proizvodnje proteina iz lignoceluloznih ostataka poljoprivredne i drvne industrije.

5.2. Gljive u ishrani

Gljive se u različitim količinama koriste kao hrana u svim zemljama svijeta. Naročito su značajna komponenta ishrane u zemljama Dalekog Istoka, Kine i Japana. Na našim područjima se koriste u manjim količinama i to se najčešće upotrebljavaju gajene vrste: šampinjoni *Agaricus bisporus* (Slika 74) i bukovače *Pleurotus ostreatus* (Slika 75). U posljednje vrijeme je zbog svojih ljekovitih svojstava postala naročito popularna gljiva šitake (shiitake) *Lentinula edodes* (Slika 76). Na tržnicama se povremeno mogu naći i različite vrste vrganja (*Boletus spp.*), lisičarke (*Cantharellus cibarius*) i rudnjače (*Agaricus campestris*). Upotreba ostalih vrsta gljiva u ishrani je privilegija iskusnih sakupljača.



Slika 74.
Agaricus bisporus



Slika 75.
Pleurotus ostreatus



Slika 76.
Lentinula edodes

Od ukupno proizvedenih gljiva za ishranu 46% otpada na *Agaricus bisporus* (šampinjoni), 26% na *Pleurotus sp.* (bukovače), 15% *Lentinula edodes* (shiitake). Znatno je manja proizvodnja drugih gajenih gljiva: judinog uva (*Auricularia sp.*), gljiva slame (*Volvariella volvacea*), nameko gljive (*Pholiota microspora*), baršunaste panjevčice (*Flammulina velutipes*) i drugih.

Uzgajanje gljiva u Evropi datira još iz XVII vijeka kada se za vrijeme Luja XIV u Parizu krenulo sa proizvodnjom šampinjona. Gajeni su na konjskom đubrivu i to u pećinama, jer su obezbjeđivale stabilnu temperaturu i vlažnost.

Shiitake se u Evropi uzgaja tek od Drugog svjetskog rata, kada je uvezena iz Japana. Uzgaja se na umjetnim trupcima od sjeckanog drveta. Na sličan način se uzgajaju i bukovače. Gljiva slame se gaji na prostorima Kine i Jugoistočne Azije preko 2000 godina. Na našim područjima nije zastupljena njena komercijalna proizvodnja, ali je treba spomenuti jer je ovo prema proizvodnji četvrta najviše uzgajana gljiva u svijetu. Gaji se na kompostu od rižine slame po čemu je i dobila naziv, a prodaje se u stadijumu jajeta, dok još nije razvila šešir. Nameko gljiva je najuzgajanija gljiva u Japanu. Od nje se priprema tradicionalna japanska Miso supa. Pored svog izvanrednog okusa gaji se i kao medicinski značajna gljiva jer ima izraženo antikancerogeno dejstvo.

U posljednje vrijeme se sve više radi na uzgajanju tartufa. Naročito je cijenjen bijeli tartuf, *Tuber magnatum*, čija tržišna cijena dostiže i 8000 KM po kilogramu za vrijeme sušnih godina. Pored njega gaji se i crni tartuf (*Tuber melanosporum*). Riječ je o gljivama iz razdjela Ascomycota koje obrazuju podzemna, hipogeična plodna tijela na dubini od 10-30 cm pod zemljom pa ih je teško i pronaći. Tradicionalno se traže pomoću posebno obučenih svinja i pasa koji im osjete miris pod zemljom. Zbog visoke cijene godinama se pokušava komercijalno proizvoditi. U Francuskoj su razvili sistem uzgajanja crnih tartufa zasnovan na činjenici da je riječ o mikorizalnoj gljivi koja živi u simbiozi sa hrastovima (*Quercus sp.*). Sadnice hrasta se sade na područjima za koja je poznato da su bogata tartufima. Sadnice se prethodno gaje u staklenicima gdje se vještački kolonizuju micelijom tartufa. Nakon 7 do 15 godina se mogu očekivati prvi prinosi.

Posljednjih godina interes ljudi za gljivama u ishrani ubrzano raste pa tako raste i njihova proizvodnja na svjetskom nivou (Tabela 4). Najveći svjetski proizvođač jestivih gljiva je Kina, a zatim slijede Japan, SAD, Francuska, Tajvan i Velika Britanija.

Tabela 4. Proizvodnja gljiva na svjetskom nivou (Chang, 2008)

Proizvodnja gljiva na svjetskom nivou	
Godina	Proizvodnja u milionima tona
1981	1257
1986	2182
1990	3763
1997	6158
2002	12250

Zbog hemijskog sastava svojih ćelija, gljive imaju izrazitu nutritivnu vrijednost. Voda čini 90-95% njihove biomase, a sadržaj proteina se kreće od 3-5%. Pritom imaju nizak udio masti koji iznosi do 1% i ugljenih hidrata kojih ima 1-4%. Udio proteina u suvoj masi obično iznosi od 20-30% zbog čega se gljive još nazivaju i „šumsko meso“. Međutim, udio proteina varira od vrste do vrste: kod *Cantharellus cibarius* iznosi svega 3,5%, dok kod *Agaricus bisporus* iznosi čak 44%. Sadrže sve esencijalne aminokiseline i mogu u potpunosti zadovoljiti potrebu vegeterijanaca za proteinima. Glavni ugljeni hidrati koje gljive sadrže su glikogen i hitin. Hitin je polimer vlaknaste strukture koji se teško vari. Prosti šećeri su prisutni u znatno manjim količinama nego što je to slučaj sa povrćem tako da gljive imaju nisku kalorijsku vrijednost (Tabela 5). Zato predstavljaju odličnu hranu kod primjene niskokalorijskih dijeta i idealna su hrana za dijabetičare. Masti su zastupljene sa 2-8% suve mase. Prisutne su slobodne masne kiseline, gliceridi, steroli i fosfolipidi. Od postojećih masnih kiselina 60-75% čini linoleinska kiselina (omega -3 masna kiselina naročito zastupljena u mozgu) koja je jedina esencijalna masna kiselina neophodna u ishrani čovjeka. Kao i povrće, ni gljive ne sadrže kolesterol.

Tabela 5. Hranjiva vrijednost gljiva i drugih namirnica

Hranjivi sastojci namirnica	Voda %	Proteini %	Lipidi %	Ugljeni hidrati %	Minerali %	Kalorije na 100g
Vrganj	87,0	5,4	0,4	5,2	1,0	35
Lisičarka	91,5	2,6	0,8	3,5	0,7	26
Krompir	74,9	2,0	0,1	20,9	1,1	91
Jabuka	84,8	0,4	0,0	12,9	0,5	58
Pšenični hljeb	35,6	7,1	0,5	56,6	1,1	255
Mlijeko	87,2	3,5	3,7	4,8	0,7	62
Jaja	73,7	12,5	12,1	0,5	1,1	152
Svinjsko meso	47,5	14,5	37,3	0,0	0,7	380

Gljive sadrže i veliki broj vitamina i minerala neophodnih u svakodnevnoj ishrani. Naročito su bogate vitaminima B kompleksa, sadrže riboflavin (B₂) niacin (B₃), pantotensku kiselinu (B₅), tiamin (B₁), biotin (B₇), folnu kiselinu (B₉) i kobalamin (B₁₂). U ishrani vegeterijanaca je posebno značajan sadržaj vitamina B₁₂, kog povrće uopšte ne sadrži. Gljive sadrže i vitamin D, dok je sadržaj vitamina A, C, E i K nizak ili ih uopšte nemaju. Od minerala naročito su bogate fosforom, natrijumom, kalijumom, željezom, kalcijumom i selenom. Količina minerala zavisi od podloge na kojoj rastu.

Nizak udio šećera i teško razgradljivi hitin u ćelijskom zidu čini gljive pogodnom hranom za dijabetičare. Spadaju u tzv. „vlaknastu“ hranu koja podstiče peristaltiku crijeva i obara nivo holesterola. Eksperimenti koje su proveli Fukushima i saradnici 2000. godine na pacovima su pokazali da ishrana šampinjonima može značajno sniziti koncentraciju holesterola u krvi.

Prilikom upotrebe gljiva u ishrani trebalo bi voditi računa o njihovom porijeklu. Naime, gljive akumuliraju u svom tijelu teške metale pa ne bi trebalo konzumirati primjerke sakupljane u blizini saobraćajnica. Treba biti oprezan i sa gljivama kod čije je proizvodnje korištena velika količina pesticida, budući da oni u svojoj osnovi sadrže teške metale. Pesticidi se naročito koriste prilikom uzgajanja šampinjona jer rastu na plodnom zemljištu crnici koje se tretira herbicidima i insekticidima kako bi se spriječio rast korovskih biljaka i životinja koje se gljivama hrane.

Upotreba gljiva u ishrani može biti jedan od ključnih momenata u prevazilaženju problema gladi u svijetu. Naime, biomasa gljiva se može proizvoditi na otpadnim materijama koje nastaju u različitim industrijskim procesima. Bukovače i gljive slame mogu rasti na pamučnom otpadu tekstilne industrije. Najveći proizvođač otpadnih materija jeste poljoprivreda. Nakon žetve žitarica ostaje ogromna količina slame koja se takođe može upotrebiti za uzgoj biomase gljiva. Oko 80-90% ukupne poljoprivredne proizvodnje čini tzv. lignocelulozni ostatak. Prilikom uzgoja repice koristi se samo ulje iz sjemenki. 83% dobijene biomase kod uzgoja šećerne trske je otpad, a kod kafe čak 99,8%. Ogromne količine lignoceluloznog ostatka se dobijaju nakon ubiranja kukuruza i žetve pšenice i riže, ali i u preradi drveta. Ova biomasa se sastoji uglavnom od teško razgradljivih celuloze, hemiceluloze i lignina. Budući da Basidiomycota sadrže ligninazu (uključujući *Pleurotus* i *Lentinula* vrste), mogu efikasno koristiti ovu biomasu kao sekundarnu sirovinu, što je veoma značajno i sa aspekta jeftine bioremedijacije i sa aspekta dobijanja biomase gljiva. Ovo je svakako jedan od zadataka koji se postavlja pred buduće generacije.

5.2.1. Jestive gljive naših prostora

Pored gljiva koje se gaje, ljudi u ishrani koriste i mnoge druge vrste gljiva koje sakupljaju direktno na njihovim prirodnim staništima. Na području Bosne i Hercegovine raste veliki broj jestivih gljiva jer je tlo, zbog klime i velikih površina pod šumom, pogodno za njihov razvoj. Neke od njih su među sakupljačima izrazito cijenjene, dok druge imaju manju upotrebnu vrijednost. Na našim prostorima najčešće skupljane vrste su: *Agaricus campestris*, *Agaricus arvensis*, *Amanita caesarea*, *Amanita rubescens*, *Armillaria tabescens*, *Boletus aureus*, *Boletus edulis*, *Boletus reticulatus*, *Boletus pinicola*, *Cantharellus cibarius*, *Coprinus comatus*, *Craterellus cornucopioides*, *Lactarius sanguifluus*, *Lactarius deliciosus*, *Lactarius piperatus*, *Lactarius sanguifluus*, *Laetiporus sulfureus*, *Leccinum aurantiacum*, *Leccinum griseum*, *Leccinum scabrum*, *Lycoperdon excipuliforme*, *Lycoperdon pyriforme*, *Macrolepiota procera*, *Morchella conica*, *Morchella esculenta*, *Pleurotus ostreatus*, *Ramaria flavescens*, *Russula vesca*, *Russula virescens*, *Auricularia auricula-judae*. Neke gljive kao što su *Tuber magnatum* i *Tuber melanosporum* imaju toliko intenzivan okus da se koriste kao začini radi postizanja specifične arome jela.

Agaricus campestris – livadska pečurka ili rudnjača



Raste na livadama i pašnjacima od maja do oktobra. Šešir je u početku bijel, a kod starijih primjeraka sivosmečkast. Širok je do 10 cm. Listići su slobodni, mladi roskasti, nikad nisu bijeli, kasnije su crvenosmeđi i na kraju potpuno crni. Drška je bijela, vitka, sa prolaznim širokim prstenom. Na presjeku gljiva blago pocrveni. Prijatnog je mirisa i ukusa. Mogućnost zamjene sa *Amanita virosa*.

***Agaricus arvensis* – lipika ili divlji šampinjon**



Raste na livadama, pašnjacima, parkovima od juna do oktobra. Šešir je bijel, ljuspaste površine, na pritisak požuti. Prečnika je do 20 cm. Listići su slobodni, mladi bijeli, nikada nisu roza, kasnije su smeđi i na kraju potpuno crni. Drška je bijela, vitka, često ljuspasta, 8-10 cm. Prsten dvostruki, sa gornje strane sivkast, sa donje bijel. Na presjeku gljiva blago požuti, miris na anis, ukus na orah. Mogućnost zamjene sa *Amanita virosa* i *Agaricus xanthoderma* dok su bijeli listići.

***Amanita caesarea* – blagva, kneginja**



Raste u listopadnim, najčešće hrastovim šumama, ali se može naći i u mješovitim i četinarskim šumama, uglavnom od juna do oktobra. Šešir je 8 do 20 cm širine, mesnat, narandžasto-crvene boje, oblo ispupčen, rebrastog ruba. Listići su široki, gusti, lomljivi, kod zrelih primjeraka žute boje. Drška je puna, vlaknasta, žuta, pri osnovi obavijena ovojem, gomoljasto zadebljala, dužine do 20 cm. Prsten je rebrast. Na presjeku meso je bijelo, blagog okusa i mirisa. Mogućnost zamjene sa *Amanita muscaria*, naročito kod mladih primjeraka.

Amanita rubescens – biserka



Raste u listopadnim i četinarskim šumama od juna do oktobra. Šešir je 5 do 15 cm širine, mesnat, glatkog ruba, svijetlosmeđe, sivkasto-zelenkaste, do sivocrvene boje, prekriven sivim ili bijelim ljuspama. U početku kuglast, poslije ravan. Listići su široki, gusti, slobodni, u početku bijeli, kasnije crvenkasti. Drška je puna, bjeličasta ili narandžasta, sa crvenkastim ljuspama, pri osnovi obavijena ovojem, gomoljasto zadebljala, dužine do 12 cm. Prsten bijel ili žućkast, narebran i širok. Meso je bijelo, na presjeku crveni. Miris je blag. Mogućnost zamjene sa *Amanita pantherina*. Razlikuju se po tome što biserka na pritisak ima roskastu boju, prsten je narebran, a klobuk glatkog ruba. Panterovka ima narebran rub klobuka i drška je potpuno bijela.

Armillaria tabescens – grmača



Raste na trulom drveću i panjevima u ljeto i jesen u velikim buketima koji polaze sa zajedničke osnove. Klobuk je žutosmeđ, ispupčen, širine 4 do 6 cm. Prekriven je sitnim, tamnim ljuspama. Listići su gusti, široki, žutosmeđi. Drška je uvijena, dužine do 10 cm, širine 1 cm, bez prstena. Meso je ugodnog mirisa i okusa. Izgledom podsjeća na uslovno jestivu gljivu puzu, *Armillaria mellea*, od koje se razlikuje po tome što nema prsten.

Boletus aereus – Hajdinski ili crni vrganj



Raste u listopadnim šumama, najčešće uz hrast, bukvu i pitomi kesten, od maja do oktobra. Šešir je 5 do 20 cm širine, mesnat, tamnosmeđ ili crn. U početku je kuglast, poslije raširen. Cjevčice su krem, žute ili maslinaste boje. Drška je puna, bačvasta, svijetosmeđe boje sa izraženom mrežicom, visine 5-15, a širine 3-6 cm. Nema prsten. Meso je bijelo, na presjeku ne mijenja boju. Miris je blag, okus na orah. Mogućnost zamjene sa *Tilopilus felleus*.

Boletus edulis – ljetni ili pravi vrganj



Raste u listopadnim i crnogoričnim šumama, naročito na rubu šume, najčešće uz hrast, bukvu, smrču i bor. Javlja se u ljeto i jesen. Klobuk je poluloptast, kasnije jastučast, do 20 cm širine, mesnat, svijetlo ili tamnosmeđ bez crvenih tonova. Cjevčice su prirasle za dršku, lako se odvajaju od klobuka. Kod mladih primjeraka bijele, a kod starijih žute ili maslinaste boje. Drška je puna, trbušasta ili valjkasta, svijetlosmeđe boje sa izraženom bijelom mrežicom, visine 3-23, a širine 3- 7 cm. Nema prsten. Meso je bijelo, na presjeku ne mijenja boju. Miris je blag, okus na orah. Ne postoji mogućnost zamjene sa otrovnim vrstama.

***Boletus reticulatus* (*B. aestivalis*) – proljetni ili raspucali vrganj**



Raste u listopadnim šumama, naročito na rubu šume, najčešće uz hrast, bukvu i kesten. Javlja se od maja do oktobra. Klobuk je poluloptast, kasnije jastučast, često ispucao, do 25 cm širine, mesnat, tamnosmeđ kod mladih ili sivosmeđ kod starijih primjeraka. Cjevčice su ulegnuto prirasle za dršku, lako se odvajaju od klobuka. Kod mladih primjeraka sivkastobijele, a kod starijih zelenožute ili maslinaste boje. Drška je puna, trbušasta ili vrećasta, svijetosmeđe boje sa izraženom bijelom ili smeđom mrežicom, visine 6-12, a širine do 5 cm. Nema prsten. Meso je bijelo ili krem, na presjeku ne mijenja boju. Miris je blag, okus na orah. Ne postoji mogućnost zamjene sa otrovnim vrstama.

***Boletus pinophilus* (*B. pinicola*) – borov vrganj**



Raste u crnogoričnim i listopadnim šumama, najčešće uz bor, bukvu i jelu. Javlja se od maja do avgusta. Klobuk je poluloptast, kasnije jastučast, do 30 cm širine, mesnat, tamnocrvenosmeđ. Cjevčice su prirasle za dršku, lako se odvajaju od klobuka. Kod mladih primjeraka bijele, a kod starijih žutosmeđe ili maslinaste boje. Drška je puna, trbušasta ili valjkasta, svijetosmeđe boje sa crvenkastim nijansama i sa izraženom crvenkastom mrežicom, visine 5-13, a širine 5- 8 cm. Nema prsten. Meso je bijelo, na presjeku ne mijenja boju. Miris je blag, okus na lješnjake. Ne postoji mogućnost zamjene sa otrovnim vrstama.

***Boletus regius* – kraljevka**



Raste u listopadnim šumama, najčešće uz hrast i bukvu. Javlja se od maja do oktobra. Klobuk je poluloptast, kasnije raširen i malo udubljen, 5 do 15 cm širine. Crvenoružičaste je boje ispod koje probija žuta osnova. Cjevčice su kod mladih primjeraka zlatnožute boje, a kod starijih zelenožute. Drška je puna, trbušasta, u osnovi zadebljala, zlatnožute boje sa izraženom sitnom žutom mrežicom i crvenim mrljama. Visine je 5-10, a širine do 5 cm. Nema prsten. Meso je žuto, ispod kože crvenkasto, na presjeku ne mijenja boju. Miris i okus je blag. Moguća zamjena sa lažnom kraljevkom *Boletus pseudoregius* koja ima svjetlije crven klobuk i plavi na presjeku.

***Calocybe gambosa* – đurđevača**



Raste u listopadnim i crnogoričnim šumama, na livadama, u parkovima, od aprila do jula. Klobuk je bjeličast, kasnije oker boje. U početku poluloptast, kasnije ispupčen sa podvijenim rubom, na kraju raširen, neravnomjerno savijen, mesnat, prečnika 5 do 10 cm. Listići su bjeličasti, gusti, tanki, ulegnuto prirasli. Drška je bjeličasta, puna, valjkasta, pri osnovi blago sužena. Nema prsten. Meso je bijelo, ukus i miris na brašno. Moguća zamjena sa cjepačama (*Inocybe erubescens*).

***Cantharellus cibarius* - lisičarka**



Raste u crnogoričnim i listopadnim šumama, najčešće uz bukvu, jelu, hrast, bor, brezu, kao i na njivama sa kiselim zemljištem. Javlja se od maja do novembra. Kantareloidni bazidiokarp je žutonarandžaste boje, tanjirasto udubljen ili ljevkast, valovitog, spiralno podvijenog ruba, do 10 cm širine, rijetko je veći. Himenofor je iste boje kao i klobuk, u obliku debljih rebara koja se račvaju i silaze niz dršku. Drška je puna, valjkasta, može biti savijena, prema osnovi se sužava, visine 3-8 cm, a širine do 1,5 cm. Nema prsten. Meso je tvrdo, cijepa se vlaknasto, žilavo, blijedožute boje. Miriše na voće, okus je ljutkast. Mogućnost zamjene sa *Omphalotus olearius* i *Higrophoropsis aurantiaca*

***Coprinus comatus* – velika gnojištarka, bijeli jarčić**



Raste u listopadnim šumama sa velikim količinama organske materije u raspadanju, na livadama, pašnjacima, parkovima, od maja do novembra. Klobuk je jajast ili zvonast, nikad potpuno raširen, bijele boje sa svijetlo smeđim vrhom, prekriven bijelim ili žutosmeđim velurastim ljuskama. Visina klobuka je 6 do 12 cm, a širina 3-6 cm. Rub je rascjepkan. Listići su široki, gusti, slobodni, u početku bijeli, kasnije roza i na poslijetku crni i razlijevaju se kao mastilo. Drška je bijela ili krem, cjevasta, sa uskim pokretnim prstenom koji brzo nestaje. Valjkastog je oblika, dužine 10 do 20 cm, a prečnika 1-3 cm. Meso je bijelo, kasnije roze boje, blagog okusa i mirisa. Izrazito brzo se kviri i prelazi u mastiljavo stanje.

Craterellus cornucopioides – crna truba, mrka trubača



Raste grmoliko u listopadnim šumama, najčešće uz bukvu i hrast. Javlja se od jula do novembra. Kantareloidni bazidiokarp je u obliku trube, crne ili sivosmeđe boje, bez jasne granice između drške i klobuka. Klobuk je prvo podvijenog ruba, a zatim je rub izdignut i talasast. Prečnik je do 10 cm, rijetko veći. Gornja strana je tamnija, ljuskasta, ponekad maljava. Sa donje strane su nepravilno razgranata sivocrna rebara koja silaze niz dršku. Drška je šuplja, crnosiva, žilava, sa izraženim naborima. Meso je vlaknasto, žilavo i sivo. Miriše na zemlju, okus je blag. Ne postoji mogućnost zamjene sa otrovnim vrstama.

Lactarius deliciosus – rujnica



Raste u crnogoričnim šumama, najčešće ispod borova, od jula do oktobra. Klobuk je narandžaste boje, uvrnutog ruba, sa jasno izraženim tamnijim koncentričnim krugovima i zelenim mrljama kod starijih primjeraka. Plitko je ljevkast, prečnika 4 do 12 cm. Listići su gusti, kratko silaze niz dršku, žute do narandžaste boje, na dodir zelene. Drška je šuplja, valjkasta, sa plitkim narandžastim jamicama, visine 3-8 cm, a širine do 2 cm. Nema prsten. Meso je krem, ispušta izrazito narandžast mliječni sok koji u dodiru sa vazduhom zeleni. Miriše na voće, okus je blag. Moguća zamjena sa nekim jestivim vrstama, ali i sa otrovnom *Lactarius torminosus*.

***Lactarius piperatus* – ljuta mlječnica**



Raste u listopadnim šumama, najčešće ispod bukve i hrasta, od juna do oktobra. Klobuk je bijel, plitko ljevkast, prečnika 5 do 14 cm. Listići su gusti, kratko silaze niz dršku, bijeli ili krem, na dodir prelaze u žutosmeđu boju. Drška je centralno postavljena, puna, bijela, vitka, glatka, u osnovi sužena, visine do 12 cm, a širine do 3 cm. Nema prsten. Meso je bijelo, ispušta bijeli mliječni sok veoma ljutog okusa.

***Lactarius sanguifluus* – krvava rujnica, krvava mliječnica, vrsovnica**



Raste u crnogoričnim šumama, najčešće ispod borova, od jula do oktobra. Klobuk je plitko ljevkast, blijedo narandžaste ili oker boje, uvrnutog ruba kod mlađih primjeraka, nije urezan, prečnika 6 do 13 cm. Listići su gusti, račvasti, kratko silaze niz dršku, žute do narandžaste boje, na dodir crvene, kasnije zelene. Drška je puna, valjkasta, sa plitkim narandžastim jamicama, visine 3-5 cm, a širine do 3,5 cm. Nema prsten. Meso je krto, bjeličasto ili krem, ispušta izrazito crven mliječni sok po kom se razlikuje od ostalih rujnica. Miriše na voće, okus je sladak.

Laetiporus sulphureus – šumsko pile, vrbovača, žuti hljeb



Raste na stablima i granama listopadnog drveća, najčešće na vrbi, johi, topoli, bukvi, hrastu, trešnji i bagremu. Može se naći i na nekim četinarima kao što su bor, ariš i tisa. Javlja se od proljeća do jeseni. Plodna tijela su jednogodišnja. Javljaju se u velikom broju jedno iznad drugog u vidu lepezastih ploča koje međusobno srastaju. Narandžasto-žute su boje sa izraženim žutim, talasastim rubom. Stariji primjerci su blijedo žuti. Široke su do 30 cm, a debljina im je 2-5 cm. Nemaju dršku. Himenofor je cjevast, ne može se odvojiti od šešira, pore su žute, povremeno sa žutim kapljicama. Meso kod mladih primjeraka je žuto, mekano i sočno, kasnije postaje žilavo i plutasto, a kod starih primjeraka je suho i krto. Ukus je kiselkast, miris sladunjav.

Leccinum aurantiacum – jasikin turčin, turski vrganj



Raste ispod topola od jula do oktobra. Klobuk je širok od 6 do i 20 cm, mlad je okrugao, poslije polukružan, ispupčen, crvenosmeđ ili narandžast, površina glatka, velurasta, rub oštar. Cjevčice su bijele, ulegnuto prirasle, pore su sitne, okruglaste, bjelkaste, poslije sive i na kraju maslinastožute, na pritisak potamne. Drška je visoka 8-20 cm, debljine 1-2,5 cm, cilindričana, puna, bijela, prekrivena bijelim, a kasnije smeđim ljuskama. Nema prsten. Meso je bijelo, na presjeku prvo ljubičasto, zatim crno. Prijatnog mirisa i okusa.

Leccinum griseum – grabov djed, grabov vrganj



Raste u listopadnim šumama, naročito ispod graba i hrasta, od juna do novembra. Klobuk je širok od 4 do 15 cm, polukružan, ispupčen, žutosmeđe ili sivosmeđe boje, nabrane površine. Cjevčice su bjeličaste, kasnije prljavosive; pore su sitne, okruglaste, bjelkaste, poslije sive. Drška je visoka do 15 cm, debljine do 3,5 cm, cilindrična, puna, prekrivena sivocrnim ljuskama. Nema prsten. Meso je sivkasto-bijelo, na presjeku crveno ili ljubičasto. Prijatnog mirisa i okusa.

Leccinum scabrum – djed, brezov djed, brezov vrganj



Raste u listopadnim i mješovitim šumama, uglavnom uz breze, od juna do oktobra. Klobuk je širok od 5 do 15 cm, polukružan, ispupčen, žutosmeđe ili sivosmeđe boje, baršunaste površine. Cjevčice su bjeličaste, kasnije sive, na pritisak postaju smeđe, pore su sitne, okruglaste, bjelkaste, poslije sive. Drška je vitka, bjeličasta, visoka 8 do 15 cm, debljine do 2,5 cm, cilindrična, puna, prekrivena tamnosmeđim ili sivocrnim ljuskama. Nema prsten. Meso je sivkasto-bijelo, na presjeku ne mijenja boju. Prijatnog mirisa i okusa.

***Lycoperdon excipuliforme* (*Calvatia excipuliformis*) – vrećasta puhara**



Raste u listopadnim i četinarskim šumama, na livadama i pašnjacima, od jula do novembra. Plodno tijelo je oblika tučka, krem ili oker boje, proširene glave prekrivene sitnim bradavicama. Visine je 8-20 cm, a širine 5-10 cm. Na vrhu se nalazi otvor kroz koji se oslobađaju spore. Gleba je kod mladih primjeraka bijela i čvrsta, a sazrijevanjem postaje žuta i sunderasta i na kraju smeđa i praškasta. Receptakulum je jasno izražen, prečnika do 5 cm, sunderast i hrapav. Osnova se završava micelalnim rezgranatim končićima. Nema miris, blagog su okusa.

***Lycoperdon pyriforme* – kruškasta puhara**



Raste u četinarskim i listopadnim šumama, najčešće na otpalim granama i panjevima, raste busjenasto, od avgusta do novembra. Plodno tijelo je kruškastog oblika, proširene glave koja postepeno prelazi u receptakulum. Visine je 2-5 cm, a širine 2-4 cm. U mladosti je bijelo, a zatim oker i na kraju sivosmeđe boje. Pokriveno je sitnim bradavicama. Osnova se završava micelijalnim rezgranatim končićima. Gleba je kod mladih primjeraka bijela i čvrsta, a sazrijevanjem postaje žuta i sunderasta i na kraju smeđa i praškasta. Miris je neprijatan, blagog su okusa.

Macrolepiota procera – sunčanica, jarac, kišobranka



Raste u listopadnim, mješovitim i četinarskim šumama, na livadama i pašnjacima, od jula do oktobra. Klobuk je kod mladih primjeraka loptast ili jajast, kad se otvori ravan sa izdignutim središtem, širine i do 40 cm. Svijetlo smeđe je boje sa krupnim tamno smeđim ljuskama. Listići su bijeli, široki i gusti, slobodni, odmaknuti od drške. Drška je blijedo smeđa, vlaknasta, šuplja, vitka, pri osnovi gomoljasto proširena. Prsten je širok, može se pomjerati po dršci, odozgo sa bijelim ljuskama, odozdo smeđ. Meso je bijelo i mekano u klobuku, a drška je drvenasta. Miris i okus podsjećaju na lješnik.

Morchella conica – stožasti smrčak



Raste na rubovima crnogoričnih šuma, naročito pored smrče i jele, na proplancima, šumskim putevima, kraj panjeva. Javlja se od aprila do juna. Plodno tijelo izduženog, kupastog oblika, sa gotovo zašiljenim vrhom, visine 5-12 cm, od čega 3-5 cm čini dio sa otvorenim komoricama. Dio sa komoricama je sivosmeđ do kestenjasto smeđ. Na njemu se nalaze izdignuta tamnija rebra i udubljene romboidne jamice. Drška je bijela ili blijedožuta, pri osnovi naborana, čini polovinu visine plodnog tijela. Na presjeku je cijelo plodno tijelo šuplje. Meso je bjeličasto do oker, voštane konzistencije, slabog mirisa karakterističnog za smrčke, blagog okusa. Mogućnost zamjene sa *Gyromitra esculenta*.

***Morchella esculenta* – obični smrčak**



Raste u svijetlim listopadnim šumama, uz rijeke, naročito uz topolu, u travi, parkovima i u baštama. Javlja se od aprila do maja. Plodno tijelo izduženog, kupastog oblika, sa gotovo zašiljenim vrhom, visine 5-12 cm, od čega 2-7 cm čini dio sa otvorenim komoricama. Dio sa komoricama je jajast, kod mladih primjeraka tamnosmeđe boje sa izraženim izdignutim svijetlim rebrima posutim mrljama boje rde. Udubljene tamne romboidne jamice su neravnomjerno raspoređene. Drška je bijela ili blijedožuta, pri osnovi naborana. Na presjeku je cijelo plodno tijelo šuplje. Meso je bjeličasto do oker, voštane konzistencije, prijatnog mirisa, blagog okusa. Mogućnost zamjene sa *Gyromitra esculenta*.

***Pleurotus ostreatus* – bukovača**



Raste busjenasto na stablima i granama listopadnog drveća, najčešće na bukvi i divljem kestenu. Može se naći i na nekim četinarima kao što je omorika. Javlja se od septembra do marta. Plodna tijela se javljaju u velikom broju jedno iznad drugog u vidu školjkasto - lepezastih ploča. Najčešće su sive, a mogu biti i ljubičastosmeđe ili krem boje. Široke su od 5 do 15 cm. Drška je postavljena ekscentrično. Listići su bijeli, kasnije sivi, široki, spuštaju se niz dršku. Meso je bijelo, kasnije postaje žilavo i plutasto. Okus je blag, miriše na drvo.

Ramaria flavescens – žućkasta capica, žućkasta koralka



Raste u listopadnim i mješovitim šumama, od avgusta do oktobra. Plodno tijelo je svijetložute do sumporastožute boje, višestruko razgranato, u obliku korala. Grane su dihotome, u obliku slova U ili V. Polaze sa svjetlije, tvrde, debele, mesnate, nerazgranate osnove, prečnika do 7 cm. Ukupna visina plodnog tijela je 5-20 cm, a širina 10-20 cm. Meso je mekano, bjeličasto, prijatnog mirisa, blagog okusa. Može se zamijeniti sa otrovnom vrstom *Ramaria formosa*.

Russula vesca – krasnica, jestiva zeka



Raste u listopadnim i četinarskim šumama od maja do septembra. Klobuk je 5 do 10 cm širine, od crvenoroze do ljubičastosmeđe boje. U mladosti je poluloptast, kasnije potpuno ravan, nekad i blago ljevkasto udubljen, glatkog ruba bijele boje, a kod starijih primjeraka rub češljasto izbrazdan. Listići bijeli, na starijim mrlje boje rđe, gusti, ulegnuto prirasli. Drška je bijela, centralno postavljena, valjkasta, prema podlozi se sužava, dužine do 7 cm. Nemaju prsten. Meso je bijelo, sa mrljama boje rđe, čvrsto. Miris i okus je blag. Mogućnost zamjene sa drugim zekama.

***Russula virescens* – golubača**



Raste u listopadnim i mješovitim šumama, naročito ispod hrasta, od juna do septembra. Klobuk je tamnozeleno boje, sa plavim tonovima, raspucao pa se vidi bijelo meso. 10 do 15 cm širine, u mladosti je poluloptast, kasnije se izravna, ali ostaje ulegnuće u centru. Listići bijeli, viljuškasti, gusti, idu do same drške. Drška je bijela, centralno postavljena, valjkasta, puna, dužine do 10 cm. Kod starijih primjeraka je sunderasta. Nemaju prsten. Meso je bijelo, zrnasto, lomi se kao jabuka. Miris i okus je blag, kod starijih miris na sir, a ukus slatkast.

***Tuber magnatum* – bijeli tartuf**



Raste od ljeta do zime u listopadnim šumama i na aluvijalnim ravnima na dubini od oko 50 cm ispod površine. Najčešće se javlja uz hrast, lješnjak, topolu i bukvu. Plodno tijelo je gomoljasto, nepravilnog oblika, veličine obično do 12 cm, ali ima i većih primjeraka. Spolja je glatko, okerzelenkaste ili okersive boje. Unutrašnjost sa brojnim bijelim žilicama. Miris na bijeli luk. Moguća zamjena sa svinjskim tartufom *Choiromyces meandriformis* koji raste plitko ili napola ukopan u zemlju.

Xerocomus chrysenteron – zlatača



Raste u četinarskim i listopadnim šumama, od jula do novembra. Klobuk je poluloptast, kasnije ravan, do 10 cm širine, mesnat, žutosmeđ ili tamnosmeđ sa maslinastim ili crvenkastim nijansama. Kožica klobuka hrapava i ispucala. Cjevčice su svijetložute, prirasle uz dršku. Kod mladih primjeraka pore su blijedožute, a kod starijih maslinastožute boje, krupne i uglaste, na pritisak poplave. Drška je vitka, cilindrična, ponekad blago savijena, u dnu žuta, a prema šeširu crvena, visine 3-8, a širine do 1,5 cm. Nema prsten. Meso je žutobijelo, pod kožicom crveno, na presjeku blago poplavi. Miris i okus je blag.

U Bosni i Hercegovini rastu i druge vrste jestivih gljiva, ali su navedene karakteristike samo onih koje se najčešće sakupljaju.

5.3. Negativno dejstvo gljiva

Budući da su gljive heterotrofni organizmi koji posjeduju enzime za razgradnju svih tipova organske materije često dovode do razgradnje različitih supstrata koji su čovjeku potrebni i na taj način nanose štetu različitim privrednim granama. Parazitske gljive koje izazivaju oboljenja biljaka nanose ogromne štete u poljoprivrednoj proizvodnji. Pored direktnog dejstva na poljoprivredne kulture, gljive se često javljaju i na nepravilno uskladištenim poljoprivrednim proizvodima uništavajući čitave silose. Ako je npr. prisutna vlaga u silosima gdje se čuvaju klipovi kukuraza ili zrna pšenice vrlo brzo će se na njima razviti gljivice, naročito iz rodova *Rhizopus* i *Mucor*. One često izazivaju i kvarenje gotovih proizvoda prehrambene industrije. Pored njih na hljebu, džemovima, ajvaru, mliječnim i suhomesnatim proizvodima se razvijaju različite gljivice iz roda *Penicillium*, *Aspergillus* i *Cladosporium*. Glavni

uzročnik kvarenja voća i proizvoda od voća je *Penicillium digitatum*. Pretpostavlja se da gljivice unište svake godine oko 5% uskladištenih prehrambenih proizvoda.

Gljivice nanose štetu i uništavanjem uskladištenih tekstilnih, kožnih i gumenih proizvoda koji gube svoju čvrstinu i otpornost. *Chaetomium*, *Penicillium* i *Aspergillus* mogu uništiti tekstil, papir, gumu, pluto, lak, kožu, a mogu dovesti i do korozije metala. Tako npr. vrsta *Aspergillus terreus* napada plastične materijale, a *Scopulariopsis glabra* izaziva truljenje gume. U šumarstvu i drvenoj industriji naročito velike štete prouzrokuju različite vrste iz rodova *Polyporus*, *Lentinus*, *Fusarium* i *Penicillium*, koje izazivaju truljenje drveta, propadanje stabala i drvene građe i dovode do stvaranja mrlja na proizvodima od drveta. Nakupljanje gljivica u industrijskim otpadnim vodama dovodi do stvaranja sluzave mase što otežava njeno kretanje kroz industrijski pogon. Plijesni koje se razvijaju na električnim instalacijama i elektronskim instrumentima mogu dovesti do prestanka njihovog funkcionisanja. Mogu uništiti kompakt diskove, fotografske filmove, šatorska krila, dvoglede, oružje itd.

O negativnom djelovanju gljiva se može govoriti isključivo sa antropocentrične tačke gledišta, pošto one kao razlagači organske materije samo obavljaju svoju funkciju „čistača prirode“ i vraćaju organsku materiju u ciklus kruženja.

Posebnu pažnju privlače **mikoze** – oboljenja biljaka, životinja i čovjeka koja izazivaju različite vrste gljiva. Pritom, gljive mnogo češće izazivaju oboljenja biljaka. Svega stotinjak vrsta gljiva uzrokuje bolesti kod čovjeka i životinja, dok bolesti kod biljaka uzrokuje više od 10 000 vrsta gljiva.

5.3.1. Gljive izazivači bolesti biljaka

Pretpostavlja se da je oko 75% od svih oboljenja biljaka izazvano upravo gljivama. Za razliku od bakterija koje su uglavnom neutrofilni organizmi (najviše im odgovara neutralna pH sredina oko 7 kakva je u animalnoj ćeliji), gljivice se odlično razvijaju i u nešto kiselijim sredinama kao što je unutrašnjost biljne ćelije. Za gljive koje uzrokuju oboljenja biljaka se kaže da su fitopatogene i njima se bavi posebna naučna disciplina fitopatologija.

Uništavanjem poljoprivrednih kultura neke gljive su kroz istoriju posredno uticale na brojnost stanovništva i na razvoj industrije u pojedinim državama. Plamenjača krompira *Phytophthora infestans* je u XIX vijeku uništila nasade krompira u Irskoj što je izazvalo „veliku glad“ i rezultovalo najvećom emigracijom u istoriji Irske: skoro milion Iraca se preselilo na područje

Amerike. Plamenjača se manifestuje u vidu žućkastih pjega na listovima, u okviru kojih dolazi do nekroze i konačno do sušenja čitave biljke (Slika 77). Za samo nekoliko dana može zahvatiti čitava polja koja izgledaju kao da su spaljena po čemu je bolest i dobila naziv. Javlja se u uslovima visoke vlažnosti (preko 90%) i umjerene temperature (18-22 °C) kada se intenzivno razvijaju konidije koje se lako raznose vjetrom. U svrhu suzbijanja širenja plamenjače koriste se fungicidi.



Slika 77. Plamenjača krompira

Gljiva *Cryphonectria parasitica* je početkom XX vijeka uništila šume pitomog kestena na području SAD-a. Gljivica je slučajno unesena iz Japana i za vrlo kratko vrijeme je izazvala sušenje preko četiri milijarde stabala nanoseći ogromnu ekonomsku i ekološku štetu pogođenom području. Stabla kestena na području Azije gdje je *C. parasitica* autohtona, imaju razvijenu rezistenciju na ovu gljivicu.

Oboljenje mjehurasta gar kukuruza uzrokuje gljiva *Ustilago maydis*. Ona je autohtona u Sjevernoj Americi odakle je prenesena u sve dijelove svijeta izuzev Australije. Napada cvast kukuruza dovodeći do hipertrofije i obrazovanja sunderastih zadebljanja ili guka (Slika 78). Te tumorske izrasline predstavljaju mješavinu gljive i uvećanih ćelija kukuruza čijim pucanjem se oslobađa crna praškasta masa spora po čemu je oboljenje i dobilo naziv. Ne postoji fungicid koji potpuno može spriječiti razvoj infekcije.



Slika 78. Gar kukuruza



Slika 79. Pepelnica vinove loze

Pepelnicu vinove loze izaziva gljivica *Plasmopara viticola* poznata pod nazivom peronospora. I ova gljivica je unesena u Evropu iz Sjeverne Amerike, a može smanjiti prinos grožđa i za 80-90%. Na listovima zaraženih biljaka se obrazuju konidiofori sa tamnim konidijama koje izgledaju kao fina siva prašina (Slika 79), po čemu je oboljenje i dobilo naziv. Gljivica izaziva nekrozu, uvijanje listova, kržljivost i smanjenje kvaliteta grožđa. Širenje infekcije se sprečava upotrebom fungicida. Pepelnice se mogu javiti i na drugim poljoprivrednim kulturama. Tako *Erysiphe graminis* izaziva pepelnicu pšenice, *Erysiphe betae* napada šećernu repu, *Oidium lycopersicum* je uzročnik pepelnice paradajza, *Leveillula taurica* dovodi do pepelnice paprike, *Sphaerotheca pannosa* var. *persicae* inficira breskve i nektarine itd. Neke pepelnice, kao što je *Microsphaera alphitoides* koja napada hrast, nanose štete u šumarstvu i drvnoj industriji.

Fitopatogena gljiva *Venturia inaequalis* izaziva krastavost lista i ploda jabuke. Oboljenje je široko rasprostranjeno na području Bosne i Hercegovine, a manifestuje se u vidu rđavo-crvenih pjega na listovima i tamnim, tvrdim krastama na plodovima (Slika 80). Ekonomske štete do kojih dovodi su ogromne budući da se smanjuje prinos jabuka i dobijaju se plodovi lošeg kvaliteta.

Kovrdžavost lista breskve je najčešće oboljenje bresaka u Bosni i Hercegovini, a uzrokuje ga gljiva *Taphrina deformans*. Dovodi do kovrdžanja listova (Slika 81) čime se smanjuje fotosintetska površina što direktno dovodi do smanjenja prinosa. Druga vrsta iz ovog roda, *Taphrina pruni*, izaziva oboljenje - rogač šljive. Plodovi su zadebljali, svijetlozeleni, rastu znatno brže nego zdravi, izduženi su i krivi pa izgledom podsjećaju na rogač.

Velike štete u voćarstvu prouzrokuju gljivice iz roda *Monilia*. *Monilia laxa* izaziva sušenje grana trešnje, višnje, šljive, breskve i kajsije. Druga vrsta *Monilia fructigena* dovodi do truljenja plodova jabuka i krušaka, a rjeđe napada koštičave vrste.

Gljivice iz roda *Puccinia*, kao što su *P. graminis*, *P. recondita* i *P. striiformis* izazivaju tzv. žitne rđe. Ova gljivica napada biljke iz porodice Poaceae u koju spadaju žitarice. Na lisnoj površini se formiraju nakupine narandžasto-žutih spora zbog čega listovi izgledaju kao da su rđavi (Slika 82).

Peronospora parasitica izaziva oboljenje plamenjača kupusa koja dovodi žutila listova i do uvenuća čitavih biljaka (Slika 83). Napada i druge biljke iz porodice Brassicaceae.



Slika 80. Krastavost jabuke



Slika 81. Kovrdžavost lista breskve

Gljiva *Septoria tritici* napada pšenicu, ječam i druge biljke iz porodice trava, uzrokujući pojavu nekrotičnih mrlja po listovima. Nekroze smanjuju udio hloroplasta i na taj način se smanjuje intenzitet procesa fotosinteze pa se biljka sporije razvija i ima manji prinos. Bolest se teško kontroliše, budući da je gljiva otporna na veliki broj fungicida.



Slika 82. Žitna rđa



Slika 83. Plamenjača kupusa

5.3.2. Gljive izazivači bolesti čovjeka i životinja

Za razliku od biljaka koje napada veliki broj parazitskih gljiva, oboljenja kod čovjeka i životinja izaziva samo manji broj vrsta gljiva. U zavisnosti od toga da li napadaju kožu i kožne derivate ili unutrašnje organe, mikoze mogu biti:

- površinske dermatomikoze
- duboke, opšte ili sistemske
- oportunističke

Površinske dermatomikoze čovjeka i životinja obuhvataju gljivična oboljenja kože, noktiju, kose, dlake i drugih derivata kože koji sadrže keratin. Najčešći uzročnici dermatomikoza su gljivice iz rodova *Microsporum*, *Trichophyton* i *Epidermophyton*, koje sadrže enzime za razlaganje keratina. *Microsporum canis* izaziva oboljenje vlasišta i kože najčešće mačaka, ali i pasa i čovjeka koje se manifestuje upalnim lezijama i gubitkom dlake na oboljelom području. Najčešće mikoze čovjeka su izazvane gljivicama *Trichophyton rubrum* (Slika 86) i *Epidermophyton floccosum* (Slika 87) koje izazivaju oboljenja - tinea pedis (atletsko stopalo), tinea capitis (oboljenje kože glave), tinea unguium (infekcija noktiju) i tinea corporis (oboljenje neobraslih dijelova kože). Na obraslim dijelovima kože čovjeka i na koži životinja najčešće mikoze uzrokuje *Trichophyton mentagrophytes*.



Slika 84. Tinea unguium



Slika 85. Tinea pedis

Duboke opšte ili sistemske mikoze zahvataju unutrašnje organe. Obično ih izazivaju gljive koje žive u zemljištu, a čovjek se zarazi udisanjem aerosola ili direktnim kontaktom sa tlom. Infekcija se ne prenosi direktno sa čovjeka na čovjeka. U duboke mikoze spadaju histoplazmoza, blastomikoza i kokcidioidomikoza. Histoplazmoza se javlja u dolini rijeke Misisipi kod ljudi i životinja, naročito kod pasa, mačaka, goveda, konja i svinja. Uzrokuje je gljivica *Histoplasma capsulatum* koja normalno živi u zemljištu, a prenose je ptice svojim izmetom. Same ptice ne obolijevaju budući da njihova tjelesna temperatura od 40-41 °C sprečava razvoj gljivice. Kad čovjek udahne spore, gljivica dopijeva u pluća, odakle se može raširiti na jetru, slezenu, bubrege, i nervni sistem. Blasatomikozu uzrokuje *Blastomyces dermatitidis*, gljivica koja je endem istočnog dijela Sjeverne Amerike. Kao i histoplazma, i ova gljiva živi kao saprotrof u zemljištu ili raspadajućem drvetu, a kada čovjek udahne spore dolazi do sistemskog oboljenja praćenog kašljem, temperaturom, mršavljenjem i promjenama na plućima. Treće gljivično sistemsko oboljenje uzrokuje *Coccidioides immitis*, endem pustinjskih krajeva jugozapadnog dijela SAD-a. Kokcidioidomikoza je takođe praćena dugotrajnom temperaturom,

iscrpljenošću, gubitkom tjelesne mase i promjenama na plućima.

Oportunističke mikoze su oboljenja izazvana gljivicama koja se mogu javiti isključivo kod osoba kojima je već oslabljen imunitet. Takve su npr. kandidijaze – oboljenja izazvana gljivicama iz roda *Candida*. *Candida albicans* se normalno može naći na koži, u digestivnom traktu i usnoj duplji ljudi. Kod novorođenčadi koja nemaju dobro razvijen imuni sistem se u ustima često obrazuju kolonije kandidate poznate kao mlječica ili soor. Naime, u ustima beba je konstantno vlažna sredina, stabilna temperatura i prisutni su ostaci mlijeka, što predstavlja idealne uslove za razvoj kandidate. Na kandidu su naročito osjetljive osobe oboljele od dijabetesa ili AIDS-a koje već imaju oslabljen imunitet.

U našoj regiji posljednjih decenija konstatovano je nekoliko slučajeva infekcija respiratornog trakta imunokompromitovanih osoba sporama makroskopske bazidiomicete *Schizophyllum commune* u vidu plućnih edema i tumoroznih apscesa.

Pored gljivičnih oboljenja, spore gljiva kada se udahnu mogu kod osjetljive populacije izazvati respiratorne alergije.

5.3.3. Otrovnne gljive

Ljudi se od davnina plaše gljiva upravo zbog brojnih trovanja koja su izazivale. I danas su brojni skeptici koji imaju negativan stav prema konzumaciji gljiva upravo iz straha i nepovjerenja. Svake godine se i u Bosni i Hercegovini bilježi više desetina slučajeva trovanja od kojih neka završe i letalnim ishodom. Zbog visoke tržišne cijene nekih gljiva, naročito blagvi i vrganja, u berbu gljiva se upuste i neuki berači. Nerijetko se i iskusni berači gljiva otruju usljed velike morfološke sličnosti pojedinih jestivih i otrovnih vrsta. Pojedine vrste su uslovno jestive, tj. smiju se konzumirati samo nakon termičke obrade ili su im jestivi samo tačno određeni dijelovi. Tako je kod jestivih koralnih gljiva iz roda *Ramaria sp.* upotrebljiva isključivo osnova ili panj, dok granati vrhovi sadrže toksine. Toksini koji se nalaze u mesu gljiva *Amanita rubescens*, *Boletus luridiformis* i *Gyromitra esculenta* se inaktiviraju pod dejstvom temperature iznad 70 °C. Gnojištarka *Coprinus atramentarius* i šumsko pile *Laetiporus sulphureus* imaju fakultativno toksično dejstvo, tj. toksični su isključivo ako se konzumiraju zajedno sa alkoholom. U Bosni i Hercegovini, nažalost, ne postoji zakonska regulativa kojom se reguliše ko sve smije brati gljive, tako da se u sakupljanje može krenuti bez ikakve prethodne obuke ili posjedovanja dozvole. Sakupljene pečurke se često nađu ne samo na trpezi u domaćinstvima već i u prodaji na lokalnim tržnicama. Ovako neuređeno stanje može imati katastrofalne

posljedice. U Iranu je 2018. godine zabilježeno preko 800 slučajeva trovanja gljivama, od kojih je 11 završilo letalnim ishodom. Na području Republike Srpske je za samo 7 dana u septembru 2017. godine zabilježeno 29 slučajeva trovanja. U Beogradu su u julu 2018. godine preminule dvije osobe zbog trovanja zelenom pupavkom.

Trovanje gljivama se označava kao **micetizam**. Postoje dva tipa micetizma:

- micetizam brzog djelovanja
- micetizam sporog djelovanja

Kod micetizma brzog djelovanja prvi simptomi trovanja se javljaju već nakon 15-120 minuta od konzumacije otrovnih pečurki. Najčešće dolazi do poremećaja funkcionisanja probavnog trakta koje je praćeno povraćanjem i dijarejom. Gljive koje dovode do ovog tipa trovanja su npr. *Boletus satanas*, *Lactarius torminosus*, *Lactarius scrobiculatus*, *Hypholoma fasciculare*, *Russula emetica*. Neke vrste izazivaju simptome kao što su obilno znojenje, povišena temperatura, pojačano lučenje pljuvačke, teško disanje, ubrzan rad srca, nizak pritisak, dijareja i povraćanje. Ovakve simptome izaziva npr. trovanje gljivama iz rodova *Clitocybe* i *Inocybe*. Kod trovanja gljivama *Amanita muscaria* i *Amanita pantherina*, pored ovih simptoma dolazi i do poremećaja funkcionisanja centralnog nervnog sistema koji se ogleda u vidu halucinacija, javlja se tahikardija, retencija mokraće, širenje zjenica, suva usta, drhtavica i mišićna parestezija. Pojava ovih simptoma se naziva „panterinski sindrom“. Može doći i do kome i u što kraćem vremenskom periodu je neophodno primijeniti protivotrov atropin, alkaloid koji se dobija iz takođe otrovnih biljaka *Atropa belladonna* (velebilje) i *Hyoscyamus niger* (crna bunika).

U slučaju micetizma sporog djelovanja prvi simptomi se javljaju tek nakon 6-40 sati od konzumacije, kada su toksini već nanijeli štetu organizmu. Ovakvi toksini imaju citolitički efekat, tj. razaraju ćelije, i dovode do teških trovanja koja se mogu završiti letalno. Konzumacija pečuraka *Amanita phalloides*, *Amanita virosa* i *Amanita verna* dovodi do tzv. faloidinskog sindroma i trovanje ovim gljivama je najteže od svih. One sadrže tri veoma jaka toksina: faloidin, alfa-amanitin i beta-amanitin. Prvi simptomi se javljaju tek nakon 36-48 sati od konzumacije. Javlja se proliv, povraćanje, jaki bolovi u stomaku, nesvjestica, ubrzan puls, opadanje tjelesne temperature, opadanje koncentracije šećera u krvi i retencija mokraće. Na poslijetku dolazi do povećavanja koncentracije ureje u krvi i nastupa koma. Da li će doći do letalnog ishoda zavisi koliko je teško oštećena jetra prije pružanja prve pomoći.

Micetizam sporog djelovanja izaziva i gljiva *Cortinarius orellanus*, koja je ranije smatrana jestivom gljivom. Sadrži toksin orellanin koji izaziva oštećenje bubrega i smanjenje lučenja mokraće. Simptomi se javljaju tek nakon 10-15

dana pri čemu dolazi do mučnine, povraćanja, glavobolje i opstipacije. Oporavak je obično spontan nakon nekoliko dana. I *Gyromitra esculenta* koja se ranije smatrala jestivom gljivom takođe izaziva micetizam sporog djelovanja. Ona sadrži helvelnu kiselinu koja nije toksična za sve koji je konzumiraju. Djeluje hepatotoksično i hemolitički što ima za posljedicu bolnu i otečenu jetru i pojavu žutice. U rijetkim slučajevima nastupaju konvulzije i koma.

Otrovnost pojedinih vrsta gljiva izgleda da zavisi i od uslova sredine u kojoj rastu. Naime, neke vrste, kao što je npr. *Amanita muscaria* koje rastu na području Balkanskog poluostrva sadrže veću količinu toksina nego primjerci iste vrste koje rastu u Sibiru. U Rusiji se koristi kao opojno sredstvo, a na našim područjima su zabilježeni i smrtni slučajevi izazvani trovanjem ovom vrstom.

Na našim prostorima postoji veliki broj otrovnih gljiva, od kojih neke izgledom veoma liče na jestive vrste. Među njima se nalaze vrste koje izazivaju blaga trovanja, do onih čije je dejstvo smrtonosno:

***Agaricus xanthoderma* – otrovna pečurka, karbolna pečurka**



Raste na livadama, rubovima šuma, pašnjacima, parkovima, voćnjacima, od juna do oktobra. Klobuk je prečnika 6 do 14 cm, bijele ili sivobijele boje, na pritisak požuti. U početku poluloptast, kasnije raširen i ravan. Listići su slobodni, mladi sivkastobijeli, kasnije su roza i na kraju potpuno smeđi ili crni. Drška je bijela, valjkasta, u početku puna, kasnije šuplja, cjevasta, 8-10 cm dužine, na presjeku jako požuti. Prsten viseći u gornjem dijelu drške, žućkasto obrubljen. Meso je bijelo, na presjeku gljiva blago požuti, miris neprijatan na karbol i mastilo, ukus neprijatan. Mogućnost zamjene sa *Amanita virosa* i jestivim vrstama roda *Agaricus*. Osnovna razlika je izrazito žut presjek drške. Izaziva lakša trovanja.

Amanita muscaria – muhara



Raste u četinarskim, listopadnim i mješovitim šumama, najčešće uz smreku, jelu, hrast, brezu, bukvu, grab, lješnjak i lipu. Javlja se uglavnom od juna do novembra. Klobuk je 5 do 20 cm širine, mesnat, narandžaste ili jarko crvene boje, sa karakterističnim bijelim, piramidalnim pahuljama koje predstavljaju ostatak ovoja. Kod mladih primjeraka kuglast, kasnije raširen, ravan, rebrastog ruba. Listići su bijeli, meki, gusti, nisu prirasli za dršku. Drška je bijela, valjkasta, puna, sa pahuljastim ljuspama, pri osnovi proširena u volvu. Dužine do 18, širine do 3 cm. Prsten je pri vrhu drške, u obliku je manžetne, viseći, bijel, na rubu žućkasto nazubljen. Na presjeku meso je bijelo, a ispod kože šešira žuto, blagog okusa i bez mirisa. Mogućnost zamjene sa *Amanita caesarea*, naročito kod mladih primjeraka. Razlikuju se po tome što *A. caesarea* ima žute listiće, žutu dršku i rebrasto izbrazdan prsten.

Amanita phalloides – zelena pupavka



Smrtno otrovna gljiva! Raste u listopadnim, najčešće hrastovim i bukovim šumama, ali se može naći i u mješovitim i četinarskim šumama, uglavnom od jula do oktobra. Klobuk je 5 do 15 cm širine, mesnat, maslinastozelene, žutozelene, ponekad i bijele boje, sa svijetlim rubom. Kod mladih primjeraka poluloptast,



kasnije raširen, ravan, radijalno narebran. Listići su bijeli, meki, gusti, nisu prirasli za dršku. Drška je puna, kasnije vunasta, valjkasta, bijela ili maslinastozelena, pri osnovi obavijena ovojem, gomoljasto zadebljala, dužine do 12 cm, širine do 2 cm. Prsten je oblika manžetne, viseći, izbrazdan, bijele ili zelenožute boje. Na presjeku meso je bijelo, a ispod kožice šešira žutozeleno, blagog okusa, miriše na med. Mogućnost zamjene sa jestivim zekama (*Russula aeruginea*, *Russula cyanoxantha*), sivom preslicom (*Amanita vaginata*), lipikom (*Agaricus arvensis*) i rudnjačom (*Agaricus campestris*). Pečurke iz roda *Agaricus* imaju bijele listiće samo dok su mlade i nemaju toliko izraženu volvu.

***Amanita verna* – bijela pupavka**



Smrtno otrovna gljiva! Raste u crnogoričnim i listopadnim šumama u proljeće i rano ljeto. Klobuk je 5 do 10 cm širine, bijele boje, u početku jajast, kasnije poluloptast, nikad nije potpuno ravan. Listići su bijeli, meki, gusti, nisu prirasli za dršku. Drška je bijela, dugačka, valjkasta, sa krupnim bijelim ljuspama. Pri vrhu bijeli viseći prsten, pri osnovi obavijena ovojem, gomoljasto zadebljala. Na presjeku meso je bijelo, blagog okusa, miriše na med. Mogućnost zamjene sa jestivim gljivama lipikom (*Agaricus arvensis*), rudnjačom (*Agaricus campestris*), kao i sa preslicama (*Amanita mairei*). Razlikuju se po tome što su listići kod ovih jestivih gljiva kod zrelih primjeraka sivi ili roza, a kod *A. verna* i *A. virosa* ostaju bijeli.

Amanita virosa – smrdljiva ili šiljata pupavka



Smrtno otrovna gljiva! Raste u crnogoričnim, rjeđe listopadnim, obično bukovim šumama, na kiselkastom zemljištu, često uz borovnice. Javlja se od juna do septembra. Klobuk je 3 do 12 cm širine, bijele boje, u početku jajast, kasnije ispupčen sa tupo grbavim vrhom, nikad nije potpuno ravan. Rub u mladosti savijen, nije izbrazdan. Listići su bijeli, meki, gusti, nisu prirasli za dršku. Drška je bijela, dugačka, vitka, izrazito velurasta ili ljuspasta. Pri vrhu bijeli, kratkotrajan prsten u obliku manžetne. Pri osnovi drška obavijena ovojem, gomoljasto zadebljala. Na presjeku meso je bijelo, blagog okusa, miriše na med. Mogućnost zamjene sa jestivim gljivama lipikom (*Agaricus arvensis*), rudnjačom (*Agaricus campestris*), kao i sa preslicama (*Amanita vaginata*). Razlikuju se po tome što su listići kod ovih jestivih gljiva kod zrelih primjeraka sivi ili roza, a kod *A. verna* i *A. virosa* ostaju bijeli.

Amanita pantherina – panterovka, panterova muhara



Može biti smrtonosna. Raste u listopadnim, četinarskim i mješovitim šumama, najčešće uz bukvu, a može se naći i na livadama. Javlja se uglavnom od jula do oktobra. Klobuk je 5 do 12 cm širine, maslinastosmeđe boje, sa karakterističnim bijelim, koncentrično poredanim pahuljama koje predstavljaju ostatak ovoja. Kod mladih primjeraka kuglast, kasnije



raširen, ravan, rebrastog ruba. Listići su bijeli, meki, gusti, nisu prirasli za dršku. Drška je bijela, valjkasta, u početku puna, kasnije šuplja, pri osnovi proširena u volvu. Dužine do 13, širine do 2 cm. Prsten je nisko na dršci, u obliku je manžetne, viseći, bijel, nije izbrazdan. Na presjeku meso je bijelo, blagog okusa i bez mirisa. Mogućnost zamjene sa *Amanita rubescens* i *Amanita excelsa*, ali su njihovi prstenovi uvijek rebrasto izbrazdani. Kod *A. pantherina* izbrazdan je rub klobuka, a prsten nije i meso na presjeku ne crveni.

Boletus calopus – lijeponogi vrganj, kravlja balega



Raste u četinarskim, miješanim, rjeđe listopadnim šumama, od jula do oktobra. Klobuk je poluloptast, kasnije malo zaravnjen, neravnomjerno talasaste površine, somotast, 8 do 15 cm širine, mesnat, svijetlosmeđe, svijetlosive boje, rub jako uvijen. Na mjestu povrede plavi. Cjevčice ulegnuto prirasle, kod mladih primjeraka blijedožute, kasnije maslinasto-zelene, na pritisak poplave, pore sitne. Drška je na vrhu zlatnožuta, ispod crvena sa izraženom crvenom mrežicom. Trbušastog ili batinastog oblika visine 5-12, a širine do 3,5 cm. Nema prsten ni volvu. Meso je blijedožuto, na presjeku poplavi. Miris kiseo, podsjeća na sirće, okus izrazito gorak.

Boletus satanas – ludara, vražji vrganj



Raste u listopadnim šumama, najčešće uz bukvu, od juna do septembra. Klobuk je poluloptast, kasnije jastučast, malo zaravnjen, do 30 cm širine, mesnat, svijetlosive boje sa okerzelenim primjesama. Površina glatka, svilenkasta, na mjestu povrede žuti pa zatim crveni, rub oštar. Cjevčice kod mladih primjeraka žute, a kod starijih jarko crvene boje, na pritisak zelenkastoplave. Drška je na vrhu zlatnožuta, ispod crvena sa izraženom crvenom mrežicom. Trbušastog ili batinastog oblika visine 5-12, a širine 5-10 cm. Nema prsten ni volvu. Meso je blijedožuto, na presjeku poplavi. Izrazito neprijatnog mirisa po čemu se razlikuje od jestivih vrganja, blagog okusa. Izaziva jake poremećaje gastrointestinalnog trakta.

Clitocybe dealbata – otrovna brašnjača



Smrtno otrovna gljiva. Raste busjenasto u listopadnim šumama, na livadama i pašnjacima, uz puteve, u vrtovima. Klobuk bijel, u mladosti malo izbočen, kasnije raširen sa udubljenjem u sredini, sa koncentričnim pukotinama, valovitih rubova. Širok 2-5 cm. Listići bijeli, kasnije žućkasti, tanki, gusti, spuštaju se niz dršku. Drška dužine 3-5 cm, prečnika do 0,5 cm, u početku puna, kasnije šuplja, vlaknasta, valjkasta, u dnu može biti savijena. Meso bijelo, žilavo, izrazit miris na brašno.

Cortinarius rubellus – crvenkasta koprenka



Smrtno otrovna gljiva. Raste najčešće u crnogoričnim šumama, uglavnom uz smrču, ali i na močvarnom zemljištu, od jula do septembra. Klobuk narandžasto-crvene do smeđe boje, u mladosti malo izbočen, 3-8 cm u prečniku. U početku u obliku šiljaste kupe, kasnije blago ispupčen sa zašiljenim vrhom. Listići crvenosmeđi, debeli, razmaknuti, ulegnuto prirasli. Drška dužine 5,5-11 cm, prečnika do 1,5 cm, puna, u osnovi bulbozno zadebljala, vlaknasta, boje klobuka sa izraženim žutim zonama. Meso blijedo crvenosmeđe, izrazit miris na rotkvu. Moguća zamjena sa jestivim gljivama iz roda *Craterellus*. Dovodi do prestanka funkcionisanja bubrega. Druga, dosta rjeđa vrsta iz ovog roda, crvenjača *Cortinarius orellanus*, je smrtonosna.

Galerina marginata – rebrasta patuljica ili mala smrt



Smrtno otrovna gljiva! Raste na panjevima i srušenim stablima i granama listopadnog i crnogoričnog drveća, uglavnom grmoliko, od jula do novembra. Klobuk je oker do žutosmeđe boje, u početku zvonast ili poluloptast, kasnije ravan i raširen. Po kišnom vremenu tamnosmeđ, izbrazdanog ruba. Prečnik klobuka se kreće od 1,5 do 4 cm. Listići su gusti, nejednake dužine, žuti, smeđi ili boje cimeta, prirasli ili malo silaze niz dršku. Drška je vitka, šuplja, iznad prstena smeđa, pri vrhu brazdasta. Ispod tankog, prolaznog, visoko postavljenog, opnasatog prstena drška je bjeličasto vlaknasta, a kod starijih primjeraka osnova je smeđecrvena. Visoka je 2-6 cm, širine 2-8 mm. Meso je smeđe, miris i okus brašnasti. Mogućnost zamjene sa medenjačom *Armillaria mellea* koja nema izbrazdan rub i sa jestivom panjevcicom *Pholiota mutabilis*.

***Gyromitra esculenta* – rani hrčak**



Smrtno otrovna ako se konzumira u sirovom stanju. Raste u crnogoričnim šumama, najčešće uz borove. Javlja se od marta do juna. Plodno tijelo je nepravilnog oblika, izgledom podsjeća na mozak, 3-9 cm visine i širine. Kestenjastosmeđe ili crvenosmeđe boje, sa izraženim talasastim vijugama, u unutrašnjosti bijelo ili blago ružičasto i šuplje. Rub srastao sa bjeličastom ili blijedosivom, kratkom drškom koja je u početku puna, kasnije šuplja, visine 3-6 cm. Nema prsten. Meso je tanko, lomljivo, voštano, bez mirisa, blagog okusa. Moguća zamjena sa smrčcima (*Morchella sp.*) čije plodno tijelo ima izražene komorice u obliku pčelinjeg saća.

***Lactarius torminosus* – brezovka**



Raste uvijek ispod breze, od avgusta do oktobra. Klobuk je blijedoroze do smeđecrvene boje, u sredini udubljen, ljevkast, uvrnutog ruba, sa jasno izraženim tamnijim koncentričnim krugovima. Površina maljava, gusto velurasta. Prečnik klobuka 5 do 15 cm. Listići su gusti, kratko silaze niz dršku, blijedoroze boje. Drška je kasnije šuplja, valjkasta, blijedoroza, pahuljasto maljava, visine do 6 cm, a širine do 2,5 cm. Nema prsten. Meso je čvrsto, blijedo rozo do bijelo, ispušta izrazito ljut bijeli mliječni sok. Miriše na voće. Izaziva gastrointestinalne probleme. Moguća



zamjena sa *Lactarius deliciosus*, koja se razlikuje po narandžasto obojenom mliječnom soku i nema velurastu površinu, a razlikuju se i po staništu.

***Entoloma sinuatum* – olovasta rudoliska**



Smrtonosno otrovna gljiva! Raste uglavnom u listopadnim šumama, najčešće ispod, hrasta, bukve, breze i bagrema, od juna do septembra. Rjeđe se može naći i u crnogoričnim šumama i parkovima. Klobuk je svijetlosiv ili svijetlooker, prekriven sitnim, radijalno raspoređenim čehicama. U početku kuglast, kasnije ravan, sa širokom centralnom izbočinom, prečnika 6-20 cm. Rub je uvijen, kasnije valovit i rascijepljen. Listići su rijetki, nejednako visoki, zupčasto prirasli za dršku. U početku su žućkasti, kasnije roze boje i ne mogu se odvojiti od mesa klobuka. Drška je dužine 6-12 cm, puna, kasnije sunderasta, batinasta, pri osnovi gomoljasto zadebljala, bijela ili žućkasta. Nema prsten. Meso je čvrsto, bijelo, tvrdo i krto. Ukus je blag, miriše na brašno, sa primjesom neprijatnog mirisa na rotkvu. Izaziva gastrointestinalne probleme, a može imati i letalno dejstvo. Moguća zamjena sa jestivom maglenkom *Clitocybe nebularius*, čiji listići nikad nemaju roze tonove, kao i sa šljivovačom *Entoloma clypeatum* koja se javlja u proljeće, nema zadebljalu dršku i neprijatan miris.

***Higrophoropsis aurantiaca* – lažna lisičarka**



Raste u crnogoričnim miješanim šumama, na podlozi od iglica i na panjevima. Javlja se od septembra do novembra. Klobuk je žutonarandžaste boje, mlad je baršunast, kasnije ogoli, kod starijih primjeraka boja blijedi, postaje tanjirasto udubljen ili ravan, podvijenog ruba, 2 do 8 cm širine. Listići su narandžasti, u obliku debljih rebara koja se račvaju i silaze niz dršku. Drška je narandžastožuta, sitno baršunasta, često savijena, valjkasta, prema osnovi se sužava, visine 3-5 cm, a širine do 1,5 cm. Nema prsten. Meso je žutonarandžasto, žilavo, blagog okusa, miris na gljive. Mogućnost zamjene sa lisičarkom *Cantharellus cibarius*, izazivaju probavne smetnje, ali nije izrazito otrovna.

***Hypholoma fasciculare* – sumporača**



Raste busjenasto na trulom drveću i panjevima listopadnog, rjeđe četinarskog drveća, od aprila do decembra. Klobuk je gladak, narandžastožut sa smeđkastim, blago ispupčenim središtem i bijelim rubovima, u mladosti zvonast, kasnije raširen, širine 2-8 cm. Listići su gusti, uski, različitih dužina, ravno ili ulegnuto prirasli. U početku sumporastožuti, kasnije maslinastozeleni i ljubičastocrni. Drška je šuplja, valjkasta, savijena, lomljiva, srasla sa drugim drškama. Dužine do 10 cm, sumporastožute boje sa smeđkastim vlaknima, sa uskim prstenom koji brzo nestaje. Meso je žuto, tanko, vrlo gorkog okusa. Moguća zamjena sa jestivom medenjačom *Armillaria mellea*, koja ima bjeličasto meso i crvenosmeđe listiće.

***Inocybe patouillardi (I. erubescens)* – crvenkasta cjepača**



Smrtonosno otrovna gljiva zbog velike količine muskarina! Raste u velikim grupama, uglavnom u listopadnim šumama, u parkovima, najčešće uz bukvu i lipu, od maja do septembra. Klobuk je bjeličast, kasnije boje slame, na pritisak crveni. U početku kupast ili zvonast, kasnije raširen, sa šiljastom centralnom grbom, ispucao, prečnika 3 do 10 cm. Rub je rascijepljen. Listići su blijedorozni, kasnije maslinasto-smeđi, gusti, široki, ulegnuto prirasli. Drška je dužine 3-10 cm, prečnika 1-2 cm, puna, valjkasta, pri osnovi gomoljasto zadebljala, bijela, kasnije crvenkasta. Nema prsten. Meso je bijelo, u dršci crvenkasto. Ukus je blag, miriše slatkasto na voće. Moguća zamjena sa jestivom đurđevačom *Calocybe gambosa*, koja miriše na brašno.

***Lepiota cristata* – haringača**



Raste u listopadnim, mješovitim i četinarskim šumama, na livadama i pašnjacima, od jula do oktobra. Klobuk je kod mladih primjeraka kupast i zvonast, kad se otvori ravan sa izdignutim smeđim središtem, širine 2 do 5 cm. Bjeličaste do svijetlo smeđe boje sa krupnim, neravnomjerno raspoređenim tamnosmeđim ljuskama. Listići su bijeli ili žućkasti, zbijeni i gusti, slobodni, odmaknuti od drške. Drška je mlada bjeličasta, kasnije crvenkasta, vlaknasta, šuplja, vitka. Prsten je uzlazan, žućkastobijel, veoma brzo otpada. Meso je bijelo, vrlo neprijatnog mirisa na ribu. Moguća zamjena sa jestivim sunčanicama.

Ramaria formosa – otrovna capica, otrovna koralka



Raste u listopadnim i mješovitim šumama, u ljeto i jesen. Plodno tijelo je svijetložute do narandžaste boje, višestruko razgranato, u obliku korala. Grane su dihotome, u obliku slova U ili V, vrhovi grana žuti. Polaze sa svjetlije, tvrde, debele, mesnate, nerazgranate osnove, prečnika do 7 cm. Ukupna visina plodnog tijela je 10-15 cm, a širina 10-20 cm. Meso je mekano, bjeličasto, prijatnog mirisa, blago gorkog ukusa. Veoma slična je i blijeda capica, *Ramaria pallida*, koja se razlikuje po plodnom tijelu boje bijele kafe, a takođe je otrovna vrsta. Obe izazivaju gastrointestinalne tegobe.

Russula emetica – bljuvara



Raste u listopadnim i četinarskim šumama i na močvarnom zemljištu, od jula do oktobra. Klobuk je 5 do 11 cm širine, od crvene do roze boje. U mladosti je poluloptast, kasnije ispupčen pa ravan, rub često izbrazdan. Listići bijeli ili žućkasti, razmaknuti, slobodni ili ulegnuto prirasli. Drška je bijela, centralno postavljena, valjkasta, puna, a kasnije sunderasta, dužine do 12 cm. Nemaju prsten. Meso je bijelo, ispod kože klobuka roze boje, krto, lomljivo. Miris na voće, okus izrazito ljut. Mogućnost zamjene sa jestivim zekama od kojih se razlikuje po ljutom mesu.

Russula foetens – smrdača



Raste u listopadnim i četinarskim šumama, od jula do septembra. Klobuk je 5 do 15 cm širine, od svijetložute do maslinastooker boje. U mladosti je poluloptast i vrlo sluzav, kasnije jastučast pa ravan ili blago ljevkast, rub nazubljen. Listići prljavobijeli ili krem, gusti, ulegnuto prirasli, posuti kapljicama koje ostavljaju smeđe mrlje. Drška je bijela, na dodir smeđa, centralno postavljena, valjkasta, komorasto šuplja. Nemaju prsten. Meso je bijelo ili blijedožuto, krto i lomljivo, neprijatnog mirisa na ribu i užeglo ulje, okus izrazito ljut.

Omphalotus olearius – zavodnica



Raste busjenasto na panjevima i korijenju najčešće hrasta, bukve, kestena i maslina. Javlja se od jula do oktobra. Kantareloidan bazidiokarp je narandžastocrven ili smeđ, u početku okruglast, kasnije tanjirasto udubljen ili ljevkast, podvijenog i ispucalog ruba, 5 do 20 cm širine. Listići su u početku žuti, poslije narandžasti, tanki, različitih dužina, silaze niz dršku. Drška je narandžastosmeđa, puna, vlaknasta, u osnovi spojena sa drugim drškama, dužine do 15 cm. Nema prsten. Meso je narandžastožuto, žilavo, vlaknasto, slatkastog okusa, prijatnog mirisa. Mogućnost česte zamjene sa lisičarkom *Cantharellus cibarius* koja nikada ne raste na panjevima i himenofor je u obliku rebara. Nije smrtonosna, ali izaziva teške probavne smetnje, glavobolju i iscrpljenost.

Scleroderma citrinum – otrovna puhara, krompirača



Raste u četinarskim i listopadnim šumama, u parkovima, drvoredima, najčešće uz hrast i brezu, od jula do novembra. Plodno tijelo je kuglasto ili gomoljasto, prečnika 3-10 cm. Vanjski omotač je prljavo žute ili okersmeđe boje, ispucao, posut smeđim ljuspama. Nema dršku i za podlogu je pričvršćena micelijalnim vrpčama. U unutrašnjosti je gleba koja je u početku bijela, kasnije ljubičastocrna, prošarana bijelim nitima, a na kraju praškasta. Mladi primjerci se mogu zamijeniti sa jestivim puharama.

Tilopilus felleus – žučara, žučni vrganj



Raste u četinarskim i listopadnim šumama, najčešće uz bor, smrču, bukvu i hrast, od juna do oktobra. Klobuk je poluloptast, kasnije ravan ili blago udubljen, 5 do 15 cm širine, mesnat, svijetlosmeđ sa sivim nijansama, velurast. Cjevčice su bijele, kasnije crvenkaste ili smeđeroze, na pritisak smeđe, ulegnuto prirasle uz dršku. Pore su sitne i okruglaste. Drška je iste boje kao i klobuk, sa izraženom tamnom mrežicom, valjkasta ili batinasta, u donjem dijelu zadebljala, visine 5-15, a širine do 5 cm. Nema prsten. Meso je bijelo, pod kožicom smeđe, na presjeku ne mijenja boju ili je blago crvenkasto. Nema miris, okus izrazito gorak. Moguća zamjena sa pravim vrganjem *Boletus edulis*, ali je žučara veoma gorka, cjevčice i pore su roze, drška jaka sa tamnom mrežicom krupnih okaca.

***Tricholoma pardalotum (T. pardidum)* – leopardovka, tigrasta vitezovka**



Raste u listopadnim i četinarskim šumama, od avgusta do oktobra. Klobuk je 4 do 12 cm širine, blijedosiv sa ljubičastim prelivima, prekriven tamnosivim ljuspama. U mladosti je poluloptast, kasnije ispupčen pa raširen i nepravilno valovit, rub podvijen. Listići bjeličasti, kasnije krem, debeli i lepezasto razmaknuti, ulegnuto prirasli, često vlažni. Drška je bijela, sa smeđim vlaknima, centralno postavljena, valjkasta, pri vrhu prekrivena kapljicama. Nemaju prsten. Meso je bijelo, miris na brašno, okus blag. Uglavnom izaziva probavne poremećaje, ali može imati i letalno dejstvo. Mogućnost zamjene sa jestivim vitezovkama koje nikada nemaju žućkaste listiće.



***Tricholoma sulphureum* – sumporasta vitezovka**

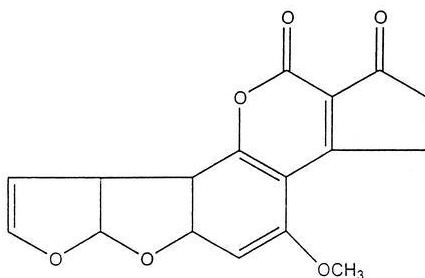


Raste u listopadnim i četinarskim šumama, najčešće uz hrast i bukvu, od jula do oktobra. Klobuk je 3 do 8 cm širine, sumporastožut sa crvenosmeđom sredinom. U mladosti je poluloptast, kasnije ispupčen pa raširen i blago ljevkast, rub oštar. Listići sumporastožuti, široki, razmaknuti, ulegnuto prirasli. Drška je sumporastožuta, sa purpurno-crvenim uzdužnim vlaknima, puna, valjkasta, pri osnovi bijelo velurasta. Nemaju prsten. Meso je sumporastožuto, miris neugodan na plin, okus blag i neprijatan.

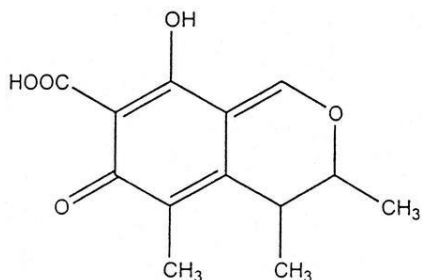
5.3.4. Mikotoksini

Veliki broj gljiva može proizvoditi toksične supstance koje se jednim imenom nazivaju **mikotoksini**. To je po hemijskom sastavu heterogena grupa jedinjenja za koja je zajedničko da su male molekulske mase i da nastaju kao produkti sekundarnog metabolizma gljiva. Generalno se pod mikotoksinima smatraju samo ona jedinjenja koja sintetišu gljive, a izazivaju oboljenja čovjeka i životinja. Produkti metabolizma gljiva koji izazivaju oboljenja biljaka se nazivaju fitotoksini, a antibiotici nisu ništa drugo nego mikotoksini koji djeluju na prokariotske ćelije. Takođe, da bi se neko jedinjenje smatralo mikotoksinom mora da djeluje u niskim koncentracijama. Npr. gljivice sintetišu i etanol koji je toksičan samo u visokim koncentracijama i on se ne smatra mikotoksinom. U zavisnosti od toga o kojoj se biološki aktivnoj supstanci radi mogu dovesti do oštećenja jetre, bubrega i nervnog sistema ili mogu imati kancerogeno dejstvo. Neki od najjačih toksina su letalni i u visokom procentu dovode do smrtnog ishoda. Jedna vrsta može kao produkte sekundarnog metabolizma sintetisati veći broj različitih toksina. Takođe, više različitih vrsta gljiva može sintetisati jedan te isti toksin. Mikotoksini su našli primjenu u farmaceutskoj industriji gdje se u niskim koncentracijama koriste kao lijekovi protiv različitih oboljenja.

Aflatoksini su grupa toksina koje sintetišu gljivice iz roda *Aspergillus*. Vrste *Aspergillus flavus* i *Aspergillus parasiticus* produkuju aflatoksin B₁ (Slika 84), najkancerogeniju supstancu biološkog porijekla. Gljivice se mogu naći u zemljištu, na sijenu i žitaricama, u hangarima i silosima. Kada se stoka ili perad hrani nedovoljno isušanim kontaminiranim sijenom ili žitaricama toksin se akumulira u njihovom organizmu. Konzumiranjem mlijeka, mesa ili jaja ovako hranjenih životinja toksin dopireva u organizam čovjeka gdje izaziva oštećenja i kancer jetre. Na opasno dejstvo aflatoksina je ukazano 1962. godine kada je u Londonu uginulo 100.000 tučica koji su hranjeni brašnom kontaminiranim gljivicom *Aspergillus flavus*.



Slika 84. Aflatoksin B₁



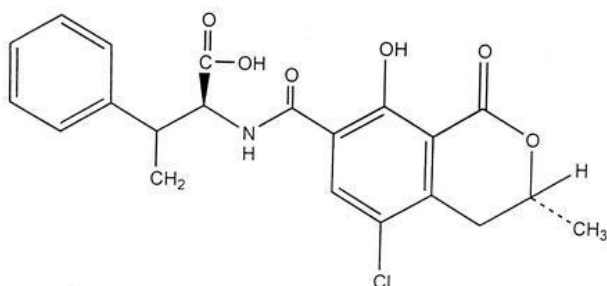
Slika 85. Citrinin

Citrinin (Slika 85) je mikotoksin koji je prvi put izolovan iz gljivice *Penicillium citrinum* po kojoj je i dobio naziv, a zatim je izolovan i iz drugih

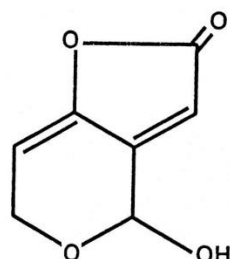
gljivica iz rodova *Penicillium*, *Aspergillus* i *Monascus*. Riječ je o nefrotoksinu (izaziva oštećenje bubrega) koji u organizam čovjeka i životinja dospjeva preko ishrane kontaminiranim žitaricama; najčešće preko pšenice, raži, ječma, kukuruza i riže.

Ohratoksini (Slika 86) su grupa toksina koje sintetišu različite vrste roda *Aspergillus*, uključujući i *A. niger* koji se koristi za industrijsko dobijanje limunske kiseline. Prvi put je izolovan iz vrste *Aspergillus ochraceus* po čemu je i dobio naziv. Najčešće se u lanac ishrane unose preko pšenice, ječma, raži, zobi i zrna kafe, a u organizam čovjeka dospjeva i preko mlijeka i mesa, naročito svinjetine. Izaziva oštećenje bubrega i jetre, a ima i teratogeno i kancerogeno dejstvo.

Patulin (Slika 87) je prvo izolovan kao antibiotik iz gljivice *Penicillium patulinum* zbog svog antibakterijskog i antiviralnog djelovanja. Međutim, kasnija ispitivanja su pokazala da ima toksično dejstvo kako na biljke, tako i na životinje i čovjeka, pa je preklasifikovan u mikotoksine. U organizam čovjeka najčešće dospjeva preko kontaminiranog soka jabuke, jabuka, krušaka, trešanja i drugog voća.



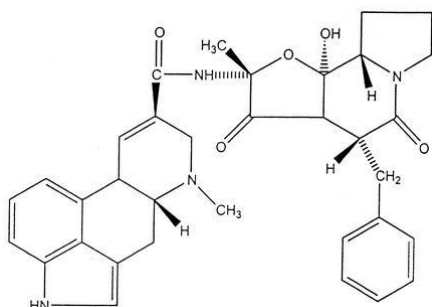
Slika 86. Ohratoksin



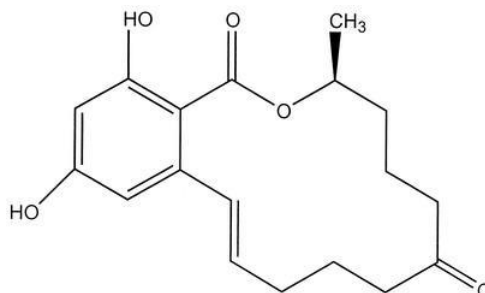
Slika 87. Patulin

Ergotamin (Slika 88) je toksični alkaloid koji sintetiše sklerocija gljivice *Claviceps purpurea* (ražena glavica). Konzumiranjem pšeničnog brašna dobijenog mljevenjem žitarica koje su sadržale sklerocije dovodi do oboljenja poznatog kao ergotizam ili vatra Svetog Antonija. Oboljenje prate jako bolni grčevi i gangrene ekstremiteta i bilo je široko rasprostranjeno u srednjem vijeku. U veoma malim koncentracijama ergotamin izaziva kontrakcije glatke muskulature pa se koristi u medicini za ubrzanje poroda, za dobijanje lijekova protiv migrene i u borbi protiv Parkinsonove bolesti. Ovo je i polazno jedinjenje za sintezu LSD-a, halucinogene droge koja je u početku korištena za liječenje šizofrenije. Američka obavještajna agencija ga je koristila i kao tzv. „serum istine“.

Zearalenon (Slika 89) sintetišu gljivice iz roda *Fusarium* koje se inače mogu naći na žitaricama. Često se navodi u grupi mikotoksina iako je riječ o jedinjenju koje nije toksično već ima sličnu strukturnu formulu kao i hormon estrogen pa se u organizmu veže za njegove receptore (hormon koji sintetišu jajnici). Ispoljava estrogene efekte kod životinja i ljudi i dovodi do reproduktivnih poremećaja kod domaćih životinja, posebno kod svinja. Dovodi do hormonske neravnoteže što tokom graviditeta ima za posljedicu resorpciju fetusa i pobačaj. Osim toga, izloženost velikim dozama zearalenona u hrani dovodi se u vezu s preuranjenim pubertetom.



Slika 88. Ergotamin



Slika 89. Zearalenon

Mikotoksine ne sintetišu samo gljive iz razdjela Ascomycota. Nažalost, poznato je da konzumiranje pečuraka, pa čak i jednog jedinog primjerka, može imati letalno dejstvo, upravo zahvaljujući toksinima koje sadrže.

α -amanitin je jedan od najjačih toksina koje sintetišu gljive i letalan je u veoma niskim koncentracijama. Letalna doza za čovjeka iznosi 0,1 mg/kg. Sintetišu ga *Amanita phalloides* (zelena pupavka), *A. virosa* (smrdljiva pupavka), *A. verna* (bijela pupavka), *Galerina marginata* (rebrasta patuljica ili mala smrt) koje su jedne od najsmrtonosnijih pečuraka. α -amanitin je ciklični peptid koji se sastoji od 8 aminokiselina. Djeluje tako što se veže za enzim RNK-polimerazu sprečavajući proces sinteze proteina. Prvi simptomi trovanja su grčevi i dijareja, ali se javljaju tek nakon 24 sata kada je toksin već ošteti jetru i bubrege. Konzumacija pečurke od 20 grama će dovesti do smrtnog ishoda kod 15% slučajeva u roku od 10 dana. *Amanita phalloides* je glavni uzrok smrtnosti usljed trovanja gljivama.

Muskarin je prvi put izolovan iz pečurke *Amanita muscaria*, a sadrže ga i vrste iz rodova *Inocybe*, *Clitocybe*, *Mycena* i *Entoloma*. Djeluje tako što blokira receptore acetilholina-neurotransmitera koji prenosi signal između nervnih ćelija. Izaziva snažnu aktivaciju perifernog nervnog sistema što dovodi do konvulzija, a u zavisnosti od koncentracije može imati i letalno dejstvo. *A.*

muscaria sadrži nisku koncentraciju muskarina, dok *Clitocybe dealbata* zbog visokog sadržaja ovog toksina spada u smrtonosne gljive.

Orelanin je mikotoksin koji sintetišu gljive iz familije Cortinariaceae (koprenke). Prvi put je izolovan iz pečurke *Cortinarius orellanus*. Izaziva oštećenje bubrega (nefrotoksin) i u zavisnosti od koncentracije može dovesti do smrtnog ishoda.

Giromitrin je mikotoksin izolovan iz gljive *Gyromitra esculenta* (hrčak). Izaziva oštećenja bubrega i jetre i dovodi do neurološke disfunkcije, kome i prestanka disanja. Letalna doza za čovjeka iznosi 20-50 mg/kg.

Ibotenska kiselina je drugi mikotoksin koji sintetiše *Amanita muscaria*. Ona je analog neurotransmitera glutamata pa djeluje kao neurotoksin i ima halucinogeno dejstvo.

Psilocibin je alkaloid koji sintetišu gljive iz rodova *Psilocybe* i *Panaeolus*. Riječ je o neurotoksinu koji ima halucinogeno dejstvo pa se gljive koje ga sadrže zovu još i „magične gljive”. Toksičnost mu je niska i letalna doza za čovjeka je nepoznata.

Faloidin je izolovan iz *A. phalloides*. To je heptapeptid (sastoji se iz 7 aminokiselina) koji je izrazito toksičan za ćelije jetre (hepatotoksin).

Koprin sintetišu gljive iz rodova *Coprinus* i *Coprinopsis*. Nalazi se i u nekim cijenjenim jestivim gljivama kao što je *Coprinus comatus* (velika gnojištarka). Toksičnost mu je niska, ali kad se konzumira sa alkoholom nastaje tzv. „koprinški sindrom”, tj. dovodi do gastrointestinalnih problema pa se koristi za liječenje alkoholizma.

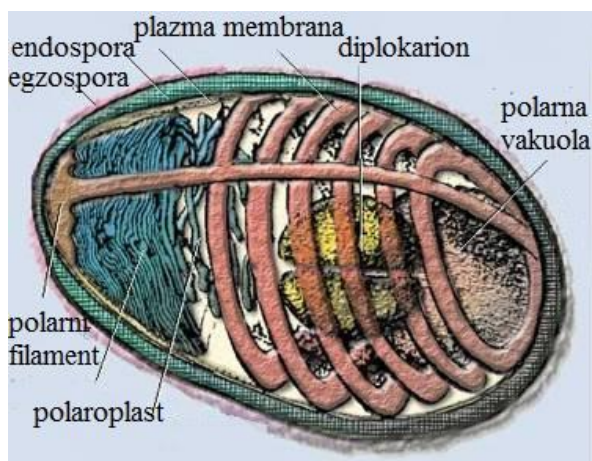
6. TAKSONOMIJA GLJIVA

Kao što je već napomenuto, savremena taksonomija zasnovana na molekularnim analizama, bazirajući se prije svega na filogenetskim odnosima, izdvaja 8 razdjela gljiva.

6.1. Microsporidia

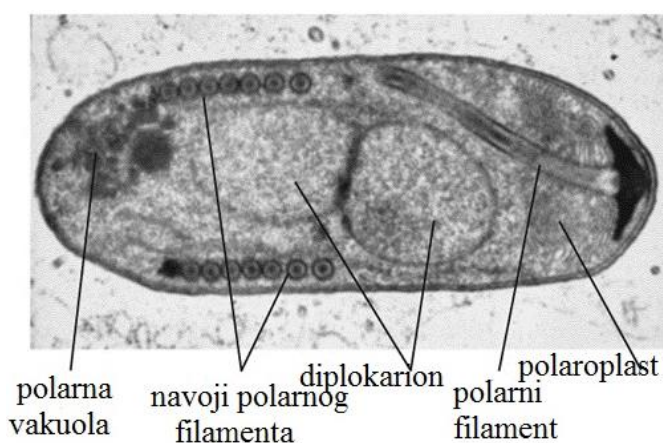
Microsporidia obuhvata oko 1500 različitih vrsta koje su prema ranijim sistematikama svrstavane u carstvo Protista. Zbog prisustva hitina u ćelijskom zidu, dva jedra i karakterističnog sporogenog stadijuma danas se svrstavaju u carstvo gljiva. Naziv Microsporidia su dobile po tome što obrazuju sitne spore prečnika 1-40 μm . To su jednoćelijske, parazitske gljive koje se uglavnom mogu naći u ćelijama crijevnog epitela prstenastih crva, rakova i insekata i u koži i mišićima riba. Takođe napadaju i neke druge grupe beskičmenjaka i kičmenjaka, uključujući i čovjeka, kod koga izazivaju bolesti mikrosporidioze. Neke vrste se koriste u biokontroli insekata budući da imaju letalno dejstvo.

Spore su veoma otporne zahvaljujući specifično građenom zidu i mogu preživjeti u spoljašnjoj sredini i nekoliko godina. Naime, zid se sastoji od spoljašnjeg, gustog, proteinskog sloja koji se naziva egzospora, i unutrašnjeg, debljeg, hitinskog sloja koji se označava kao endospora (Slika 90). Na endosporu sa unutrašnje strane naliježe ćelijska membrana.



Slika 90. Struktura spore mikrosporidija – šematski prikaz

Unutar spore se nalaze dva usko povezana jedra koja čine diplokarion, a neke vrste imaju samo jedno jedro. Na prednjoj strani je smješten polarni filament u obliku harpuna. Okružen je sistemom membrana koji se naziva polaroplast. U zadnjem dijelu spore polarni filament je uvijen u obliku navoja koji se pružaju uz ćelijsku membranu pa se pod elektronskim mikroskopom uočava kao pravilan sistem kružnica. Na zadnjem kraju ćelije je smještena polarna vakuola za koju se pretpostavlja da obavlja funkciju Goldžijevog aparata (Slika 91).



Slika 91. Struktura spore mikrosporidija – elektronska mikrofotografija

Microsporidia u organizam domaćina dospijevaju sa hranom, a zatim kroz crijevni epitel preko krvotoka dolaze do ciljnih tkiva. U ćelijama domaćina spora klija i razvija se zreli parazit u formi višejedarne mase koja se označava kao trofozoit. Neki predstavnici obrazuju isključivo bespolne spore, a neki imaju složen životni ciklus kod kog se smjenjuju bespolni i polni stadijum na različitim domaćinima. Obično su specifični paraziti, tj. napadaju samo jednu vrstu domaćina, ili nekoliko srodnih vrsta.

Ćelije kod Microsporidia su specifične po tome što sadrže najmanji genom u odnosu na sve poznate eukariote, ne posjeduju Goldžijev aparat ni mitohondrije, ali sadrže specifične strukture koje su nazvane mitozomi ili hidrogenozomi. Mitozomi su karakteristični za anaerobne ili mikroaerofilne organizme, a nađeni su i kod nekih parazita čovjeka kao što su protozoa *Entamoeba histolytica* i bičar *Giardia intestinalis*. U početku se smatralo da mitozomi obavljaju istu funkciju kao i mitohondrije. Kasnije se pokazalo da sadrže enzime neophodne za procese respiracije, ali se razlikuju od mitohondrija po tome što nemaju sopstvenu DNK i nemaju mogućnost vršenja oksidativne fosforilacije. U njima se vrši sinteza energijom bogatih jedinjenja NADH i ATP,

ali u anaerobnim uslovima. Nedostatak mitohondrija i Goldžijevog aparata je posljedica obligatnog parazitskog načina života. To su visoko specijalizovani organizmi kojima ove strukture više nisu neophodne jer žive na račun domaćina.

Kod ljudi i životinja Microsporidia izazivaju hronična oboljenja koja dovode do iscrpljivanja organizma, smanjenja životnog vijeka i smanjene plodnosti. Kod insekata se prenose sa ženki na jaja pa se vrste kao što je *Amblyspora salinaria* koja napada komarce iz roda *Culex* može koristiti za smanjenje njihove brojnosti. Za biološku kontrolu insekata je veoma značajna vrsta *Vavraia culicis* koja inficira komarce *Anopheles gambiae*. Ova vrsta komarca je primarni prenosnik protozoa *Plasmodium falciparum* i *Plasmodium malariae* koje izazivaju teško oboljenje malariju. *Vavraia culicis* inficira i druge vrste komaraca iz rodova *Anopheles*, *Aedes* i *Culex* pa se sve više primjenjuje kao alternativa klasičnim insekticidima koji predstavljaju opasnost po životnu sredinu.

U razdio Microsporidia spadaju *Nosema apis*, *Nosema bombi* i *Nosema cerenae* koje parazitiraju na medonosnim pčelama i bumbarima i nanose velike štete u pčelarstvu. Neke vrste su hiperparaziti, tj. parazitiraju na parazitima, pa je takođe moguća njihova upotreba u biološkoj kontroli. Tako npr. parazitiraju na pljosnatim crvima iz roda *Digenea* koji parazitiraju na različitim kičmenjacima, ali i na čovjeku.

Postoji više sistema klasifikacije Microsporidia, uglavnom izvršenih u odnosu na stanište i domaćina na kom parazitiraju, a ne na filogenetskim odnosima. Vossbrinck i saradnici su 2005. godine predložili podjelu na tri klase u zavisnosti od staništa: Aquasporidia, Marinosporidia i Terresporidia. Međutim, kao što nije potpuno jasan sistematski položaj ovih organizama, nije još uvijek prisutna ni njihova opšte prihvaćena podjela u širem naučnom svijetu, upravo zbog nedostatka podataka o filogenetskim odnosima organizama unutar grupe.

6.2. Chytridiomycota

Razdio Chytridiomycota obuhvata jednoćelijske ili micelijalne gljive koje u svom životnom ciklusu formiraju karakteristične zoospore. Kod micelijalnih formi hife su neseptirane, a mogu biti manje ili više razgranate. Ranije su svrstavane u protiste, ali zbog hitina koji ulazi u sastav ćelijskog zida i ishrane apsorpcijom danas su izdvojene kao poseban razdio u okviru carstva Fungi. Naseljavaju vodenu sredinu, a neki predstavnici žive u kapilarnoj mreži zemljišta. To su saprotrofni organizmi koji imaju važnu ulogu u razlaganju krupnih molekula kao što su hitin i keratin. Mali broj predstavnika živi

parazitskim načinom života. Uglavnom su paraziti algi, biljaka i vodozemaca. Razmnožavaju se bespolno zoosporama, a polni proces kod većine predstavnika nije poznat. Kod predstavnika koji imaju polni proces, on može biti tipa izogamije ili oogamije. Novonastali zigot obrazuje trajnu sporu koja omogućava preživljavanje u nepovoljnim uslovima. Njenim klijanjem obrazuje se nova zoosporangija sa zoosporama.

Prema Aisnworth-u hitridne gljive su bile klasa unutar podrazdjela Mastigomycotina čija je osnovna karakteristika bila da sadrže pokretne zoospore u svom životnom ciklusu. Međutim, sistematika Mastigomycotina je pretrpila možda i najveće izmjene u odnosu na ranije sisteme klasifikacije. U okviru ovog podrazdjela bile su izdvojene 4 klase:

- Chytridiomycetes – gljive čija zoospora ima jedan glatki bič na zadnjoj strani; po novoj sistematici dignute na nivo razdjela;
- Oomycetes – zoospora ima jedan perast bič na prednjoj strani i jedan gladak bič na zadnjoj strani; ćelijski zid sadrži celulozu i više se ne klasifikuju kao gljive, već kao gljivama slični organizmi; odnosno pseudofungi;
- Hyphochytridiomycetes – zoospora ima jedan perast bič na prednjoj strani; kao i Oomycetes, prema novoj sistematici nisu klasifikovane, već se ubrajaju u gljivama slične organizme – pseudofungi;
- Plasmodiophoromycetes – imaju plazmodijalni stadijum u ciklusu razvića; danas se svrstavaju u sluzave gljive, koje su prebačene iz carstva gljiva u protozoe.

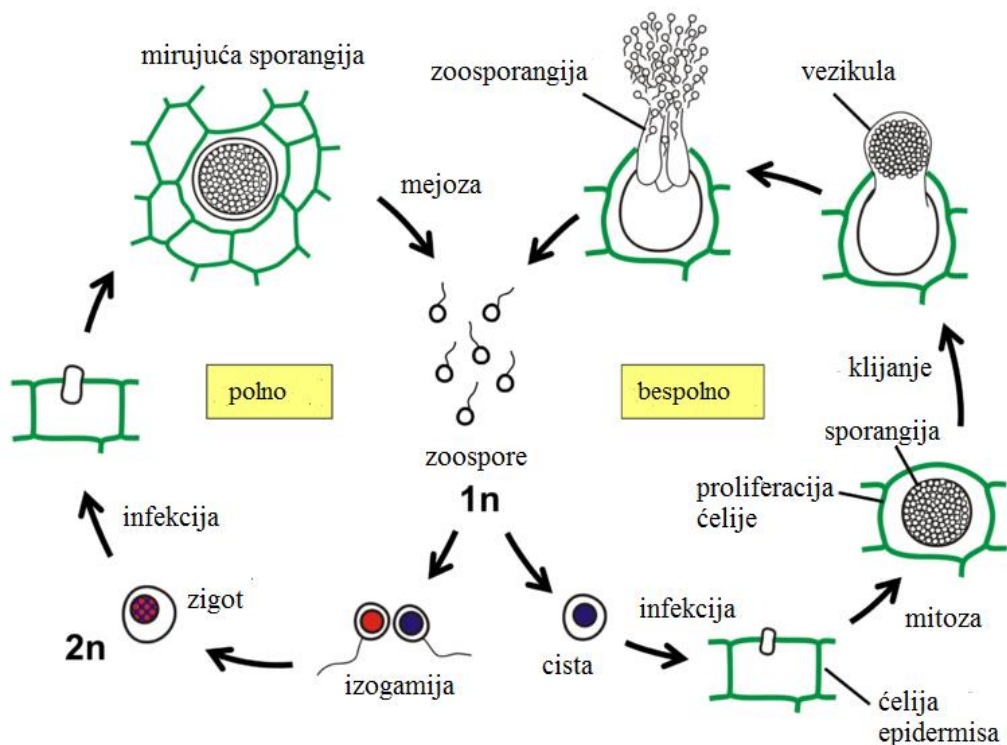
Takođe, nekada redovi Blastocladales i Neocallimastigales unutar klase Chytridiomycetes su prema novim sistemima klasifikacije dignuti na nivo razdjela.

Savremena taksonomija hitrida je zasnovana na molekularnim analizama, ultrastrukturnoj građi zoospora i građi njihovog talusa. Izdvojene su sledeće klase:

- Chytridiomycetes
- Monoblepharidomycetes.

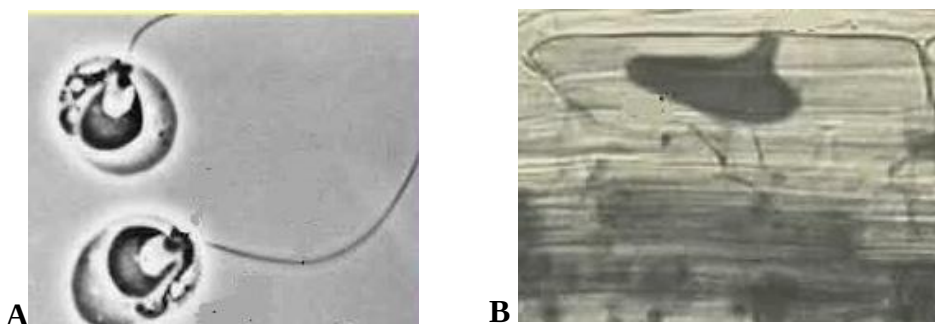
Klasa **Chytridiomycetes** obuhvata oko 750 do sada opisanih vrsta. Mogu se naći u slatkoj i braktičnoj vodi i u zemljištu, a neke vrste su paraziti algi, gljiva i cvjetnica. Pokretne ćelije imaju jedan glatki bič na zadnjoj strani. Karakteristični predstavnici su *Chytridium lagenaria* koja živi u asocijaciji sa slatkovodnim zelenim končastim algama i *Rhizophydium graminis* koja je parazit pšenice.

Jedna od najviše istraživanih hitrida je *Synchytrium endobioticum* koja je parazit biljaka iz roda *Solanum*, gdje spada i krompir, i izaziva oboljenje rak krompira. Na svim biljnim organima izuzev korijena se razvijaju tumorski izraštaji. Najtipičniji izraštaji se javljaju na krtolama, gdje usljed djelovanja toksina gljive dolazi do hipertrofije zaraženih ćelija. *Synchytrium* ne obrazuje miceliju već obrazuje debelozidnu zimsku sporangiju koja sadrži 200 do 300 spora. Sporangije su grupisane u soruse oivičene tankim zidovima. U proljeće se, u uslovima povišene vlažnosti, iz sporangija oslobađaju zoospore koje inficiraju epidermalne ćelije domaćina. Unutar inficiranih ćelija se obrazuju ljetne sporangije u kojima se brzo formira nova generacija zoospora (Slika 92). Zaražene ćelije bubre i dijele se, obrazujući tumorske izrasline. Trajne spore gljive mogu opstati u zemljištu i do 30 godina. Kada se ustanovi prisustvo patogena na nekom polju, na njemu se ne može ništa gajiti duži niz godina.



Slika 92. Životni ciklus *Synchytrium endobioticum*

Vrsta *Olpidium brassicae* je parazit kupusa na kom izaziva oboljenje korijenskog sistema poznato kao „crna noga“. Javlja se u uslovima povišene vlažnosti, a zaražena biljka potamni i trune. Do infekcije dolazi tako što zoospore doplivaju kroz kapilarni sistem zemljišta do površine korijenskih dlačica i prilipe se za njih. Zatim zoospore klijaju i obrazuju cjevasto proširenje kroz koje se sadržaj zoospore ubacuje u ćeliju epidermisa korijena. U ćeliji epidermisa se jedro gljive više puta dijeli obrazujući višejedarnu plazmatičnu masu. Nakon toga se cjelokupni formirani talus zaodjene omotačem i formira se holokarpna zoosporangija (zoosporangija nastala od cijelog talusa gljive). Nakon njenog sazrijevanja se na jednom kraju obrazuje cjevast izraštaj koji dolazi do površine biljke (Slika 93). Kroz ovu izlaznu cijev se zoospore izbacuju u spoljašnju sredinu i plivaju do novih domaćina. Čitav ciklus razvicia traje svega nekoliko dana pa se infekcija širi veoma brzo. Širenje infekcije se sprečava dezinfekcijom zemljišta, rjeđom sjetvom i umjerenim zalivanjem.



Slika 93. *Olpidium brassicae*: A) zoospora; B) zoosporangija

Klasi Chytridiomycetes pripada i *Batrachochytrium dendrobatidis* koji izaziva oboljenje vodozemaca hitridiomikozu. Ovo oboljenje se smatra jednim od glavnih uzročnika opadanja brojnosti vodozemaca širom svijeta. Globalno zagrijavanje, zagađenje vazduha i hitridne gljive su izdvojeni kao „glavni krivci“ za izumiranje nekoliko vrsta žaba.

Predstavnici klase **Monoblepharidomycetes** su saprobi koji se hrane biljnim i životinjskim ostacima u slatkovodnim ekosistemima. Razvijaju se u proljeće i jesen kada je niža temperatura vode. Opisano je svega oko 20 vrsta koje imaju najsloženiju građu među hitridama. Talus im je dobro razvijena micelija septama izdijeljena na višejedarne segmente. Za podlogu su pričvršćeni rizoidima. Polnim putem se razmnožavaju oogamijom, pri čemu se u anteridijama formiraju sitne, pokretne, muške polne ćelije, a u oogoniji se obrazuje krupna, nepokretna jajna ćelija. Nakon oplodjenja nastaje zigot koji može formirati ili cistu ili pokretnu oosporu. Nakon perioda mirovanja, u povoljnim uslovima spoljašnje sredine one klijaju i obrazuju zoosporangiju sa

zoosporama. Zoospore se aktivno kreću i traže povoljan supstrat na kom će obrazovati cenocitični talus. U laboratorijama se kao test-organizam najčešće uzgaja *Monoblepharis polymorpha*.

6.3. Neocallimastigomycota

Razdio Neocallimastigomycota obuhvata anaerobne gljive koje žive kao simbionti u digestivnom traktu biljojednih sisara, kako preživara tako i nepreživara, a mogu se naći i u digestivnom traktu čovjeka i biljojednih gmizavaca. Prvi put su opisane pokretne zoospore ovih gljiva izolovane iz rumena ovce, ali se tada vjerovalo da se radi o bičarima. Tek kada je dokazano da sadrže hitin u ćelijskom zidu svrstane su u carstvo gljiva. Prvobitno su uvrštene u razdio Chytridiomycota, ali zbog različite građe zoospora izdvojene su u poseban razdio.

Neocallimastigomycota imaju veoma važnu ulogu u varenju vlaknaste hrane u digestivnom traktu biljojeda gdje se nalaze u velikom broju. Posjeduju enzime koji mogu razgraditi i teško razgradljive polisaharide kao što su lignin i celuloza.

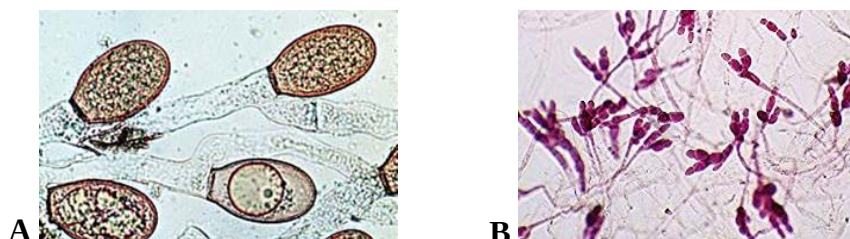
Bespolono se razmnožavaju formiranjem sporangija unutar kojih se obrazuju pokretne zoospore sa velikim brojem flagela. Obrazuju i trajne spore koje mjesecima mogu opstati u aerobnoj sredini, što je neophodno radi kolonizacije novih domaćina. Postojanje polnog razmnožavanja kod ove grupe gljiva još uvijek nije dokazano.

Kao i gljive iz razdjela Microsporidia, ni one ne sadrže mitohondrije u svojim ćelijama. Umjesto njih imaju posebne membranom odvojene organele mitosome ili hidrogenozome u kojima se vrši sinteza energijom bogatih jedinjenja NADH i ATP.

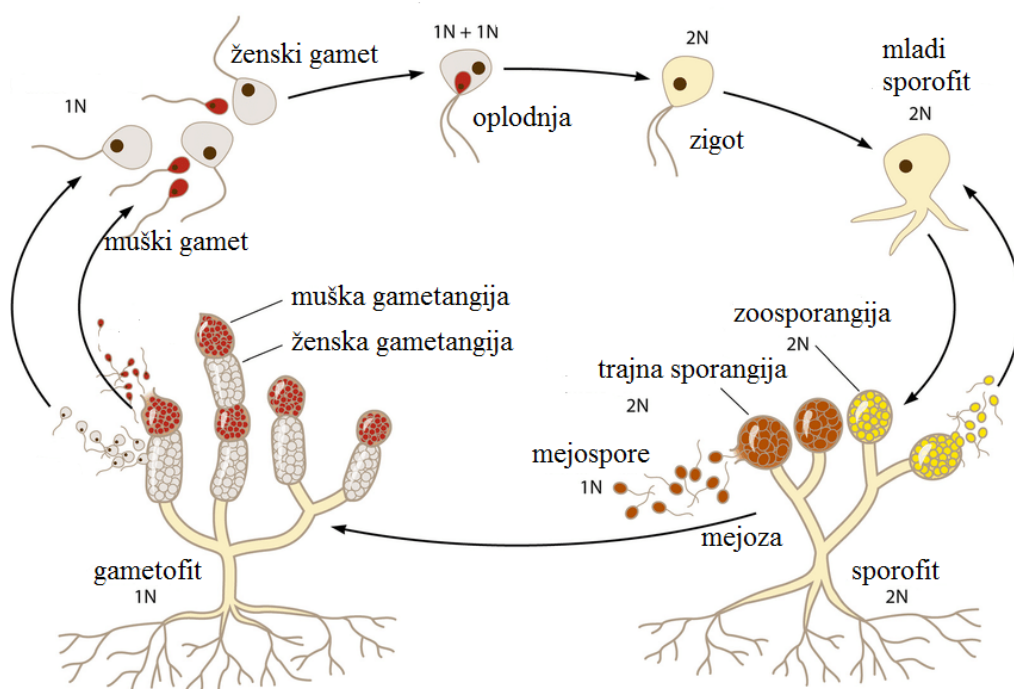
Razdio Neocallimastigomycota sadrži samo jednu klasu Neocallimastigomycetes, sa jednim redom Neocallimastigales i jednom familijom Neocallimastigaceae, unutar koje je izdvojeno 9 rodova i oko 30 do sada opisanih vrsta. Tipični predstavnici su *Neocallimastix frontalis* i *Anaeromyces elegans*.

6.4. Blastocladiomycota

Kao što je slučaj kod razdjela Neocallimastigomycota i predstavnici razdjela Blastocladiomycota su ranije svrstavani u razdio Chytridiomycota dok molekularne analize i građa zoospora nisu ukazale da se filogenetski razlikuju. Vegetativno tijelo je kod predstavnika familije Coelomycetaceae plazmodijalne prirode i nema razvijen ćelijski zid. Ostali predstavnici imaju dobro razvijenu miceliju acelarne građe. Vrste iz roda *Allomyces* imaju rizoide kojima je talus pričvršćen za podlogu, a na površini obrazuju razgranat talus na kom se formiraju reproduktivne strukture (Slika 94).



Slika 94. *Allomyces* sp.: A) sporofit; B) gametofit



Slika 95. Životni ciklus *Allomyces* sp.

Kod ove grupe gljiva je prisutna smjena polne i bespolne generacije (Slika 95). Bespolno se razmnožavaju zoosporama koje imaju jedan gladak bič na zadnjem dijelu. Polno razmnožavanje je tipa izogamije ili heterogamije. Neki predstavnici su monocentrični, tj. obrazuju samo jednu reproduktivnu sporangiju na talusu, dok su drugi policentrični, tj. na talusu se obrazuje veći broj sporangija. Na haploidnom talusu se formiraju muške i ženske gametangije iz kojih se oslobađaju pokretni gameti. Njihovim spajanjem nastaje diploidni zigot koji klija u diploidni talus (sporofit). Na njemu se obrazuju tankozidne zoosporangije sa diploidnim zoosporama.

Drugi tip spora koje nastaju na diploidnom talusu su debelozidne trajne spore koje mogu opstati u nepovoljnim uslovima i po nekoliko godina. Kada se nađu u povoljnoj sredini mejotičkom diobom se unutar njih formiraju haploidne zoospore koje se oslobađaju i kličaju u haploidan talus (gametofit).

Razdio Blastocladiomycota sadrži jednu klasu Blastocladiomycetes, sa jednim redom Blastocladales, 5 familija i 12 rodova. Među predstavnicima ovog razdjela ima saprotrofnih vrsta koje razlažu teško rastvorljive supstance kao što su hitin, keratin i celuloza. Druge su paraziti biljaka i životinja, naročito rakova i nematoda. Vrsta *Physoderma maydis* izaziva smeđu tačkavost kukuruza nanoseći značajne štete usjevima. Vrste *Allomyces macrogynus* i *Blastocladiella emersonii* su značajni model organizmi.

6.5. Glomeromycota

Razdio Glomeromycota obuhvata svega oko 230 do sada opisanih vrsta. Većina predstavnika obrazuje endotrofnu mikorizu sa mahovinama i korijenjem vaskularnih kopnenih biljaka, dok neke žive u simbiozi sa cijanobakterijama. Uglavnom zavise od svojih simbiotskih partnera koji im obezbjeđuju energiju i izvor ugljenika. Samo mali broj vrsta može opstati potpuno nezavisno. Upravo zbog toga se teško gaje u laboratorijama, i to isključivo u kulturi sa korijenom biljke domaćina. Pretpostavlja se da su upravo ove gljive odigrale značajnu ulogu u stvaranju kopnene flore.

Talus im je uglavnom cenocitična, tj. neseptirana micelija. Samo kod nekih vrsta na hifama se rijetko javljaju septe. Razmnožavaju se bespolno, tako što se na vrhovima hifa produkuju spore koje se nazivaju glomerospore. Spore se mogu obrazovati kako na hifama koje se nalaze u zemljištu, tako i na vrhovima hifa koje se nalaze unutar korijena biljke domaćina. Njihovo rasijavanje vrše najvjerovatnije biljojedne životinje koje riju kroz zemljište. Kada spora dospije u povoljnu sredinu u blizinu korijenskih dlačica odgovarajućeg domaćina, ona klija i obrazuje germinacionu cijev koja prolazi

između ćelija i prodire kroz ćelijski zid ćelija kore, ali ne prodire kroz ćelijsku membranu. Na ćelijskoj membrani se stvaraju invaginacije u kojima rastuća hifa formira razgranatu drvoliku strukturu tzv. arbuskulu. Na ovim mjestima se vrši razmjena nutrijenata između biljke i gljive: biljka snabdijeva gljivu gotovim proizvodima fotosinteze, a gljiva apsorbuje vodu i mineralne materije i omogućava biljkama efikasniji odgovor na stres izazvan promjenama uslova u spoljašnjoj sredini. Dugo se smatralo da se predstavnici Glomeromycota razmnožavaju isključivo bespolno. Analize genoma nekih predstavnika su pokazale da posjeduju gene koji kodiraju sintezu enzima čija je funkcija vezana za proces mejoze. To znači da i ove gljive najvjerovatnije imaju neki oblik polnog razmnožavanja iako to još uvijek nije konkretno dokazano.

Budući da je riječ o gotovo isključivo mikoriznim gljivama teško ih je determinisati i klasifikovati na osnovu morfoloških karakteristika. Zahvaljujući molekularnim analizama ribozomalne RNK danas su u okviru Glomeromycota izdvojene 3 klase:

- Glomeromycetes
- Archaeosporomycetes
- Paraglomeromycetes

Klasa **Glomeromycetes** sadrži uglavnom mikorizne, rjeđe parazitske gljive, svrstane u tri reda: Diversisporales, Gigasporales i Glomerales.

Predstavnici **reda Diversisporales** su hipogeične gljive koje obrazuju endotrofnu mikorizu sa zeljastim biljkama. Obrazuju više tipova različitih spora po čemu je red i dobio naziv. Karakterističan predstavnik je *Diversispora spurca*.

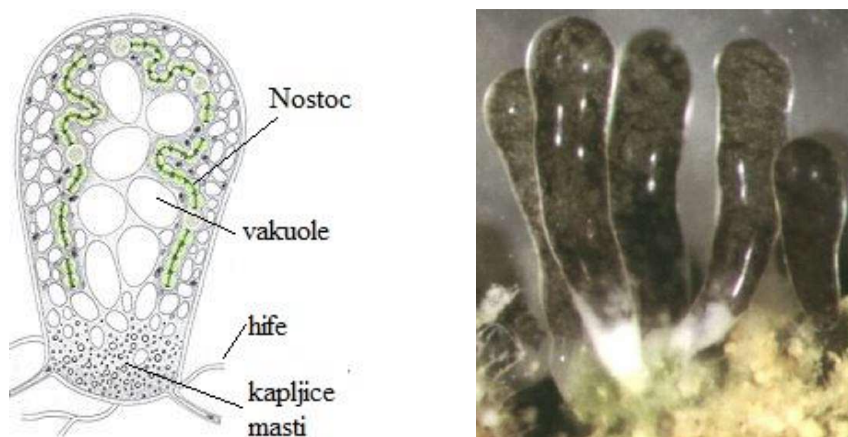
Za predstavnike **reda Gigasporales** je karakterističan poseban tip spora tzv. **auksilarne ćelije**. To su ćelije sa tankim ćelijskim zidom na čijoj se površini nalaze karakteristični trnoliki izraštaji. Kod nekih vrsta površina je glatka i obrazuju strukture u obliku čvorića. Hifa, nakon klijanja glomerospore i to prije prodiranja u korijen biljke domaćina, obrazuje auksilarne ćelije koje predstavljaju bitnu karakteristiku prilikom determinacije vrste. Neki od predstavnika ovog reda su *Gigaspora rosea* i *Gigaspora margarita* koje posjeduju karakteristične bodljikave auksilarne ćelije, i *Scutellospora rubra* sa auksilarnim ćelijama u obliku čvorića (Slika 96).



Slika 96. Auksilarne ćelije: A) bodljikave; B) čvornate

Predstavnici reda Glomerales su mikorizne ili parazitske gljive koje formiraju krupne debelozidne spore sa velikim brojem jedara. Najveći broj vrsta spada u rod *Glomus* koji je široko rasprostranjen: mogu se naći u zemljištu pod travnjacima i poljoprivrednim kulturama, ali i u tundri, u suhom pustinjском tlu, kao i u tropskim šumama. Arbuskularne mikorizne gljive mogu pružiti brojne prednosti svojim biljnim domaćinima, uključujući poboljšani unos vode i nutrijenata, otpornost na sušu i otpornost na različite bolesti. Vrste *Glomus aggregatum* i *Rhizophagus irregularis* se komercijalno uzgajaju i unose u zemljište kako bi se poboljšao prinos poljoprivrednih kultura (stupaju u mikorizu sa biljkama lana, paradajzom, lukom, graškom i drugim zeljastim kulturama). Neki predstavnici ovog reda ne stupaju u mutualističke zajednice, već su paraziti. Tako vrsta *Glomus macrocarpum* izaziva oboljenje biljaka duvana.

Klasa Archaeosporomycetes sadrži samo jedan red Archaeosporales koji obuhvata 15 vrsta razvrstanih u 3 porodice. Ove gljive obrazuju mikorizu sa zeljastim terestričnim biljkama ili žive u simbiotskoj zajednici sa cijanobakterijama. Predstavnici porodica Ambisporaceae i Archaeosporaceae obrazuju mikorizu, dok *Geosiphon pyriformis*, koji je jedini predstavnik treće porodice Geosiphonaceae, živi u simbiozi sa cijanobakterijama iz roda *Nostoc*.



Slika 97. *Geosiphon pyriformis*

Zanimljivo je da je *Geosiphon pyriformis* prvobitno klasifikovan kao sifonalna (cenocitična) žuto-zelena alga *Botrydium pyriforme*. Kasnije je zbog prisustva hitina u ćelijskom zidu i simbiotskog života sa cijanobakterijom predloženo da se svrsta u lišajeve. Međutim, ovaj tip simbioze je intracelularni i razlikuje se od simbioze koje obrazuju cijanobakterije i gljive u sastavu lišaja i daleko više podsjeća na endotrofnu mikorizu. Hifa gljive obrazuje tzv. „sifonalni mjehur” prečnika 0,5 do 2 mm, koji raste na površini zemljišta. Gornje dvije trećine mjehura su ispunjene filamentima i heterocistama *Nostoc*-a, koji vrši fotosintezu i fiksaciju atmosferskog azota, a unutrašnjost je ispunjena lipidnim kapljicama (Slika 97).

Klasa Paraglomeromycetes sadrži jedan red Paraglomerales koji obuhvata jednu porodicu Paraglomeraceae sa svega tri predstavnika: *Paraglomus laccatum*, *Paraglomus occultum* i *Paraglomus brasilianum*. To su hipogeične gljive koje žive u arbuskularnoj mikorizi i razmnožavaju se pomoću specifičnih bezbojnih spora.

6.6. Incertae sedis

U tzv. „*incertae sedis*“ se ubrajaju organizmi čije taksonomsko mjesto još uvijek nije sa sigurnošću utvrđeno. U okviru carstva gljiva izdvojena su 4 podrazdjela koja nisu svrstana niti u jedan od razdjela već su označeni kao *incertae sedis*. Riječ je o gljivama koje su ranije svrstavane u podrazdio Zygomycotina zbog karakterističnog polnog procesa označenog kao zigogamija. Međutim, analize na molekularnom nivou su pokazale da je ovo heterogena grupa organizama koji nemaju zajedničko filogenetsko porijeklo i njihov tačan sistematski status još uvijek nije utvrđen.

6.6.1. Mucoromycotina

U Mucoromycotina spadaju saprotrofne, mikorizne i parazitske gljive koje uzrokuju oboljenja biljaka, gljiva, ali i čovjeka. To su aerobni organizmi, ali među njima ima i vrsta koje su fakultativni anaerobi i mogu rasti i bez prisustva slobodnog kiseonika. Talus im je višejedarna, neseptirana, razgranata micelija. Septe se formiraju u slučaju povreda ili prilikom formiranja reproduktivnih struktura. Ćelijski zid je izgrađen od hitina. U svom životnom ciklusu nemaju pokretnih stadijuma. Bespolno se razmnožavaju sporangiosporama koje se formiraju unutar **sporangija** na vrhu noseće, uspravne hife sporangiofora. Ako se unutar sporangije obrazuje samo jedna ili

nekoliko spora, onda se takva sporangija označava kao **sporangiola**. Sporangiole se razlikuju od sporangija i po tome što su sitnije i nikada nemaju proširenje **kolumelu** na vrhu sporangiofora. Ako su spore unutar sporangije raspoređene linearno, takve sporangije se označavaju kao **merosporangije**. Mogu obrazovati i egzogene spore, konidije, koje nosi uspravna hifa konidiofor.

Kod predstavnika koji imaju polno razmnožavanje polni proces je označen kao **zigogamija**. Zigogamija predstavlja specifičan oblik gametangiogamije, tj. ne obrazuju se posebno diferencirani gameti već se spajaju čitave gametangije. Kod homotalusnih vrsta se od hifa iste micelije, a kod heterotalusnih od hifa različitih micelija, obrazuju kratki vazdušni izraštaji zigofori. Na njihovim vrhovima se formiranjem poprečnog zida obrazuje po jedna gametangija. Gametangije najvećeg broja predstavnika se ne razlikuju po izgledu i veličini, a mogu biti jednojedarne ili višejedarne. U gametangijama ne dolazi do obrazovanja gameta. Privlačenje kompatibilnih hifa suprotnih polova je regulisano sintezom specifičnih hormona. Na mjestu kontakta dvije gametangije dolazi do liziranja ćelijskih zidova i do fuzije njihovog sadržaja. Spajanjem sadržaja muške i ženske gametangije obrazuje se zigot koji je predstavljen specifičnom sporom – **zigosporom** (Slika 98). To je trajna spora žute ili mrke boje, koja može imati izraštaje apendikse na površini. Zigospore su mirujuće spore, tj. one moraju da prođu kroz period dormancije da bi mogle da proklijaju. Period dormancije traje od nekoliko nedjelja do nekoliko mjeseci. Nakon perioda mirovanja spora klija i obrazuje sporangiju. Unutar sporangije se mejozom obrazuju haploidne polne spore čijim klijanjem nastaje haploidna micelija i ciklus se ponavlja.



Slika 98. Obrazovanje zigospore

Podrazdio Mucoromycotina obuhvata oko 600 vrsta svrstanih u dvije klase: Mortierellomycetes i Mucoromycetes.

Klasa Mortierellomycetes sadrži samo jedan red Mortierellales sa oko 100 predstavnika. To su saprotrofne gljive koje žive u zemljištu na

raspadajućem biljnom materijalu i na životinjskom izmetu. Razlikuju se od Mucoromycetes po tome što često formiraju septe, a bespolne sporangije su im sitnije i nemaju proširenje kolumelu na vrhu sporangiofora. Samo mali broj vrsta se razmnožava i polno. Vrste iz roda *Mortierella* su značajni razlagači hitina i hemiceluloze. *Mortierella isabellina* se koristi u prehrambenoj i farmaceutskoj industriji za sintezu poli-nezasićenih masnih kiselina.

Predstavnici **klase Mucoromycetes** su široko rasprostranjene gljive koje žive u zemljištu, na vlažnim mjestima, na izmetu biljojednih životinja, na raspadajućem biljnom materijalu, a ima i parazitskih vrsta, kao i vrsta koje žive u mikorizi sa korijenom viših biljaka. Obuhvata oko 500 vrsta klasifikovanih u dva reda: Mucorales i Endogonales.

Red Mucorales obuhvata najveći broj vrsta u okviru podrazdjela Mucoromycotina. Sadrži oko 450 vrsta klasifikovanih u 13 porodica i 56 rodova. Talus je jako razgranata, neseptirana micelija koju karakteriše veoma brz rast. Septe se formiraju isključivo na sporangioforima i prilikom obrazovanja gametangija. Na vrhu sporangiofora se obrazuje vrećasta sporangija ispunjena stotinama bespolnih sporangiospora. Kod nekih vrsta se obrazuju sporangiole sa pojedinačnim ili malobrojn timer sporangiosporama. Predstavnici roda *Pilobolus* imaju specifičan sporangiofor koji se završava nabubrilom vezikulom (Slika 99). Na vrhu ove vezikule se nalazi krupna crna sporangija ispod koje se u toku sazrijevanja razvija jak turgorni pritisak. Usljed ovog pritiska dolazi do pucanja vezikule, a sporangija se izbacuje na razdaljinu od preko dva metra. Bespolno razmnožavanje kod ove grupe gljiva se dešava gotovo neprekidno. Klijanjem bespolnih sporangiospora razvija se haploidna hifa koja obrazuje novu haploidnu miceliju. Polni proces je tipična zigogamija.



Slika 99. Sporangije *Pilobolus* sp.

Vrste koje naseljavaju zemljište imaju veoma važnu ulogu u razlaganju uginulih biljnih i životinjskih ostataka. Međutim, zbog svog brzog rasta i lakog rasijavanja za veoma kratko vrijeme mogu uništiti čitava skladišta hrane

izazivajući njeno buđanje. Najviše štete nanose gljivice kao što su *Rhizopus stolonifer* (Slika 100) i *Mucor mucedo* (Slika 101).



Slika 100. Kolonije i sporangije *Rhizopus stolonifer*

Vrste koje su fakultativni anaerobi u sredini bez kiseonika imaju formu kvasca i vrše alkoholnu ili mliječno-kiselinsku fermentaciju. Pojedini predstavnici izazivaju oboljenja kod životinja i čovjeka koja se nazivaju **zigomikoze**. Uzrokuju ih gljivice koje se inače normalno nalaze u zemljištu, ali kod osoba koje imaju poremećaj funkcionisanja imunog sistema može doći do teških oboljenja. Najčešći uzročnici zigomikoza su *Mucor indicus*, *Rhizopus oryzae* i *Absidia corymbifera*.



Slika 101. Kolonije i sporangije *Mucor mucedo*

Red Endogonales sadrži samo jednu porodicu Endogonaceae sa 4 roda i 27 vrsta. Riječ je o saprotrofnim gljivama koje obrazuju sitna plodna tijela sporokarpe koji sadrže veliki broj zigospora. Njima se hrane glodari čijim izmetom se spore i rasijavaju. Pojedini predstavnici ovog reda mogu da grade ektomikorizne zajednice sa korijenovim sistemom četinara.

6.6.2. Entomophthoromycotina

Podrazdio Entomophthoromycotina obuhvata jednu porodicu Entomophthoraceae sa oko 50 vrsta koje su široko rasprostranjene. Najveći broj predstavnika su paraziti insekata po čemu su i dobile naziv (grčki: *entomo* - insekt, *phthor* - razarač). Neke vrste parazitiraju na grinjama i nematodama, a neke su slobodnoživeći saprotrofi.

Talus im je slabo razvijena micelija koja sadrži znatnu količinu rezervnih materija. Na miceliji se formiraju septe i ona se raspada na jednoćelijske elemente, tzv. hifina tijela. Bepolno se razmnožavaju konidijama koje se aktivno odbacuju sa konidiofora i ljepljive su. Ako konidija ne dospije odmah na odgovarajućeg domaćina klija i obrazuje nove, ljepljive, znatno sitnije spore na vrhovima veoma tankih konidiofora. Polno se razmnožavaju spajanjem jednojedarnih gametangija, odnosno zigogamijom.

Svakako najpoznatiji predstavnik je *Entomophthora muscae* (Slika 102) koja izaziva „jesenju bolest muha“. Konidije dopijevaju u organizam domaćina kroz trahealne otvore gdje kličaju i obrazuju miceliju. Ona se veoma brzo dijeli na višejedarna, jednoćelijska hifina tijela. Hife se raznose krvotokom u sve dijelove tijela i na disajnim otvorima se formiraju novi konidiofori. Konidije se pod pritiskom izbacuju na nekoliko centimetara udaljenosti i ako dopiju na drugu muhu dolazi do nove infekcije. Muha uquine nakon 2 do 3 dana. Gljivice iz ovog podrazdjela mogu izazvati masovno uginuće, odnosno epizootiju ne samo domaćih muha, već i komaraca, skakavaca, moljaca i drugih vrsta insekata pa se mogu koristiti kao bioinsekticidi.



Slika 102. *Entomophthora muscae* na muhi

6.6.3. Kickxellomycotina

Podrazdio Kickxellomycotina obuhvata oko 250 do sada opisanih vrsta koje žive u crijevima, želucu ili na analnim listićima vodenih i kopnenih insekata, mokrica i stonoga, a neki predstavnici žive u digestivnom traktu glodara. Talus im je tanka, nerazgrnata micelija izgrađena iz višejedarnih, neseptiranih hifa. Za digestivni trakt domaćina je pričvršćena posebnom specijalizovanom stopalastom ćelijom. Razmnožavaju se bespolno obrazovanjem konidija, dok je polni proces, kod predstavnika koji ga imaju, zigogamija.

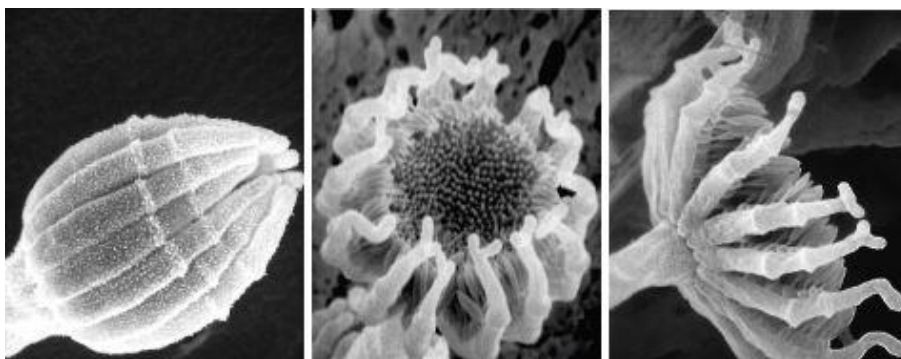
Izdvojena su četiri reda:

Predstavnici **reda Asselariales** žive u digestivnom traktu kopnenih izopoda. Tipičan predstavnik je *Asellaria dactilopus*.

Red Harpellales obuhvata vrste koje žive u crijevnom sistemu vodenih larvi insekata, a rjeđe se mogu naći kod izopoda. Ovdje spada oko 200 vrsta svrstanih u dvije porodice: Harpellaceae sa oko 40 predstavnika i Legeriomycetaceae sa 160 vrsta. Tipičan predstavnik je *Harpella melusinae*.

Dimargaritales se mogu naći na izmetu glodara. Predstavnik je *Dimargaris cristalligena*.

Red Kickxellales obuhvata vrste koje žive parazitskim načinom života. Tipičan predstavnik je *Kickxella alabastrina* koja je izolovana sa konjskog izmeta. Sporonosna struktura ima karakterističan izgled cvijeta (Slika 103).



Slika 103. *Kickxella alabastrina*

6.6.4. Zoopagomycotina

Podrazdio Zoopagomycotina obuhvata gljivice mikroskopske veličine koje su obligatni paraziti nematoda, rotifera, ameba i drugih vrsta gljiva. Neki predstavnici su endoparaziti i tokom čitavog života ne napuštaju organizam domaćina, a u spoljašnju sredinu dospijevaju samo spore pomoću kojih se rasijavaju. Druge su isključivo ektoparaziti koje žive na tijelu, a u ćelije domaćina prodiru pomoću specijalizovanih haustorija koje crpe hranjive materije. Talus im je prosta nerazgranata ili razgranata micelija izgrađena iz neseptiranih hifa. Bespolno se razmnožavaju loptastim konidijama, artrosporama ili hlamidosporama. Polni proces je tipa zigogamije, pri čemu se hife koje se spajaju ne razlikuju od ostalih hifa u miceliji. Novonastali zigot je loptasta zigospora bez posebno izraženih ornamenata.

Zoopagomycotina obuhvata 215 vrsta svrstanih u 1 red Zoopagales, 5 porodica i 20 rodova. Ovdje pripada *Rhopalomyces elegans* koja je parazit jaja nematoda. Spore se nalaze u zemljištu i na izmetu životinja. Kad dospiju na površinu jajeta klijuju obrazujući infektivnu cijev koja probija omotač jajeta. U unutrašnjosti se infektivna cijev grana ispunjavajući čitavo jaje i apsorbuje hranjive materije koje se nalaze unutra. Ova vrsta je značajna jer je i sama domaćin za superparazita *Verticillium psalliotae* koja osim na njoj parazitira i na gajenim šampinjonima pa predstavlja rezervoar patogena. Predstavnici roda *Piptocephalis* su obligatni paraziti na drugim gljivama.

6.7. Ascomycota

Ascomycota (*sac fungi* - eng. vrećaste gljive) predstavlja najveći razdio gljiva koji obuhvata oko 64000 do sada opisanih vrsta. Zajedno sa gljivama iz razdjela Basidiomycota čine podcarstvo Dikarya za čije je predstavnike karakteristično da u određenoj fazi životnog ciklusa imaju dva haploidna jedra unutar ćelije, odnosno dikarion. Predstavnici ovog podcarstva se često označavaju kao više gljive. Ovo je monofiletska grupa gljiva, tj. pretpostavlja se da su se sve razvile iz jednog zajedničkog pretka.

Najveći broj predstavnika su saprotrofne gljive koje imaju značajnu ulogu u razlaganju organske materije. Uglavom su terikolne vrste, ali ima i vodenih predstavnika, kako u slatkovodnim, tako i u marinskim ekosistemima. Neke žive kao koprofili na ekskrementima životinja, a ima i vrsta koje razlažu teško razgradljiva jedinjenja kao što je keratin. Među njima su i brojne parazitske vrste koje prave ogromne štete u šumarstvu i na poljoprivrednim

kulturama izazivajući oboljenja na voću, povrću i žitaricama kao što je kovrdžavost listova, krastavost, pepeljavost itd. Neke vrste kao što su *Candida albicans*, *Trichophyton rubrum* i *Hastoplasma capsulatum* mogu inficirati životinje i čovjeka. Predstavnici rodova *Aspergillus*, *Fusarium*, *Acremonium* itd. proizvode mikotoksine koji kontaminiraju namirnice. Saprofitne vrste mogu uništiti čitava skladišta hrane koja usljed njihove metaboličke aktivnosti mijenja ukus i miris i gubi svoju nutritivnu vrijednost. Ovdje spadaju i gljive koje grade simbiotske zajednice sa drugim organizmima – gljive iz razdjela Ascomycota čine dominantnu komponentu u sastavu najvećeg broja lišajeva, a obrazuju i mikorize sa vaskularnim biljkama. Brojni predstavnici imaju izuzetan značaj za čovjeka budući da se produkti njihovog metabolizma koriste u različitim industrijskim granama. U Ascomycota spadaju kvasci iz roda *Saccharomyces* i plijesni iz roda *Penicillium*, koji su izuzetno značajni za prehrambenu industriju, kao i gljive koje sintetišu antibiotike i druge biološki aktivne supstance značajne za medicinu i farmaceutsku industriju. Neke vrste, kao što su smrčak i tartuf su cijanjene jestive gljive.

Ascomycota su jednoćelijske ili višećelijske končaste gljive. Talus je predstavljen haploidnom, razgranatom, septiranom micelijom. Čelije su tankih zidova sačinjenih od hitina i β -glukana uronjenih u glikoproteinski matriks u kom dominiraju šećeri galaktoza i manoza. Hife su uske, septirane, sa centralno postavljenom porom koju zatvara granularno Woroninovo tjelašće. Kod nekih vrsta na septi se nalazi veći broj manjih pora. U svakom segmentu se može nalaziti jedno jedro, što je rjeđi slučaj, ili veći broj jedara, što je daleko češća pojava. Ako je u segmentu prisutan veći broj jedara oni nisu grupisani u dikarione. Dikarionska faza se javlja u procesu polnog razmnožavanja i relativno je kratkotrajna. Hife mogu obrazovati bočne grane koje se međusobno spajaju obrazujući anastomoze čime se olakšava transport ćelijskog sadržaja i hranjivih materija između različitih dijelova micelije. Jednoćelijski predstavnici imaju formu kvasca i ne obrazuju pravu miceliju.

Gljive iz ovog razdjela se razmnožavaju bespolnim i polnim putem. Prema savremenoj sistematici ovdje su uvrštene i gljive koje su se ranije svrstavale u *Fungi imperfecti*, odnosno gljive kod kojih nije poznato postojanje polnog procesa. To što je za neke predstavnike poznat samo anamorfn stadijum, ne mora da znači da ne posjeduju polni – teleomorfni stadijum u svom razvoju.

Bespolno razmnožavanje se javlja mnogo češće od polnog i upravo zahvaljujući njemu ove gljive se veoma brzo šire. Bespolno se razmnožavaju pupljenjem i bespolnim mitosporama tipa konidija i hlamidospora. Pupljenje se javlja kod kvasaca, pri čemu se na majci ćeliji formira pupoljak – blastospora koji raste do svoje pune veličine i zatim se odvoji. U nekim slučajevima se obrazuju pseudohife tako što novonastali pupoljci ostanu povezani sa majkom ćelijom. Kod končastih gljiva najčešći oblik bespolnog razmnožavanja jeste obrazovanjem konidija. Oblik i građa konidija, da li je riječ o jednoćelijskim ili

višećelijskim konidijama, kako su konidije raspoređene, kao i to da li su konidiofori grupisani u koremije, da li se nalaze u sporodohijama, acervulama ili piknidijama, sve su to važne taksonomske karakteristike prilikom determinacije vrste. Konidije rasijava vjetar, voda ili ih raznose životinje.

Polni proces askomycota je tipa gametangiogamije i karakteriše ga obrazovanje vrećastih struktura askusa. Unutar askusa se najprije mejozom formiraju dva haploidna jedra, a zatim dvjema uzastopnim mitozama ukupno 8 haploidnih askospora čiji se genetički materijal razlikuje od genetičkog materijala vegetativnih hifa. Kod primitivnijih predstavnika kao što su kvasci, dolazi do spajanja čitavih gametangija - polno diferenciranih vegetativnih ćelija. Znatno složeniji proces je formiranje posebnih polnih struktura arhikarpa i anteridija unutar kojih se ne diferenciraju posebni gameti već sadržaj anteridija kroz fertilizacionu cijev trihogen prelazi u arhikarp. Na akogenim hifama koje prorastaju iz arhikarpa formiraju se askusi koji su kod prostije građenih predstavnika prototunikatnog tipa, dok su kod većine Ascomycota složenijeg, eutunikatnog tipa. Tip i građa askusa, da li su prototunikatni, unitunikatni ili bitunikatni, kao i tip plodnog tijela na kom se obrazuju, predstavljaju bitnu taksonomsku karakteristiku. Askokarp može biti tipa kleistotecije, peritecije, apotecije i gimnotecije.

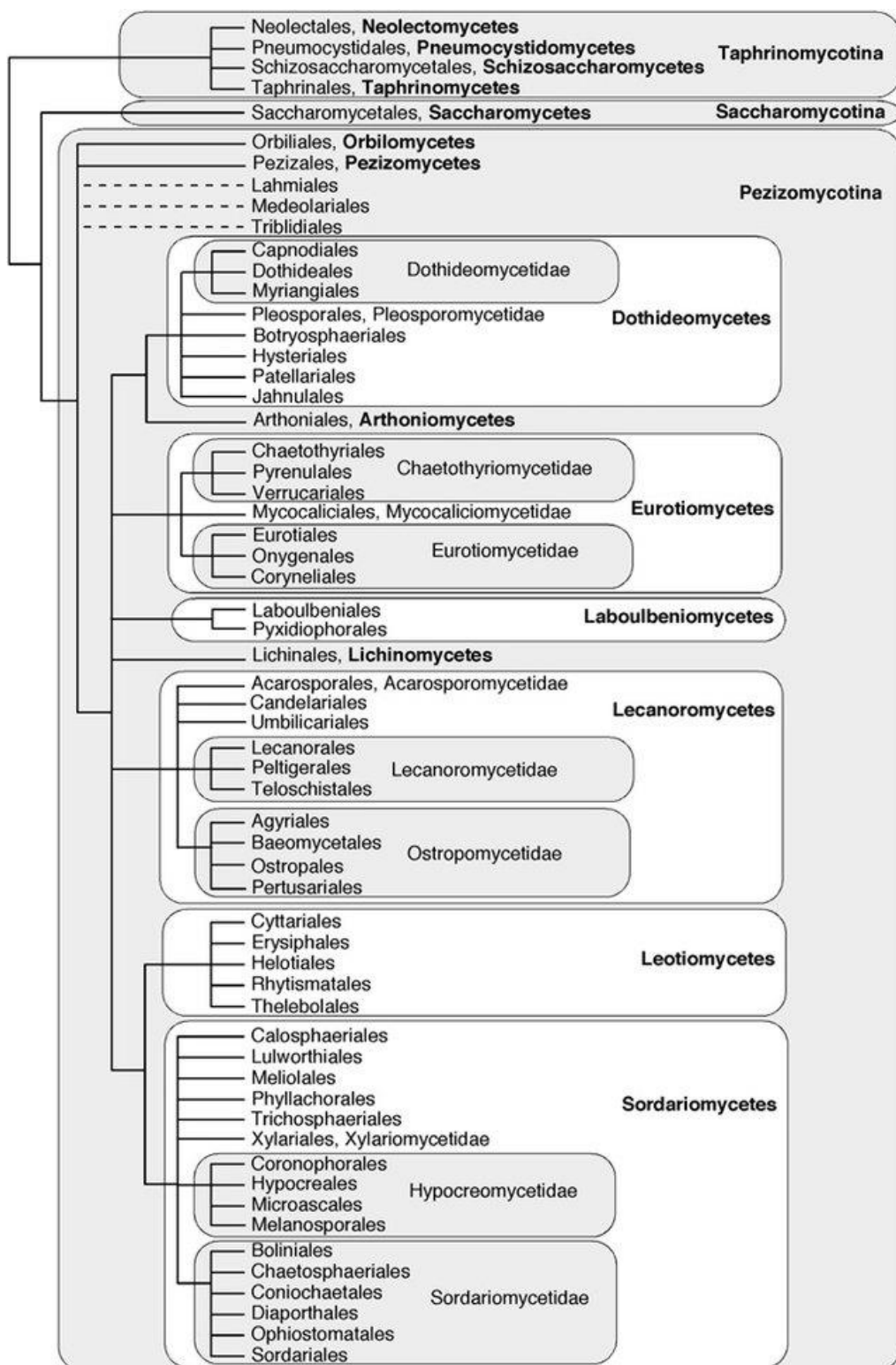
Savremena taksonomija dijeli razdio Ascomycota u tri podrazdjela:

- Taphrinomycotina
- Saccharomycotina
- Pezizomycotina

6.7.1. Taphrinomycotina

Podrazdio Taphrinomycotina je izdvojen od ostalih gljiva iz razdjela Ascomycota zahvaljujući molekularnim istraživanjima i DNK analizi. U okviru ovog podrazdjela se izdvajaju četiri klase: Schizosaccharomycetes, Taphrinomycetes, Neolectomycetes i Pneumocystidomycetes.

Klasa Schizosaccharomycetes obuhvata kvasce koji se, za razliku od ostalih kvasaca, rijetko razmnožavaju pupljenjem. Bespolno se razmnožavaju uglavnom diobom. To su saprotrofi na voćnom soku koji obrazuju askuse sa 4 do 8 askospora. Najpoznatiji predstavnik je *Schizosaccharomyces pombe* koji je značajan model organizam za istraživanja iz oblasti biologije ćelije. Koristi se i u proizvodnji piva, a ulazi i u sastav fermentiranog čaja kombuhe.



Filogenetsko stablo Ascomycota (Hibbett, 2007)

Klasa Taphrinomycetes obuhvata parazite biljaka za koje je karakteristično postojanje dimorfizma, tj. javljaju se u filamentoznom obliku i u formi kvasaca. Najčešće dovode do formiranja tumorskih izraslina na biljkama. Taphrinomycetes obrazuju askuse, ali ne formiraju plodna tijela. Klasa obuhvata jedan red Taphrinales, sa dvije porodice Protomycetaceae i Taphrinaceae, 8 rodova i oko 140 do danas opisanih vrsta. Jedan od najpoznatijih predstavnika porodice Taphrinaceae je *Taphrina pruni* koja inficira šljive. Iz porodice Protomycetaceae se izdvaja *Protomyces macrosporus* koji izaziva oboljenje mrkve i drugih biljaka iz porodice Apiaceae.

Klasa Neoelectomycetes obuhvata jedine gljive u okviru ovog podrazdjela koje formiraju batinasta, žuto-narandžasta, mesnata plodna tijela visine do 7 cm u narodu poznata kao „zemljini jezici“. Čitava klasa sadrži samo jedan red Neoelectales, sa jednom familijom Neoelectaceae i jednim rodом *Neoelecta*. Najpoznatiji predstavnik je *Neoelecta irregularis* koja se u zemljama Dalekog Istoka smatra jestivom. Budući da se ne mogu gajiti u kulturi pretpostavlja se da se radi o gljivama koje parazitiraju na korijenu biljaka.

Klasa Pneumocystidomycetes sadrži jedan red Pneumocystidales, sa jednom familijom Pneumocistidaceae i jednim rodом *Pneumocystis*. To su gljive koje su paraziti životinja, a najčešće se razvijaju u plućnim alveolama kičmenjaka. Najznačajniji predstavnik je *Pneumocystis jirovecii* koji uzrokuje pneumocističnu pneumoniju (PCP) kod čovjeka. Ovo oboljenje se naročito često javlja kod osoba sa narušenim imunim sistemom kao što su oboljeli od kancera nakon hemioterapije ili kod oboljelih od AIDS-a. Kao i Schizosaccharomycetes bespolno se razmnožavaju diobom.

6.7.2. Saccharomycotina

U podrazdjelu Saccharomycotina se uglavnom nalaze kvasci koji se bespolno razmnožavaju pupljenjem i nemaju posebno diferencirana plodna tijela. Većinom se radi o jednoćelijskim organizmima koji imaju znatno manji genom u odnosu na micelarne gljive. Kod nekih predstavnika nakon pupljenja novonastale ćelije ostaju povezane sa majkom ćelijom formirajući pseudohife. Međutim, postoje i takvi predstavnici kao što je *Candida albicans*, koji su dimorfni. Oni se mogu razvijati kao kvasci, a mogu obrazovati i prave septirane hife (Slika 104).

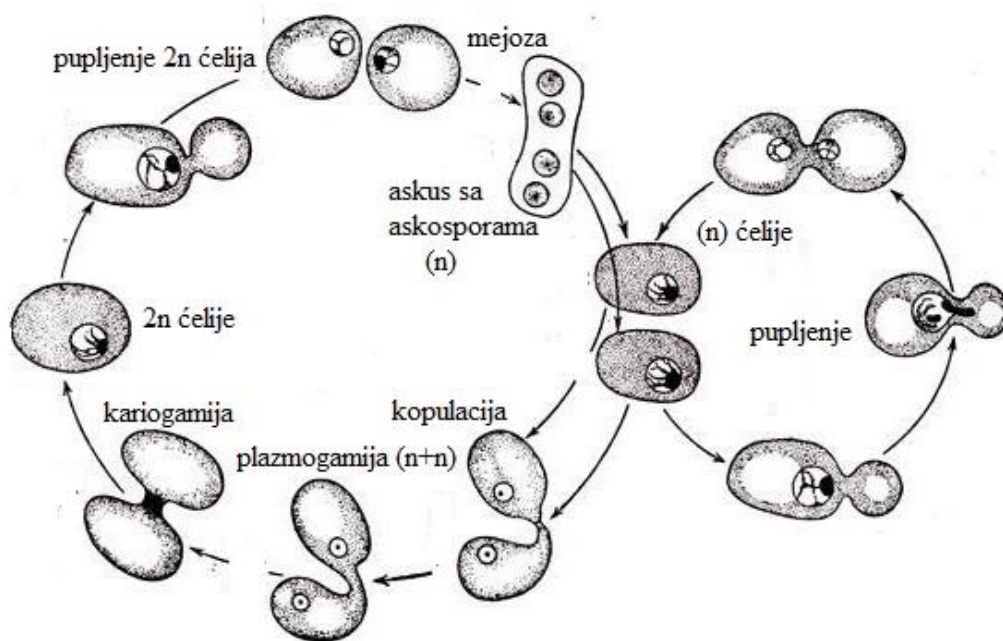
Pupljenje je holoblastičnog tipa, što znači da u procesu obrazovanja pupoljka učestvuju svi slojevi ćelijskog zida majke ćelije. Pupoljak raste i tek onda dolazi do mitotičke podjele jedra koje prelazi u novoformiranu ćeliju. Nakon odvajanja zrelog pupoljka na mjestu gdje se nalazio ostaje ožiljak na

ćelijskom zidu majke ćelije i tu se više ne mogu formirati novi pupoljci. Končaste forme kandidate mogu obrazovati i bespolne trajne hlamidospore za preživljavanje nepovoljnih uslova.



Slika 104. *Candida albicans*

Polni proces nije poznat kod svih predstavnika. Budući da je riječ uglavnom o jednoćelijskim organizmima spajaju se dvije kompletne ćelije suprotnog tipa, nakon čega dolazi do kariogamije. Ovaj diploidni stadijum je dominantna faza u razvojnem ciklusu kvasaca. Tek pod uslovima stresa doći će do mejotičke diobe i obrazovanja haploidnih askospora, pri čemu čitav diploidni zigot ima funkciju askusa. Njihovim klijanjem nastaje haploidna ćelija koja se dalje razmnožava pupljenjem ili se ponovo spaja sa haploidnom ćelijom suprotnog tipa (Slika 105).



Slika 105. Životni ciklus *Saccharomyces cerevisiae*

Saccharomycotina su kosmopolitske gljive koje se mogu naći u gotovo svim sredinama. Žive kao saprotrofi na biljkama i životinjama, u zemljištu, slatkoj i morskoj vodi, a mogu se naći i u pustinjском aridnom tlu, kao i u snijegu i ledu hladnih polarnih krajeva. Većinom su saprotrofi, ali ima i patogenih vrsta koje izazivaju oboljenja biljaka, životinja i čovjeka.

Podrazdio sadrži samo jednu **klasu Saccharomycetaceae** sa jednim redom Saccharomycetales i 13 porodica. Svakako ekonomski najvažnija gljiva iz ove grupe je *Saccharomyces cerevisiae*, pekarski ili pivski kvasac. Pored upotrebe u pekarstvu i proizvodnji alkoholnih pića, koristi se i za proizvodnju kompleksa B vitamina i u farmaceutskoj industriji. Budući da ima kratko generacijsko vrijeme i da se populacija udvostruči za 85-100 minuta, koristi se kao značajan model organizam u molekularnoj biologiji i biologiji ćelije. U prirodi se može naći na površini zrelog voća, naročito na grožđu i šljivama.

Predstavnici roda *Candida*, uključujući i vrstu *Candida albicans*, žive kao endosimbionti u crijevnom traktu životinja. Međutim, kod organizama kojima je narušen imuni sistem prolaze kroz crijevnu barijeru i mogu izazvati sistemsku oboljenja krvotoka i organa.

6.7.3. Pezizomycotina

U podrazdio Pezizomycotina spada najveći broj gljiva iz razdjela Ascomycota. Do danas je opisano oko 32000 vrsta. To su gljive sa filamentoznim, micelijalnim talusom čiji se askusi formiraju u posebno obrazovanim plodnim tijelima askokarpima. Kod nekih predstavnika se javlja dimorfizam pa pored končastog stadijuma imaju i formu kvasca. Hife su septirane, sa prosto građenom porom koju zatvara Woroninovo tjelašće. Većinom su saprotrofne vrste, ali među njima ima i patogena biljaka i životinja, kao i gljiva koje žive u mikorizi. Takođe, ovoj grupi pripada najveći broj gljiva koje ulaze u sastav lišaja. Uglavnom su terestrične vrste, a naseljavaju i slatkovodne i marinske ekosisteme. Ovdje spada i veliki broj medicinski značajnih gljiva: od uzročnika oboljenja kao što su aspergiloza i kokcidioza, preko producenata aflatoksina, do gljivica koje se koriste u farmaceutskoj industriji za sintezu antibiotika i na taj način svake godine spasavaju milione ljudskih života. Svakako najznačajniji producenti antibiotika su *Penicillium chrysogenum*, koji sintetiše penicilin i *Tolypocladium inflatum*, koji sintetiše ciklosporin A. Vrste iz roda *Aspergillus* su značajne i u industrijskoj proizvodnji organskih kiselina i enzima.

Askokarp kod pezizomycotina može biti tipa apotecije, peritecije, kleistotecije ili askostrome. Za razliku od apotecije kod koje su askusi izloženi

spoljašnoj sredini jer se himenija nalazi na površini diskoidnog ili čašolikog plodnog tijela, kod peritecije i kleistotecije se askusi nalaze djelimično ili potpuno zatvoreni unutar zaštitnog omotača peridije. Kod askostroma askusi se formiraju u stromi formiranoj od vegetativnih hifa. Izgledom podsjećaju na periteciju, ali nemaju obrazovan omotač peridiju, pa se nazivaju još i pseudotecije. Razvoj askostrome počinje prije oplodnje ženske gametangije askogonije, dok razvoj ostala tri tipa askokarpa počinje tek nakon fertilizacije.

U zavisnosti od debljine i broja slojeva ćelijskog zida, kao i načina na koji se otvaraju kako bi oslobodili spore, askusi kod Pezizomycotina mogu biti operkulatni, inoperkulatni, prototunikatni, unitunikatni i bitunikatni. Operkulatni askusi kod kojih se spore oslobađaju preko otvora operkuluma na vrhu askusa se javljaju kod vrsta koje imaju plodno tijelo tipa apotecije. Inoperkulatni askusi imaju tanak zid i kod njih se spore oslobađaju nakon dezintegracije zida askusa ili formiranjem pukotine na vrhu. Javljaju se kod gljiva koje obrazuju apoteciju (Lecanoromycetes, Leotiomycetes, Orbiliomycetes), periteciju (Sordariomycetes) i kleistoteciju (Sordariomycetes i Leotiomycetes). Prototunikatni askusi su ovalni ili blago batinasti, tankih zidova, nakon čije dezintegracije se spore pasivno oslobađaju. Posjeduju ih gljive koje obrazuju apoteciju (Lecanoromycetes), periteciju (Sordariomycetes) i kleistoteciju (Eurotiomycetes). Tankozidni operkulatni, inoperkulatni i prototunikatni askusi se jednim imenom nazivaju unitunikatni. Bitunikatni askusi imaju dva zasebna omotača askusa: spoljašnji egzotuniku i unutrašnji endotuniku. Produkuju ih askostrome lihenizovanih i nelihenizovanih vrsta iz klasa Dothideomycetes, Arthoniomycetes i Eurotiomycetes.

Podrazdio Pezizomycotina se dijeli na 13 klasa među kojima se izdvajaju sledeće:

Klasa Pezizomycetes obuhvata gljive koje obrazuju askokarpe tipa apotecije. Askusi se formiraju na unutrašnjoj površini diskolikih ili čašolikih otvorenih plodnih tijela, a askospore se aktivno izbacuju. To su saprotrofne gljive koje rastu na zemljištu, trulim stablima ili izmetu životinja. Neki predstavnici žive u mikorizi ili su biljni patogeni. Klasa sadrži samo jedan red Pezizales sa 16 porodica i skoro 1700 vrsta. Neke vrste, kao što su *Peziza sp.*, ili *Sarcoscypha coccinea* (crvena čašica – vijesnik proljeća) obrazuju jarko obojena plodna tijela veličine nekoliko centimetara. Među pezizama, međutim, ima i predstavnika čiji je prečnik apotecije manji od jednog milimetra. Apotecija može biti sa posebno diferenciranom drškom ili sjedeća, bez izražene drške. U red Pezizales spadaju i jestive epigeične gljive iz roda *Morchella* (smrčci) i hipogeične gljive iz roda *Tuber* (tartufi). Takođe, ovdje spadaju i neke otrovne vrste iz rodova *Gyromitra* i *Helvella* (hrčci) (Slika 106). Najveći broj vrsta, njih oko 500, pripada porodici Pyronemataceae. Njihova čašolika ili diskoidna apotecija može biti sesilna ili na kratkoj dršci, prečnika od 1 mm do 12 cm. Zbog prisustva karotenoidnih pigmenata često su narandžasto ili crveno

obojena, kao što je to slučaj sa vrstom *Aleuria aurantia* (narandžasta zdjeličarka) (Slika 107).



Slika 106. *Helvella crispa*



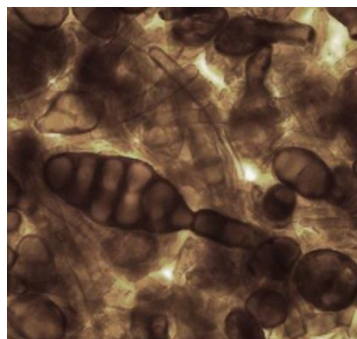
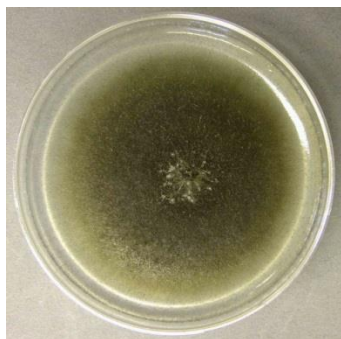
Slika 107. *Aleuria aurantia*

Klasa Dothideomycetes je, sa oko 19000 opisanih vrsta, najveća i morfološki najraznovrsnija grupa u okviru podrazdjela Pezizomycotina. Plodna tijela su flašolike pseudotecije, iako se mogu javiti i u drugim oblicima. U stromi sačinjenoj od vegetativnih hifa se obrazuju šupljine – lokule unutar kojih će se formirati askusi. Otuda i raniji naziv ove klase Loculoascomycetes koja je danas podijeljena na dvije klase: Dothideomycetes i Eurotiomycetes. Askusi su bitunikatni, sa debelim vanjskim i tankim unutrašnjim omotačem koji prsne i aktivno izbacuje spore. Većina vrsta su saprotrofi na raspadajućem biljnom materijalu ili izmetu životinja. Neke ulaze u sastav lišajeva ili mikorize, a znatan broj su biljni patogeni.

Klasa Dothideomycetes se dijeli na 2 podklase:

- **Dothideomycetidae** u lokulama nemaju vertikalne sterilne hife parafize ni pseudoparafize. Ovdje spadaju garave plijesni iz rodova *Alternaria*, *Cladosporium*, *Capnodium* itd. Ove gljivice su biljni patogeni, ali obično ne pričinjavaju veliku štetu biljkama domaćinima. Izuzetak su vrste iz rodova *Alternaria* (Slika 108) i *Cladosporium*, koje su odgovorne za 20% gubitaka u poljoprivredi. One su i poznati alergeni i naročito velike probleme stvaraju astmatičarima i oboljelim od HIV-a.
- **Pleosporomycetidae** u svojim lokulama sadrže pseudoparafize, tj. sterilne hife koje su pričvršćene sa oba kraja unutar pseudotecije ili je gornji kraj slobodan. Najveći broj vrsta (4700) pripada redu Pleosporales. Većinom su saprobi u terestičnim ili akvatičnim ekosistemima, ali ima i parazitskih vrsta. Najbolje su proučene vrste koje pričinjavaju znatne štete na poljoprivrednim kulturama: *Cochliobolus heterostrophus* koja parazitira na kukuruzu, *Phaeosphaeria nodorum* koja napada pšenicu i *Leptosphaeria maculans* koja izaziva oboljenje

„crna noga” na biljkama iz porodica kupušnjača (Brassicaceae). Vrsta *Venturia inaequalis* je parazit na jabukama koji uzrokuje značajne štete



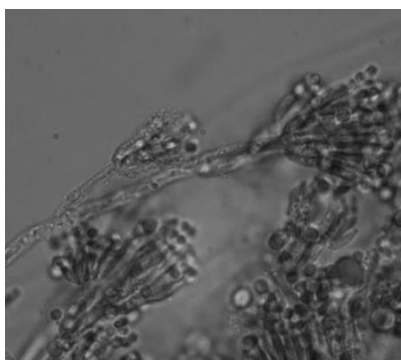
Slika 108. Kolonija i konidije *Alternaria* sp.

Klasa Eurotiomycetes obuhvata 3 podklase gljiva koje obrazuju zatvorena plodna tijela kleistotecije:

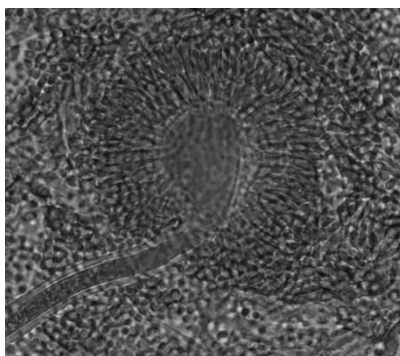
- Podklasa **Chaetothyriomycetidae** sadrži većinom lihenizovane gljive kao što je *Verrucaria nigrescens*.
- Podklasa **Eurotiomycetidae** obuhvata preko 1000 vrsta gljiva. Predstavnici **reda Onygenales** sadrže enzime koji razgrađuju keratin pa su česte na rožnim tvorevinama životinja. Ovdje spadaju i neki patogeni čovjeka kao što su *Trichophyton rubrum*, uzročnik atletskog stopala, i *Coccidioides immitis* koji uzrokuje kokcidioidomikozu. Najveći broj vrsta iz ove podklase pripada **redu Eurotiales**. Riječ je o kosmopolitski rasprostranjenim saprotrofima koji se razvijaju u zemljištu ili na raspadajućem biljnom materijalu. Neki od njih mogu izazvati i oboljenja čovjeka i životinja. Ovdje spadaju neki za čovjeka veoma značajni rodovi gljiva među kojima su svakako najpoznatiji *Penicillium* i *Aspergillus*. Rod *Penicillium* obuhvata oko 300 vrsta plavih plijesni među kojima su najznačajnije *P. chrysogenum* i *P. notatum* koje sintetišu antibiotik penicilin. Prema nekim shvatanjima, ova dva naziva odnose se na jednu vrstu penicilijuma. U prehrambenoj industriji su značajni *P. candidum*, *P. camemberti*, *P. glaucum* i *P. roqueforti* koji se koriste u proizvodnji različitih vrsta sira. Nisu sve vrste penicilijuma korisne za čovjeka: *Penicillium verrucosum* je psihrofilna gljiva koja može izazvati kvaranje hrane u frižideru, a česta je na žitaricama (naročito na ječmu, kukuruzu, ovsu i pšenici). Sintetiše mikotoksin ohratoksin A koji ima teratogeno i kancerogeno dejstvo. *Penicillium expansum* je biljni patogen koji se javlja na jabukama, kruškama, kukuruzu, riži, jagodama i paradajzu. Takođe sintetiše neurotoksin patulin i kancerogeni nefro i

hepatotoksin citrinin. Vrsta *P. regulosum* uništava zaštitna stakla i optičke instrumente.

U prirodi vrste iz ovog roda su zemljišni saprotrofi koji se mogu naći skoro svugdje gdje ima organske materije u fazi raspadanja. Talus penicilijuma je razgranata micelija čije ćelije sadrže veći broj jedara. Sa micelije polaze konidiofori koji se završavaju metličasto razgranatim konidioforom na čijem se vrhu nalaze konidiogene ćelije – fijalide (Slika 109). Na vrhu flašolikih fijalida pupljenjem se obrazuju konidije. Konidiofori mogu biti grupisani u snopiće koremije. Polno se razmnožava pomoću jednoćelijskih askospora koje se formiraju u askusima unutar kleistotecija. Dugo vremena se smatralo da penicilijum ima samo anamorfni stadijum.



Slika 109. Konidiofor sa konidijama *Penicillium* sp.



Slika 110. Konidiofor sa konidijama *Aspergillus* sp.

Aspergillus predstavlja anamorfni stadijum nekoliko stotina vrsta konidijalnih gljiva. Miceliju čine septirane hife koje obrazuju veliki broj bezbojnih konidiofora. Konidiofor na kraju nosi proširenu loptastu vezikulu sa koje polaze flašolike ćelije fijalide (Slika 110). Na suženom dijelu fijalida nastaju žutozelene konidije koje potiskuju jedna drugu. Fijalide mogu biti uniserijatne (raspoređene u jednom redu) ili biserijatne (raspoređene u dva reda). Čitava ova struktura izgledom podsjeća na tratinčice. Samo za nekoliko vrsta je dokazano postojanje i teleomornog stadijuma koji obrazuje kleistoteciju. Većina vrsta iz roda *Aspergillus* su saprotrofne gljive koje odlično podnose ekstremne uslove kao što su visok osmotski pritisak ili nedostatak nekih nutrijenata (oligotrof). Rastu u sredinama sa visokom koncentracijom soli ili šećera pa su čest uzročnik kvarenja hrane. Oko 60 vrsta iz ovog roda su patogeni čovjeka i životinja. *A. flavus* je uzročnik aspergiloze, a sintetiše i aflatoksin B1 za koji se smatra da je najkancerogenija supstanca biološkog porijekla. U organizam čovjeka toksin najčešće dopijeva preko mlijeka, mesa i

mliječnih proizvoda u kojim se može naći kada se stoka hrani buđavom hranom. Zanimljivo je da ova gljivica inače živi kao saprotrof u zemljištu, a patogena je i za biljke. Česta je na žitaricama, leguminozama i lješnjacima. Konzumiranje kontaminirane hrane može dovesti do raka jetre. Neki predstavnici ovog roda imaju značajnu industrijsku primjenu: *A. niger* se koristi za dobijanje limunske kiseline, a *A. oryzae* za dobijanje amilaze i u proizvodnji soja sosa.

- Podklasa **Mycocaliciomycetidae** sadrži uglavnom saprotrofne lihenizovane gljive koje obrazuju apoteciju, kao što su npr. *Mycocalicium subtile* i *Sphinctrina turbinata*.

Klase Lichinomycetes i Arthoniomycetes obuhvataju gljive koje ulaze u sastav lišajeva. Plodna tijela su im tipa apotecije.

Klasa Lecanoromycetes je najveća klasa lihenizovanih gljiva. Samo red Lecanorales obuhvata oko 6000 vrsta lihenizovanih gljiva među kojima su široko rasprostranjeni rodovi *Cladonia*, *Lecanora*, *Alectoria*, *Parmelia*, *Cetraria*, *Evernia* (Slika 111), *Usnea*, *Ramalina*, *Lobaria*, *Peltigera*, *Xanthoria* (Slika 112) i druge.



Slika 111. *Evernia* sp.



Slika 112. *Xanthoria parietina*

Klasa Geoglossomycetes obuhvata terestrične gljive koje obrazuju batinaste askokarpe veličine 2-8 cm. Zbog specifičnog oblika plodnih tijela u narodu su poznati kao „zemljini jezici“ (eng. *earth tongues*). Himenija se nalazi na gornjem dijelu askokarpa. Obično su tamne boje zbog mrkih, višćelijskih spora. Predstavnik je *Geoglossum glutinosum* (Slika 113).



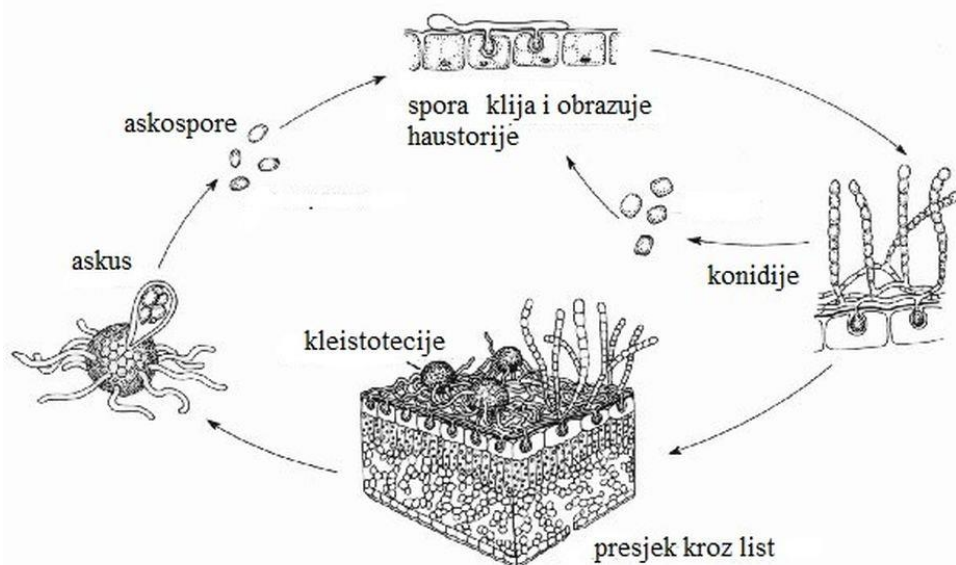
Slika 113. *Geoglossum glutinosum*

Klasa Laboulbeniomycetes obuhvata jedinstvenu grupu gljiva koje žive kao obligatni ektoparaziti na insektima i drugim artropodama. Do danas je opisano oko 2000 vrsta koje se mogu naći i na kopnu i u vodenoj sredini. Ne obrazuju hife već im je talus celularan i pričvršćen je za egzoskelet domaćina pomoću tamne, stopalaste ćelije. Plodna tijela su tipa peritecije veoma malih dimenzija, obično manja od 1 mm u prečniku. Obrazuju haustorije pomoću kojih se snabdijevaju hranjivim materijama, ali obično ne ubijaju svog domaćina. *Herpomyces periplanetae* živi na antenama žohara. Vrste iz roda *Laboulbenia* parazitiraju na muhamama, grinjama i tvrdokrilcima.

Klasa Leotiomycetes obuhvata 510 rodova gljiva koje su morfološki i ekološki veoma raznovrsne. Među njima je veliki broj biljnih patogena, ali i terestričnih i akvatičnih saprotrofa, mikorizalnih gljiva i mikoparazita. Plodna tijela su im najčešće sitne apotecije ili kleistotecije. Askusi su cilindrični, unitunikatni, bez operkuluma, sa porom na vrhu kroz koju se oslobađaju spore.

U ovu klasu spada **red Erysiphales** koji obuhvata oko 100 vrsta obligatnih biljnih patogena. Bijela, paučinstva micelija se razvija na površini biljke, obično i na licu i na naličju listova. Hranjive materije apsorbiraju pomoću haustorija koje prodiru u epidermalne ćelije domaćina. Bespolno se razmnožavaju konidijama koje se formiraju u jednom nizu na kratkim uspravnim konidioforima (Slika 114). Konidije kao fini puder ili pepeo prekrivaju površinu listova pa se ove gljive nazivaju još i pepelnice. U jesen obrazuju sitne kleistotecije, obično manje od 0,1 mm u prečniku. Na kleistotecijama se nalaze izraštaji apendiksi pomoću kojih se zakače za životinje koje ih rasijavaju. Nakon perioda mirovanja ili dormancije tokom zime, u proljeće askusi unutar kleistotecije rastu i cijepaju peridiju oslobađajući na taj način askospore u spoljašnju sredinu. Kada askospora dospje na površinu odgovarajućeg domaćina klija obrazujući septiranu miceliju izgrađenu iz jednojernih ćelija. Infekcija zdravih biljaka se vrši i konidijama tokom čitave

vegetacione sezone pa pepelnice u kratkom vremenskom periodu mogu nanijeti velike štete poljoprivrednim kulturama. Među ekonomski najznačajnijim vrstama su *Erysiphe cruciferarum* koja napada biljke iz porodice kupusnjača kao što su kupus, karfiol, brokuli, prokelj i druge. *Erysiphe betae* je pepelnica šećerne repe i cvekle koja je odgovorna i za 30% gubitka ukupnog prinosa. *Microsphaera alphitoides* je najčešći uzročnik oboljenja hrastova na području Evrope. Karakterišu je kleistotecije sa razgranatim apendiksima. *Uncinula necator* je pepelnica vinove loze koja inficira listove i zelene bobice smanjujući prinos i kvalitet grožđa.



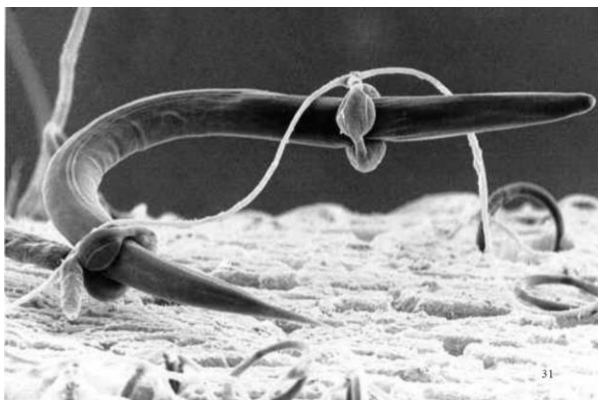
Slika 114. Životni ciklus pepelnica.

Red Helotiales obuhvata oko 4000 vrsta gljiva koje obrazuju čašoliku ili tanjirastu apoteciju sa inoperkulatnim askusima. Za razliku od ostalih predstavnika klase Leotiomyces, askusi im imaju blago zadebljale zidove. Većina su saprotrofi na zemljištu, trulim panjevima ili izmetu životinja. Neke vrste kao što je *Rhizoscyphus ericae* obrazuju mikorizu. Ovdje spadaju i neki veoma destruktivni biljni patogeni kao što je *Monilinia fructicola* (Slika 115) koja izaziva truljenje breskvi, nektarina, trešanja i drugog voća. Siva plijesan napada cvjetove koji se suše i otpadaju tako da se iz inficiranih cvjetova uopšte ne obrazuju plodovi. Drugi veoma značajan patogen iz ovog reda je *Sclerotinia sclerotiorum* koja je naziv dobila zbog karakterističnih crnih, dormantnih sklerocija koje obrazuje u jesen. Na površini biljke se obrazuje bijela, pamučasta, razgranata micelija koja se može razviti na svim biljnim organima. Napada veliki broj biljaka uključujući povrće i ukrasne biljke.



Slika 115. Kolonija i konidiofor *Monilinia fructicola*

Klasa Orbiliomycetes sadrži samo jedan red Orbiliales, jednu familiju Orbiliaceae i oko 300 vrsta u okviru 12 rodova. Plodno tijelo im je sitna, providna ili jarko obojena apotecija. Bepolno se razmnožavaju konidijama. Ove gljive su široko rasprostranjene u ekvatorijalnom pojasu, a karakteriše ih veliki broj karnivornih vrsta. Hrane se uglavnom nematodama koje hvataju pomoću posebnih adhezivnih hifa prstenastog oblika kojima formiraju zamke ljepljive površine. Kada dođu u kontakt sa nematodama hifa se kao omča steže oko žrtve (Slika 116). Razgranate hife zatim prodiru u tijelo nematode i apsorbiraju mekana tkiva. Vrsta *Arthrobotrys dactyloides* se koristi u staklenicima za biološku kontrolu nematoda.

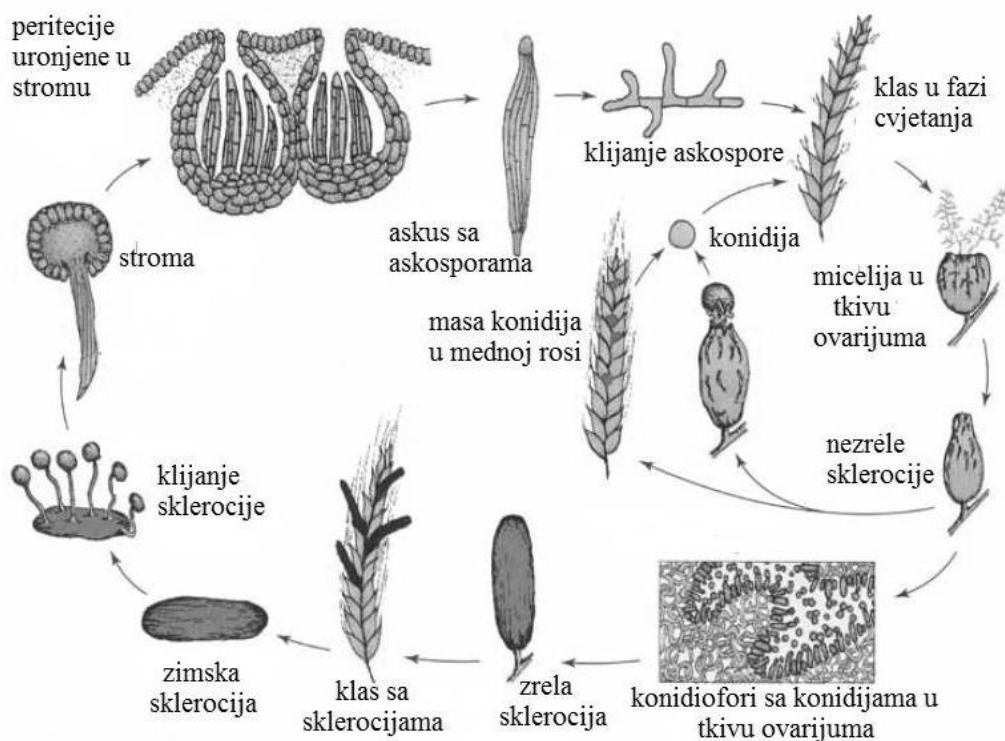


Slika 116. Nematoda uhvaćena u zamku od hifa *Arthrobotrys dactyloides*.

Klasa Sordariomycetes sadrži preko 600 rodova i 3000 opisanih vrsta. Više od 100 rodova spada u *incertae sedis*, tj. nije tačno definisano kojoj podklasi pripadaju. Ovdje spadaju većinom nelihenizovane gljive koje obrazuju periteciju sa inoperkulatnim unitunikatnim ili prototunikatnim askusima.

Peritecije se mogu javiti solitarno ili u grupama, na površini micelije ili utisnute u stromu. Samo manji broj predstavnika obrazuje kleistoteciju. Ovo su kosmopolitske gljive među kojima se nalaze kako patogeni biljaka, drugih gljiva i životinja, tako i saprotrofne vrste koje su značajni razlagači organske materije. Mogu se naći i u akvatičnim i u marinskim ekosistemima gdje razlažu lignin i celulozu iz uginulih makrofita i algi. Kod velikog broja predstavnika je karakterističan pleomorfizam sa dva ili više anamorfnih stadijuma koji imaju jedan zajednički teleomorf. Dijele se na tri podklase:

Podklasa Hypocreomycetidae obuhvata većinom saprotrofe koji se razvijaju na trulim deblima i u zemljištu, ali i parazite životinja i biljne patogene. **Red Hypocreales** sadrži gotovo 3000 vrsta koje formiraju obično jarko žuto, narandžasto ili crveno obojene peritecije. Svakako najpoznatiji predstavnik ovog reda je *Claviceps purpurea* ili „glavnica raži” koja parazitira na travama i žitaricama, najčešće na raži, pšenici, ovsu i ječmu. Konzumiranjem brašna od zaraženih zrna u organizam čovjeka dopijevaju alkaloidi ergotamin i kornutin koje sadrže njene sklerocije. Ovi alkaloidi su veoma toksični i uzrokuju ergotizam – oboljenje koje može imati letalan ishod. Danas se ergotizam rijetko javlja jer se vrši zdravstvena kontrola usjeva i stvorene su otporne sorte.



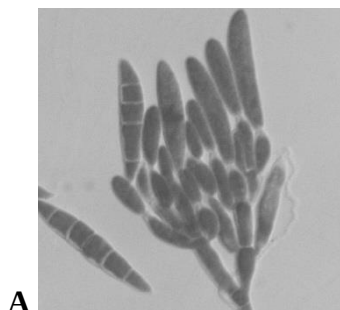
Slika 117. Životni ciklus *Claviceps purpurea*

Biljke se inficiraju askosporama gljive dok su u fazi cvjetanja (Slika 117). Kad askospore dospiju na žig tučka ili u nektar cvijeta, klijaju i prodiru u plodnik u kom se obrazuje micelija. Vrlo brzo se obrazuje masa konidiofora sa jednoćelijskim, bezbojnim konidijama. U cvjetnoj šupljini se pritom nakuplja slatkasta tečnost poznata pod nazivom „medna rosa” koja privlači insekte. Na taj način insekti prenose konidije i šire infekciju na zdrave biljke. Nakon nekoliko nedjelja micelija u plodniku nakuplja rezervne materije, postaje gusta i zbijena i na poslijetku formira tvrdnu sklerociju. Sklerocija je mrke ili crne boje, izduženog vretenastog oblika, dužine do 5 cm. Razvija se u isto vrijeme kada sazrijeva sjeme raži i zbog svog specifičnog izgleda u narodu je poznata kao „pseći nokti”. Nakon sazrijevanja sklerocije padaju na tlo i miruju sve do proljeća. Sa povećavanjem temperature iz sklerocije se razvije tridesetak stroma koje se sastoje iz dugačke drške i loptaste glavice u koju su utisnute kruškaste peritecije bez parafiza. U svakom askusu se razvija po 8 končastih askospora koje nakon sazrijevanja u uslovima visoke vlažnosti cure kroz ostiolum. Askospore rasijavaju insekti, kišne kapi i vjetar i kada dospiju na cvijet raži ciklus se ponavlja.

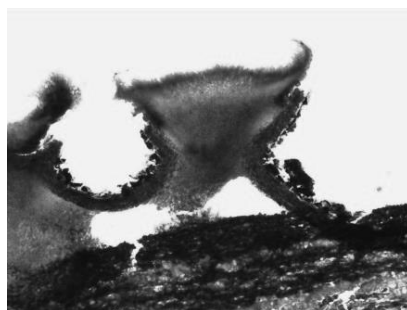
U umjereno-kontinentalnom području naročito su široko rasprostranjene gljive iz roda *Fusarium*. Veliki broj vrsta su saprotrofi u zemljištu koje svojom aktivnošću povećavaju kvalitet zemljišta. Međutim, među njima se nalaze i brojni patogeni biljaka i životinja, kao i vrste koje produkuju mikotoksine koji kroz lanac ishrane dopijevaju u organizam čovjeka. *Fusarium solani* se tako normalno može naći u zemljištu, kod čovjeka izaziva osteomijelitis (infekcija kostiju), dermatomikozu i keratitis (oboljenje očiju), a također može dovesti i do truljenja korijena krompira, soje, krušaka i drugih ekonomski značajnih biljaka. Naročito velike štete u poljoprivredi nanosi *Fusarium graminearum* koji inficira ječam, pšenicu i kukuruz. Rod *Fusarium* karakteriše produkcija dva tipa konidija: makrokonidija i mikrokonidija. Sa razgranate septirane micelije polaze konidiofori koji se na krajevima granaju u tanke fialide. Kraće fialide produkuju septirane, zašiljenje makrokonidije (Slika 118), dok su mikrokonidije okrugle, obično bez septi i produkuju se na izduženim fialidama.

Rod *Nectria* obuhvata oko 80 vrsta koje žive kao saprotrofi na drvnoj masi u fazi raspadanja, ali i kao paraziti na drveću, nanoseći velike štete u šumarstvu i voćarstvu. *Nectria cinnabarina* prodire preko povređene kore, zalomljenih grančica i drugih rana gdje se micelija prvo razvija u nekrotičnom tkivu, a zatim se širi i na zdrave dijelove domaćina. U proljeće se pod korom obrazuju jastučaste strome intenzivne roze boje. Potom se na površini kore javljaju narandžasti jastučići sa palisadno poredanim konidioforima. Ove strome se obrazuju tokom čitave godine i naročito su upadljive u toku vlažnog vremena kada bubre. Jednoćelijske, ovalne ili cilindrične konidije se oslobađaju u sluzavoj masi. Zimi na stromi mogu obrazovati loptaste, mrkocrvene peritecije sa razvijenim parafizama u himenijskom sloju (Slika 119). Unutar cilindričnih

askusa se obrazuje 8 dvoćelijskih askospora koje u rano proljeće cure kroz ostiolum. Spore se raznose vjetrom ili kišnim kapima i inficiraju nove biljke. Najčešće parazitiraju na bukvi, javoru, brezama i drugom listopadnom drveću, a javljaju se i na jabukama i orasima. Vrsta *Nectria galligena* izaziva rak kore jabuke.



A
Slika 118. *Fusarium* sp.
(makrokonidije)



B
Slika 119. *Nectria cinnabarina*
(peritecija)

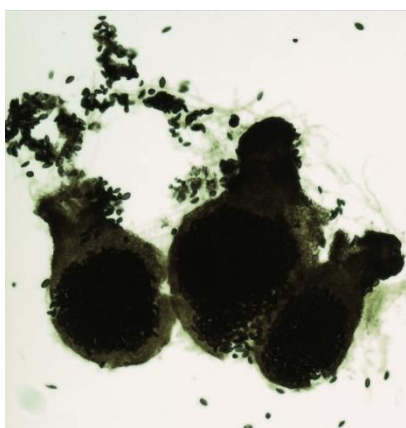
U red Hypocreales spada i rod *Cordyceps* koji parazitira na insektima i drugim artropodama. Među entomofagim gljivama naročito je cijenjena gljiva zombi *Ophiocordyceps sinensis*, koja se koristi u tradicionalnoj kineskoj medicini (cijena dostiže i 20.000 dolara po kilogramu pa često dolazi do katastrofalnih sukoba između stanovnika sela na područjima gdje raste). Gljive iz roda *Trichoderma* se koriste u biokontroli drugih gljiva koje izazivaju oboljenja biljaka.

Ostali redovi u okviru podklase Hypocreomycetidae su Coronophorales, Microascales i Melanosporales. **Red Coronophorales** obuhvata oko 90 saprotrofnih vrsta. Predstavnici **reda Microascales** su također saprotrofi u zemljištu, na raspadajućem biljnom materijalu ili na izmetu životinja. Među njima ima i patogeni, kao što je *Ceratocystis fimbriata*, koja izaziva oboljenje slatkog krompira, a može inficirati i biljku kakao. **Red Melanosporales** obuhvata uglavnom saprotrofe koji razlažu drvenu masu, a vrstama su naročito brojni rodovi *Melanospora* i *Ceratostoma*.

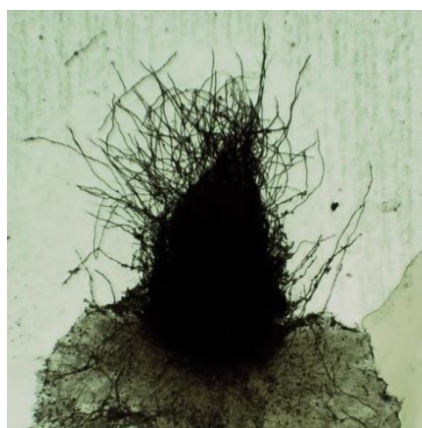
Podklasa Sordariomycetidae obuhvata 6 redova i 31 neklasifikovan takson u okviru *incertae sedis*. **Red Diaporthales** obuhvata biljne patogene među kojima su najznačajniji *Cryphonectria parasitica*, koja izaziva propadanje stabala kestena, i vrste iz roda *Diaporthe*, koje parazitiraju na leguminozama i citrusima, a mogu izazvati i toksikoze domaćih životinja. Bespolno se razmnožavaju konidijama koje se obrazuju unutar kruškastih piknidija. Plodno tijelo je tipa peritecije.

Najznačajniji predstavnik **reda Ophiostomatales** je *Ophiostoma ulmi* koja dovodi do sušenja brijesta.

Najveći broj vrsta podklase Sordariomycetidae pripada **redu Sordariales**. Predstavnici ovog reda obrazuju tamne, kruškaste peritecije sa unitunikatnim, cilindričnim askusima. Askospore su takođe smeđe ili crne, često sa izraženim ornamentima na površini. Vrsta *Neurospora crassa* je značajan model organizam u biologiji jer se lako gaji u laboratorijskim uslovima. Pritom u životnom ciklusu dominira haploidni stadijum sa svega 7 hromozoma, što znatno olakšava genetička i molekularna istraživanja. Drugi model organizam koji se često koristi u genetičkim istraživanjima je *Sordaria fimicola* koja je u prirodi česta na izmetu biljojednih životinja. Obrazuje crne ostiolarne peritecije (Slika 120) sa 8 mrkih, linearno raspoređenih askospora u svakom askusu. Česte su i vrste iz roda *Chaetomium* koje obrazuju tamne peritecije prekrivene dlakastim izraštajima (Slika 121). U svakom askusu obrazuju 8 limunastih maslinastih ili smeđih spora. Spore ovih gljiva izazivaju alergijske reakcije kod ljudi, a mogu izazvati i duboke mikoze. Inače je riječ o saprotrofnim gljivama koje su česte u zemljištu, na raspadajućem biljnom materijalu i na izmetu herbivora.

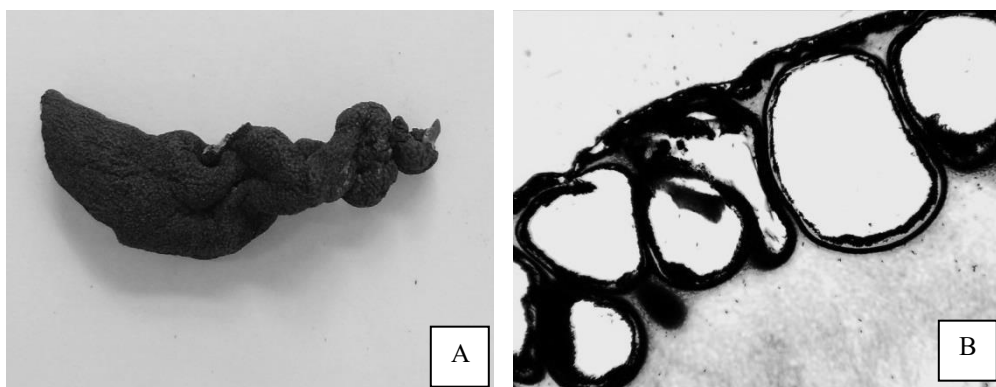


Slika 120. Peritecija *Sordaria* sp.



Slika 121. Peritecija *Chaetomium* sp.

Podklasa Xylariomycetidae predstavlja najmanju podklasu u okviru klase Sordariomycetes. Sadrži samo jedan red Xylariales sa 7 porodica i oko 2000 vrsta od kojih 1300 pripada porodici Xylariaceae. Obuhvata vrste koje razlažu drvenu masu, a znatan broj vrsta su endofite i biljni patogeni. Karakteristične su po tome što formiraju krupne mrke ili crne strome na trulim stablima, ali ima i predstavnika isključivo mikroskopskih dimenzija. Većinom produkuju tamnu periteciju sa tamnosmeđim, jednoćelijskim askosporama i pravim parafizama u himenijalnom sloju (Slika 122).



Slika 122. *Xylaria polymorpha*: A – stroma; B – peritecije

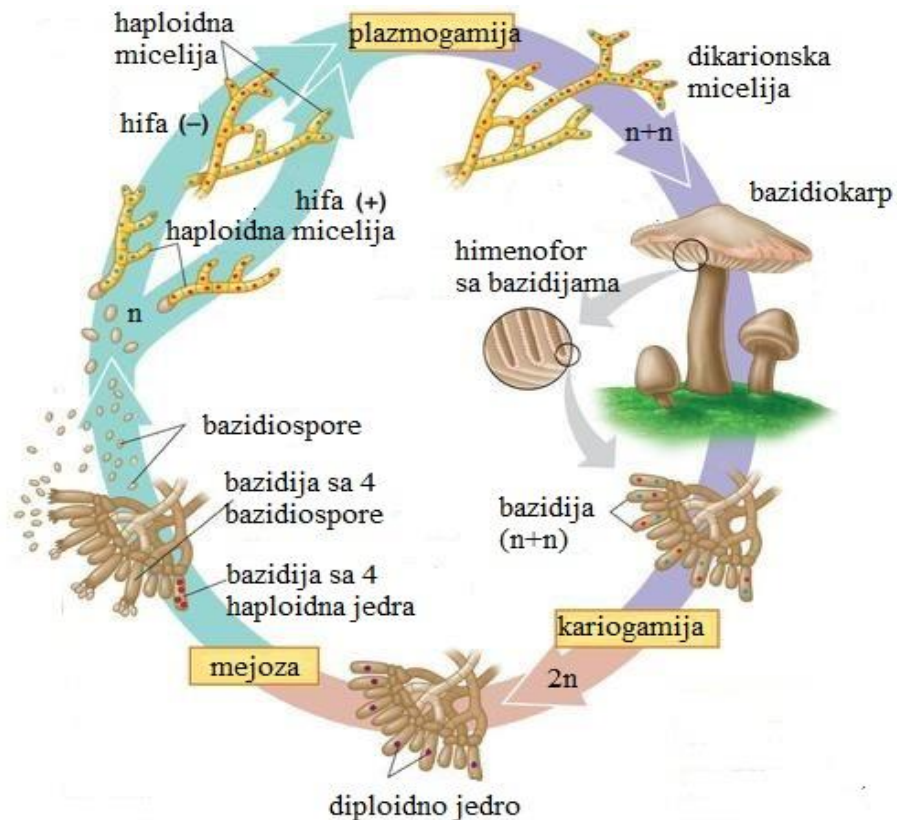
Xylaria polymorpha (mrtvački prsti ili đavolji prsti) je saprotrof koji se javlja na panjevima i stablima, najčešće bukve i hrasta. Naziv je dobila po tamnim, bradavičastim, klavaroidnim stromama koje vire iz zemlje. Bradavičasta ispupčenja predstavljaju otvore peritecija koje su utisnute u stromu. Bespolno se razmnožava konidijama.

6.8. Basidiomycota

Razdio Basidiomycota obuhvata oko 31600 do sada opisanih vrsta. Talus im je dobro razvijena, končasta, septirana micelija sa složeno građenim dolipornim septama. Hife su razgranate sa dobro razvijenim anastomozama i obrazuju gustu mrežastu strukturu. Samo mali broj predstavnika je u formi kvasca. Micelarne forme obrazuju dva tipa micelije: primarnu haploidnu, koja je kratkotrajna, i dominantnu sekundarnu dikariontnu miceliju. Hife sekundarne micelije karakteriše prisustvo kljunastog izraštaja koji predstavlja mehanizam za održavanje dikarionskog stanja prilikom rasta hife. One su i šire, razgranatije i brže rastu u odnosu na hife primarne micelije. Kod parazitskih vrsta infekcija može biti izazvana isključivo sekundarnom micelijom. Sekundarna micelija homotalusnih vrsta nastaje prelaskom jedra iz jedne haploidne ćelije u drugu. Znatno češće su heterotalusne vrste i kod njih se sekundarna micelija formira spajanjem ćelija različitih kompatibilnih primarnih micelija. Primarna micelija se obrazuje klijanjem haploidnih bazidiospora koje mogu dati hife „+“ ili „-“ pola.

Osnovna karakteristika Basidiomycota jeste da u polnom procesu dolazi do obrazovanja specijalizovane mješkolike strukture bazidije na kojoj se formiraju najčešće četiri egzogene mejotičke spore – bazidiospore (Slika 123). Polni proces je somatogamija, tj. kao i kod Ascomycota, ne dolazi do obrazovanja posebnih reproduktivnih struktura već se spaja sadržaj dvije

haploidne ćelije. Pritom su plazmogamija i kariogamija vremenski distancirane. Dijeljenjem dva jedra dikariona nastaju četiri haploidna jedra od kojih jedno prelazi u kljunasti izraštaj, jedno ostaje u bazalnom dijelu ćelije, a dva jedra suprotnih polova prelaze u vršni dio hife. Bazalni dio i kljunasti izraštaj se odvoje septama, a od vršnog dijela se formira bazidija. Unutar bazidije dolazi do kariogamije nakon čega se novonostali zigot dijeli mejozom pa zatim mitozom. Na ovaj način se formiraju četiri haploidna jedra koja prelaze u sterigme – izraštaje na bazidiji. Vrh sterigmi je proširen i kada jedro dopiše u prošireni dio formirane su bazidiospore.



Slika 123. Životni ciklus Basidiomycota

Bazidije se obrazuju na vrhovima generativnih hifa na specifičnim plodnim tijelima koja se jednim nazivom označavaju kao bazidiokarp. Bazidiokarpi mogu biti različiti: u formi pečurke, konzolasti, trbušasti, resupinantni, želatinozni itd. U Basidiomycota se ubrajaju i vrste koje ne obrazuju plodna tijela, već se bazidije formiraju direktno na miceliji i umjesto bazidiospora nastaju trajne teliospore. Takve su rđe i garke koje izazivaju oboljenja biljaka. Međutim, postoje i gljive koje imaju poznat samo anamorfni stadijum, ne obrazuju bazidije, a ipak se ubrajaju u ovu grupu. Anamorfne gljive

se razmnožavaju obrazovanjem konidija, hlamidospora ili jednoćelijskih fragmenata artrospora. Njihova klasifikacija je izvršena prije svega na osnovu filogenetskih i molekularnih analiza, kao i zbog posjedovanja dominantnog dikarionskog stadijuma i specifičnog kljunastog izraštaja za njegovo održavanje.

Gljive iz razdjela Basidiomycota su većinom saprotrofi, a veliki broj vrsta obrazuje mikorizu. Među njima su značajne lignikolne gljive koje razlažu složene biljne molekule lignin i celuluzu. Veliki broj vrsta su biljni patogeni, a samo mali broj vrsta izaziva mikoze čovjeka i životinja.

Prema savremenoj sistematici razdio Basidiomycota se dijeli na tri podrazdjela: Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina i Agaricomycotina i na klasu Wallemiomycetes. koja nije svrstana niti u jedan od navedenih podrazdjela. Ovdje pripada i 25 rodova koji se označavaju kao *incertae sedis* budući da na osnovu filogenetskih i molekularnih analiza još uvijek nije sa sigurnošću utvrđeno kojoj familiji pripadaju. Tako se npr. rod *Cleistocybe* svrstava u red Agaricales, ali nije poznato u okviru koje porodice, pa se navodi kao *incertae sedis*.

6.8.1. Pucciniomycotina

Podrazdio Pucciniomycotina obuhvata oko 8500 kosmopolitskih vrsta gljiva koje uglavnom žive kao biljni patogeni. Među njima ima i parazita insekata i drugih vrsta gljiva, a najmanji broj vrsta su isključivo saprotrofi. Mali broj predstavnika živi u mikorizi sa orhidejama. Izolovane su iz zemljišta i iz slatkovodnih i marinskih ekosistema od hladnih polarnih predjela pa sve do tropskih i sušnih pustinjskih krajeva. Što se morfološke građe tiče, neki predstavnici Pucciniomycotina su kvasci, a ima i takvih vrsta koje formiraju miceliju sa makroskopskim bazidiokarpima. Ipak većina predstavnika obrazuje sitna plodna tijela mikroskopskih dimenzija pa su veoma teške za pronalaženje i izolaciju. Upravo zbog toga se broj novoopisanih vrsta konstantno povećava. Miceliju formiraju razgranate, septirane hife sa prosto građenim porama bez porine kapice, po čemu se razlikuju od ostalih gljiva iz grupe Basidiomycota koje imaju složene doliporne septe. Od ostalih Basidiomycota se razlikuju i po tome što u njihovom ćelijskom zidu dominira šećer manoza, dok je hitin zastupljen u manjem procentu. Kod velikog broja predstavnika poznat je samo anamorfni stadijum, tj. polno se razmnožavaju veoma rijetko ili polni proces još uvijek nije dokazan. Neke vrste koje su patogeni biljaka imaju veoma složene životne cikluse koji uključuju smjenu nekoliko različitih bespolnih i polnih faza i to na različitim domaćinima. Tako gljive iz roda *Puccinia* koje su poznate kao rđe zbog specifične crvenosmeđe prevlake na listovima i stabljikama biljaka

obrazuju pet različitih tipova spora na dva domaćina. Različiti tipovi spora se označavaju rimskim brojevima:

0 – **piknidiospore** ili **spermacije** su sitne, loptaste haploidne ćelije koje imaju funkciju gameta, a obrazuju se u kruškastim ili loptastim ležištima piknidijama sa otvorom ostiolumom na vrhu;

I – **ecidiospore** (proljećne spore) su dikarionske, jednoćelijske, bespolne spore koje se formiraju u peharastim ecidijama, a nakon oslobađanja inficiraju primarnog domaćina;

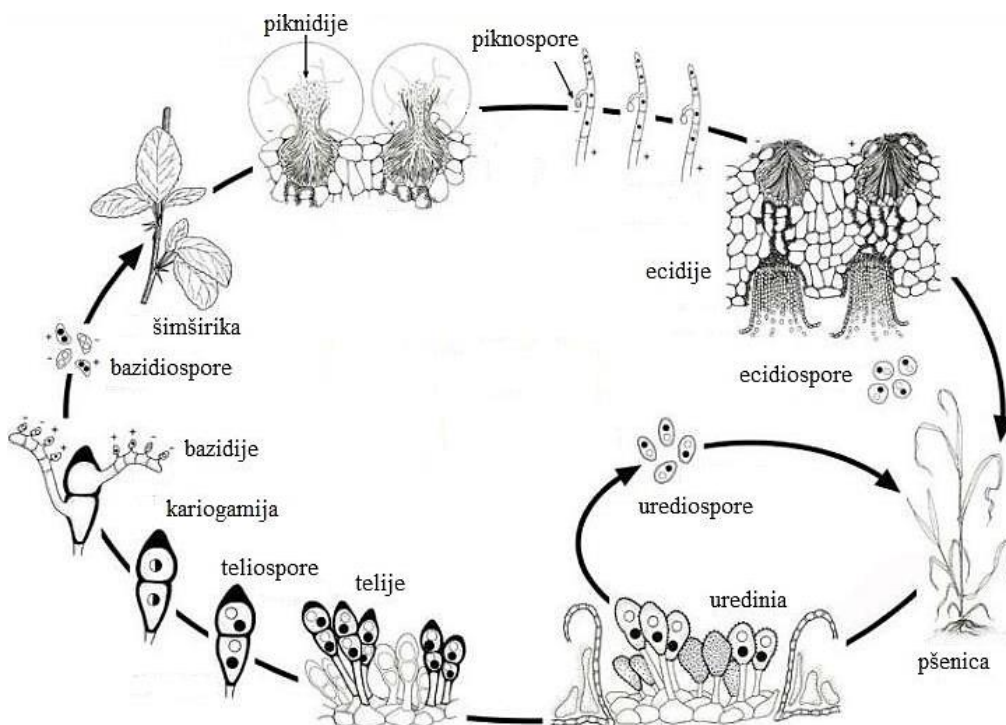
II – **urediospore** (ljetne spore) nastaju u ležištima uredijama koje predstavljaju splet hifa nepravilnog oblika bez posebnog omotača peridije, a formiraju se neposredno ispod epidermisa domaćina. Ovo su takođe vegetativne, jednoćelijske, dikarionske spore koje mogu izazvati reinfekciju sekundarnog domaćina;

III – **teliospore** nastaju u mrkim ležištima koja se zovu telije. Kod vrsta iz roda *Puccinia* su dvoćelijske, sa debelozidnim omotačem koji im omogućava prezimljavanje. Teliospore su u početku u stadijumu dikariona, a zatim dolazi do fuzije jedara i formiranja diploidne spore;

IV – **bazidiospore** ili **sporidije** su haploidne polne spore koje nastaju na frambazidiji. One u proljeće inficiraju primarnog domaćina.

Ne obrazuju sve vrste Pucciniomycotina svih pet stadijuma u svom ciklusu razvika. U zavisnosti koliko različitih stadijuma obrazuju razlikuju se makrociklični, demiciklični i mikrociklični životni ciklus. **Makrociklične** vrste obrazuju svih pet tipova spora. **Demiciklične** vrste ne obrazuju urediospore, dok **mikrociklične** vrste ne obrazuju spermacije, bazidiospore ni ecidiospore. U zavisnosti da li se različiti razvojni stadijumi formiraju na istom ili na različitim domaćinima postoje **heteretske** vrste koje zahtijevaju dva potpuno različita domaćina, i **autetske** vrste kojima se kompletan životni ciklus odvija na jednom domaćinu. Pored Pucciniomycotina heteretske vrste se javljaju još samo kod hitrida (Blastocladiomycetes).

Najbolje je proučen životni ciklus žitne rđe *Puccinia graminis* koja predstavlja model organizam. To je obligatni parazit koji u toku svog razvojnog ciklusa mijenja dva domaćina pa spada u tzv. heteretske, makrociklične vrste. Prvi domaćin je šimširika *Berberis vulgaris*, dok drugi domaćin mogu biti žitarice (pšenica, ječam) ili druge biljke iz porodice trava (Slika 124).



Slika 124. Životni ciklus *Puccinia graminis*

U rano proljeće haploidne bazidiospore koje su dospjele na list šimširike kličaju obrazujući primarnu miceliju. Primarna haploidna micelija se razvija u intercelularnim prostorima šimširike. Apsorpciju vode i hranjivih materija gljiva vrši pomoću specijalizovanih hifa haustorija. U proljeće se na inficiranim listovima šimširike na licu lista formiraju žuto-narandžaste mrlje na kojima se nalaze brojni otvori piknidija. Unutar piknidija se obrazuju piknidiospore uronjene u sluzavu masu i receptivne hife. Iako se i muške i ženske reproduktivne strukture obrazuju na istoj haploidnoj miceliji, ne dolazi do samooplođenja. Sluzava masa u koju su uronjenje piknidiospore ili spermacije je prijatnog mirisa i slatkastog okusa pa privlači insekte koji prenose spermacije do drugih micelija. Spajanjem spermacije jedne micelije i receptivne hife druge micelije nastaje začetak sekundarne dikarionske micelije. Sekundarna micelija raste i na naličju lista šimširike obrazuje peharaste ecidije ispunjene jednoćelijskim, dikarionskim ecidiosporama. Ecidiospore su loptaste, tankih zidova, ispunjene narandžastim masnim kapljicama i mogu odmah klijati u dikarionsku miceliju ako dopiju na odgovarajućeg domaćina iz porodice trava. Jednu do dvije sedmice nakon infekcije novoformirana micelija neposredno ispod epidermisa lista obrazuje spletove hifa uredije koje na kratkim drškama

nose urediospore. Urediospore su takođe narandžasto-crvne, ali su elipsoidnog oblika sa bodljastim izraštajima pa ih je lako razlikovati od prolječnih spora. Tokom cijelog ljeta urediospore se oslobađaju i šire infekciju na druge biljke iz porodice trava gdje klija u novu miceliju bez prethodnog perioda mirovanja. Pred kraj vegetacione sezone formiraju se spletovi hifa telije na kojima se obrazuju mrke, dvoćelijske teliospore. Unutar obe ćelije teliospore dolazi do fuzije haploidnih jedara i nastaje diploidni stadijum. Zahvaljujući debelom omotaču teliospora je otporna na niske temperature i omogućava prezimljavanje gljive. U proljeće obe ćelije teliospore klija obrazujući svaka po jednu frambazidiju. Unutar bazidije se odigrava prvo mejotička, a zatim mitotička dioba pri čemu se formiraju 4 haploidna jedra od kojih su dva „+“, a dva „-“ tipa. Jedra preko drški sterigmi migriraju u bazidiospore. One mogu inficirati isključivo primarnog domaćina šimširiku gdje njihovim klijanjem ponovo nastaje primarna haploidna micelija.

Od ukupno 9 izdvojenih klasa, najveći broj predstavnika, gotovo 75% njih (7800 vrsta), pripada **klasi Pucciniomycetes** i **redu Puccinales**. Gljive iz ovog reda su obligatni patogeni koji izazivaju oboljenja na ekonomski važnim biljkama kao što su žitarice, različite vrste povrća (naročito leguminoze), kafa, jabuke itd. Svi predstavnici u hifama i sporama kao rezervnu materiju sadrže masne kapi bogate lipohromima što im daje karakterističnu narandžastu boju. Zbog toga i inficirane biljke imaju karakterističnu boju pa se oboljenja koja izazivaju gljive iz reda Puccinales nazivaju rđe (Slika 124 E). Svakako je najpoznatija *Puccinia graminis* ili žitna rđa sa podvrstama *Puccinia graminis* f. sp. *hordei* čiji je drugi domaćin ječam, *Puccinia graminis* f. sp. *avenae* koja inficira zob, *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* koja parazitira na pšenici i ječmu itd. U godinama kada se javi može u potpunosti uništiti prinos. *Puccinia malvacearum* je autetska vrsta koja obrazuje samo teliospore i bazidiospore, a inficira biljke iz porodice Malvaceae (sljezovi). Vrste iz roda *Helicobasidium* dovode do truljenja korijena repe, kruške i dudu.

Drugi veliki red u okviru ove klase je **Septobasidiales** koji obuhvata 150 do danas opisanih vrsta. Za razliku od predstavnika reda Puccinales kod kojih dominira dikarionski micelijalni stadijum, kod gljiva iz ovog reda dominira jednoćelijska haploidna forma kvasca. Ovo je jedini red u okviru podrazdjela Pucciniomycotina čiji su predstavnici paraziti insekata i drugih vrsta gljiva. Vrste iz roda *Septobasidium* parazitiraju na biljnim vašima. Postoje međutim i vrste iz ovog roda koje su biljni patogeni: *Septobasidium pilosum* i *Septobasidium theae* nanose velike ekonomske štete jer izazivaju sušenje biljke čaja.

Klasa Microbotryomycetes obuhvata 200 vrsta gljiva. Vrsta *Microbotryum violaceum* uzrokuje oboljenje prašnika na cvjetovima biljaka iz porodice Caryophyllaceae (karanfili) pri čemu se na prašnicima umjesto polena formiraju spore gljive.

Klase *Agaricostilbomycetes*, *Atractiellomycetes*, *Classiculomycetes*, *Cryptomycocolacomycetes*, *Cystobasidiomycetes*, *Mixiomycetes* i *Tritirachiomycetes* sadrže svaka po manje od pedesetak vrsta. Skoro 20% od ukupnog broja patogenih i 60% nepatogenih rodova u okviru ovih klasa su monotipski, tj. sadrže samo jednu jedinu vrstu.

Klasa *Agaricostilbomycetes* obuhvata mikoparazite (rod *Spiculogloea*) i saprotrofe koji su uglavnom izolovani iz uginulog biljnog materijala (rodovi *Agaricostilbum* i *Stilbum*). Vrsta *Sterigmatomyces halophilus* je osmotolerantna i može se naći i u marinskim ekosistemima. Skoro sve vrste u svom razvojnem ciklusu imaju formu kvasca, a teleomorf obrazuje fragmobazidiju.

Klasa *Atractiellomycetes* sadrži oko 40 saprotrofnih vrsta i tri vrste koje žive u mikorizi sa orhidejama. Ovo su jedine poznate gljive iz podrazdjela Pucciniomycotina koje žive u mutualističkoj zajednici sa biljkama. Vrste iz rodova *Leucogloea*, *Hobsonia* i *Infundibura* imaju poznat samo anamorfni stadijum koji se razmnožava konidijama, dok *Atractiella* imaju i polni stadijum razvića u kom formira tipičnu fragmobazidiju.

Klasa *Classiculomycetes* sadrži svega dvije poznate vrste: *Classicula fluitans* i *Jaculispora submerse*. Obe su akvatične vrste koje se mogu naći na trulom lišću u slatkovodnim ekosistemima. Zbog posjedovanja specifičnih binuklearnih haustorija jedinstvenih samo za ovu klasu smatra se da su mikoparaziti. Obe vrste obrazuju hife i bespolno se razmnožavaju konidijama.

Klasa *Cryptomycocolacomycetes* obuhvata takođe samo dvije vrste: *Cryptomycocolax abnormis* i *Colacosiphon filiformis*. Obe su veoma rijetki mikoparaziti koji obrazuju izuzetno dugačku holobazidiju jedinstvenu u svijetu gljiva.

Klasa *Cystobasidiomycetes* obuhvata mali broj vrsta koje imaju formu kvasca i uglavnom su mikoparaziti. Većina rodova su monotipski i sadrže samo jednu vrstu koja naseljava specifično ekstremno stanište (psihrofilne gljive). Rod *Bannoa* obrazuje holobazidiju, dok *Cystobasidium* i predstavnici drugih rodova obrazuju fragmobazidiju.

Klasa *Mixiomycetes* obuhvata samo jednu vrstu *Mixia osmundae* koja je prvobitno opisana kao Ascomycota *Taphrina osmundae* zbog velike sličnosti njenih sporogenih ćelija sa askusom. Ovo je vrlo rijetka vrsta koja živi kao intracelularni parazit listova paprati iz roda *Osmunda*. Unutar domaćina obrazuje hife koje na površini lista formiraju neseptirane, vrećaste, sporogene ćelije jedinstvene u carstvu gljiva. Posjedovanje cenocitičnih hifa je takođe veoma rijetko za bazidiomikote. Kada se gaji u kulturi ima formu kvasca i razmnožava se pupljenjem.

Klasa Tritirachiomycetes obuhvata samo jedan rod *Tritirachium* sa 6 do danas opisanih vrsta. I one su dugo svrstavane u Ascomycota zbog sličnosti konidiofora sa gljivama iz podrazdjela Pezizomycotina. Sve vrste su anamorfne plijesni bez poznatog polnog stadijuma. Vrsta *T. dependens* je parazit na gljivama iz roda *Penicillium*, kao i na nekim drugim askomikotama. Vrste *T. oryzae* i *T. roseum* izazivaju oboljenja vlasista kose i rožnjače oka čovjeka.

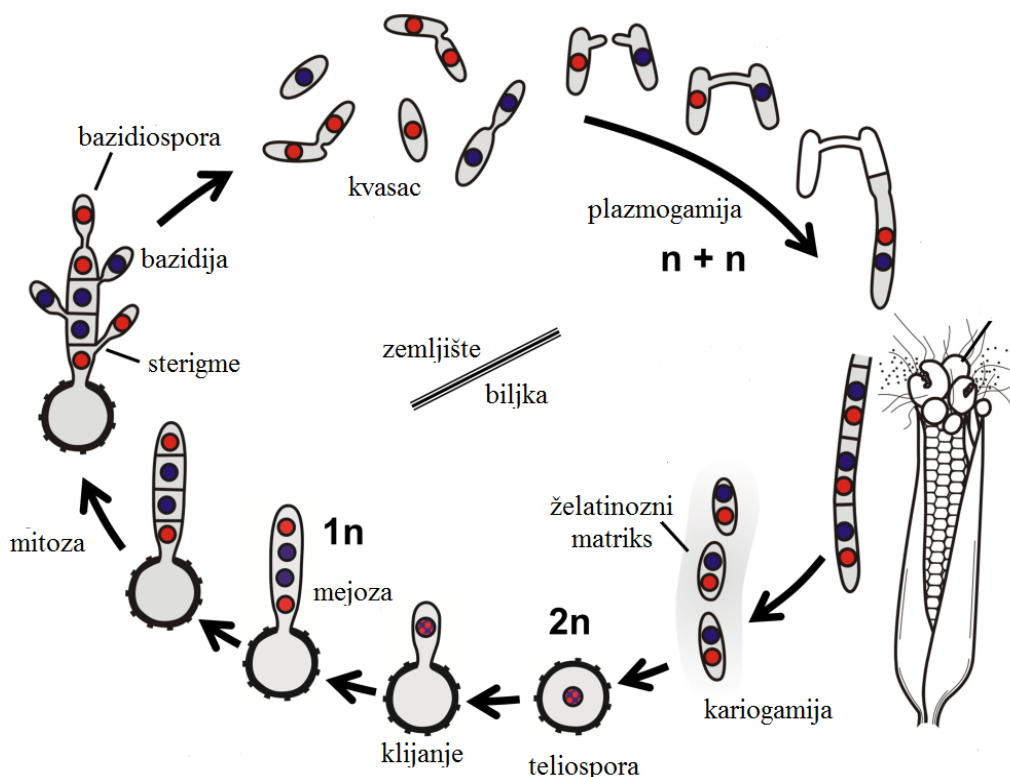
6.8.2. Ustilaginomycotina

Podrazdio **Ustilaginomycotina** obuhvata oko 1700 vrsta gljiva koje uglavnom žive kao patogeni na vaskularnim biljkama. Nazivaju se još i **garke** (eng. *smut fungi*) jer na zaraženim biljkama obrazuju mrku praškastu masu teliospora. Mogu se naći u svim regionima, od hladnih arktičkih, preko umjereno-kontinentalnih gdje su i najzastupljenije jer im tu živi i najveći broj biljaka domaćina, pa sve do tropskih područja. Veliki broj vrsta je usko specijalizovan, tj. parazitira samo na određenoj vrsti ili određenom rodu biljaka. Rodovi *Ustilago* i *Tilletia* sadrže vrste koje parazitiraju na ekonomski važnim vrstama kao što su pšenica, ječam i kukuruz i izazivaju ogromne štete. Neke vrste, kao što je *Malassezia ovale*, su oportunistički patogeni čovjeka i životinja. Ovaj kvasac predstavlja dio normalne mikroflore kože čovjeka, ali u slučaju pada imunog sistema može dovesti do oboljenja kože.

Što se morfološke građe tiče, anamorfni stadijum je u formi kvasca, a teleomorf se sastoji iz septiranih hifa. Nekada je veoma teško dovesti u vezu ova dva morfološki potpuno različita stadijuma pa je još uvijek česta pojava da jedna te ista vrsta ima dva različita latinska naziva. Imaju specifičnu građu ćelijskog zida u kom dominira glukoza, dok ksiloza uopšte ne sadrže. Upravo po građi ćelijskog zida se razlikuju od Pucciniomycotina i Agaricomycotina. Za razliku od Agaricomycotina nemaju doliporne septe već sadrže septalnu poru sa membranskom kapom, a neki predstavnici uopšte nemaju pore na septama. Veoma bitnu karakteristiku predstavlja ultrastrukura zone kontakta hifa gljive i ćelija biljke domaćina. Gljive iz klase Ustilaginomycetes imaju veliku zonu kontakta, dok je kod gljiva iz klase Exobasidiomycetes ta zona samo lokalna.

U životnom ciklusu ove dimorfne grupe gljiva razlikuju se dva stadijuma: haploidni kvasac koji živi kao saprotrof i dikarionski stadijum končaste strukture koji živi kao parazit. Fuzijom dvije kompatibilne ćelije kvasaca nastaje dikarionska hifa koja inficira biljku domaćina. Do infekcije dolazi tako što hifa obrazuje specijalizovanu klinastu ćeliju apresoriju, koja zahvaljujući visokom turgorovom pritisku, prodire kroz kutikulu domaćina. Kada se nađe unutar domaćina, gljiva obrazuje drugu specijalizovanu strukturu – haustoriju pomoću koje crpi hranjive supstance. Unutar domaćina dolazi do kariogamije i obrazuju

se debelozidne, mirujuće teliospore (sinonim teleutospore) koje mogu preživjeti i van svog domaćina. One se oslobađaju u spoljašnju sredinu i nakon perioda mirovanja formiraju diploidnu bazidiju sa 4 bazidiospore. Iz bazidiospora će se razviti forma kvasca čime se ciklus ponovo pokreće (Slika 125).



Slika 125. Životni ciklus Ustilaginomycotina

Podrazdio **Ustilaginomycotina** sadrži četiri klase: Ustilaginomycetes, Exobasidiomycetes, Malasseziomycetes i Moniliellomycetes.

Klasa Ustilaginomycetes sadrži oko 1400 vrsta biljnih patogena u okviru 2 reda. **Red Ustilaginales** sadrži vrste koje izazivaju oboljenja ekonomski značajnih biljaka. Najpoznatija je *Ustilago maydis* ili mjehurasta gar koja napada nadzemne dijelove biljke kukuruza i veoma je česta na našim prostorima. Napada klip kukuruza, ali i stablo, listove i metlicu gdje dovodi do nekontrolisane proliferacije biljnih ćelija. Inficirano tkivo obrazuje mjehuraste guke ili tumore sunderaste konzistencije koji predstavljaju mješavinu micelije gljive i uvećanih ćelija kukuruza. Ove guke se u nekim dijelovima svijeta, naročito na području Latinske Amerike, smatraju za delikates. U početku su svijetle boje, a sazrijevanjem pocrne, pucaju i oslobađaju masu teliospora gljiva. Na listu se bolest javlja duž glavnog nerva, zbog čega se list uvija, deformiše i suši. I druge vrste iz ovog roda izazivaju oboljenja ekonomski značajnih biljaka:

Ustilago tritici izaziva oboljenje gar pšenice, *Ustilago nuda* – gar ječma, *Ustilago avenae* – gar ovsa itd.

Drugi red u okviru klase Ustilaginomycetes je **Urocystales**. Sadrži biljne patogene koji izazivaju oboljenja trava i drugih biljaka. *Urocystis agropyri* uzrokuje lisnu snijet koja inficira biljke iz porodice Poaceae (trave), a najveću ekonomsku štetu pravi na pšenici.

Klasa Exobasidiomycetes takođe obuhvata biljne patogene čije se mrke teliospore uočavaju kao garež na listovima i stabljikama domaćina. Kao i Ustilaginomycetes dovode do proliferacije tkiva i obrazovanja tumorskih izraslina ili guka. Kao što je već rečeno, razlikuju se po lokalnoj kontaktnoj zoni hifa i ćelija domaćina.



Slika 126. Smrdljiva snijet pšenice.

Vrste *Tilletia caries* i *Tilletia foetida* uzrokuju smrdljivu snijet pšenice, a mogu inficirati i raž, ječam, uzgajane trave i druge biljke iz porodice Poaceae. Inficirana zrna su kraća, deblja, okruglasta i tamna. Unutrašnjost im je ispunjena crnom, praškastom masom spora neprijatnog mirisa na ribu po čemu je oboljenje i dobilo naziv (Slika 126). U pravilu su sva zrna u klasu zaražena, a jedno zrno može sadržati i nekoliko miliona spora koje se raznose vjetrom.

Predstavnici **klase Malasseziomycetes** obuhvataju oportunističke patogene kvasce koji žive na koži čovjeka i životinja. Ovo je monotipska klasa sa samo jednim redom Malasseziales, familijom Malasseziaceae i rodом *Malassezia*. Do 2014. godine su svrstavane u klasu Exobasidiomycetes, ali su zbog različitih ultrastrukturnih i fizioloških karakteristika i na osnovu genetičkih analiza izdvojene u zasebnu klasu. Vrsta *Malassezia ovale* u slučaju pada imuniteta domaćina može dovesti do hipopigmentacije ili hiperpigmentacije kože.

Moniliellomycetes su kao i Malasseziomycetes dignute na rang klase 2014. godine nakon izvršenih genetičkih analiza. Takođe je riječ o crnim

kvascima koji mogu uzrokovati oboljenje kože čovjeka i životinja, najčešće mačaka. Riječ je o monotipskoj klasi sa samo jednim rodom *Moniliella* i 9 do danas opisanih vrsta.

6.8.3. Agaricomycotina

Podrazdio Agaricomycotina obuhvata gljive koje obrazuju himeniju na svojim plodnim tijelima, kao i gljive sa zatvorenim angiokarpnim plodnim tijelima i većinu želatinoznih gljiva. Dijeli se na tri klase: Agaricomycetes, Dacrymycetes i Tremellomycetes.

Klasa Agaricomycetes obuhvata 21000 vrsta u okviru 2 potklase 17 redova i 100 familija. Prema ranijim sistematikama ovdje su se ubrajale samo gljive koje imaju himeniju otvorenu prema spoljašnjoj sredini, tako da se bazidiospore lako izbacuju u spoljašnju sredinu (stari naziv klase je Hymenomycetes). Međutim, prema savremenoj sistematici, pored gljiva koje obrazuju pečurke, konzolasta i resupinantna plodna tijela, u Agaricomycetes spadaju i gljive koje obrazuju zatvorena trbušasta plodna tijela, a koje su ranije bile izdvojene u zasebnu klasu Gasteromycetes. Mali broj predstavnika ove klase, kao što je *Auricularia auricula judae*, ima i želatinozna plodna tijela koja su inače karakteristična za gljive iz klasa Dacrymycetes i Tremellomycetes. Bazidiokarpi su dobro razvijeni i njihove morfološke karakteristike, kao i karakteristike himenofora, su veoma bitne prilikom determinacije vrste. Kod primitivnijih predstavnika himenija sa bazidijama se nalazi na gornjoj površini plodnog tijela i kao takva izložena je nepovoljnim uticajima spoljašnje sredine. Većina predstavnika ima himeniju sa donje strane bazidiokarpa čime je djelimično zaštićena od uticaja sredine. Mlada plodna tijela su kod nekih predstavnika obavijena djelimičnim (*velum partiale*) ili potpunim omotačem (*velum universale*) koji pružaju dodatnu zaštitu bazidijama u razvoju. Prilikom sazrijevanja plodnog tijela velum puca čime se omogućava rasijavanje bazidiospora. Pritom na klobuku ostaju krpice, a na dršci prsten i volva čije prisustvo i izgled takođe predstavljaju bitne karakteristike za određivanje vrste. Gljive sa potpuno zatvorenim, trbušastim plodnim tijelima imaju spore najbolje zaštićene od nepovoljnih uticaja spoljašnje sredine, ali se i najteže rasijavaju.

U klasu Agaricomycetes najčešće spadaju gljive koje obrazuju mikorizu sa vaskularnim biljkama. Manji broj predstavnika su saprotrofne terestične gljive, a samo mali broj vrsta naseljava vodenu sredinu. Brojne su i parazitske vrste. Najveći broj jestivih, ali i otrovnih vrsta spada upravo u ovu klasu.

Klasa Agaricomycetes se dijeli na dvije potklase: Agaricomycetidae i Phallomycetidae.

Podklasa Agaricomycetidae sadrži 6 redova:

Red Agaricales obuhvata preko 13000 vrsta gljiva svrstanih u 33 porodice i 413 rodova. Ovdje pripada najveći broj klasičnih pečurki sa listastim himenoforom, ali ima i predstavnika sa zatvorenim plodnim tijelima. Prema savremenoj sistematici iz 2007. godine na osnovu rezultata izvršenih DNK analiza upravo je ovaj red pretrpio najveće izmjene. Naime, za neke vrste koje imaju listast ili rebrast himenofor, kao što su *Hygrophoropsis aurantiaca* i *Paxillus involutus* se ispostavilo da su filogenetski znatno bliže gljivama iz grupe vrganja nego ostalim pečurkama iz reda Agaricales kojima su morfološki daleko sličnije pa su svrstane u red Boletales. Takođe, za gljive iz rodova *Russula* i *Lactarius* koje imaju listast himenofor se pokazalo da su filogenetski znatno udaljenije od ostalih predstavnika ovog reda pa je formiran zaseban red Rusullales. Ista situacija je i sa lisičarkama: formiran je zaseban red Cantharellales čiji sistematski položaj još uvijek nije jasno definisan i nije utvrđena potklasa kojoj pripadaju pa se, kao i Rusullales označavaju kao *incertae sedis*. S druge strane, molekularne i filogenetske analize su pokazale da su puhare i gljive sa klavaroidnim plodnim tijelima srodne listićavim pečurkama.

Gljive iz reda Agaricales su široko rasprostranjene i mogu se naći na svim kontinentima. Riječ je o terestričnim gljivama, sa izuzetkom vrste *Psathyrella aquatica*, koja je jedina do sad opisana vrsta koja naseljava brzotekuće potoke i obrazuje pečurku sa listastim himenoforom ispod vode.

Kod većine predstavnika familije **Agaricaceae** bazidiokarp je tipična pečurka sa listastim himenoforom. Listići su tanki i nisu vezani za dršku. Klobuk je pravilan, ravan ili sa ispupčenim vrhom. Drška je postavljena centralno i nosi prsten koji predstavlja ostatak djelimičnog omotača koji štiti mladu pečurku. Osnova drške je proširena u volvu. Ovakav tip građe plodnog tijela imaju npr. *Agaricus arvensis*, *Agaricus campestris*, *Coprinus comatus*, *Lepiota helveola*, *Macrolepiota procera* itd. U familiju Agaricaceae su svrstane i neke gljive sa zatvorenim, angiokarpnim plodnim tijelima. Ovdje pripadaju puhare čije se bazidije formiraju na unutrašnjoj strani komorica sporogene glebe koja je zatvorena omotačem peridijom. Ovakvi bazidiokarpi se javljaju npr. kod vrsta: *Bovista plumbea*, *Calvatia fumosa*, *Langermannia gigantea*, *Lycoperdon perlatum* itd. Do danas je opisano oko 1340 vrsta koje pripadaju porodici Agaricaceae. Među predstavnicima ove familije se nalaze brojne cijenjene jestive, ali i otrovne vrste.

Plodno tijelo kod predstavnika familije **Amanitaceae** je tipična pečurka sa pravilnim, polukuglastim ili raširenim klobukom, bijelim, nježnim listićavim himenoforom, bijelim sporama i centralno postavljenom tankom drškom sa izraženim prstenom i volvom. Mladi primjerci su obavijeni potpunim omotačem i imaju karakterističnu formu „jajeta“. Do danas je opisano 520 vrsta. Među

predstavnicima ove familije se nalaze brojne cijenjene jestive vrste kao što su *Amanita caesarea* i *Amanita rubescens*, ali i neke od najotrovnijih gljiva na svijetu, kao što su *Amanita phalloides*, *Amanita virosa*, *Amanita verna*, i uglavnom nesmrtonosne, ali ipak izrazito otrovne vrste *Amanita muscaria* i *Amanita pantherina*. Zelena pupavka *Amanita phalloides* se smatra najotrovnijom gljivom na svijetu. Letalna doza za čovjeka prosječne težine 70-80 kg iznosi oko 20 g, što predstavlja masu jednog srednje razvijenog plodnog tijela. Ova gljiva je najčešći uzročnik smrti usljed trovanja pečurkama.

Porodica **Clavariaceae** obuhvata oko 120 vrsta gljiva koje se zbog specifičnog izgleda plodnog tijela koje podsjeća na korale zovu još i koralne gljive. Međutim, ne pripadaju sve koralne gljive ovoj porodici. Tako npr. *Ramaria spp.* imaju tipično koralno plodno tijelo, ali su DNK analize pokazale da nisu filogenetski blisko povezane sa drugim vrstama iz ove porodice. U Clavariaceae spadaju i neke vrste koje formiraju tipičnu pečurku sa listastim himenoforom, kao što su gljive iz roda *Camarophyllopsis*, kao i neke kortikoidne gljive iz roda *Hyphodontiella*. Ipak najveći broj vrsta ima tipično koralno ili batinasto, manje ili više razgranato plodno tijelo, često jarkih boja (žuto, narandžasto, ljubičasto, ali i bijelo i potpuno crno). Karakteristično za ovu familiju jeste da im hife ne obrazuju kljunasti izraštaj, kao i da bazidije formiraju dvije ili četiri bazidiospore. Uglavnom su saprotrofi koji razlažu raspadajući biljni materijal, a neke vrste su mikorizalne. Tipičan predstavnik je *Clavaria fragilis* (Slika 127).

Porodica **Cortinariaceae** obuhvata 2100 saprotrofnih i mikoriznih gljiva. Plodno tijelo im je tipa pečurke sa listastim himenoforom na kom se obrazuju rdastosmeđe bradavičaste spore. Mladi primjerci imaju karakterističan nježan djelimični veo koji se označava kao kortina (lat. koprena ili zavjesa) zbog čega se ove gljive nazivaju još i koprenke. U ovoj porodici se nalaze i neke smrtno otrovne vrste kao što je crvenjača *Cortinarius orellanus*.

Porodica **Entolomataceae** obuhvata oko 1500 vrsta koje obrazuju pečurke sa listastim himenoforom sraslim za dršku. Prepoznatljive su po karakterističnim ružičastim ili smeđkastorozim sporama sa izraženim kvržicama na površini i poligonalnim presjekom. Kod mladih primjeraka rub klobuka je uvijen prema unutra po čemu su i dobile naziv (grč. *entos* –unutra, *loma* – rub). Stariji primjerci imaju ravan klobuk, često sa centralnim ispupčenjem. Uglavnom su saprotrofi koji žive u šumama i na livadama gdje razlažu biljni materijal u fazi raspada. Ovdje spada jestiva brašnjača *Clitopilus prunulus*, ali i brojne otrovne vrste kao što je *Entoloma sinuatum*.

Porodica **Fistulinaceae** obuhvata svega 8 vrsta među kojim je najpoznatija *Fistulina hepatica* (Slika 128), u narodu poznata kao volovski jezik, vukovo meso ili jetrenjača. Nazive je dobila zbog crvene boje plodnog tijela koje podsjeća na svježe meso i ispušta crveni sok kad se zasiječe.

Bazidiokarp je konzolastog tipa sa cjevastim himenoforom. Dršku ili nemaju ili je kratka i ekscentrično postavljena. Iako nema listast himenofor i morfološki podsjeća na gljive iz reda Polyporales, DNK analize su pokazale da su filogenetski bliske sa gljivama iz porodice Schizophyllaceae.



Slika 127. *Clavaria fragilis*



Slika 128. *Fistulina hepatica*

Porodica **Hygrophoraceae** obuhvata oko 400 vrsta gljiva od kojih većina obrazuje pečurke sa zadebljalim listastim himenoforom, bez prstena i volve na, pri osnovi zakrivljenoj dršci. Međutim, DNK analize su pokazale da ovoj porodici pripadaju i neke vrste sa kortikoidnim plodnim tijelima, a ima i vrsta koje obrazuju zatvorena plodna tijela, kao puhare. Većina živi u ektomikoriznoj zajednici sa vaskularnim biljkama, u tropskim krajevima ulaze u sastav lišajeva, a ima i saprotrofa koji koriste raspadajući biljni materijal. Među predstavnicima ove familije se nalaze i neke jestive vrste, kao što su *Hygrocybe pratensis* (Slika 129) i *Hygrophorus eburneus*.



Slika 129. *Hygrocybe pratensis*



Slika 130. *Psilocybe semilanceata*

Porodica **Hymenogastraceae** obuhvata gljive koje imaju sitnu pečurku sa kutisom i listastim himenoforom, mrke, ornamentisane spore i centralno postavljenu lomljivu dršku. Ovdje pripadaju halucinogene gljive iz roda *Psilocybe* (Slika 130), kao i smrtno otrovna rebrasta patuljica *Galerina marginata*. Neki predstavnici, kao što je *Hymenogaster sublilacinus*, obrazuju

zatvorena plodna tijela poznata kao lažni tartufi. Do danas je opisano oko 400 vrsta.

Porodica **Inocybaceae** obuhvata preko 800 mikoriznih vrsta. Obrazuju sitne listićave pečurke sa izraženim radijalnim strijama na kožici klobuka i izdignutim centralnim dijelom pa izgledom podsjećaju na kišobrančiće. Drška je tanka, bez izraženog prstena, može imati bulbozno proširenje u osnovi. Prepoznatljive su i po neprijatnom, buđavom mirisu. Znatan broj vrsta su toksične jer sadrže visoku koncentraciju muskarina. Među njima su i brojne halucinogene vrste koje sadrže psihoaktivnu supstancu psilocibin. Halucinogeno dejstvo imaju npr. *Inocybe aeruginascens* i *Inocybe lacera* (Slika 131) dok je *Inocybe geophylla* toksična, ali nema letalno dejstvo.

Porodica **Lyophyllaceae** obuhvata oko 150 vrsta gljiva među kojima su i neke vrlo cijenjene jestive vrste kao što su *Calocybe gambosa* (đurđevača) i *Calocybe indica* (mliječna gljiva) koja se i komercijalno uzgaja. Ovo su ektomikorizne gljive koje formiraju pečurke sa listastim himenoforom i golom drškom bez izraženog prstena. Neki predstavnici, kao što je *Asterophora parasitica*, su paraziti na gljivama iz rodova *Russula* i *Lactarius*.

Porodica **Marasmiaceae** obuhvata 54 roda i oko 1600 vrsta gljiva. Žive u mikorizi sa vaskularnim biljkama, kao paraziti na drveću ili kao saprotrofi. Dominiraju vrste sa listićavom pečurkom i bijelim sporama, bez izraženog prstena na centralno postavljenoj dršci. Samo nekoliko vrsta ima kortikoidan talus. Oko 500 vrsta iz ove porodice pripada rodu *Marasmius*. To su sitne pečurke čiji prečnik šešira ne prelazi nekoliko centimetara. Himenofor je listast, obično sa široko razmaknutim listićima. Drška je tanka, bez prstena i volve. Česte su vrste *Marasmius bulliardii* i *Marasmius rotula* (Slika 132). Nemaju svi predstavnici porodice Marasmiaceae sitne pečurke. Tako npr. ovdje pripada i rod *Lentinula*, čiji je najpoznatiji predstavnik jestiva i medicinski značajna gljiva shiitake – *Lentinula edodes*. Ovdje spada i otrovna vrsta zavodnica – *Omphalotus olearius*.

Porodica **Mycenaceae** obuhvata 10 rodova sa preko 700 do danas opisanih vrsta. To su saprotrofne gljive koje takođe obrazuju sitne pečurke čiji šešir ima obično 1 do 3 centimetra u prečniku. Šešir je zvonast, sa izraženim strijama. Na listastom himenoforu se obrazuju bijele spore. Drška je tanka i lomljiva, bez prstena i volve (Slika 133). Obično mirišu na hlor. Veliki broj micena su otrovne vrste: *Mycena pura* sadrži muskarin, *Mycena cyanorrhiza* sadrži psilocibin itd. Među micenama se nalaze i vrste koje imaju sposobnost bioluminiscencije, kao što je npr. *Mycena chlorophos* koja emituje blijedo zelenu svjetlost. Neki predstavnici ove familije izgledom bazidiokarpa liče na bukovače. *Panellus stipticus* je bioluminiscentna gljiva čija plodna tijela rastu na stablima drveća u grupama, poput crepova na krovu. Šešir je bubrežastog oblika, sa listastim himenoforom, pričvršćen ekscentrično postavljenom kratkom

drškom za supstrat. Zbog ovakvog izgleda svrstavan je zajedno sa rodovima *Pleurotus* i *Polyporus*, ali su molekularne analize pokazale da je filogenetski znatno bliži micenama.



Slika 131. *Inocybe lacera*



Slika 132. *Marasmius rotula*

Porodica **Physalacriaceae** obuhvata 170 vrsta koje naseljavaju uglavnom terestrična staništa, ali ima i predstavnika koji se mogu naći u vodenim ekosistemima gdje parazitiraju na algama. Bazidiokarp je uglavnom pečurka sa listastim himenoforom i prstenom na dršci, ali ima i vrsta sa zatvorenim trbušastim i resupinantnim plodnim tijelima. Ovdje spada parazitska gljiva *Armillaria mellea* (puza ili medenjača) koja izaziva bijelu trulež drveta (Slika 134). Raste u velikim grupama pri dnu stabala i trulih panjeva. Ovo je jestiva gljiva koja ima široku primjenu u farmaceutskoj industriji. U Physalacriaceae spada i jestiva vrsta *Flammulina velutipes* koja se komercijalno uzgaja.



Slika 133. *Mycena renati*



Slika 134. *Armillaria mellea*

Porodica **Pleurotaceae** obuhvata stotinjak vrsta u okviru 5 rodova. Dominiraju vrste sa listićavom pečurkom i bijelim sporama, bez izraženog prstena na često ekscentrično postavljenoj dršci. Znan broj vrsta su paraziti

koji izazivaju truljenje stabala. Brojne su i nematofagne vrste koje obrazuju specifične hife sa adhezivnim čvorovima. Pomoću njih se zakače za nematode koje kraj njih prolaze i ubrizgaju im toksin. Nematode im služe kao dodatni izvor azotnih jedinjenja. Najpoznatiji predstavnik ove porodice je bukovača *Pleurotus ostreatus* koja se komercijalno uzgaja za ishranu.

Porodica **Psathyrellaceae** sadrži 750 vrsta gljiva u okviru 12 rodova. Bazidiokarp je mekana, krhka pečurka sa listastim himenoforom i tamnim sporama. Kod velikog broja vrsta po sazrijevanju postaju mastiljava usljed autodigestije. To su saprotrofne gljive koje rastu na izmetu životinja, panjevima i trulim stablima, travnjacima i baštama, ili su paraziti na drugim gljivama. Mastiljave gljive iz ove porodice su ranije svrstavane u Coprinaceae pa otud i nazivi rodova *Coprinellus* i *Coprinopsis*. *Coprinopsis cinerea* predstavlja model organizam u genetičkim istraživanjima. Vrstama je najbrojniji rod *Psathyrella* koji obuhvata oko 400 vrsta koje, za razliku od mastiljavih gljiva, nemaju sposobnost autodigestije. U ovaj rod spada i jedina do danas poznata vodena pečurka *Psathyrella aquatica*.

Porodica **Pluteaceae** obuhvata oko 400 vrsta u okviru 4 roda. To su pečurke koje imaju listast, slobodan himenofor na kom se obrazuju ružičaste spore. Najveći broj vrsta pripada rodovima *Pluteus* i *Volvariella*. U našim krajevima je česta jestiva vrsta *Pluteus cervinus* (Slika 135), poznata kao jelenska krovnjača, čije cistidije imaju izraštaje u obliku jelenskih rogova, a klobuk je boje jelenskog krzna. Javlja se na panjevima i trulim stablima. Ovoj familiji pripadaju i jestive *Volvariella bombycina* i *Volvariella volvacea*, koja se komercijalno uzgaja. Česte su zamjene jestivih vrsta iz porodice Pluteaceae sa vrstama iz porodica Entolomataceae, a *Volvariella* se često mijenja sa smrtno opasnim *Amanita phalloides* i *Amanita verna*. Entolomataceae međutim imaju listiće srasle uz dršku i uglaste spore, dok ove amanite imaju prsten i bijele spore.

Porodica **Schizophyllaceae** obuhvata svega 7 vrsta gljiva od kojih je najpoznatija *Schizophyllum commune* (Slika 136). Bazidiokarpi se najčešće javljaju u grupama jedan iznad drugog kao crepovi na krovu. Klobuk je u obliku lepeze, sa gornje strane somotast, prekriven sitnim dlačicama. Drška je kratka, lateralno postavljena, ili je uopšte nema. Sa donje strane je listast himenofor, sa karakteristično uzdužno rascijepljenim listićima. Parazit je na drveću na kom dovodi do bijele truleži i uzrokuje sušenje stabala.

Porodica **Strophariaceae** sadrži oko 300 vrsta saprotrofnih gljiva u okviru 18 rodova. Karakteriše ih posjedovanje površinskog sloja na klobuku koji se naziva kutis. Kutis se kod predstavnika ove porodice može odvojiti od mesnatog dijela pečurke koji nosi listast himenofor. Na dršci se može nalaziti membranozan, jasno ili slabo izražen prsten. Spore su glatke, crvenosmeđe ili tamne. Veoma čest rod u našim krajevima je *Hypholoma* koja raste u grupama

na panjevima i trulom drveću. Najpoznatiji predstavnik je otrovna vrsta sumporača *Hypholoma fasciculare*. Najveći broj vrsta iz ove porodice (oko 100) pripada rodu *Pholiota*. Razlikuju se od ostalih rodova po tome što su im spore uvijek mrke, a nikad nisu crvenosmeđe, i na dršci imaju jasno izražen prsten. Najpoznatiji predstavnik ovog roda je nameko gljiva *Pholiota nameko* koja predstavlja najpopularniju gajenu vrstu u Japanu. Rod *Stropharia* obuhvata srednje i krupne pečurke sa membranoznim prstenom na dršci. Česta vrsta u našim krajevima je *Stropharia aeruginosa*.



Slika 135. *Pluteus cervinus*



Slika 136. *Schizophyllum commune*

Porodica **Tricholomataceae** je velika grupa gljiva koja obuhvata oko 1000 vrsta u okviru 78 rodova. To su saprotrofne ili ektomikorizne gljive koje formiraju pečurke sa slobodnim, listastim himenoforom na kom se obrazuju bijele, žute ili ružičaste spore. Neki predstavnici imaju maljave ivice po čemu je familija i dobila naziv (grč. *trichos* – kosa; *loma* – ivica, rub). Gljive iz roda *Tricholoma* su poznate pod nazivom vitezovke. Među njima su brojne otrovne vrste, kao što je tigrasta vitezovka *Tricholoma pardinum*, ali i jestive kao što su mišja vitezovka *Tricholoma terreum*, siva vitezovka *Tricholoma portentosum* i đurđevača *Calocybe gambosa*.

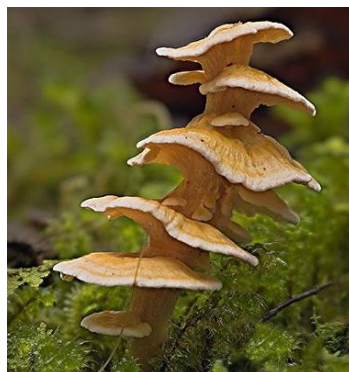
Pored opisanih porodica red Agaricales sadrži i porodice sa malim brojem predstavnika ili sa vrstama koje nisu česte na našim prostorima: Bolbitiaceae, Broomeiaceae, Chromocyphellaceae, Cyphellaceae, Hemigasteraceae, Hydnangiaceae, Limnoperdaceae, Niaceae, Phelloriniaceae, Physalacriaceae, Porotheleaceae, Pterulaceae, Stephanosporaceae i Typhulaceae.

Red Amylocorticiales sadrži samo jednu familiju Amylocorticiaceae sa ukupno 14 rodova. Ovo su koritikoidne gljive sa resupinantnim plodnim tijelima koja poput kore naliježu na supstrat. Ovako su građene npr. *Anomoloma myceliosum* (Slika 137) i predstavnici roda *Amylocorticium*. Neki predstavnici imaju formu pečurke, sa ili bez izražene drške. Himenofor je gladak, nazubljen ili u obliku pora. Rijetko se javljaju cjevaste cistidije koje razdvajaju grupe

bazidija. Bazidiospore su glatke, elipsoidnog ili cilindričnog oblika. Uglavnom su saprotrofi koji razlažu uginulu drvenu masu ili su paraziti na biljkama. Predstavnik je *Podoserpula pusio* (Slika 138) koja ima neobičan bazidiokarp koji se razlikuje od plodnih tijela ostalih gljiva. Sastoji se od većeg broja bubrežastih klobuka koji polaze jedan iznad drugog sa zajedničke centralne drške za koju su pričvršćeni kratkom bočnom drškom. Bazidije sa sporama su ružičaste i bez cistidija.



Slika 137. *Anomoloma myceliosum*



Slika 138. *Podoserpula pusio*

Red Atheliales sadrži samo jednu familiju sa 22 roda i oko 100 do danas opisanih vrsta koje su široko rasprostranjene. Ovo su kortikoidne gljive koje obrazuju tanku koru labavo vezanu za supstrat. Žive u mikorizi najčešće sa četinarima, rjeđe sa listopadnim drvećem. Neki predstavnici su saprotrofi, a vrsta *Athelia arachnoidea* je parazit na lišajevima. Neke vrste iz roda *Athelia* i same ulaze u sastav lišajeva, a neke obrazuju zanimljivu simbiotsku zajednicu sa termitima. Naime, u toku razvojnog ciklusa formiraju sklerociju koja izgledom podsjeća na jaja termita. Termiti ih nose u svoja gnijezda i na taj način pospješuju širenje gljive, a njihovo prisustvo povećava vijabilnost jaja termita.

Red Boletales sadrži 16 familija sa preko 95 rodova i 1300 do danas opisanih vrsta. Ovo su uglavnom mikorizne gljive, a ima i predstavnika sa parazitskim načinom života. Ranije se smatralo da u ovaj red spadaju samo gljive koje imaju specifično boletoidno plodno tijelo karakteristično za vrganje. Naime, njihov šešir sa donje strane ima cjevast himenofor spužvaste konzistencije koji se lako odvaja. Cjevčice su vertikalno postavljene, a boja, oblik i veličina njihovih pora predstavljaju važnu karakteristiku prilikom determinacije vrste. Drška im je puna, zadebljala, centralno postavljena, mrežasto išarana, bez izraženog prstena i volve. Međutim, molekularne i filogenetske analize su pokazale da i neke vrste koje imaju drugačije tipove plodnih tijela spadaju u red Boletales. Tako neki predstavnici kao što je lažna lisičarka ili *Hygrophoropsis aurantiaca* formiraju kantareloidno plodno tijelo sa listastim himenoforom, *Serpula destruens* ima kortikoidno plodno tijelo koje

naliježe na supstrat, a *Melanogaster tuberiformis* (lažni tartufi) obrazuje zatvorena hipogeična plodna tijela.

Porodica **Boletaceae** obuhvata oko 800 vrsta gljiva svrstanih u 35 rodova. To su gljive sa plodnim tijelima tipičnim za vrganje, tzv. boletoidnim bazidiokarpima. Na mesnatom plodnom tijelu se sa donje strane šešira obrazuje cjevast himenofor koji se lako odvaja. Unutrašnja strana cjevčica je prekrivena himenijom koju obrazuju sterilne hife i bazidije sa 4 bazidiospore. Ovdje spadaju mnoge jestive vrste kao što su *Boletus edulis*, *Boletus aereus*, *Boletus reticulatus*, *Boletus regius*, *Leccinum aurantiacum*, *Leccinum griseum*, *Xerocomus chrysenteron* i druge gljive iz grupe vrganja i djedova. Njihova micelija se može gajiti u laboratorijskim uslovima, ali bez prisustva korijena drveća sa kojima žive u ektomikorizi ne obrazuju plodna tijela, što znatno otežava njihov komercijalni uzgoj. Takođe, među njima se mogu naći i otrovne vrste kao što su *Boletus satanas*, *Boletus calopus*, *Tilopilus felleus* i druge. Ipak ove gljive, iako mogu izazvati ozbiljne zdravstvene probleme, ne sadrže toliko jake toksine kao Amanitaceae i obično nemaju letalno dejstvo.

Porodica **Gomphidiaceae** obuhvata gljive čija plodna tijela imaju listast himenofor pa su prema ranijim sistematikama svrstavane u red Agaricales. Međutim, molekularne i filogenetičke analize su pokazale da su srodnije gljivama iz reda Boletales i da se njihov listast himenofor evolutivno razvio nezavisno od razvića himenofora Agaricales-a. Ovo su usko specifične ektomikorizne ili parazitske gljive. Predstavnik je uslovno jestiva gljiva *Gomphidius glutinosus*.

Porodica **Rhizopogonaceae** obuhvata 150 vrsta gljiva koje obrazuju hipogeična plodna tijela, a žive u ektomikorizi sa četinarima. Zbog svoje morfološke sličnosti i česte zamjene sa tartufima nazivaju se još i lažni tartufi. Plodno tijelo je obavijeno prostom ili dvostrukom peridijom unutar koje se obrazuje lokularna gleba. Unutrašnjost glebe obrasta himenija sa bazidijama. Sa plodnog tijela polaze zadebljale korjenaste strukture rizomorfi kojima je bazidiokarp pričvršćen za supstrat. Rasijavaju ih sitni sisari i jeleni koji se njima hrane. Predstavnik je *Rhizopogon roseolus* koji se komercijalno uzgaja za ishranu u zemljama Dalekog Istoka.

Porodica **Sclerodermataceae** obuhvata tzv. debelozidne puhare (eng. naziv *earthballs*; earth = zemlja, balls = loptice). Prema tradicionalnoj sistematici ova familija je zajedno sa svim puharama pripadala klasi Gasteromycetes koju su karakterisale bazidije zatvorene unutar plodnih tijela. Međutim, pokazalo se da je riječ o vještački formiranoj klasi gljiva koja je prema savremenoj sistematici rasformirana, a sistematska pripadnost njenih predstavnika je utvrđena molekularnim analizama. Za predstavnike porodice Sclerodermataceae je tako utvrđeno da su filogenetski najbliže gljivama iz reda

Boletales, dok većina ostalih puhara pripada redu Agaricales. Tipičan predstavnik ove porodice je otrovna vrsta *Scleroderma citrinum*.

U red Boletales pored navedenih familija spadaju i familije Boletiniaceae, Coniophoraceae, Diplocystaceae, Gasterellaceae, Gastrosporiaceae, Gyroporaceae, Hygrophoropsidaceae, Paxillaceae i Protogastraceae.

Red Jaapiales sadrži samo jednu familiju Jaapiaceae sa jednim rodom i samo dvije opisane vrste. Riječ je o gljivama koje su prvi put opisane tek 2010. godine, imaju resupinantno plodno tijelo i široko su rasporstranjene. Predstavnik je *Jaapia argillacea*.



Slika 139. *Lepidostroma calocerum*

Red Lepidostromatales sadrži samo jednu familiju Lepidostromataceae sa 3 roda i 6 do sada opisanih vrsta. Žive u tropskim područjima Amerike i Afrike. Ovo je jedini red u okviru Basidiomycota čiji svi predstavnici ulaze u sastav lišajeva. Plodna tijela su im klavaroidnog tipa, a lišajevi koje obrazuju imaju skvamozan talus. Predstavnik je *Lepidostroma calocerum* (Slika 139).

Podklasa Phallomycetidae

Podklasa Phallomycetidae sadrži redove Geastrales, Gomphales, Hysterangiales i Phallales.

Red Geastrales sadrži samo jednu porodicu Geastraceae sa 8 rodova i oko 70 vrsta. Uglavnom su saprotrofi i javljaju se i u listopadnim i u četinarskim šumama. Obrazuju zatvorena plodna tijela čija je sporogena gleba obično

obavijena dvoslojnom peridijom. Unutrašnja endoperidija naliže na glebu, dok se vanjska egzoperidija režnjevito raskida dajući bazidiokarpu specifičan zvjezdast izgled (engleski naziv ovih gljiva je *earthstars* – zemljine zvijezde). Po sazrijevanju na endoperidiji se obrazuju pukotine ostiolumi kroz koje se oslobađaju spore. Peridija je higroskopna: pri vlažnom vremenu režnjevi su rasklopljeni čime je omogućeno rasijavanje spora, dok se pri suhom vremenu režnjevi zatvaraju štiteći bazidiospore. U suhom stanju čitav loptasti bazidiokarp može da se otkine od podloge i kotrlja vjetrom, što takođe pospješuje njihovo rasijavanje. Najveći broj vrsta (oko 50) pripada rodu *Geastrum* (Slika 140). Posebno su interesantne tzv. zvjezdaste prskalice *Sphaerobolus stellatus* (Slika 141) koje aktivno izbacuju spore pod pritiskom. Plodna tijela su sitna, prečnika 1-3 mm, sa 6 omotača koji čine peridiju. Tri omotača čine egzoperidiju, dva endoperidiju i poslednji, unutrašnji omotač je želatinozan i obavlja glebu. Po sazrijevanju plodnog tijela omotači peridije se režnjevito otvaraju. Enzimskim reakcijama u želatinoznom sloju se povećava turgorov pritisak i gleba se izbacuje na udaljenost i preko 5 metara. Spore su ljepljive i čvrsto prijanjaju za podlogu na koju padnu.



Slika 140. *Geastrum* sp.



Slika 141. *Sphaerobolus stellatus*

Red Gomphales sadrži 18 rodova i preko 300 vrsta mikoriznih i saprotofni gljiva svrstanih u 3 porodice. Najveći broj vrsta pripada porodici Gomphaceae. Plodna tijela su koralna, hipogeična ili kantareloidna. Rod *Ramaria* obuhvata tzv. koralne gljive sa razgranatim bazidiokarpima. Sa kompaktne osnove koja se naziva panj polaze dihotomo razgranate batinaste grane. Među predstavnicima ovog roda ima jestivih vrsta kao što je *Ramaria flava* (Slika 142), ali i otrovnih, kao što su *Ramaria formosa* i *Ramaria pallida*. Kantareloidno ljevkastoplošno plodno tijelo ima npr. jestiva gljiva *Gomphus clavatus* (Slika 143) u narodu poznata kao svinjske uši. Mikorizne gljive koje obrazuju hipogeična plodna tijela nalik na tartufe pripadaju rodu *Gautieria* (Slika 144).

Red Hysterangiales sadrži 18 rodova i preko 100 vrsta mikorizalnih i saprotofni gljiva svrstanih u 5 porodica. Javljaju se uglavnom u tropskim krajevima, na području Australije, Novog Zelanda i jugoistočne Azije. Većina predstavnika ima hipogeična plodna tijela koja podsjećaju na tartufe, kao što je npr. *Protuberana canescens*. Ova vrsta živi u mikorizi sa eukaliptusom i javlja se na području Australije.



Slika 142. *Ramaria* sp.



Slika 143. *Gomphus clavatus*



Slika 144. *Gautieria* sp.

Red Phallales sadrži 26 rodova i stotinjak vrsta sa gasteroidnim plodnim tijelom. Ovo su kosmopolitske gljive koje se javljaju i u listopadnim i u četinarskim šumama kao saprotrofi ili u mikorizi. Zrela plodna tijela često imaju izgled falusa po čemu je čitav red dobio naziv. Najpoznatiji predstavnik je *Phallus impudicus* poznat kao smrdljivi stršak ili đavolje jaje. Bazidiokarp je kod mladih primjeraka u formi loptastog ili elipsoidnog jajeta. Neposredno ispod ovojnice se nalazi želatinozni sloj koji štiti maslinastozelenu glebu sa sporama. Unutar jajeta kreće i razvoj drške pa je na presjeku jaje šuplje. Zreli bazidiokarp se sastoji od kupaste glave i sunderaste, šuplje, široke, centralno postavljene drške. U osnovi drške se najčešće mogu uočiti ostaci ovojnice sa želatinoznim slojem. Glava je maslinastozelena sa rebrastom površinom poput pčelinjeg saća. Na vrhu se nalazi bjeličasto obrubljen otvor kroz koji se oslobađaju spore u sluzavoj masi. Ispuštaju vrlo prodoran neprijatan miris koji privlači muhe i druge insekte, zahvaljujući kojima se spore prenose na velike udaljenosti. *P. impudicus* ima veoma veliku brzinu rasta: drška može da raste brzinom od 10-15 cm na sat. U šumama Bosne i Hercegovine se može naći i pasji stršak *Mutinus caninus* (Slika 145) koji je u mnogim evropskim zemljama rijetka i strogo zaštićena vrsta.

Incertae sedis

Klasa Agaricomycetes pored podklasa Agaricomycetidae i Phallomycetidae sadrži znatan broj taksona za koje još uvijek nije tačno utvrđeno kojoj podklasi pripadaju pa se navode kao *incertae sedis*. Najznačajniji redovi u okviru *incertae sedis* su Auriculariales, Cantharellales, Corticiales, Polyporales i Russulales.

Red Auriculariales sadrži 32 roda sa oko 200 vrsta gljiva koje imaju karakteristično želatinozno plodno tijelo u obliku ušne školjke, pehara ili dugmeta. Kod nekih predstavnika bazidiokarp je suh, kožast i rasut i podsjeća na kortikoidne gljive. Samo mali broj vrsta ima koralno ili klavaroidno plodno tijelo. Himenofor može biti gladak, zupčast ili cjevast i nosi septirane bazidije. Rastu većinom kao saprotrofi na trulim stablima, a samo mali broj vrsta se može naći na zemljištu. Vrste ljudino uho *Auricularia auricula-judae* i *Auricularia cornea* su jestive i komercijalno se uzgajaju u zemljama Dalekog istoka.



Slika 145. *Mutinus caninus*



Slika 146. *Erythricium salmonicolor*

Red Cantharellales predstavlja raznovrsnu grupu gljiva koje žive kao saprotrofi, u mikorizi sa vaskularnim biljkama, u zajednici sa orhidejama ili kao paraziti biljaka. Bazidiokarp može biti ljevkast, kao kod predstavnika familije Cantharellaceae, klavaroidan kod Clavulinaceae ili kortikoidan kod Botryobasidiaceae. Ovdje spadaju neke vrlo cijenjene jestive vrste kao što su lisičarke *Cantharellus cibarius*, ametistne lisičarke *Cantharellus amethysteus*, ježevce *Hydnum repandum* i druge. Vrsta *Rhizoctonia solani* je patogen biljaka koji nanosi ogromne štete na različitim poljoprivrednim kulturama: na žitaricama, šećernoj repi, krastavcima, riži, ali i na gajenim travnjacima.

Red Corticiales obuhvata oko 150 vrsta gljiva koje žive kao saprotrofi na trulom drveću ili paraziti na travama i lišajevima. Bazidiokarp im je kortikoidan, rasut po površini supstrata. Predstavnik je *Erythricium*

salmonicolor koji napada stabla kaučuka, kakaa, kafe, citrusa i drugih ekonomski značajnih biljaka (Slika 146).

Red Polyporales obuhvata 1800 vrsta gljiva koje žive kao saprotrofi na trulom drveću ili paraziti na stablima. Sadrže enzime za razlaganje lignina i celuloze pa dovode do stvaranja smeđe truleži i obaranja stabala. Većina predstavnika ima konzolasto plodno tijelo sa cjevastim himenoforom, kao što je slučaj sa gljivama iz rodova *Fomes*, *Fomitopsis* i *Ganoderma*. Neki predstavnici imaju kortikoidan bazidiokarp, a gljive iz roda *Lentinula* formiraju pečurku. Vrsta *Daedalea quercina* ima neobičan himenofor u obliku lavirinta, a ima i neobičan način ishrane: spada u nematofagne gljive. *Ganoderma lucidum* (hrastova sjajnica), *Grifola frondosa* (zec gljiva, maitake) i *Trametes versicolor* (ćuranov rep) zbog visokog sadržaja biološki aktivnih i antikancerogenih supstanci predstavljaju medicinski značajne gljive. *Laetiporus sulphureus* ili šumsko pile je cijenjena jestiva vrsta.

Red Russulales obuhvata oko 3000 ektomikoriznih vrsta svrstanih u 13 porodica. Bazidiokarp im je tipa pečurke sa listastim himenoforom, bez ovojnice, prstena i volve, a razvio se evolutivno nezavisno od ostalih pečuraka iz reda Agaricales. Manji broj predstavnika ima cjevast ili nazubljen (*Auriscalpium vulgare*) himenofor, a neke imaju kortikoidan, koralan (*Artomyces pyxidatus*) ili hipogeičan bazidiokarp. Najveći broj predstavnika, njih skoro 2000, pripada porodici Russulaceae. Rod *Russula*, u narodu poznat kao zeke, sadrži neke jestive (*R. cyanoxantha*, *R. virescens*), ali i otrovne vrste (*R. emetica*). Pečurka ima širok, obično jarko obojen klobuk na centralno postavljenoj dršci, sa zrnastom tramom i bijelim ili žutim himenoforom čiji su listići krti i pucaju kao staklo. Na dršci se nalaze krupne ćelije sferičnog oblika koje se nazivaju sferociste po čemu se razlikuju od ostalih pečuraka. Za razliku od predstavnika roda *Russula*, vrste iz roda *Lactarius* sadrže zelenu ili bijelu tečnost nalik na mlijeko koja se intenzivno luči kada se zalomi trama pa se u narodu još nazivaju i mliječnice. I među njima ima jestivih vrsta kao što su *L. deliciosus* i *L. piperatus*, ali i otrovnih vrsta kao što je *L. torminosus*.

Klasa Dacrymycetes obuhvata samo jedan red Dacrymycetales sa jednom familijom Dacrymycetaceae unutar koje se nalazi oko 100 do danas opisanih vrsta. To su saprotrofne gljive koje obrazuju želatinozna plodna tijela na kojima se formiraju račvaste bazidije. Ovdje spadaju i neke jestive vrste kao što je npr. *Dacrymyces palmatus* (Slika 147).

Klasa Tremellomycetes obuhvata oko 400 vrsta dimorfnih gljiva koje su teleomorfi ili anamorfi. To su micelijalne gljive koje u jednom stadijumu svog životnog ciklusa imaju formu kvasca. Neki predstavnici imaju želatinozna plodna tijela. Dije se u tri reda:

Red Cystofilobasidiales obuhvata 20 vrsta teleomorfni kvasaca koji formiraju holobazidiju i teliospore. Uglavnom je riječ o parazitima biljaka. Vrsta *Mrakia psychrophila* živi u hladnom zemljištu Antarktika.

Red Filobasidiales sadrži svega 4 vrste koje ne obrazuju krupna plodna tijela. Vrsta *Filobasidium floriforme* se koristi u biotehnologiji prilikom proizvodnje biogoriva. Vrsta *Cryptococcus neoformans* je patogen čovjeka i životinja. Često uzrokuje meningitis kod pacijenata koji su oboljeli od AIDS-a i imaju narušen imuni sistem.



Slika 147. *Dacrymyces palmatus*

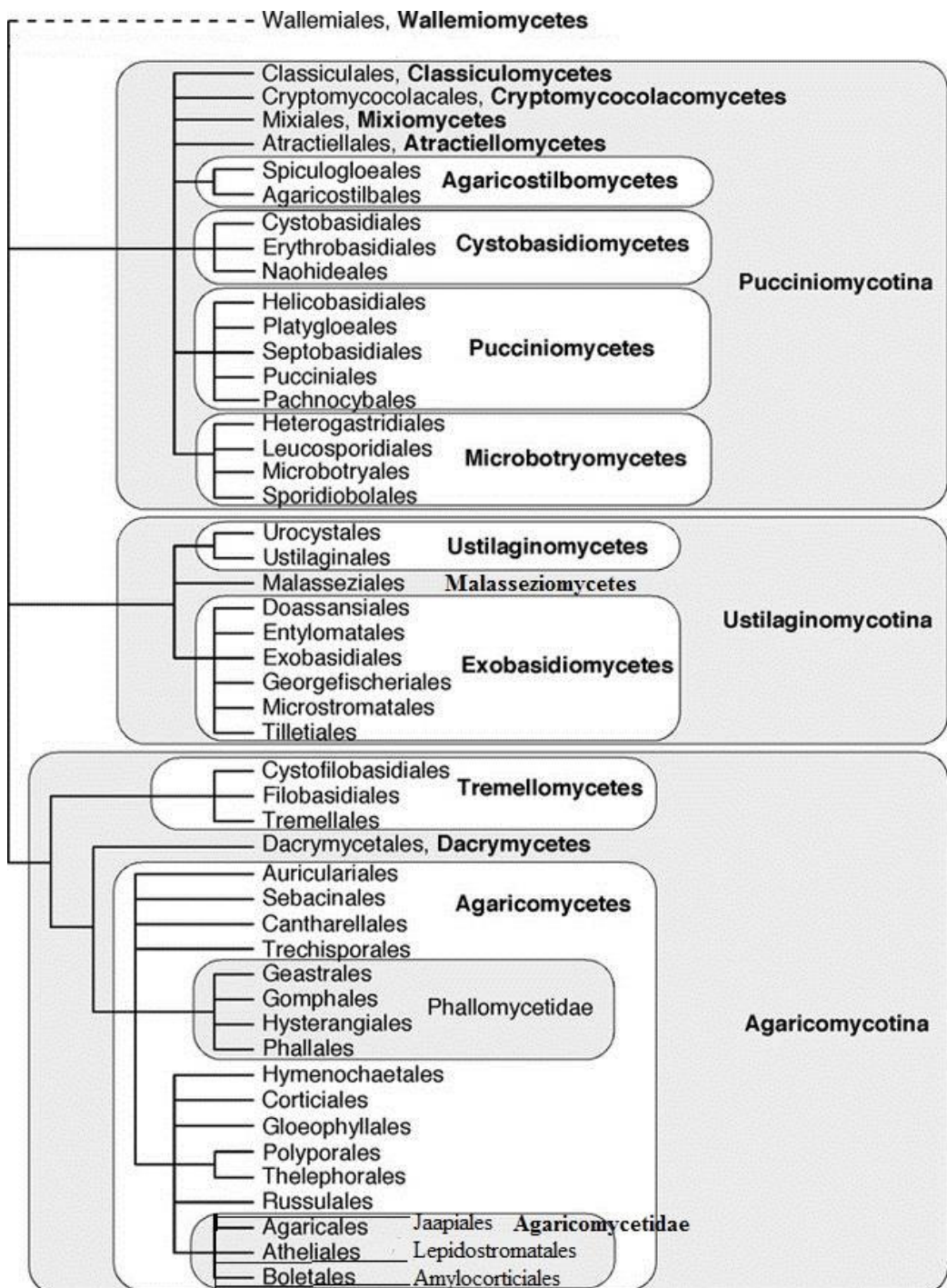


Slika 148. *Tremella fuciformis*

Red Tremellales obuhvata i teleomorfne i anamorfne gljive kod kojih većina može imati stadijum kvasca. Uglavnom su parazitske vrste čiji je talus septirana micelija sa dobro razvijenim haustorijama pomoću kojih prodiru u tkivo domaćina. Parazitiraju najčešće na drugim gljivama iz razdjela Ascomycota i Basidiomycota koje izazivaju truljenje drveta. U stadijumu kvasca su saprotrofi koji nisu striktno vezani za domaćina. Ako posjeduju plodna tijela ona su želatinoznog tipa, veličine od 0,5 do 15 centimetra u prečniku. Lobularnog su oblika ili izgledom podsjećaju na mozak zbog brojnih udubljenja i grebena. Obuhvata preko 300 vrsta u okviru 8 familija. Tipičan rod je *Tremella* sa preko stotinu vrsta od kojih su neke i jestive. Vrste *Tremella fuciformis* (Slika 148) i *Tremella aurantialba* se i komercijalno uzgajaju za ishranu.

6.9. Wallemiomycetes

Klasa Wallemiomycetes je monotipska, tj .sadrži samo jedan red Wallemiales, familiju Wallemiaceae i jedan rod *Wallemia* sa 7 do danas opisanih vrsta. Njihovo sistematsko mjesto je nekoliko puta mijenjano unutar različitih taksona Basidiomycota, da bi zbog rezultata molekularnih analiza na poslijetku bile izdvojene kao *incertae sedis* klasa bez tačno definisanog sistematskog položaja. Riječ je o kserofilnim i osmotolerantnim plijesnima koje izrazito dobro podnose visoku koncentraciju soli i šećera pa dovode do kvarenja hrane (halofilni organizmi). Izolovane su iz supstrata koji sadrže veoma malo vlage kao što je sušeni hljeb, suhi keks, krekeri, usoljena sušena riba, šećer, pekmez itd. Vrsta *Wallemia sebi* je česta komponenta kućne prašine, vazduha u zatvorenim prostorijama, ali i zemljišta i sijena. To je najčešće izolovana vrsta iz kuhinjskih začina, riže i brašna. Na hranjivim podlogama obrazuje crveno-smeđe praškaste kolonije. Sa micelije polaze prosti, nerazgranati konidiofori koji produkuju po četiri sferične konidije. Teleomorf nije poznat.



Filogenetsko stablo Basidiomycota (Hibbett, 2007)

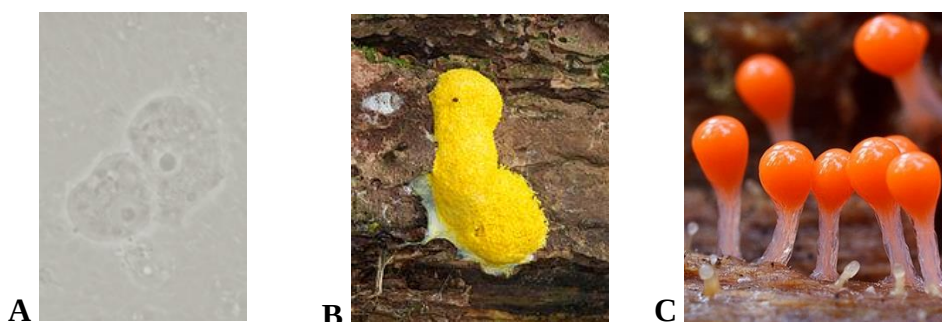
7. Gljivama slični organizmi – pseudogljive

Postoji više stotina vrsta koje su zbog morfoloških sličnosti pojedinih razvojnih stadijuma u svom životnom ciklusu ranije smatrane gljivama, ali su prema novijim sistematikama zasnovanim na filogenetskim i molekularnim saznanjima izbačene iz ovog carstva. Tako je čitava grupa tzv. sluzavih gljiva (eng. *slime molds* – sluzave plijesni) prebačena u nerangirani takson Amebozoa zajedno sa drugim protistima koji imaju ameboidnu građu. Naime, oni u jednom stadijumu svog razvoja izgledaju kao tipične amebe: riječ je o jednoćelijskim organizmima koji nemaju čvrst omotač tako da im je ćelija promjenjivog oblika i kreću se pomoću citoplazmatičnih izraštaja pseudopodija. Ranije su smatrane gljivama zbog toga što u drugoj fazi svog životnog ciklusa formiraju sporangije sa sporama, što je tipična karakteristika gljiva. Druga grupa koja je nekada smatrana gljivama su tzv. vodene plijesni (eng. *water molds*) ili Oomycota koje sadrže celulozu u svom ćelijskom zidu i danas se ubrajaju u carstvo Chromista gdje spada i većina algi.

7.1. Myxomycota - sluzave gljive

Sluzave gljive sadrže oko 1000 vrsta organizama koji su široko rasprostranjeni u prirodi. Žive kao saprotrofi u zemljištu i na svim mjestima gdje ima organske materije u raspadanju. Mogu se naći u trulim panjevima, pod suhim lišćem, na izmetu životinja, među mahovinama i lišajevima. Postoje i parazitske vrste koje naseljavaju najčešće koru drveća, ali se mogu naći i na drugim biljnim dijelovima. Neke vrste se mogu naći i u vodenim ekosistemima. Ranije su svrstavane u carstvo gljiva jer u svom životnom ciklusu obrazuju sporangije sa sporama, što je tipična karakteristika gljiva. Međutim, njihovo vegetativno tijelo nije micelija, tj. nije izgrađeno iz hifa kao što je slučaj kod većine gljiva. U fazi ishrane i rasta uopšte ne sadrže ćelijski zid. Za razliku od gljiva koje se hrane apsorpcijom, sluzave gljive se hrane fagocitozom, tj. mogu da unose čvrste čestice hranjive materije pa ih ubrajaju u protiste. Njihova osnovna karakteristika je postojanje jednoćelijskog, jednojedarnog, haploidnog, ameboidnog stadijuma promjenjivog oblika bez ćelijskog zida koji se naziva **miksameba** (Slika 149 A). Miksamebe se međusobno spajaju, pri čemu se ćelije mogu potpuno spojiti dajući jednu protoplazmatičnu masu sa velikim brojem jedara. Takvo vegetativno tijelo sluzavih gljiva se naziva prava **fuzionna plazmodija** (Slika 149 B), a sluzave gljive koje ih obrazuju se nazivaju plazmodijalne (acelularne) sluzave gljive. Kod evolutivno primitivnijih predstavnika miksamebe agregiraju, ali svaka zadržava svoju individualnost. Ovako formirano vegetativno tijelo sluzavih gljiva se naziva **agregatna**

plazmodija ili **pseudoplazmodija**, a sluzave gljive koje ih obrazuju se nazivaju celularne sluzave gljive.



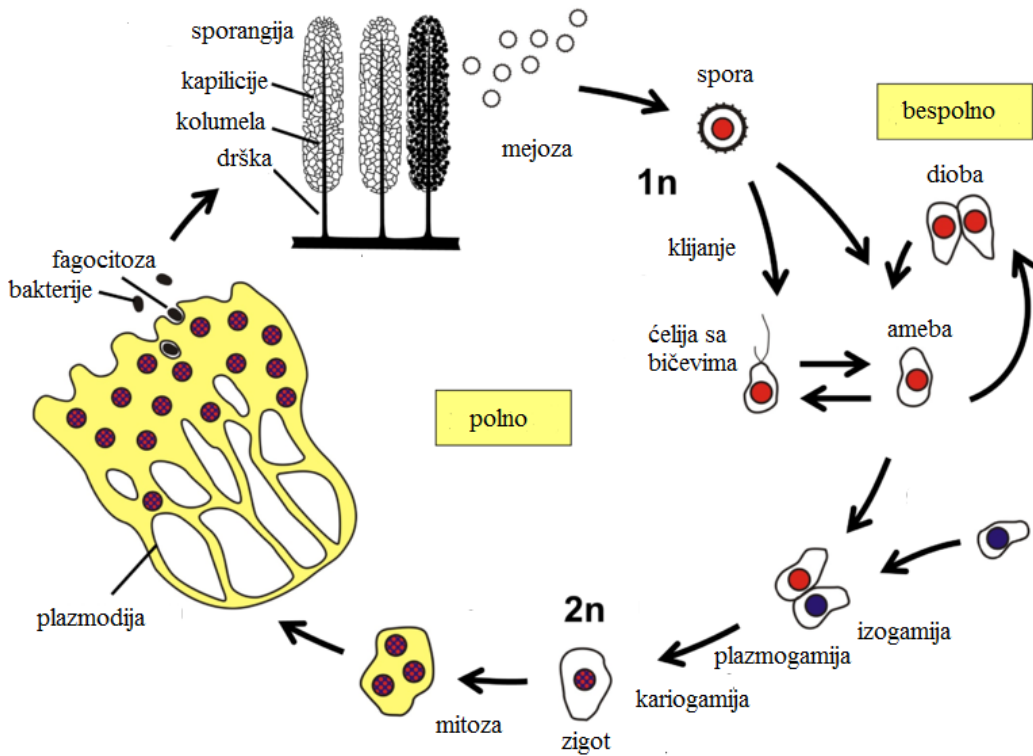
Slika 149. Sluzave gljive: A – miksameba; B – plazmodija; C – sporangije

Plazmodija se kreće po podlozi zahvaljujući kontrakcijama proteina miksomiozina koji je sličan miozinu u mišićnim vlaknima životinja. Fuzionna plazmodija sadrži i mrežu razgranatih kanala koji se zovu **venule**. Kroz njih struji citoplazma i na taj način se takođe omogućava kretanje. Plazmodija ima negativan fototaksis, a pozitivan hidrotaksis što znači da traži vlažna i mračna staništa. Hrani se uglavnom bakterijama i organskom materijom u raspadanju. Manje plazmodije se mogu međusobno spajati i dati veću plazmodiju. Kada se za to stvore povoljni uslovi plazmodija obrazuje sporangije sa sporama (Slika 149 C).

Prema savremenoj sistematici sve sluzave gljive, kako one sa fuzionom, tako i sa agregatnom plazmodijom, pripadaju podrazdjelu Mycetozoa koji se dijeli na tri klase:

domen	Eukaryota
(nerangiran takson)	Amebozoa
podrazdio	Mycetozoa
klasa	Myxogastria
	Protostelia
	Dictyostelia

Prave plazmodijalne sluzave gljive pripadaju **klasi Myxomycetes** ili **Myxogastria** koja sadrži oko 900 do danas opisanih vrsta. Sve vrste prolaze kroz nekoliko morfološki veoma različitih stadijuma, od jednoćelijskog ameboidnog, preko sluzavog plazmodijalnog stadijuma koji može biti veličine i nekoliko desetina centimetara, do kompaktnih plodnih sporogenih tijela (Slika 150). Naseljavaju pretežno šumska staništa, ali se mogu naći i pod snježnim pokrivačem, u pustinjama i u slatkovodnim ekosistemima.

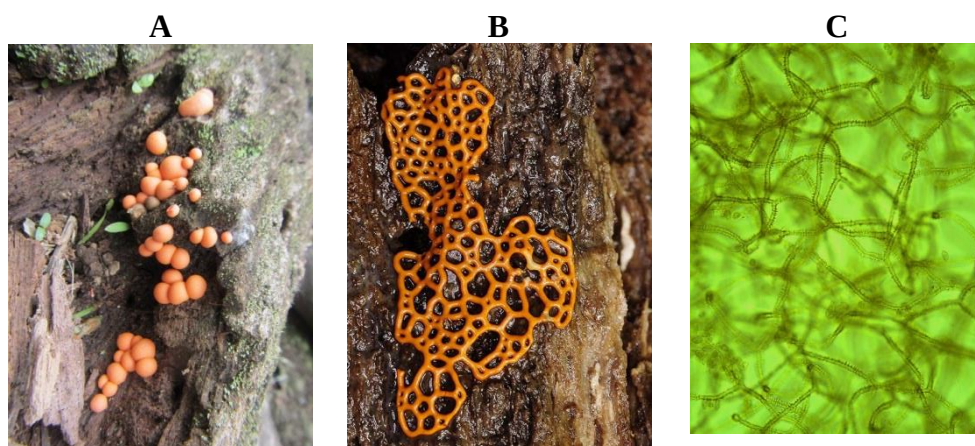


Slika 150. Životni ciklus acelularnih sluzavih gljiva

Plodna tijela obrazuju jednoćelijske, haploidne spore obično sferičnog oblika sa bradavičastom, mrežastom ili bodljikavom površinom. Spore su trajne i mogu klijati i nakon nekoliko godina kada se nađu u povoljnim uslovima. Klijanjem iz svake spore se oslobađa jedna do četiri miksamebe. One se javljaju obično u sredinama bez puno vlage, kreću se po podlozi i hrane se bakterijama i sporama gljiva. Bepolno se razmnožavaju prostom ćelijskom diobom. U uslovima suše, visoke temperature ili nedostatka hranjivih materija miksamebe mogu formirati tanki ćelijski zid i obrazovati trajnu mikrocistu. Kada prođu nepovoljni uslovi iz mikrociste se ponovo obrazuje miksameba. Polno razmnožavanje je tipa izogamije i do njega dolazi kada se spoje dvije

kompatibilne miksamebe. Nakon plazmogamije i kariogamije nastaje diploidni zigot. Višestrukim mitotičkim diobama jedra zigota bez daljnjih podjela ćelije nastaje višejedarna plazmodija. Ona se kreće po podlozi i hrani fagocitozom bakterija, protista, plijesni i partikula organske materije u raspadanju. Na taj način plazmodija može dostići površinu i od jednog kvadratnog metra i masu od nekoliko kilograma. Kreće se brzinom do 1 mm/s prema mračnim mjestima bogatim hranjivim materijama.

Bez obzira na veličinu, čitava plazmodija predstavlja jednu ćeliju pri čemu broj jedara može dostići i 10 do 100 miliona. Plazmodije su sluzave konzistencije, po čemu su ovi organizmi i dobili naziv. Najčešće su providne, bijele, žute, narandžaste ili roze. U slučaju suše ili tokom zimskog perioda plazmodija obrazuje tvrdnu, trajnu strukturu – sklerociju. Zrele plazmodije mogu obrazovati i plodna tijela. Pritom prestaju da se hrane i izlaze na površinu tražeći suho i svijetlo mjesto kako bi obezbijedile rasijavanje spora. U procesu fruktifikacije u zavisnosti od vrste mogu nastati sporangije sa drškom, sjedeće sporangije bez drške – etalije (Slika 151 A), ili mrežasti plazmodiokarpi (Slika 151 B). Unutar plodnih tijela se nalazi mrežasta struktura kapilicija (Slika 151 C) sa brojnim haploidnim sporama. Rasijavanje zrelih spora se najčešće vrši vjetrom ili pomoću životinja.



Slika 151. Sluzave gljive: A – etalije; B – plazmodokarp; C – kapilicije

Predstavnici Myxogastria su uglavnom terestrične vrste koje najčešće naseljavaju šumsku stelju. Mogu se naći svuda gdje ima bilnog materijala u raspadanju, na životinjskim ekskrementima i na kori drveća. Neke vrste iz rodova *Didymium*, *Fuligo* i *Physarum* naseljavaju slatkovodne ekosisteme, ali plodna tijela obrazuju isključivo u suvozemnoj sredini.

Fuligo septica (žuta sluznjača, puzajuća gljiva) je kosmopolitska vrsta koja obrazuje karakterističnu bijelu do jarko žutu sluzavu plazmodiju veličine i preko 20 cm, debljine 1-3 cm (Slika 149B). Najčešće se pojavljuje nakon

obilnih padavina na kori drveća ili na površini zemljišta. Spore za razmnožavanje se obrazuju u sjedećim etalijama jastučastog oblika. Zrele spore su mrke, sa bodljama na površini, i rasijavaju se pomoću insekata.

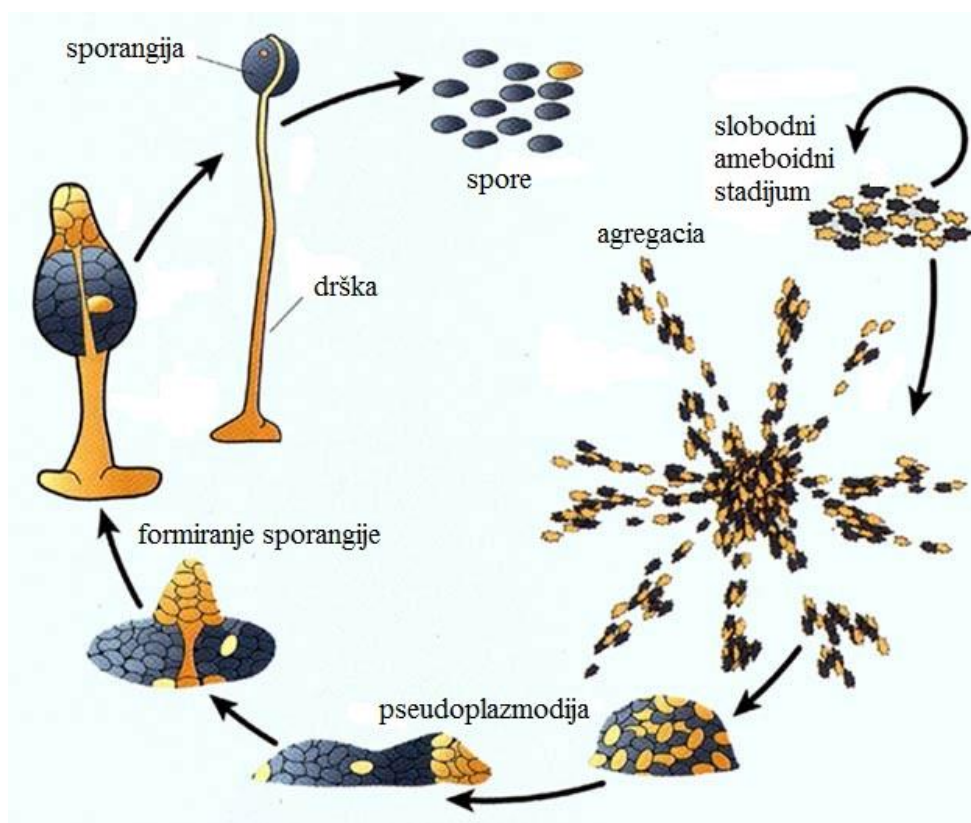
Lycogala epidendrum (krvotočna puhara, vučje mlijeko) je takođe kosmopolitska vrsta koja obrazuje sitnu crvenu plazmodiju. Međutim, plazmodije se rijetko mogu naći u prirodi. Uglavnom se uočavaju sporogene strukture – grupe sjedećih etalija prečnika oko pola centimetra (Slika 151A). Boja etalija može biti različita: najčešće je prljavo roza, ali može biti i žutosmeđa ili mrkozelena. Mlade etalije su ispunjene ružičastom tečnošću, dok su zrele pune sivih, okruglih spora sa mrežastom strukturom na površini.

Klasa Protostelia obuhvata sluzave gljive koje imaju plazmodiju sa diploidnim jedrima. Jednoćelijski, haploidni stadijum im je karakterističan po tome što nije ameboidan već sadrži dva biča. Kod većine vrsta jedan bič je kratak, a drugi dugačak, a postoje i takve vrste kod kojih se nalaze oba dugačka biča. Bičevi se mogu nalaziti na istoj, ili na suprotnim stranama ćelije. Kompatibilne ćelije sa bičevima se mogu spojiti i dati diploidan zigot, a mogu i izgubiti bičeve i obrazovati miksamebu koja se dalje razmnožava bespolno prostom diobom.

Vrsta *Ceratiomyxa fruticulosa* obrazuje mrežastu ili kompaktnu, tankoslojnu, diploidnu plazmodiju koja se kreće po zemljištu ili raspadajućem biljnom materijalu. Plazmodija može biti providna, bijela, žuta, roza ili ljubičasta. Na njoj se formiraju sporangije u obliku prstastih ili razgranatih stubića. Unutar sporangija se obrazuju spore tankih, obično providnih zidova. Nakon dvije mejotičke i jedne mitotičke diobe iz spore se formira protoplazmatična masa u obliku tetraedra koja sadrži 8 haploidnih jedara. Oko svakog jedra se formira pokretna ćelija sa dva biča. Ove ćelije ili ulaze u polni proces i spajanjem daju diploidni zigot ili gube bičeve i postaju miksamebe.

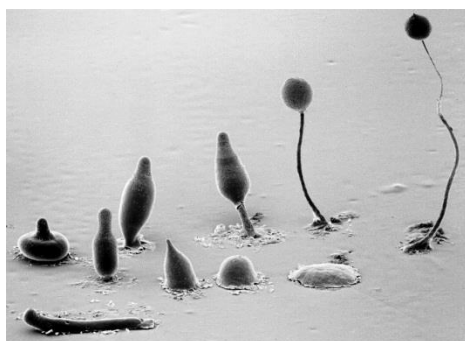
Klasa Dictyostelia obuhvata celularne sluzave gljive koje se još nazivaju i socijalne amebe. U uslovima kada je u sredini dostupna dovoljna količina hrane, nalaze se u obliku jednoćelijskih miksameba. Međutim, kada se rezerve hranjivih materija iscrpe, amebe međusobno agregiraju i obrazuju pseudoplazmodiju – sluzavu masu u kojoj svaka miksameba zadržava svoju individualnost. Pseudoplazmodija ima izraženu prednju i zadnju stranu i kreće se: sklanja se sa svjetla i ide prema sredini sa više organske materije. Pod određenim uslovima sredine pseudoplazmodija obrazuje sporokarp – plodno tijelo karakteristično za gljive unutar kog se obrazuju spore (Slika 152). Sporokarp može biti sjedeći ili na dršci formiranoj od ameboidnih ćelija. Najveći broj ameboidnih ćelija pseudoplazmodije upravo i obrazuje dršku, nakon čega ove ćelije odumiru. Svaka spora ima debeo ćelijski zid koji joj omogućava da preživi nepovoljne uslove. Klijanjem spore nastaje nova miksameba.

Polno se razmnožavaju tako što miksamebe na mračnim i vlažnim mjestima, kada iscrpe sve bakterije kojima se hrane i počnu gladovati, u procesu gametogeneze obrazuju sitne, pokretne gamete. Neke vrste su homotalusne, tj. gameti suprotnih polova se obrazuju na istoj jedinci, dok su neke heterotalusne: gameti različitih polova se obrazuju na različitim jedinkama. Spajanjem gameta nastaje dvojedarna ćelija koja prvo raste formirajući gigantsku ćeliju, a tek onda dolazi do kariogamije i formiranja diploidnog zigota. Novonastali zigot hemotaksijom privlači druge miksamebe koje ga okružuju formirajući agregat ćelija sa krupnim zigotom u centru. Zigot fagocitozom ingestira amebe i obrazuje makrocistu sa celuloznim zaštitnim omotačem. Nakon perioda mirovanja diploidno jedro makrociste se prvo dijeli mejozom, a zatim, poslije brojnih mitotičkih dioba, klija i oslobađa veliki broj haploidnih ameboidnih ćelija.



Slika 152. Životni ciklus celularnih sluzavih gljiva

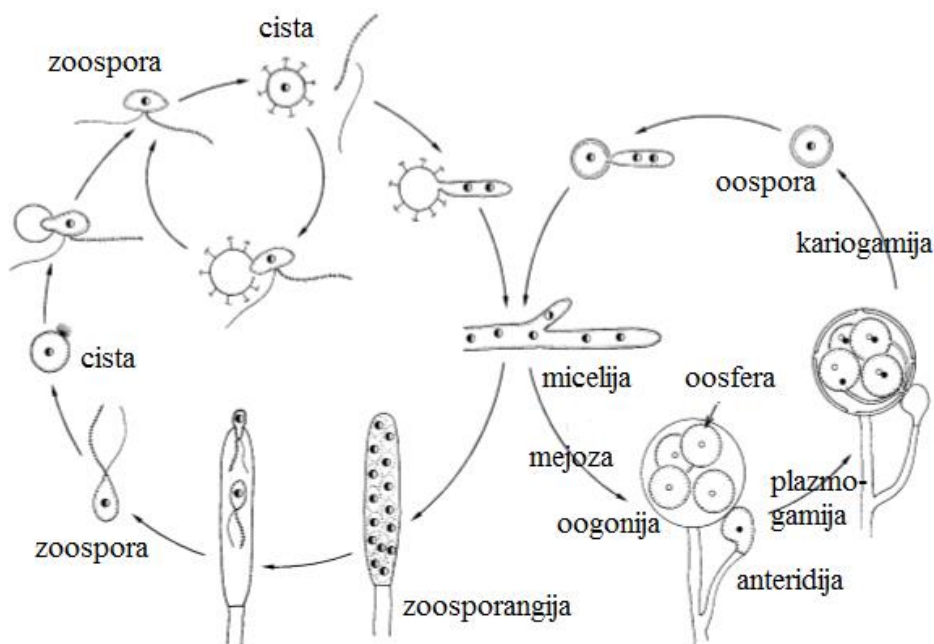
Dictyostelium purpureum predstavlja model organizam koji se koristi za ispitivanje molekularnih principa komunikacije između ćelija i programirane ćelijske smrti (Slika 153).



Slika 153. *Dictyostelium* sp. – formiranje sporangije

7.2. Oomycota – vodene plijesni

Oomikote, vodene plijesni ili algašice obuhvataju oko 600 vrsta koje imaju končast, cenocitičan talus izgrađen iz neseptiranih, razgranatih filamenata. Formiraju spore i hrane se apsorpcijom kao i gljive pa su dugo vremena svrstavane u carstvo gljiva. Međutim, nova filogenetska istraživanja su jasno pokazala da se ova grupa organizama razvila potpuno nezavisno od pravih gljiva. Naprotiv, filogenetski su mnogo bliže mrkim i silikatnim algama i biljkama, dok su gljive znatno bliže životinjama. Oomikote se razlikuju od pravih gljiva po tome što se septe javljaju veoma rijetko i to uglavnom prilikom formiranja reproduktivnih struktura, jedro im je diploidno, a ćelijski zid sadrži glukane i celulozu. Besspolne spore koje obrazuju unutar sporangija se razlikuju od spora kod tipičnih gljiva po tome što sadrže dva različito građena biča koja polaze sa ventralnog žlijeba. Ove pokretne spore se nazivaju **zoospore**, a sporangije u kojima se obrazuju zoosporangije (Slika 154). Zoospore imaju nepromjenjiv, fiksni oblik, iako ne sadrže ćelijski zid. Jedan bič je pritom usmjeren naprijed i perasto je razgranat, dok je drugi bič gladak i usmjeren unazad. Za ovako građene bičeve se kaže da su heterokontni (ako ćelija ima dva jednako građena biča nazivaju se izokontni). Svi organizmi koji u svom životnom ciklusu imaju jednoćelijski pokretni stadijum sa dva različita biča se ubrajaju u podcarstvo Heterokonta. Pored oomikota ovdje spada još jedna grupa pseudogljiva Hyphochytriomycetes, kao i silikatne, mrke, zlatne i žutozelene alge.



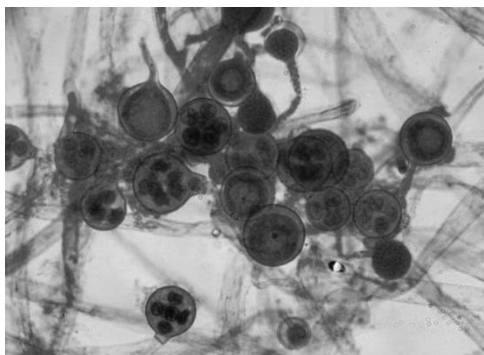
Slika 154. Životni ciklus vodenih plijesni

Zoospore plivaju neko vrijeme, a zatim se spuštaju na supstrat za koji se pričvrste mukoznim sluzavim sekretom. Njihovim klijanjem nastaje končasti talus. Pored bespolnog razmnožavanja zoosporama, vodene plijesni se razmnožavaju i polno oogamijom. Pritom se formiraju gametangije različitih polova: anteridije, u kojima se ne diferenciraju gameti, već ulogu spermatozoida preuzimaju jedra anteridije, i krupna okrugla oogonija unutar koje se obrazuje jedna ili nekoliko ženskih polnih ćelija oosfera. Po ovoj strukturi je čitava grupa dobila naziv oomycota (oo – jaje). Anteridije i oogonija se obrazuju na istoj jedinci, tj. većina vrsta je homotalična. Nakon oplođenja oogonija se razvija u debelozidnu **oosporu** koja može opstati i nekoliko godina dok se ne nađe u povoljnim uslovima za klijanje. Po završetku perioda mirovanja oospora klija obrazujući hife na kojima će se razviti sporangije sa zoosporama.

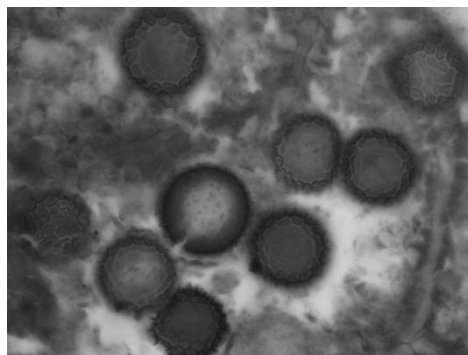
Oomikote žive kao saprotrofi ili kao paraziti pretežno u vodenoj sredini. Međutim, postoje i terestrične vrste, naročito među patogenima, koje za svoj razvoj ipak zahtijevaju visoku vlažnost. Među oomikotama se nalaze i brojni izazivači oboljenja biljaka, kao što su plamenjača krompira *Phytophthora infestans*, plamenjača vinove loze *Plasmopara viticola*, *Phytophthora ramorum*, koja dovodi do iznenadnog sušenja hrastova (oboljenje SOD – eng. *sudden oak death*), plamenjača soje *Peronospora manshurica* i druge.

Razdio Oomycota sadrži klasu Oomycetes sa 15 redova, među kojima se, po broju vrsta i značaju za čovjeka, izdvajaju sljedeći:

Red Saprolegniales obuhvata samo jednu porodicu Saprolegniaceae sa oko 125 do danas opisanih vrsta. Najveći broj vrsta su slatkovodne plijesni od kojih su mnoge paraziti na vodenim biljkama i životinjama. Vrsta *Aphanomyces astaci* izaziva tzv. kugu rakova, jer dovodi do njihovog uginuća u roku od nekoliko dana od infekcije. U skandinavskim zemljama je zbog širenja ove oomikote došlo do gotovo potpunog istrebljenja riječnog raka *Astacus astacus* čije je stanište potom naselila invazivna, znatno otpornija, sjevernoamerička vrsta riječnog raka *Pacifastacus leniusculus*. Druga vrsta iz istog roda *Aphanomyces euteiches* je patogen na biljkama i izaziva truljenje korijena leguminoznih biljaka, naročito graška, graha, lucerke, crvene i bijele djeteline. Vrste iz roda *Saprolegnia* (Slika 155) izazivaju oboljenja riba sa fatalnim ishodom i prave ogromne štete u ribogojilištima i u akvaristici. One su sekundarni patogeni jer primarno žive kao saprotrofi na uginulim algama i raspadajućem biljnom materijalu. Do infekcije riba dolazi na mjestima gdje je oštećen epidermis, ili kod riba sa već oslabljenim imunitetom. Formiraju bijele, paučinate nakupine hifa, najčešće na škrgama, ustima i oštećenim dijelovima kože. Hife saprolegnije su krupne, bez poprečnih septi, sa velikim brojem jedara i izraženim strujanjem citoplazme. Na vrhovima hifa se, stvaranjem poprečne septe, formiraju zoosporangije koje su šire od same hife. Razmnožavaju se bespolno zoosporama koje svakih nekoliko minuta klijaju i obrazuju nove zoospore što omogućava veoma brzo širenje oboljenja. Zoospora pliva kroz vodu dok se ne zakači za novog domaćina. Na hifama se mogu obrazovati i gametangije anteridije i ogonija. Ovo su homotalusne vrste, tj. oba tipa gametangija se obrazuju na istoj jedinci. Nakon oplodnje nastaje zigot oospora sa zadebljalim zidom. Nakon perioda mirovanja oospora klija i nastaju hife koje formiraju nove zoosporangije.



Slika 155. *Saprolegnia* sp.



Slika 156. Oospora *Albugo candida*

Red **Peronosporales** obuhvata akvatične i terestrične vrste koje žive kao paraziti na algama i vaskularnim biljkama, a neke su i patogeni životinja. Samo mali broj vrsta su saprotrofi, a nedavno su otkrivene i neke vrste koje naseljavaju marinske ekosisteme. Neke od njih su izazivači bolesti na ekonomski značajnim vrstama i stvaraju znatnu štetu. Obuhvata tri porodice: Albuginaceae, Peronosporaceae i Pythiaceae.

Porodica Albuginaceae obuhvata obligatne biljne patogene. Najpoznatiji predstavnik je *Albugo candida* koja uzrokuje bijelu rđu na nadzemnim dijelovima kopnenih biljaka. Na gornjoj površini zaraženih listova se javljaju žute lezije, dok se na donjoj strani nalaze bijele, mjehuraste nakupine sporangija. Izazivaju oboljenja kupusa, karfiola, zelene salate, špinata i drugih poljoprivrednih kultura, najčešće iz porodice kupušnjača (Brassicaceae). Prezimljuju u obliku debelozidnih oospora (Slika 156) koje u proljeće klijaju i obrazuju zoosporangije na kratkim sporangioforima. Zoospore plivaju kroz tanki film vode do stominog otvora na površini lista, gdje klijaju i prodiru i tkivo lista u kom dalje rastu i reproducuju se bilo polnim ili bespolnim putem.

Porodica Peronosporaceae obuhvata preko 600 vrsta obligatnih biljnih patogena od kojih mnogi nanose znatne štete poljoprivrednim kulturama. U tkivu domaćina se u intercelularnim prostorima obrazuje končasti talus koji pomoću haustorija crpi ćelijski sadržaj. Na donjoj strani inficiranih listova se obrazuju nakupine bijelih sporangiofora sa sporangijama pa se ove oomikote još nazivaju i paučinasta buđ (eng. *downy mildew*).

Plasmopara viticola poznata kao plamenjača vinove loze ili peronospora napada direktno zrna grožđa, ali i listove vinove loze, samnjujući im na taj način fotosintetsku površinu što znatno utiče na smanjenje prinosa. Ovo je takođe heterotalusna vrsta koja prezimljava u zemljištu i opalim listovima u formi oospora. U proljeće, sa porastom temperature i u uslovima povišene vlažnosti, oospora klijaju formirajući sporangiofor sa makrozoosporangijom. U svakoj makrozoosporangiji se obrazuje 8 do 50 zoospora koje kišne kapljice prenose na listove. Zahvaljujući bičevima zoospore se kreću dok ne dođu do bobica grožđa, a zatim odbacuju bičeve i klijaju. Mogu prodrijeti i u listove kroz stomin aparat. Pritom nastaje cijev koja prodire kroz međućelijske prostore u tkivo domaćina gdje se formira micelija sa haustorijama pomoću kojih uzimaju hranljivu materiju iz ćelija. U zavisnosti od vremenskih uslova nekoliko puta u toku godine mogu formirati zoosporangije dovodeći do sekundarnih infekcija, da bi u jesen obrazovali oospora koje će omogućiti širenje oomikote i u narednoj sezoni. Bespolno se razmnožava konidijama koje se obrazuju na granatim konidioforima (Slika 157).

Prvi simptomi bolesti najčešće se javljaju na najnižim listovima. Formiraju se svjetlozelene ili žute uljane mrlje na kojima izbijaju bijele nakupine sporangiofora sa sporangijama. Zaražene zone postaju crvenkasto-

smeđe i na poslijetku nekrotične. Pjege se šire i na kraju dovode do sušenja i opadanja lista. Zrna grožđa se mogu zaraziti od zametanja pa sve dok ne počnu sazrijevati. Zaražena zrna neće dostići svoju punu veličinu već će se smežurati, a kožica im postaje kožasta i ljubičastosmeđa. Obično je u grozdu zaraženo nekoliko zrna, dok se ostala normalno razvijaju.

I druge vrste iz ove porodice izazivaju značajne ekonomske štete: *Plasmopara halstedii* inficira suncokret, *Peronospora tabacina* duvan, *Bremia lactucae* zelenu salatu itd.

Porodica Pythiaceae obuhvata organizme koji žive u slatkim vodama, ali i parazite biljaka i životinja.

Phytophthora infestans je, kao što je već pomenuto, uzrokovala „Veliku glad“ u Irskoj sredinom 19-tog vijeka pošto je uništila nasade krompira. Ovo je heterotalusna vrsta kod koje se anteridije i oogonije razvijaju na različitim talusima koji se označavaju kao polni tipovi A1 i A2. Međutim, u prirodi se razmnožava uglavnom aseksualnim putem, obrazovanjem sporangija (Slika 158) sa 8 zoospora. Zoospore raznosi vjetar ili kapljice kiše i u vlažnim uslovima klijaju i prodiru u listove kroz stome. Za razliku od ostalih vrsta iz ovog roda, *P. infestans* je obligatni parazit koji inficira uglavnom nadzemne dijelove biljke domaćina. Simptomi se javljaju na inficiranim listovima u obliku vodenastih pjega tamnozeleno boje. Za plamenjaču je karakteristično prisustvo bjeličastog oreola oko oboljelog tkiva, naročito na naličju listova. Pjege zatim požute i naposljetku se tkivo suši. Nekroza lisnog tkiva se širi i dovodi do sušenja kompletnog lista. Na stablu se javljaju tamne pjege koje se međusobno spajaju tako da čitava stabljika bude zahvaćena bolešću.



Slika 157. *Plasmopara viticola*
(konidiofor i konidije)



Slika 158. *Phytophthora infestans*
(sporangije)

Rod *Pythium* obuhvata veliki broj vrsta koji su patogeni biljaka, uključujući i brojne za čovjeka značajne vrste kao što su pšenica, ječam i druge žitarice, krompir, paradajz, mrkva, jagode itd.

Vrsta *Pythium insidiosum* je jedna od malobrojnih oomikota koja je patogen sisara. Izaziva rijetko smrtonosno oboljenje pitiozu koje se najčešće javlja u tropskim krajevima kod konja i pasa, a može se javiti i kod ljudi.

Vrsta *Pythium oligandrum* je mikoparazit koji napada biljne patogene gljivice iz rodova *Fusarium* i *Botrytis*, ali i druge patogene oomikote kao što je *Phytophthora*. Zbog toga se njene oospore koriste u biokontroli kao fungicid. Koristi se i u farmaciji za liječenje gljivičnih oboljenja noktiju, tjemena i kože.

7.3. Hyphochytriomycota

Razdio Hyphochytriomycota obuhvata gljivama slične organizme koji kao i Oomycota spadaju u podcarstvo Heterokonta. Naime, u svom razvojnem ciklusu kao i oomikote obrazuju pokretne zoospore koje imaju jedan prednji perast bič, dok im je zadnji glatki bič degradirao. Talus im je izgrađen iz končastih struktura koje se razlikuju od pravih hifa po tome što ne obrazuju septe. Obuhvata jednu klasu Hyphochytriomycetes, red Hyphochytriales i dvije porodice: Hyphochytriaceae i Rhizidiomycetaceae sa ukupno dvadesetak vrsta. Predstavnik je *Hyphochytrium catenoides* koji je izolovan iz različitih tipova zemljišta, od hladnog arktičkog tla do pustinjskog pijeska.

PRILOG

Lista originalnih fotografija:

Slika 2. Trud

Slika 6. Filogenetsko stablo života

Slika 7. Kvasac

Slika 8. Plijesni

Slika 9. *Calvatia gigantea*

Slika 19. *Phallus impudicus*

Slika 20. Rizoidi i stolon

Slika 21. Rizomorfi

Slika 22. Stroma (*Xylaria sp.*)

Slika 25. Konidiofor (*Penicillium sp.*)

Slika 26. Sporangiofor (*Mucor sp.*)

Slika 28. Kleistotecija: B. *Erysiphe sp.*; C- *Microsphaera sp.*

Slika 30. Apotecija: C- *Morchella sp*

Slika 31. Peritecija: B – *Sordaria sp.*

Slika 32. Konzolasto plodno tijelo

Slika 33. Resupinantno plodno tijelo

Slika 34. Koralno plodno tijelo

Slika 35. Želatinozno plodno tijelo

Slika 36. Trbušasto plodno tijelo

Slika 37. Pečurka

Slika 41. Agarikoidni bazidiokarp

Slika 42. Boletoidni bazidiokarp

Slika 43. Kantareloidni bazidiokarp

Slika 44. Različiti oblici bazidiokarpa: A – zvjezdast; B - trubast; C – kopitast

Slika 45. Različite boje bazidiokarpa

Slika 46. Različiti tipovi himenofora

Slika 48. Sporangija sa sporangiosporama

Slika 49. Konidiofor sa konidijama

Slika 58. Pleomorfizam: A – *Aspergillus*; B – *Eurotium*

Slika 60. Pleomorfizam: A – *Chaetomium*; B – *Scopulariopsis*; C – *Trichocladium*

Slika 64. Različiti morfološki tipovi talusa lišaja

Slika 69. *Penicillium chrysogenum*

Slika 70. *Ganoderma lucidum*

Slika 72. *Ganoderma applanatum*

Slika 73. *Trametes versicolor*

Slika 74. *Agaricus bisporus*

Slika 75. *Pleurotus ostreatus*

Jestive gljive:

Amanita caesarea - blagva

Amanita rubescens – biserka

Boletus aereus – Hajdinski ili crni vrganj

Boletus edulis – ljetni ili pravi vrganj

Boletus reticulatus (*B. aestivalis*)– proljetni ili raspucali vrganj

Cantharellus cibarius - lisičarka

Coprinus comatus – velika gnojištarka, advokatska perika, bijeli jarčić

Craterellus cornucopioides –crna truba, mrka trubača

Lactarius deliciosus – rujnica

Lactarius piperatus – ljuta mliječnica

Laetiporus sulfureus – šumsko pile, vrbovača, žuti hljeb

Leccinum aurantiacum – jasikin turčin, turski vrganj

Leccinum griseum– grabov djed, grabov vrganj

Lycoperdon pyriforme – kruškasta puhara

Macrolepiota procera – sunčanica, jarac, kišobranka
Morchella conica – stožasti smrčak
Morchella esculenta – obični smrčak
Pleurotus ostreatus – bukovača
Ramaria flavescent – žućkasta capica, žućkasta koralka
Russula vesca – krasnica, jestiva zeka
Russula virescent – golubača
Xerocomus chrysenteron – zlatača

Otrovne gljive:

Amanita phalloides - zelena pupavka
Amanita pantherina – panterovka, panterova muhara
Amanita verna - bijela pupavka
Boletus satanas – ludara, vražji vrganj
Cortinarius rubellus – crvenkasta koprenka
Hypholoma fasciculare – sumporača
Mycena pura – ljubičasta šljemovka
Ramaria formosa – otrovna capica, otrovna koralka
Russula emetica – bljuvara
Omphalotus olearius – zavodnica
Scleroderma citrinum – otrovna puhara, krompirača
Slika 100. Kolonije i sporangije *Rhizopus stolonifer*
Slika 101. Kolonije i sporangije *Mucor mucedo*
Slika 108. Kolonija i konidije *Alternaria* sp.
Slika 109. Konidiofor sa konidijama *Penicillium* sp.
Slika 110. Konidiofor sa konidijama *Aspergillus* sp.
Slika 111. *Evernia* sp.
Slika 112. *Xanthoria parietina*
Slika 119. *Nectria cinnabarina* (peritecija)

Slika 120. Peritecija *Sordaria* sp.

Slika 121. Peritecija *Chaetomium* sp.

Slika 122. *Xylaria polymorpha* A - stroma; B – peritecija

Slika 132. *Marasmius rotula*

Slika 133. *Mycena renati*

Slika 134. *Armillaria mellea*

Slika 135. *Pluteus cervinus*

Slika 136. *Schizophyllum commune*

Slika 149. *Ramaria* sp

Slika 151. Sluzave gljive: A) etalijske; B) plazmodokarp; C) kapilicije

Slika 156. Oospora *Albugo candida*

Lista slika sa literaturnim izvorima sa kojih su preuzete i modificovane:

Slika 1. Ötzi – Ledeni čovjek.

<https://www.sciencealert.com/this-is-what-oetzi-the-iceman-sounded-like>

Slika 3. Brezova guba.

<http://picssr.com/photos/53016838@N07>

Slika 4. Vještičje srce

<https://sites.google.com/site/gljive8clovro/home/nejestive-gljive/vjesticje-srce>

Slika 5. Đavolji prsti

<http://www.bio-foto.com/displayimage-568.html>

Slika 10. Strukturna formula molekula celuloze i hitina

http://cdn.biologydiscussion.com/wpcontent/uploads/2016/11/clip_image002-211.jpg

Slika 11. Woroninova tjelašca.

<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/297162?journalCode=ijps>

Slika 12. Doliporna septa.

<http://archive.bio.ed.ac.uk/jdeacon/FungalBiology/chap3b.htm>

<http://www.mycolog.com/chapter5a.htm>

Slika 13. Građa ćelijske membrane i ćelijskog zida gljiva

https://www.researchgate.net/figure/Schematic-overview-of-fungal-cell-wall-composition-The-fungal-cell-wall-mainly-consists_fig1_287151262

Slika 14. Građa ćelije kod gljiva. <https://www.istockphoto.com/vector/plant-animal-fungi-cell-structure-gm959301646-261956213>

Slika 15. Tipovi hifa: A-septirane hife; B-neseptirane hife. <http://biology-pictures.blogspot.com/2011/11/septate-and-coenocytic-hypha.html>

Slika 16. Apikalno tijelo.

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1369527414000459>

Slika 17. Micelija.

<https://www.slideshare.net/yasmain/fungi-notes>

Slika 18. *Armillaria ostoyae*.

<http://www.freenatureimages.eu/Plants/Funghi>

Slika 23. Stroma (*Polystigma rubrum*).

<https://bladminers.nl/parasites/fungi/ascomycota/pezizomycotina/sordariomycetes/phyllachorales/polystigma/polystigma-rubrum/>

Slika 24. Sklerocija (*Claviceps .sp*).

<https://www.uniprot.org/taxonomy/5111>

Slika 27. Modifikacije micelije A – piknidijska; B – koremijska; C – sporodohijska; D - acervula <https://www.alpfmedical.info/microbial-forensics/growth-habit-and-reproduction.html>

Slika 28. Kleistotecija: A – šema;

<http://dbiodbs.units.it/quint/mair/info/introeng.html>

Slika 29. Gimnotecija.

<http://istudy.pk/ascomycota-fruit-bodies/>

Slika 30. Apotecija: A – šema; B. *Peziza sp.*;

<http://www.medical-labs.net/wp-content/uploads/2015/03/Asci-and-Ascospores.jpg>

Slika 31. Peritecija: A – šema.

<http://www.sydneyfungalstudies.org.au/Ascomycete-Gallery.php>

Slika 38. Građa trbušastog plodnog tijela: A – Lycoperdaceae; B - Nidulariaceae

<http://www.biologydiscussion.com/fungi/notes-on-lycoperdon-with-diagram-fungi/64167>

Slika 39. Građa faloidnog plodnog tijela.

<https://ua.all.biz/en/veselks-phallus-impudicus-mushroom-g2147427>

Slika 40. Građa pečurke.

<https://evaprofebio.jimdo.com/biology-and-geology-1st-eso/ud-10-los-seres-vivos-mas-sencillos/1-hongos/>

Slika 47. Pupljenje.

<https://www.sarthaks.com/22869/explain-various-steps-of-budding-in-yeast>

Slika 51. Građa konidiofora: A- *Aspergillus*; B-*Penicillium*

<https://www.pinterest.com/pin/434386326541173205/?lp=true>

Slika 52. Životni ciklus Ascomycota.

<https://ascomycotarobinson.weebly.com/structures.html>

Slika 54. Tipovi askusa: A – prototunikatni; B – unitunikatni; C - bitunikatni

<http://tolweb.org/Pezizomycotina/29296>

Slika 55. Životni ciklus Basidiomycota.

http://bioweb.uwlax.edu/bio203/f2012/rudolph_paig/reproduction.htm

Slika 56. Obrazovanje bazidije sa bazidiosporama.

<http://elte.prompt.hu/sites/default/files/tananyagok/StructureOfPlantsAndFungi/ch08s04.html>

Slika 57. Zigogamija.

<http://sporesmoldsandfungus.blogspot.com/2012/05/zygomycota.html>

Slika 59. Životni ciklus *Puccinia graminis*.

<https://www.slideserve.com/idaLee/stem-rust-of-wheat>

Slika 61. *Psathyrella aquatica*.

https://fr.wikipedia.org/wiki/Psathyrella_aquatica

Slika 62. *Onygena equine*.

<http://www.mykologie.net/index.php/houby/podle-morfologie/ostatni/item/2190-onygena-corvina>

Slika 63. *Ophiocordyceps unilateralis*

https://www.reddit.com/r/creepy/comments/50ba31/ophiocordyceps_unilateralis_a_type_of_fungi_that/

Slika 65. Homeomerna građa talusa lišaja.

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Organizaci%C3%B3n_de_los_talos_heter%C3%B3meros_y_hom%C3%B3meros_en_l%C3%ADqueles.png

Slika 66. Heteromerna građa talusa lišaja.

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Organizaci%C3%B3n_de_los_talos_heter%C3%B3meros_y_hom%C3%B3meros_en_l%C3%ADqueles.png

Slika 67. Soredije i izidije.

<https://ohioplants.org/lichen-biology/>

Slika 68. Strukturna formula penicilina.

<https://en.wikipedia.org/wiki/Penicillin>

Slika 71. Komercijalni preparat ganoderme.

<https://www.jeftinije.hr/Proizvod/2555555/ljepota-i-zdravlje/lijekarna/lijekovi-ostalo/eurovita-kapsule-ganoderma-lucidum-plus-60kom>

Slika 76. *Lentinula edodes*.

<http://out-grow.com/mushroom-cultures-c-2/shiitake-cw>

Jestive gljive:

Agaricus campestris – livadska pečurka ili rudnjača

http://www.mykoweb.com/CAF/species/Agaricus_campestris.html

Boletus pinophilus - borov vrganj

<https://www.shutterstock.com/search/boletus+pinophilus>

Boletus regius – kraljevka

<https://www.123pilze.de/DreamHC/Download/Koenigesroehrling.htm>

Calocybe gambosa – đurđevača

<https://www.flickr.com/photos/sjog/17453717692/>

Lycoperdon excipuliforme – vrećasta puhara

https://calphotos.berkeley.edu/cgi/img_query?enlarge=0000+0000+0912+1072

Tuber magnatum – bijeli tartuf.

<https://www.duemaesta.com/products/italian-white-truffle-alba-truffle-tuber-magnatum>

Slika 77. Plamenjača krompira. <https://www.biolib.cz/en/image/id3365/>

Slika 78. Gar kukuruza. <https://www.notey.com/blogs/ustilago-maydis>

Slika 79. Pepelnica vinove loze.

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plasmopara_viticola_a1_\(5\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plasmopara_viticola_a1_(5).jpg)

Slika 80. Krastavost jabuke.

<https://atrium.lib.uoguelph.ca/xmlui/handle/10214/5908>

Slika 81. Kovrčavost lista breskve.

<https://www.agrosava.com/breskva-i-nektarina/kovrd%C5%BEavost-li%C5%A1%C4%87a-breskve-taphrina-deformans>

Slika 82. Žitna rđa.

<https://www.researchgate.net/figure/Black-teliospores-of-Puccinia-striiformis-on-infected-wheat>

Slika 83. Plamenjača kupusa.

<https://agriculture.basf.com/cn/en/Crop-Protection/Downy-mildew-cabbage-plants.html>

Slika 84. *Tinea unguim*.

<https://en.wikipedia.org/wiki/Onychomycosis>

Slika 85. *Tinea pedis*.

<https://mycology.adelaide.edu.au/descriptions/dermatophytes/epidermophyton>

Otrovne gljive:

Agaricus xanthoderma – otrovna pečurka, karbolna pečurka.

https://www.flickr.com/photos/damon_tighe/7059730267

Amanita muscaria – muhara.

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Fliegenpilz_fly_agaric_Amanita_muscaria.

Amanita phalloides - zelena pupavka.

Amanita pantherina – panterovka, panterova muhara

<https://www.first-nature.com/fungi/amanita-pantherina.php>

Amanita virosa – smrdljiva ili šiljata pupavka

<https://www.emaze.com/@AOQZWRFC>

Boletus calopus - lijeponogi vrganj, kravlja balega

<https://boletales.com/genera/boletus/b-calopus/>

Clitocybe dealbata – otrovna brašnjača

https://mushroomobserver.org/name/show_name/581

Galerina marginata - rebrasta patuljica ili mala smrt

<https://wpamushroomclub.org/shop/galerina-marginata/>

Gyromitra esculenta – rani hrčak

[http://mushrooms.pidisoft.cz/produkty/202-uchac-obecný-\(certová-houba\)](http://mushrooms.pidisoft.cz/produkty/202-uchac-obecný-(certová-houba))

Lactarius torminosus – brezovka

<https://www.first-nature.com/fungi/lactarius-torminosus.php>

Entoloma sinuatum – olovasta rudoliska

<http://www.flickriver.com/search/Entoloma+sinuatum/interesting/>

Higrophoropsis aurantiaca - lažna lisičarka

<https://i0.wp.com/www.fungusfactfriday.com/wp-content/uploads/2017/08/Hygrophoropsis-aurantiaca-1.jpg>

Inocybe patouillardii – crvenkasta cjepača

<http://www.mibovallerovento.it/archivio-micologico/inocybe-patouillardii/>

Lepiota cristata – haringača

<http://www.mycobg.com/gallery/lepiota-cristata>

Russula foetens – smrdača

http://mycoweb.ru/GIF/cp_stat.php?g=c&cid=1028&source=yes

Omphalotus olearius – zavodnica

<http://enciclopedia.funghiitaliani.it/termine.php?show=3516>

Tilopilus felleus – žučara, žučni vrganj

<https://www.funghiitaliani.it/topic/9005-tylopilus-felleus/>

Tricholoma pardalotum - leopardovka, tigrasta vitezovka

http://www.wikiwand.com/en/Tricholoma_pardinum

Tricholoma sulphureum – sumporasta vitezovka

http://vlukoshke.ru/Tricholoma_sulphureum.php

Slika 84. Aflatoksin B₁

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC164220>

Slika 85. Citrinin.

<https://en.wikipedia.org/wiki/Citrinin>

Slika 86. Ochratoxin.

https://sr.wikipedia.org/wiki/Ochratoxin_A

Slika 87. Patulin.

<https://www.sigmaaldrich.com/catalog/product/sigma/p1639?lang=en®ion=BA>

Slika 88. Ergotamin. <https://en.wikipedia.org/wiki/Ergotamine>

Slika 89. Zearalenon. <https://en.wikipedia.org/wiki/Zearalenone>

Slika 90. Struktura spore mikrosporidija – šematski prikaz

<https://web.stanford.edu/group/parasites/ParaSites2006/Microsporidiosis/microsporidia1.html>

Slika 91. Struktura spore mikrosporidija.

<https://articles.extension.org/pages/31234/nosema-microsporidia:-friend-foe-and-intriguing-creatures>

Slika 92. Životni ciklus *Synchytrium endobioticum*.

https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/7e/06_11_ciclo_de_vida%2C_Synchytrium_endobioticum_en_papa%2C_Chytridiomycota_%28M._Piepenbring%29.png

Slika 93. *Olpidium brassicae*: A) Zoospora; B) Zoosporangija

<http://archive.bio.ed.ac.uk/jdeacon/microbes/chytrid.htm>

Slika 94. *Allomyces* sp.

<http://www.ucmp.berkeley.edu/fungi/chytrids.html>

Slika 95. Životni ciklus *Allomyces* sp.

https://www.researchgate.net/figure/The-Allomyces-macrogyrus-life-cycle-The-sporophyte-generation-is-maintained-asexually_fig13_44635842

Slika 96. Auksilarne ćelije.: A) bodljikave; B) čvornate.

https://en.wikipedia.org/wiki/Auxiliary_cell

Slika 97. *Geosiphon pyriformis*

http://www.geosiphon.de/geosiphon_home.html

Slika 98. Obrazovanje zigospore.

<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Zygo1003.jpg>

Slika 99. Sporangije *Pilobolus* sp.

<https://www.gettyimages.com/detail/video/close-up-shots-of-pilobolus-fungi-with-sporangium-stock-video-footage/511290928>

Slika 102. *Entomophthora muscae* na muhi.

<https://actualidad.rt.com/actualidad/283605-descubrir-hongo-convertir-moscas-fruta-zombi>

Slika 103. *Kickxella alabastrina*.

<https://genome.jgi.doe.gov/Kicala1/Kicala1.home.html>

Slika 104. *Candida albicans*.

<https://treegene.kz/uslugi/pcr/candida/>

Slika 105. Životni ciklus *Saccharomyces cerevisiae*.

<http://www.biologydiscussion.com/yeasts/reproduction-in-yeast-with-diagram-fungi/58223>

Slika 106. *Helvella crispa*.

<http://fungi.myspecies.info/all-fungi/helvella-crispa>

Slika 107. *Aleuria aurantea*.

<https://www.deviantart.com/stopwhispering81/art/Aleuria-aurantia-300979644>

Slika 113. *Geoglossum glutinosum*.

<http://www.aranzadi.eus/micologia/g>

Slika 114. Životni ciklus pepelnica.

<https://www.apsnet.org/edcenter/K-12/TeachersGuide/PowderyMildew/Pages/PowderyMildewsLifeCycle.aspx>

Slika 115. Kolonija i konidiofor *Monilinia fructicola*.

<https://www.forestryimages.org/browse/detail.cfm?imgnum=5524172>

Slika 116. Nematoda uhvaćena u zamku od hifa *Arthrobotrys dactyloides*

<https://www.78stepshealth.us/plasma-membrane/general-biology-of-the-fungi.html>

Slika 117. Životni ciklus *Claviceps purpurea*.

<https://www.apsnet.org/edcenter/intropp/lessons/fungi/ascomycetes/Pages/Ergot.aspx>

Slika 118. *Fusarium* sp. (makrokonidije).

<http://fungi.myspecies.info/taxonomy/term/5069/media>

Slika 123. Životni ciklus Basidiomycota

Slika 124. *Puccinia graminis*: A) piknidija; B) ecidija; C) uredija; D) telija; E) bazidija. <https://www.carolina.com/plant-microscope-slides/puccinia-graminis-aecia-sec-12-um-microscope-slide/298236.pr#>

<http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/Bot201/Basidiomycota/Uredinomyces/Uredinomyces.htm>

<http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/BOT135/Lect08.htm>

Slika 125. Životni ciklus Ustilagomycotina.

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:03_03_07_life_cycle_of_Ustilago_maydis_on_corn,_Ustilaginales_Basidiomycota_\(M._Piepenbring\).png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:03_03_07_life_cycle_of_Ustilago_maydis_on_corn,_Ustilaginales_Basidiomycota_(M._Piepenbring).png)

Slika 126. Smrdljiva snijet pšenice.

<https://www.cropscience.bayer.com/en/crop-compendium/pests-diseases-weeds/diseases/tilletia-carries>

Slika 127. *Clavaria fragilis*.

<https://www.inaturalist.org/taxa/53885-Clavaria-fragilis>

Slika 128. *Fistulina hepatica*.

<http://mushroomocean.blogspot.com/2012/11/the-beefsteak-polypore-fistulina.html>

Slika 129. *Hygrocybe pratensis*.

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Orangefarbene_Wiesen-Ellerling_Cuphophyllus_pratensis_Hygrocybe_pratensis.JPG

Slika 130. *Psilocybe semilanceata*.

<https://www.first-nature.com/fungi/psilocybe-semilanceata.php>

Slika 131. *Inocybe lacera*.

<http://www.freenatureimages.eu/plants/Funghi,%20Paddestoelen,%20Mushrooms-Toadstools/Inocybe%20lacera/index.html>

Slika 137. *Anomoloma myceliosum*.

<https://www.123pilze.de/DreamHC/Download/WeisserMyzelporling.htm>

Slika 138. *Podoserpula pusio*.

<https://www.pinterest.com/pin/430797520586029091/?lp=true>

Slika 139. *Lepidostroma calocerum*.

<http://mason.gmu.edu/~jlawrey/biography/basidiolichens>

Slika 141. *Sphaerobolus stellatus*

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sphaerobolus_stellatus_502164.jpg

Slika 143. *Gomphus clavatus*.

http://www.mykoweb.com/CAF/species/Gomphus_clavatus.html

Slika 144. *Gautieria* sp.

<https://sites.google.com/site/hongoshipogeos/basidiomycetes/gautieria-morchelliformis-vittad-1831/gautieria-morchelliformis-var-globispora-pilat-1958>

Slika 145. *Mutinus caninus*.

http://www.rysch.com/pilze/Mutinus_caninus.htm

Slika 146. *Erythricium salmonicolor*.

<http://mycoportal.org/portal/taxa/index.php?taxauthid=1&taxon=Erythricium>

Slika 147. *Dacrymyces palmatus*

<http://www.ipernity.com/doc/328879/27200227>

Slika 148. *Tremella fuciformis*.

<https://www.inaturalist.org/taxa/143384-Tremella-fuciformis>

Slika 149. Sluzave gljive: A) miksameba; B) plazmodija; C) sporangija

<http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/Bot201/Myxomycota/Myxomycota.htm>

Slika 150. Životni ciklus acelularnih sluzavih gljiva.

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:08_05_life_cycle,_Stemonitis_sp.,_Stemonitales,_Myxomycota_\(M._Piepenbring\).png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:08_05_life_cycle,_Stemonitis_sp.,_Stemonitales,_Myxomycota_(M._Piepenbring).png)

Slika 151. Sluzave gljive: B) plazmodokarp

<http://www.fotonatura.org/galerias/fotos/361775/>

Slika 152. Životni ciklus celularnih sluzavih gljiva.

<http://www.locolobo.org/clades.html>

Slika 153. *Dictyostelium* sp. – formiranje sporangije.

<https://agrihunt.com/articles/pak-agri-outlook/kingdom-fungi-and-phytopathology-a-unique-perspective/>

Slika 154. Životni ciklus vodenih plijesni.

<https://www.tabi-navi.info/imalodrm-oomycota-life-cycle.html>

Slika 155. *Saprolegnia* sp.

<https://www.deviantart.com/spencercameron/art/Saprolegnia-280140777>

Slika 158. *Phytophthora infestans* (sporangije)

<http://www.avisosneiker.com/wp-content/uploads/2010/05/Ficha-Mildiu2.pdf>

LITERATURA

Alexopoulos, C., Mims, C., Blackwell, M. (1996): *Introductory Mycology*. J. Wiley & Sons, Inc.

Ashton, H. (2009): *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi* (10th edition). Edited by Kirk, P.M., Cannon, P.F., Minter, D.W., Stalpers, J.A. Emerald Group Publishing Limited, Wallingford.

Babović, M., Delibašić, G. (2006): *Opšta fitopatologija – praktikum*. Akademska misao, Beograd.

Balaž, F., Balaž, J., Tošić M., Stojšin V., Bagi F. (2010): *Fitopatologija – bolesti ratarskih i povrtarskih biljaka*. Poljoprivredni fakultet, Novi Sad.

Bass, D., Richards, T.A. (2011): Three reasons to re-evaluate fungal diversity on Earth and in the ocean, *Fungal biology reviews*. 25 (4): 159-164.

Bauer, R., Begerow, D., Oberwinkler, F. (2008): *Ustilaginomycotina*. <http://tolweb.org/Ustilaginomycotina/20530/2008.01.23>. In *The Tree of Life Web Project*.

Bauer, R., Begerow, D., Sampaio, J., Weiss, M., Oberwinkler, F. (2006): The simple-septate basidiomycetes: a synopsis. *Mycological Progress*. 5 (1): 41–66. <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs11557-006-0502-0>.

Bayman, P., Baker, J. (2006): Ochratoxins: a global perspective. *Mycopathologia*, 162 (3): 215–223.

Bennett, J., Klich, M. (2003): Mycotoxins. *Clinical Microbiology Reviews*. 16 (3): 497–516. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC164220/>.

Blagić, N., Lolić S. (2016): Diverzitet Basidiomycotina na području Banj brda. *Zbornik radova, Četvrti naučno-stručni skup sa međunarodnim učešćem "5. juni- Svjetski dan zaštite okoliša"*, pp. 377-384.

Bennett, J.W., Clin, M. (2003): Mycotoxins. *Clinical Microbiol Reviews*. 16 (3): 497–516.

Binder, M., Justo, A., Riley, R., Hibbett, D. (2013): Phylogenetic and phylogenomic overview of the Polyporales. *Mycologia*. 105 (6): 1350–1373.

Blackwell, M. (2011): The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? *American journal of botany*. 98 (3): 426-438.

Bonfante, P. (2003): Plants, mycorrhizal fungi and endobacteria: a dialog among cells and genomes. *The Biological Bulletin*. 204 (2): 215–220.
<https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.2307/1543562>

Bowman, S., Free, S. (2006): The structure and synthesis of the fungal cell wall. *Bio Essays*. 28 (8): 799—808. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16927300>

Božac, R. (1983): Gljive. 600 gljiva naših krajeva. Mladost, Zagreb.

Božac, R. (2007): Gljive – morfologija, sistematika, toksikologija. Školska knjiga, Zagreb.

Călin, M., Constantinescu-Aruxandei, D., Alexandrescu, E., Răut, J., Badea Doni, M., Arsene, M-L., Oancea, F., Jecu, L., Lazăr, V. (2017): Degradation of keratin substrates by keratinolytic fungi. *Electronic Journal of Biotechnology*. 28: 101-112.

Casano, L., Del Campo, E., García-Breijs, F., Reig-Armiñana, J., Gasulla, F., Del Hoyo, A., Guéra, A., Barreno, E. (2011): Two *Trebouxia* algae with different physiological performances are ever-present in lichen thalli of *Ramalina farinacea*. Coexistence versus competition? *Environmental Microbiology*. 13 (3): 806–818.

Cavalier-Smith, T. (1993): Kingdom protozoa and its 18 phyla. *Microbiological Reviews*. 57 (4): 953–994.

Chang, S.T. (2008): Overview of mushroom cultivation and utilization as functional foods. In: *Mushrooms as Functional Foods* (ed. P.C.K. Cheung), 1–33. Hoboken, NJ: Wiley.

Cviyanovicy, M.S., Stankovicy, M.N., Matavuly, M.N, Lolicy, S.B., Pyanicy, B.M. (2009): Macrofungi of the Zasavica special nature reserve. *Proc. Nat. Sci., Matica Srpska*, 116: 235-243.
https://www.researchgate.net/publication/47749244_Macrofungi_of_the_Zasavica_special_nature_reserve

Cvjetković, B. (2010): Mikoze i pseudomikoze voćaka i vinove loze. Zrinski, Čakovec.

Deacon, J. (2005): *Fungal Biology*. Cambridge, Massachusetts: Blackwell Publishers.

- Diaz, J.H. (2005): Syndromic diagnosis and management of confirmed mushroom poisonings. *Critical Care Medicine*, 33: 427-436.
- Didier, E. (2005): Microsporidiosis: an emerging and opportunistic infection in humans and animals. *Acta Trop.* 94 (1): 61–76.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0001706X0500029X>
- Dube, H.C. (2009): Introduction To Fungi. Vikas Publishing House.
- Duraković, S., Duraković, L. (2003): Mikologija u biotehnologiji. Sveučilište u Zagrebu.
- Flik, M. (2010): Koja je ovo gljiva? Marso, Beograd.
- Focht, I. (1996): Ključ za gljive; Ilustrirani uvod u gljivarstvo. Naprijed, Zagreb.
- Frieders, E.M., McLaughlin, D., Szabo, L. (2008): Pucciniomycotina (formerly Urediniomycetes). A diverse group of fungi, including rusts, yeasts, smut-like and jelly-like fungi. <http://tolweb.org/Pucciniomycotina/20528/2008.02.21>. In The Tree of Life Web Project.
- Garnweidner, E. (2006): Gljive, džepni gljivarski vodič, Andromeda, Rijeka.
- Geiser, D., Dorner, J., Horn, B., Taylor, J. (2000): The phylogenetics of mycotoxin and sclerotium production in *Aspergillus flavus* and *Aspergillus oryzae*. *Fungal Genetics and Biology*. 31 (3): 169–179.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1087184500912155?via%3Dihub>
- Gleason, F., Kagami, M., Lefevre, E, Sime-Ngando, T.(2008): The ecology of chytrids in aquatic ecosystems: roles in food web dynamics. *Fungal Biology Reviews* 22.1 (2008): 17-25.
- Glumac, M., Pejin, B., Karaman, M., Mojović, M., Matavulj, M. (2017): Lignicolous fungi hydrodistilled extracts may represent a promising source of natural phenolics. *Natural product research*, 31 (1): 104-107.
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27471916>
- Gooday, G. (1995): The dynamics of hyphal growth. *Mycological Research*. 99 (4): 385–389.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0953756209806345>

Grienke, U., Zöll, M., Peintner, U., Rollinger, J. (2014): European medicinal polypores — a modern view on traditional uses. *Journal of Ethnopharmacology*. 154 (3): 564–583.

Hadžić, I. (2007): Gljive, životinje koje ne hodaju. Partenon, Beograd.

Hadžić, I. (2012): Priručnik za branje jestivih i lekovitih gljiva. Edicija, Beograd.

Hadžić, I., Vukojević, J. (2008): Ilustrovani rečnik sveta gljiva. NNK international, Beograd.

Hall, I.R. (2003). Edible and Poisonous Mushrooms of the World. Timber Press, Portland, Oreg.

Hawksworth, D. (1988): The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Bot. J. Linn. Soc.* 96: 3–20.

Hempel, S., Renker, C., Buscot, F. (2007): Differences in the species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in spore, root and soil communities in a grassland ecosystem. *Environmental Microbiology*. 9 (8): 1930–1938.

Herman, G.E. (2007): *Trichoderma* spp., including *T. harzianum*, *T. viride*, *T. koningii*, *T. hamatum* and other spp. Biological Control: A Guide to Natural Enemies in North America. Cornell University, USA.

Hibbett, D., Binder, M., Bischoff, J., Blackwell, M., Cannon, P., Eriksson, O. at al. (2007): A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research* 111 (5): 509-547.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0953756207000615>

Hibbett, D. (2006): A Phylogenetic overview of the Agaricomycotina. *Mycologia*. 98: 917-925.

Hibbett, D. (2007): Agaricomycetes. Mushroom-Forming Fungi. Version 20 April 2007. <http://tolweb.org/Agaricomycetes/20535/2007.04.20>. In The Tree of Life Web Project.

Hibbett, D. (2007): Agaricomycotina. Jelly Fungi, Yeasts, and Mushrooms. Version 20 April 2007. <http://tolweb.org/Agaricomycotina/20531/2007.04.20> in The Tree of Life Web Project.

Honegger, R. (1993): Developmental biology of lichens. *New Phytol.* 125: 659–677.

<http://website.nbm-mnb.ca/mycologywebpages/NaturalHistoryOfFungi/Chytridiomycota.html>

<http://www.tolweb.org/Sordariomycetes/> in The Tree of Life Web Project.

<https://web.archive.org/web/20090326135053/http://www.clarku.edu/faculty/dhibbett/AFTOL/documents/AFTOL%20class%20mss%2023%2C%2024/AFTOL%20CLASS%20MS%20resub.pdf>

Hudler, G. (1998): *Magical Mushrooms, Mischievous Molds*. Princeton University Press, USA.

Hussein, H., Brasel, J. (2001): Toxicity, metabolism, and impact of mycotoxins on humans and animals. *Toxicology*. 167 (2): 101–134.

Ivančević, B., Matavulj, M., Karaman, M. (2012): Fungi (mushrooms and lichens) in Serbian legislation. *Biologia serbica*, 34 (1-2): 19-35.
https://ojs.pmf.uns.ac.rs/index.php/dbe_serbica/article/view/1278/4

Ivanović, M. (1992): *Mikoze biljaka*. Nauka, Beograd.

James, T.Y., Letcher, P.M., Longcore, J.E., Mozley-Standridge, S.E., Porter, D., Powell, M.J., Griffith, G.W., Vilgalys, R. (2006): A molecular phylogeny of the flagellated fungi (Chytridio-mycota) and description of a new phylum (Blastocladiomycota). *Mycologia*. 98 (6): 860–871.

Johnson, D., Gilbert, L. (2014): Interplant signalling through hyphal networks. *New Phytologist*. 205 (4): 1445-1453.

Jørgensen, T. (2007): Identification and toxigenic potential of the industrially important fungi, *Aspergillus oryzae* and *Aspergillus sojae*. *Journal of Food Protection*. 70 (12): 2916–2934.

Justo, A., Miettinen, O., Floudas, D., Ortiz-Santana, B., Sjökvist, E., Lindner, D., Nakasone, K., Niemelä, T., Larsson, K.H., Ryvarden, L., Hibbett, D.S. (2017): A revised family-level classification of the Polyporales (Basidiomycota). *Fungal Biology*. 121 (9): 798–824.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1878614617300685?via%3Dihub>

Karaman, M., Kaišarević, S., Somborski, J., Kebert, M., Matavulj, M. (2009): Biological activities of the lignicolous fungus *Meripilus giganteus* (Pers.:Pers.) Karst. *Archives of Biol. Sci.* 61 (4): 853-861.
https://www.researchgate.net/publication/47367189_Biological

activities of the lignicolous fungus Meripilus giganteus Pers Pers Karst/download

Karaman, M., Mimica-Dukic, N., Matavuly, M. (2009): Lignicolous fungi from northern Serbia as natural sources of antioxidants. *Central European Journal of Biology*. 4 (3): 387-396. <http://link.springer.com/article/10.2478%2Fs11535-009-0017-1#page-1>

Karaman, M., Jovin, E., Malbaša, R., Matavuly, M., Popović, M. (2010): Medicinal and edible lignicolous fungi as natural sources of antioxidative and antibacterial agents. *Journal Phytotherapy research*. 24 (10): 1473-1481. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20878697>

Karaman, M., Matavulj, M. (2005): Macroelements and heavy metals in some lignicolous and tericolous fungi. *Jour. Nat. Sci. Matica Srpska* Novi Sad. 108: 255-267.

Karaman, M., Matavulj, M., Janjic, Lj. (2012): Antibacterial agents from lignicolous macrofungi. In Book "Antimicrobial agents", ed. by Varaprasad Bobbarala; Chapter 18: 361-386. <http://www.intechopen.com/books/antimicrobial-agents/antibacterial-agents-from-lignicolous-macrofungi>.

Karaman, M., Mimica-Dukic, N., Knežević, P., Matavulj, M. (2007): Antioxidative and antibacterial activity of some lignicolous basidiomycetous fungi from Serbia. *International Journal of Medicinal Mushrooms*. 9 (3&4): 330-331.

Karaman, M., Mimica-Dukic, N., Knezevic, P., Svircev, Z., Matavuly, M. (2009): Antibacterial properties of selected lignicolous mushrooms and fungi from northern Serbia. *International Journal of Medicinal Mushrooms*. 11 (3): 269-279.

Karaman, M., Mimica-Dukić, N., Matavulj, M. (2005): Lignicolous fungi as potential natural sources of antioxidants. *Archives of Biological Sciences*. 57 (2): 93-100. <http://www.doiserbia.nb.rs/img/doi/0354-4664/2005/0354-46640502093K.pdf>.

Karaman, M., Novaković, M., Matavuly, M. (2012): Fundamental fungal strategies in restoration of natural environment. In Book: Fungi: Types, Environmental Impact and Role in Disease; Editors: Paz Silva A. and Sol M. Chapter X, pp. 167-214. Publisher Nova Science Publishers.

Karaman, M., Novaković, M., Savić, D., Matavulj, M. (2012): Preliminary checklist of Myxomycota and Ascomycota from Fruška Gora mountain. *Jour. Nat. Sci. Matica Srpska Novi Sad*. 123: 37-49.

Karaman, M., Stahl, M., Vesic, M., Novakovic, M., Matavuly, M. (2011): Bioactive properties of wild-growing mushroom species *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. From Fruška Gora forest (Serbia). *Ethnomedicine and Therapeutic Validation*; (J.N. Govil and Geetanjali Kaushik Eds.). 32, Chapter 17: 339-355.

Karlson-Stiber, C., Persson, H. (2003): Cytotoxic fungi-an overview. *Toxicon*. 42 (4): 339–349.

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0041010103002381?via%3Dihub>

Katanić, M., Kovačević, B., Glowska, N., Paoletti, E., Vasić, S., Matavulj, M., Kraigher, H. (2013): Naseljenost korena topola ektomikoriznim, arbuskularnomikoriznim i tamnim septiranim endofitskim gljivama. *Topola/Poplar*. 191/192: 17-29. <http://www.ilfe.org/old/Topola/Topola%20191-192.pdf>.

Katanić, M., Orlović, S., Grebenc, T., Kovačević, K., Kebert, M., Matavulj, M., Kraigher, H. (2015): Mycorrhizal fungal community of poplars growing on pyrite tailings contaminated site near the river Timok. *J. South-east European forestry*. 6 (1): 53-63.

Kavanagh, K. (2017): Fungi: Biology and Applications. John Wiley & Sons, Inc.

Keeling, P. J., Fast, N. M. (2002): Microsporidia: biology and evolution of highly reduced intracellular parasites. *Annual Reviews in Microbiology*. 56 (1): 93-116.

Keizer, G.J. (1998): Gljive, enciklopedija. Veble commerce, Zagreb.

Kidd, S., Halliday, C., Alexiou, H. Ellis, D. (2016): Descriptions of Medical Fungi. Newstyle Printing, Adelaide.
<https://mycology.adelaide.edu.au/docs/fungus3-book.pdf>

Kirk, P. (2016): Species Fungorum. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, UK.

Kirk, P., Cannon, P., Stalpers, J. A. (2008): Dictionary of the Fungi (10thed.). CAB International, Wallingford, UK.

Kišpatić, J. (1992): Opća fitopatologija. Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu.

Kivlin, S., Hawkes, C., Treseder, K. (2011): Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*. 43 (11): 2294-2303.

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071711002823>

Kluge, M., Kape, R. (1992): *Geosiphon pyriforme*, an endosymbiotic consortium of a fungus and a cyanobacterium (*Nostoc*), fixes nitrogen. *Bot Acta*. 105: 343–344.

Kocić-Tanackov, D., Dimić, G. (2013): Gljive i mikotoksini – kontaminanti hrane. *Hem. Ind.* 67 (4): 639–653.

Koella, J., Lorenz, L., Bargielowski, I. (2009): Microsporidians as Evolution-Proof Agents of Malaria Control? *Advances in Parasitology*. 68: 315–327.

Kuo, M. (2007): 100 Edible Mushrooms. The University of Michigan Press, USA.

Kuo, M. (2007): Key to major groups of mushrooms. Retrieved from the Mushroom Expert. Com Web site:

http://www.mushroomexpert.com/major_groups.html

Lawrey, J., Diederich, P. (2003): Lichenicolous Fungi: Interactions, Evolution, and Biodiversity. *The Bryologist*, 106: 80-120.

<http://www.lichenology.info/pdf/LawreyDiederich.pdf>

Lolić, S., Matavuly, M. (2015): The antimicrobial activity of autochthonous species of Basidiomycotina. Proceedings of the third Symposium of biologists and ecologists of the Republika Srpska (SBERS 2015), Banja Luka, November 12-14, 2015. Volume 1, pp. 34-35. Faculty of Science, University of Banja Luka, Republic of Srpska, Bosnia and Herzegovina.

Lorenz, L., Koella, J. (2011): The microsporidian parasite *Vavraia culicis* as a potential late life-acting control agent of malaria. *Evolutionary Applications*. 4 (6): 783–790.

Lukić, T. (2012): Toksikologija gljiva. Posavska Hrvatska.

Mader, S. (1998): Biology. McGraw-Hill, USA.

Marinović, R. (1991): Osnovi mikologije i lihenologije. Naučna knjiga, Beograd.

Markham, P. (1994): Occlusions of septal pores in filamentous fungi. *Mycological Research*. 98 (10): 1089-1106.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0953756209801950>

Matavulj, M., Vulikić, N., Gojković, I., Karaman, M. (2005): Conditionally pathogenic fungi in recreational waters. *Proc. Nat. Sci. Matica Srpska* Novi Sad. 109: 149-160.

Matavulj, M., Đurđević, S. (2005): Lišajevi močvarnog regiona Bardača. Zbornik radova 1. Simpozijuma biologa Republike Srpske, Skup 2, Banja Luka, 10-12.11.2005. pp. 215-219.

Matavulj, M., Karaman, M., Đurđević, S. (2006): Rekreativne zone u transmisiji (potencijalno) patogenih gljiva. Zbornik radova Prve naučno-stručne konferencije sa međunarodnom učešćem «Zaštita vazduha i zdravlje», Institut zaštite, ekologije i informatike, Banja Luka, 20-21 april, 2006., pp. 47-54.

Matavulj, M., Karaman, M., Glumac, M., Tešanović, K., Lolić, S., Jovanović, Đ., Vujčić, S., Kicošev, V. (2015): Research of the capacity of marine fungal isolates to degrade poly- β -hydroxybutyrate (PHB) and biosynthetic plastic Biopol. Proceedings of the third Symposium of biologists and ecologists of the Republika Srpska (SBERS 2015), Banja Luka, November 12-14, 2015. 1: 31-32.

Matavulj, M., Karaman, M., Gojković, I., Đurđević, S. (2005): Lignicolous macrofungi of the Bardača floodplain region. *Proc. Nat. Sci., Matica Srpska* Novi Sad. 109: 161-167. <http://www.doiserbia.nb.rs/img/doi/0352-4906/2005/0352-49060519161M.pdf>

Matavulj, M., Karaman, M., Matavulj, F., Lolić, S. (2016): Ecological, sustainable packaging based on mushroom mycelia. Book of abstracts of the International Scientific Conference on Ecological Crisis: Technogenesis and Climate Change, Belgrade, April 21-13 2016. (1): 87-88.

Matavulj, M., Lolić, S., Vujčić, S., Milovac, S., Novaković, M., Karaman, M. (2013): *Schizophyllum commune* – the main cause of dying trees of the Banja Luka arbored walks and parks. *Jour. Nat. Sci. Matica Srpska* Novi Sad. 124: 367-377. <http://www.doiserbia.nb.rs/img/doi/0352-4906/2013/0352-49061324367M.pdf>

Matavulj, M., Molitoris, H. (1992): Fungal degradation of polyhydroxyalkanoates and a semiquantitative assay for screening their degradation by terrestrial fungi. *FEMS microbiology reviews*. 9 (2-4): 323-331.

Matavulj, M., Radnović, D., Lolić, S., Karaman, M. (2009): Biodegradacija poli- β -hidroksi-butirat-ko-valerat-termoplastične ambalaže *in situ*. Zbornik radova Naučno-stručnog skupa sa međunarodnim učešćem „Zaštita i zdravlje na radu i zaštita životne sredine“, (Institut zaštite, ekologije i informatike), Banja Luka, 24-26. 06. 2009. pp. 775-779.

Matavuly, M., Karaman, M., Tešanović, K., Glumac, M., Matavulj, F., Lolić, S. (2017): Mushroom mycelia as a cohesive component of a new ecologically friendly packaging. Proc. Conference “The 6th International Scientific Meeting: Mycology, Mycotoxicology and Mycoses”, Novi Sad, September 27-29, 2017. Volume 1, Issue CD. Publisher Matica srpska, Novi Sad.

McKane, L., Kandel, J. (1996): Microbiology, Essentials and Applications. McGraw-Hill, USA.

Michelot, D., Melendez-Howell, L.M. (2003): *Amanita muscaria*: chemistry, biology, toxicology, and ethnomycology. *Mycological Research*. 107 (2): 131–146. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0953756208611582>

Miles, P.G., Chang, S. (1997): Mushroom Biology: Concise Basics and Current Developments. World Scientific, USA.

Morton, E., Winters, J., Smith, L. (2010): An Analysis of Antiseptic and Antibiotic Properties of Variously Treated Mosses and Lichens. University of Michigan Biological Station. https://deepblue.lib.umich.edu/bitstream/handle/2027.42/78342/Morton_Winters_Smith_2010.pdf?sequence=1

Mueller G., Schmit, J. (2006): Fungal biodiversity: what do we know? What can we predict? *Biodiversity and Conservation*. 16: 1-5.

Mutanjola-Cvetković, M. (1990): Opšta mikologija. Naučna knjiga, Beograd.

Nash III, T. (1996): Lichen Biology. Cambridge: Cambridge University Press.

Nash III, T. (2008): Lichen sensitivity to air pollution. In Nash III, T. Lichen Biology (2nd ed.). Cambridge University Press. pp. 299–314.

Nicoletti, R., Ciavatta, M.L., Buommino, E., Tufano, M.A. (2008): Antitumor Extrolites Produced by *Penicillium* Species. *International Journal of Biomedical and Pharmaceutical Sciences*, Global Science Books. pp. 1-23.

Novaković, A., Karaman, M., Matavulj, M., Pejin, B., Belović, M., Radusin, T., Ilić, N. (2015): An insight into in vitro bioactivity of wild-growing puffball species *Lycoperdon perlatum* (Pers) 1796. *Food and Feed Research*, 42 (1): 51-58.

O'Donnell, K., Cigelnik, E., Casper, H. (1998): Molecular phylogenetic, morphological, and mycotoxin data support reidentification of the Quorn mycoprotein fungus as *Fusarium venenatum*. *Fungal Genetics and Biology*. 23 (1): 57–67.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1087184597910185?via%3Dihub>

Oksanen, I. (2006): Ecological and biotechnological aspects of lichens. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 73 (4): 723–734.
<https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs00253-006-0611-3>

Parniske, M. (2008): Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*. 6 (10): 763–775.
<https://www.nature.com/articles/nrmicro1987>

Paterson, R. (2008): Cordyceps: a traditional Chinese medicine and another fungal therapeutic biofactory? *Phytochemistry*. 69 (7): 1469–1495.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0031942208000423>

Peraica, M., Domijan, A. (2001): Mikotoksini u hrani i njihov učinak na ljudsko zdravlje. *Arhiv za higijenu rada i toksikologiju*, 52: 23-25.
https://hrcak.srce.hr/index.php?show=clanak&id_clanak_jezik=1191

Pjanić, B., Lolić, S., Matavulj, M. (2011): Uporedne karakteristike vrsta *Amanita muscaria* i *Amanita aureola* sa nalazišta u okolini Banjaluke. *Skup (Zbornik radova PMF-a u Banjaluci)*, 3: 49-56.

Radnović D., Matavulj, M., Karaman M. (2007): Mikologija. Skripta za studente biologije. Izdavač: Prirodno-matematički fakultet, Departman za biologiju i ekologiju, Univerzitet u Novom Sadu. WUS Austria.

Rikkinen, J. (2017): Cyanobacteria in Terrestrial Symbiotic Systems. *Modern Topics in the Phototrophic Prokaryotes*. 8: 243-294.

Roberts, P., Evans, S. (2011): The Book of Fungi. Ivy Press, UK.

Sancho, L., de la Torre, R., Horneck, G., Ascaso, C., de Los Rios, A., Pintado, A., Wierzechos, J., Schuster, M. (2007): Lichens survive in space: results from the 2005 Lichens experiment. *Astrobiology*. 7 (3): 443–454.
<https://www.liebertpub.com/doi/10.1089/ast.2006.0046>

Saviuc, P., Danel, V. (2006): New syndromes in mushroom poisoning. *Toxicological Reviews*. 25 (3): 199–209.
<https://link.springer.com/article/10.2165%2F00139709-200625030-00004>

Satora, L., Pach, D., Ciszowski, K. (2006): Panther cap *Amanita pantherina* poisoning: casereport and review. *Toxicon*. 47

Schoch, C., Sung, G., López-Giráldez, F., Townsend, J., Miadlikowska, J., Hofstetter, V. (2009): The Ascomycota tree of life: a phylum-wide phylogeny clarifies the origin and evolution of fundamental reproductive and ecological traits. *Systematic Biology*. 58 (2): 224–239.
<https://academic.oup.com/sysbio/article/58/2/224/1671572>

Schüßler, A. (2002): Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of *Geosiphon pyriformis* and arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*. 224: 75–83. <https://link.springer.com/article/10.1023%2FA%3A1020238728910>

Schüßler, A. , Schwarzott, D., Walker, C.(2001): A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research*. 105 (12): 1413–1421.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0953756208620262>

Shang, Y., Feng, P., Wang, C. (2015): Fungi That Infect Insects: Altering Host Behavior and Beyond. *PLoS Pathogens*, 11 (8).

Sinovec, Z., Resanović, R., Sinovec, S. (2006): Mikotoksini: pojava, efekti i prevencija. Fakultet veterinarske medicine, Univerzitet u Beogradu.

Souza, G., Jerônimo, D., Gonçalves, M., Boro, S., Rocha, C., Pires-Zottarelli, A. (2016): Ecological roles of saprotrophic Peronosporales (Oomycetes, Straminipila) in natural environments. *Fungal Ecology*. (19): 77-88.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco>

Spatafora, J. (2007): Pezizomycotina. <http://tolweb.org/Pezizomycotina/29296>

Spribille, T., Tuovinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinski, H., Aime, C., Schneider, K., Stabenheiner, E., Toome-Heller, M. (2016): Basidiomycete

yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*. 353 (6298): 488–492. <http://science.sciencemag.org/content/353/6298/488>

Steinberg, G., Harmer, N., Schuster, N., Kilaru, S. (2017): Woronin body-based sealing of septal pores. *Fungal Genetics and Biology*. 109: 53–55.

Stephenson, S. (2010): *The Kingdom Fungi: The Biology of Mushrooms, Molds, and Lichens*. Timber Press, Portland, Cambridge.

Stojšin, B., Bagi, F., Balaž, F. (2008): *Praktikum iz fitopatologije*. Poljoprivredni fakultet, N. Sad.

Strange, R. (2003): *Introduction to plant pathology*. John Wiley & Sons.

Sudbery, P., Gow, N., Berman, J. (2004): The distinct morphogenic states of *Candida albicans*. *Trends in Microbiology*. 12 (7): 317–324.

Suh, S.O., Blackwell, M. (1999): Molecular phylogeny of the cleistothecial fungi placed in Cephalothecaceae and Pseudeurotiaceae. *Mycologia*. 91 (5): 836–848.

Sullivan, R., Smith, J., Rowan, N. (2006): Medicinal mushrooms and cancer therapy: translating a traditional practice into Western medicine. *Perspectives in Biology and Medicine*. 49 (2): 159–170. <http://muse.jhu.edu/article/196008>

Sumbali, G., Johri, B.M. (2005): *The Fungi*. Alpha Science International.

Swann, E., Frieders, E., McLaughlin, D. (2001): Urediniomycetes. Pp. 37–56 u: McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.J., Lemke, P.: *The Mycota*. Vol. VII. Part B, Systematics and Evolution. Springer-Verlag, Berlin.

Swann, E., Hibbett, D. (2007): Basidiomycota. *The Club Fungi*. Version 20 April 2007. <http://tolweb.org/Basidiomycota/20520/2007.04.20>. In *The Tree of Life Web Project*

Talaro, K.P. (1999): *Foundations in Microbiology*. McGraw-Hill, USA.

Thomas, M.B., Read, A.F. (2007): Can fungal biopesticides control malaria? *Nature Reviews Microbiology*. 5 (5): 377–383. <https://www.nature.com/articles/nrmicro1638>

Todorovic, R., Grujic, S., Matavulj, M. (1987): Effect of reaction end-products on the activity of cellulolytic enzymes and xylanase of *Trichoderma harzianum*. *Microbios letters*, 36: 143–144.

Todorović, R., Matavulj, M., Grujić, S. (1987): The hydrolysis of carbohydrate from wheat straw by enzymes from *Gliocladium virens* and *Trichoderma harzianum* molds. *Journal of Serbian Chemical Society*, 52 (3): 133-137.

Topalić-Trivunović, Lj., Žabić, M. (2015): Opšta mikrobiologija. Univerzitet u Banjoj Luci.

Uzelac, B. (2009): Gljive Srbije i zapadnog Balkana. BGV logik.

Vági, P., Preininger, E., Kovács, G., Kristóf, Z., Bóka, K., Böddi, B. (2013): Structure of plants and fungi. Eötvös Loránd University, Hungary.
<http://elte.prompt.hu/sites/default/files/tananyagok/StructureOfPlantsAndFungi/book.pdf>

Vetter, J. (1998): Toxins of *Amanita phalloides*. *Toxicon*. 36 (1): 13–24.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0041010197000743?via%3Dihub>

Vossbrinck C.R., Debrunner-Vossbrinck, B.A. (2005): Molecular phylogeny of the Microsporidia: ecological, ultrastructural and taxonomic considerations. *Folia Parasitologica*. 52 (1–2): 131–42.

Vujčić, S., Lolić, S., Bojić, M., Ilić, P., Novaković, M., Karaman, M., Matavulj, M. (2013): Invasive zoopathogenic *Mastigomycotina* in Republika Srpska, Serbia and neighboring countries with special reference to *Aphanomyces astaci*. *Jour. Nat. Sci. Matica Srpska Novi Sad*. 124: 341-354.
<http://www.doiserbia.nb.rs/img/doi/0352-4906/2013/0352-49061324341V.pdf>

Vukojević, J. (2003): Praktikum iz mikologije i lihenologije. Internacional, Beograd.

Vukojević, J., Duletić-Laušević, S. (2004): Patogene gljive voća i povrća u Srbiji. NNK international, Beograd.

Vukojević, J., Hadžić, I. (2013): Atlas gljiva i internacionalni rečnik narodnih imena gljiva / Atlas of mushrooms. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu.

Walker, C. (1992): Systematics and taxonomy of the arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales) – a possible way forward. *Agronomie*. 12 (10): 887–897.

Wang, Q., Theelen, B., Groenewald, M., Bai, F., Boekhout, T. (2014): Moniliellomycetes and Malasseziomycetes, two new classes in Ustilaginomycotina. *Persoonia*. Pp. 41–47.

Wang, Z. (2007):
Leotiomycetes. <http://tolweb.org/Leotiomycetes/29048/2007.09.26>. In The Tree of Life Web Project.

Watkinson, S., Boddy, L., Money, N. (2016): The Fungi. Academic Press, USA.
Webster, J., Weber, R.W.S. (2007): Introduction to Fungi. Cambridge University Press, New York.
<http://www.dbbe.fcen.uba.ar/contenido/objetos/WEBSTER30521807395.pdf>

Yuen, J., Gohel, M. (2005): Anticancer effects of *Ganoderma lucidum*: a review of scientific evidence. *Nutrition and Cancer*. 53 (1): 11–17.
https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1207/s15327914nc5301_2

Zalar, P., Sybren de Hoog, G., Schroers, H., Frank, J., Gunde-Cimerman, N. (2005): Taxonomy and phylogeny of the xerophilic genus *Wallemia* (Wallemiomycetes and Wallemiales, cl. et ord. nov.). *Antonie van Leeuwenhoek*. 87 (4): 311–328. <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10482-004-6783-x>

Zhang, N., Castlebury L.A., Miller A.N., Huhndorf S.M., Schoch C.L., Seifert K.A., Rossman A.Y., Rogers J.D., Kohlmeyer J., Volkmann-Kohlmeyer B., Sung G.H., (2006): An overview of the systematics of the Sordariomycetes based on a four-gene phylogeny. *Mycologia*. 98 (6): 1076-1087.

CIP - Каталогизација у публикацији
Народна и универзитетска библиотека
Републике Српске, Бања Лука

582.28(075.8)

635.8(075.8)

632.4(075.8)

ЛОЛИЋ, Свјетлана, 1980-

 Биологија гљива / Svjetlana Lolić ; [autori fotografija Svjetlana Lolić,
Ivana Vuković]. - Banja Luka : Univerzitet u Banjoj Luci, Prirodno-
matematički fakultet, 2018 (Banja Luka : Grafid). - 225 str. : ilustr. ; 26
cm

Tiraž 50. - Bibliografija: str. 211-225.

ISBN 978-99955-21-72-1

COBISS.RS-ID 7807000