

Rust og værtskifte med berberis

Mogens Støvring Hovmøller & Annemarie Fejer Justesen, Aarhus Universitet, Institut for Agroøkologi

'Rust' er en fælles betegnelse for plantesygdomme, som forårsages af svampe tilhørende 'Pucciniales' - én af de mest artsrige grupper indenfor svamperiget. Rust var kendt som en alvorlig svampesygdning på korn allerede i det gamle Grækenland. Således beskrev Theophrastus af Eressus (371-286 BC), der var elev af Aristoteles og af mange anset som botanikkens grundlægger, om betydningen af korrekt såtid for at undgå rust på hvede, byg og bønner (Theophrastus, 1976; 1990). Der er i litteraturen beskrevet mere end 7500 forskellige rustsvampe, og de fleste plantearter angribes af mindst én rustsvamp. Rustsvampene er obligate parasitter, som kræver levende værtplanter for at kunne gennemføre deres livscyklus. En række rustsvampe har værtskifte, det vil sige den asekuelle del af rustsvampenes livscyklus er knyttet til en 'primær' vært, f.eks. korn eller græs, hvor svampen kan udvikle sig epidemisk, mens den seksuelle fase typisk er knyttet til en såkaldt *mellemvært*, f.eks. alm. berberis (*Berberis vulgaris*).

Rustsvampe og smitteveje

Rustsvampe kan typisk angribe både stængler, blade og frugter, men en angrebet plante vil som regel overleve. Kraftigt angrebne planter svækkes, og angreb i f.eks. korn eller kaffe kan medføre store tab både i form af lavere udbytte og forringet produktkvalitet. Et andet karakteristisk træk ved rustsvampe er, at de kan være stærkt epidemiske på den primære vært og spredes med luftbårne sporer eventuelt over flere hundrede km i løbet af én vækstsæson. Rustsvampe kender således ingen landegrænser eller lader sig stoppe af karantæneinspektioner i tolden.

Kontaminerede planteprodukter og menneskelig rejseaktivitet kan tillige udgøre en vis risiko for smittespredning, selvom løsrevne sporer normalt ikke overlever mere end nogle få dage under na-

turlige forhold. I praksis mindskes smitterisikoen dog af, at de fleste rustsvampe har en stærk værtspecialisering. Således er der eksempelvis én form for sortrust, som angriber hvede og byg, mens andre former for sortrust er specialiserede til at angribe andre kornarter eller specifikke græsser. I mange tilfælde går specialiseringen videre til sortsniveau f.eks. i korn, hvor dyrkede sorter (og deres vilde slægtninge) kan indeholde resistens, som har effekt overfor nogle varianter ('racer') af svampen men ikke andre. I forhold til at minimere risikoen for smittespredning på internationalt niveau er der dog god grund til at indskærpe, at rejsende, der i et land kommer i nærheden af afgrøder med rustangreb, naturligvis skal undgå at komme i kontakt med samme type afgrøder i et andet land, uden forudgående bad- og tøjvask.

Historisk betydning af alm. berberis

Rustsvampenes stærke værtspecialisering på den primære vært og eksistensen af en fjernt beslægtet mellemvært kan synes paradoksalt og er fortsat én af evolutionens mysterier. Værtskiftet mellem kornets sortrust (*Puccinia graminis*) og alm. berberis (*Berberis vulgaris*), der er en løvfældende busk, er det klassiske eksempel på rustsvampenes værtskifte, som anvendes i mange lærebøger.

Alm. berberis har været kendt som mellemvært for kornets sortrust i mere end 150 år, men allerede i 1600-tallet var man i Frankrig klar over, at alm. berberis var 'skadelig' for kornet, selvom man ikke var klar over årsagen. Alligevel blev alm. berberis plantet i stor stil i begyndelsen af 1800-tallet i Danmark, bl.a. til indhegning af kvæg og svin på markerne, som den var særdeles velegnet til på grund af vildtvoksende grene med mange kraftige torne. I de følgende år opstod der en ophedet diskussion af berberis' fordele og ulemper, i Danmark kendt som 'Berberis-fejden' (Nielsen, 1874).



Figur 1. Alm. berberis (*Berberis vulgaris*) med rustangreb, Øland, Sverige, juni 2012. De indsatte fotos (A-C) viser: A. Bladoverside med pyknier og nektar, de indsunskne læsioner er formentlig resultat af en befrugtning. B. Æcidier (skålrust) på undersiden af bladet som resultat af befrugtning. C. Æcidier forårsaget af *Puccinia antherri*, der har draphavre (*Arrhenatherum elatius*) som primær vært. Denne rustsvamp kan på alm. berberis desuden forårsage 'heksekost' lignende vækst i angrebne grene. Diagnose af de viste symptomer til slægts-/artsniveau forudsætter enten smitteforsøg på en modtagelig primær vært eller DNA diagnostik.

Berberis var en billig hegnspilte, som specielt de store landbrug var interesserede i at bevare, men omvendt så man, at specielt rug blev først og hårdest angrebet af sortrust nær disse hegn.

Schøler havde i 1813 publiceret artiklen "Om Berberisernes skadelige Indflydelse især på Rugen". Han fik imidlertid kun ringe opbakning fra datidens sagkundskab, og professor Hornemann fra København skrev i *Oeconomiske Annaler* (1816) "Om den mod Berberisbusken gjorte Betydning, at den skulle forårsage Kornrust". Hornemann mente ikke, at påstandene var tilstrækkeligt dokumenterede. Schøler, der var skolelærer og kirkesanger i Hammel, iværksatte en række eksperimenter for at dokumentere sine påstande, bl.a. ved at plante berberisbuske i en rugmark. Den efterfølgende sommer fandt han, at rugen omkring berberisbuskene var langt hårdere angrebet af sortrust end i andre dele af marken. I et andet forsøg trak han rustinficerede berberisgrene gennem

morgenduggen i en rugmark, hvilket resulterede i angreb af sortrust på rugen. Baseret på disse iagttagelser publicerede Schøler i *Landoeconomiske Tidender* (1818): "En afhandling om Berberisens skadelige Virkning på Sæden". Schøler allierede sig desuden med den lokale præst Manniche og forsøgte på eget initiativ at få fjernet alm. berberis fra lokalområdet, herunder på Frijsenborg Slot, til gavn for de lokale bønder, men til stor fortrydelse for greven og dennes forvalter.

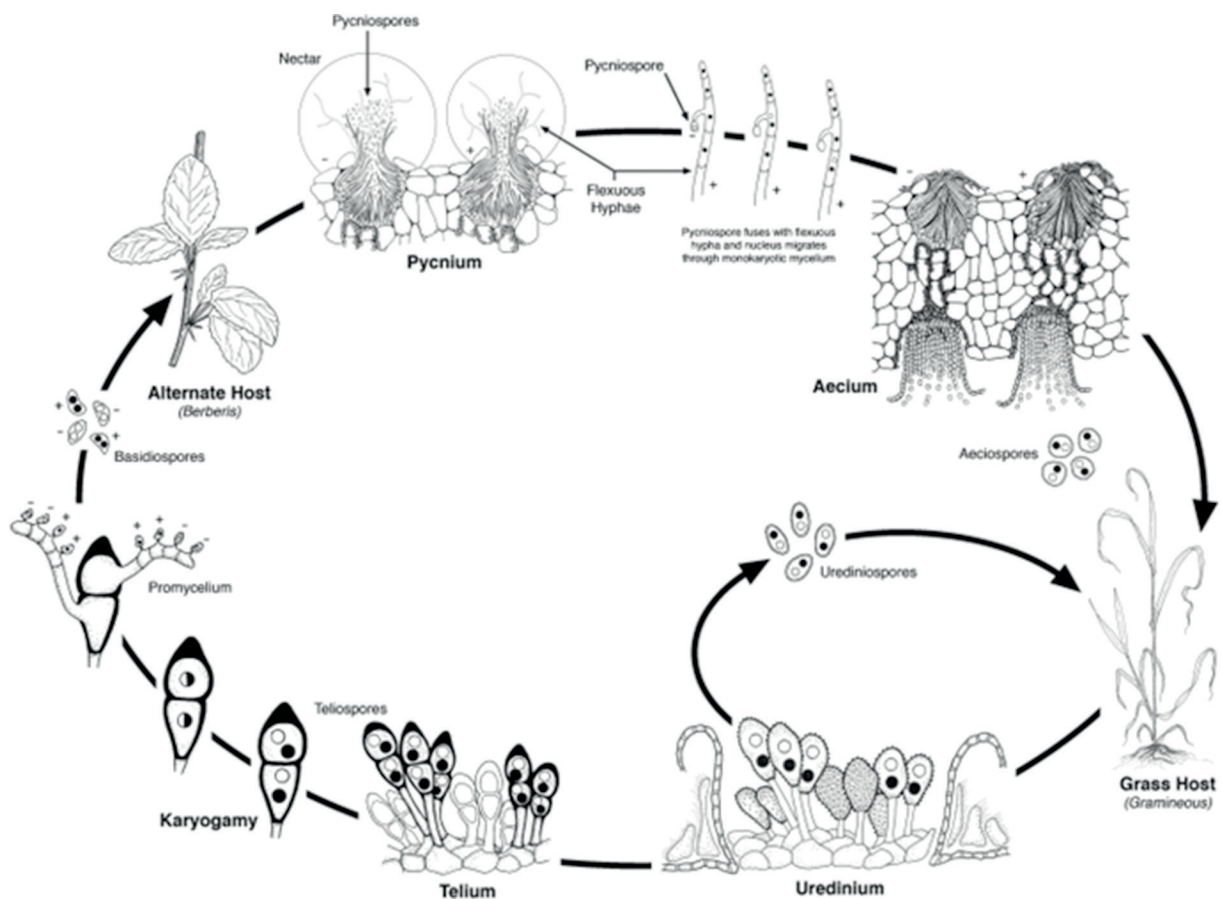
Det var imidlertid først, da De Bary (1865) mange år senere påviste, at rust på alm. berberis og sortrust på hvede var forårsaget af samme svamp (*Puccinia graminis*), at der blev taget et nationalt dansk initiativ til at fjerne berberisbuskene i landskabet. Et af 'mysterierne' var, at de visuelle symptomer og sporeformerne for sortrust på henholdsvis alm. berberis og hvede var markant forskellige (figur 2). Livscyklus for sortrust indeholder således hele 5 forskellige sporeformer.

De Bary's opdagelse førte i Danmark til, at der i 1869 blev lavet et tillæg til hegnsloven, hvor en nabo kunne forlange et berberishegn fjernet. Initiativet fik kun ringe effekt, men tiltagende hyppighed af angreb af sortrust på både rug og havre omkring 1900 betød, at ca. 4% af den danske kornavl gik tabt på grund af sortrust (Rostrup, 1897). Det resulterede i den danske 'berberislov' af 1903, som betød en næsten fuldstændig udryddelse af alm. berberis i Danmark. Berberisloven blev i Danmark ophævet i 1992 ca. 40 år efter, at

sortrust sidst havde optrådt epidemisk på hvede i Danmark (Hermansen, 1968). Problemerne med sortrust har siden 1970'erne ligeledes været markant mindre end tidligere i de fleste andre steder i verden bl.a., fordi resistens mod sortrust i hvede havde høj prioritet under den såkaldte 'Grønne Revolution' under ledelse af Norman Borlaug.

Fornyset interesse omkring alm. berberis

I 2010 blev der publiceret en banebrydende artikel, hvor det blev påvist, at alm. berberis udover at



Figur 2. Livscyklus for sortrust *Puccinia graminis*. Det ukønnede stadium gentages på den primære korn- eller græsvært med en ny generation af urediniosporer hver 2. - 3. uge afhængig af vækstbetingelserne. Teliosporer, der indleder livscyklusens kønnede stadium, dannes typisk, når korn/græsværten modner i løbet af sommeren eller efteråret. I teliosporerne foregår der en sammensmeltning af cellekernerne (karyogami) og efterfølgende meiose. Om foråret spirer teliosporerne og danner fire basidiosporer, to af hver parringstype (+ og -), hver med to identiske haploide cellekerner. Basidiosporerne kan smitte berberis, svampens mellemvært, hvor der dannes haploide pyknier. Befrugtning sker ved sammensmeltning af en pykniospore med en hyfe af den modsatte parringstype. Efter befrugtningen dannes på bladets underside et æcidium, der producerer dikaryotiske æciosporer, der fuldender livscyklus ved at inficere korn/græsværten. I regioner med milde vintre kan *P. graminis* overvintre på det urediniale (ukønnede) stadium på efterårssået korn eller spildkorn eller på modtagelige (vilde) græsser.

være mellemvært for sortrust fra en række kornarter og græsser også kan optræde som mellemvært for *Puccinia striiformis*, kornarternes gulrust, samt *Puccinia pseudostriiformis*, gulrust på engrapgræs (Jin *et al.*, 2010). Det stiller de senere års voldsomme gulrustepidemier mange steder i verden i nyt lys, og mange spørger sig selv, om eventuel kønnet formering af svampen kan have bidraget til udvikling af nye multivirulente og aggressive varianter af gulrust på hvede (Hovmøller *et al.*, 2010). Det er et af de forskningsområder, som er centrale for Global Rust Reference Center, det Globale Rustcenter ved AU Flakkebjerg, som blev etableret i 2008 (www.wheatrust.org). Der er således initiativer i gang, hvor inficerede bladprøver af alm. berberis fra forskellige steder i verden undersøges ved hjælp af DNA-teknologi ved AU Flakkebjerg. Der er ligeledes stor interesse omkring emnet i Sverige, hvor alm. berberis er forholdsvis almindeligt forekommende <http://www.artportalen.se/plants> samtidig med, at de senere års voldsomme gulrustangreb i hvede og triticale har medført store tab i Sverige. Den foreløbige konklusion er, at gulrust relativt sjældent er påvist på alm. berberis baseret på inficerede bladprøver fra Central-, Vest- og Sydasiens samt Skandinavien. Samme tendens er rapporteret fra Kina, hvor der pågår intensive undersøgelser omkring eventuel rolle for alm. berberis i gulrustsvampens epidemiologi i Kina. Selvom der således ikke synes at være en umiddelbar grund til at iværksætte nye 'berberiskampagner', så er der dog grund til at følge situationen nøje. Risikoen for, at alm. berberis får indflydelse på gulrustsvampens epidemiologi og diversitet, øges med sygdommens udbredelse og intensitet. Det kunne også tænkes, at der findes en anden 'ukendt' mellemvært, som kunne være bedre tilpasset til gulrustsvampens epidemiologi end alm. berberis. Det er i hvert fald et faktum, at gulrustsvampen flere steder i verden indeholder tydelige genetiske spor af kønnet formering. Forskningsmæssigt kan opdagelsen af alm. berberis som seksuel vært få stor betydning, idet det potentielt muliggør genetiske analyser af egenskaber som 'virulens' og 'aggressivitet', der har afgørende indflydelse på gulrustsvampens epidemiske potentiale.

Litteratur

- de Bary A. 1865. Neue Untersuchungen über die Uredineen, insbesondere die Entwicklung der Puccinia. *Monatsbericht der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*:15-49.
- Hermansen JE. 1968. Studies on the spread and survival of cereal rust and mildew diseases in Denmark. *Fresia* 8 (3), 161-359.
- Horneman JW. 1816. Om den mod Berberisbusken giorte Beskyldning, at den skulde forarsage Kornrust. *Oeconomiske Annaler* 2 (4. hæfte), 241-272.
- Hovmøller MS, Walter S & Justesen AF. 2010. Escalating threat of wheat rusts. *SCIENCE* 329: 369.
- Jin Y, Szabo LJ & Carson M. 2010. Century-old mystery of *Puccinia striiformis* life history solved. *Phytopathology* 100: 432-35.
- Leonard Kurt J & Les J Szabo. 2005. Stem rust of small grains and grasses caused by *Puccinia graminis*. *Molecular Plant Pathology* 6 (2):99-111.
- Nielsen P. 1874. Om Rusten på Kornarterne og "Berberisfejden". *Ugeskrift for Landmænd*, 161-168.
- Rostrup E. 1897. De nyeste Opdagelser og Synspunkter vedkommende Rust paa Sæden. *Tidskrift for Landbrugets Planteavl* 6, 1-14.
- Schøler NP. 1818. En Afhandling om Berberissens skadelige Virkning på Sæden. *Landoeconomiske Tidender* 8, 289-336.
- Theophrastus Eressus. 1976 & 1990. *De Causis Plantarum (Causes of plants CP)*, I, II & III Edited by GKKLB Einarson. London, Cambridge & Massachusetts.