

UDK 632.4

Jelka Todorović, Zora Vučinić¹

***PHYTOPHTHORA NICOTIANAE VAR NICOTIANAE:
CIKLUS RAZVOJA I EPIDEMIOLOGIJA
PHYTOPHTHORA NICOTIANAE VAK. NICOTIANAE,:
DISEASE CYCLE AND EPIDEMIOLOGY***

Izvod

U radu je prikazan ciklus razvoja i epidemiologija *Phytophthora nicotianae* (Breda de Haan) Tucker var. *nicotianae* uzročnika crne noge duvana u duvaništima regiona Podgorice.

Ključne riječi: *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae*, "crna noga", gljiva, ciklus razvoja, epidemiologija, duvan.

Abstract

In this paper the results of investigations on the, life cycle and epidemiology of *Phytophthora nicotianae* (Breda de Haan) Tucker var. *nicotianae* the causal agent of tobacco "black shank" in tobacco producing areas of Podgorica are given.

Key words: *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae*, black shank, fungus, life cycle, epidemiology, tobacco.

UVOD

Phytophthora nicotianae var. *nicotianae*, prouzročivač "crne noge" duvana, još od 1982. godine, (kada se po prvi put javila u Crnoj Gori, a i u Jugoslaviji) predstavlja veoma značajan ekonomski problem u duvaništima regiona Podgorice. Ovo iz razloga što zbog svoje velike sposobnosti brzog umnožavanja i širenja kao i izuzetno destruktivnog djelovanja na biljke, smanjuje prinose duvana iz godine u godinu za 30-100%. (Vučinić, Todorović 1985.). Kako je time uspješna proizvodnja duvana u Crnoj Gori dovedena u pitanje, Biotehnički institut u Podgorici je u cilju sagledavanja mogućnosti

¹ Dr Jelka Todorović, dr Zora Vučinić, Biotehnički institut - Podgorica

dalje rentabilne proizvodnje, ovome problemu kroz svestrano poučavanje posvetio posebnu pažnju.

Tako su pored simptoma bolesti na duvanu i štete koje ona izaziva (Todorović, Vučinić, 2000) detaljno proučene i morfološke, odgajivačke, fiziološke i ekološke odlike gljive (Todorović, 1999; 2000; 2000a; 2001).

Dobijeni rezultati u okviru ovih istraživanja su stavljeni u tijesnu vezu sa ekološkim uslovima (zemljišni i klimatski) koji vladaju u ispitivanom području Podgorice (Todorović, Vučinić, 2000) iz čega je proistekao skup vezanih faktora (biljka-patogen-zemlja-klima) na bazi kojih je sagledan ciklus razvoja i epidemiologija *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae* u duvaništima regiona Podgorice.

MATERIJAL I METODE

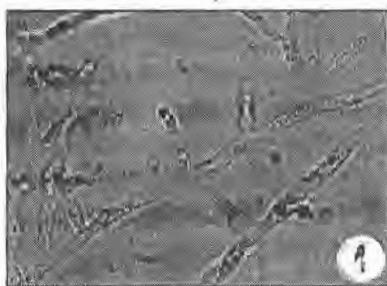
Istraživanja su izvođena paralelno u poljskim i laboratorijskim uslovima u periodu od 1984. do 1988. godine, a potom od 1993-1997. god. U istraživanjima je korišćen prirodno zaraženi materijal uzet sa različitih organa biljke domaćina i kultura gljive uzgajana na veještačkim hranljivim podlogama. Korišćene su uobičajene metode rada za ovu vrstu istraživanja koje su već detaljno opisane u prethodnim radovima.

Praćenje ciklusa razvoja i epidemiologije izvođeno je kontinuiranim makroskopskim i mikroskopskim opservacijama u toku istraživačkog perioda 1993-1997.

REZULTATI ISTRAŽIVANJA

Gljive iz roda *Phytophthora* spadaju u tzv. "prave gljive" razreda *Eumycota*, u podrazred *Mastigomycotina* i klasu *Oomycetes*. Osnovna karakteristika podrazreda *Mastigomycotina* je obrazovanje pokretnih zoospora sa dva biča, a u polnoj reprodukciji stvaraju se oospore. Gljive iz klase *Oomycetes* gdje spada red *Peronosporales* i porodica *Pythiaceae* sa rodovima *Phythium* i *Phytophthora*, imaju diferenciran talus, koji je predstavljen micelijom sa jednoćelijskim hifama. Kod polne reprodukcije zastupljena je heterogamija kada se stvaraju ženske polne ćelije oogonije (jajna ćelija) i muške polne ćelije anteridije. Kopulacijom oogonija i anteridija dolazi do obrazovanja trajnih spora oospora, pomoću kojih se gljive održavaju u nepovoljnim uslovima sredine. Međutim, proces polnog razmnožavanja u ciklusu razvoja ispitivane gljive, u našim uslovima nije od značaja. Ovo iz razloga što nakon višegodišnjih pregleda zaraženih biljnih ostataka duvana, porijeklom iz različitih lokaliteta Malesije, kao i uzgojem gljive na vještačkim hranljivim podlogama, prisustvo oospora nije konstatovano.

U nas je za razliku od toga bitan bespolni način razmnožavanja gljive koji se odvija pomoću sporangija (konidija) odnosno zoosporangija sa zoosporama, što je inače karakteristika većine gljiva, predstavnika klase Oomycetes: on se u rada *Phytophthora* odlikuje slabo razgranatom hifom (sl. 1) čija se svaka grana završava jednom sporangijom. Obrazovanjem ovih sporangija, porast sporangiofore se ne završava. Nešto niže, ispod sporangije na sporangiofori se formira nov ogranak koji obrazovanu sporangiju potiskuje u stranu, a na svome vrhu obrazuje novu sporangiju (simpodijalno grananje). Ako je prva sporangija otpala, vrh sporangiofore se dalje izdužuje i nakon kratkog porasta obrazuje drugu sporangiju itd.



Sl. 1. Hife *Ph. nicotianae* var. *nicotianae*
Fig. 1. Hyphae *Ph. nicotianae* var. *nicotianae*

Pored navedenih osnovnih karakteristika tokom istraživanja je utvrđeno da gljiva pored sporangija (sl. 2) i zoosporangija sa zoosporama (sl. 3), produkuje i hlamidospore (sl. 4). Pošto smo hlamidospore tokom višegodišnjih istraživanja nalazili u prezimljenim zaraženim biljnim ostacima i ustanovili, da zadržavaju svoju vitalnost u nepovoljnim uslovima duži niz godina konstatovali smo da imaju veoma važnu ulogu kako u prezimljavanju ispitivanog patogena tako i u njegovom prenošenju na susjedna ne zaražena područja putem eolskih erozija. Praćenjem njihovog razvoja u laboratorijskim uslovima, konstatovano je da klijaju u kličnu cijev koja potom prelazi u miceliju ili se završava sporangijom (sl. 5). Ovaj podatak ukazuje da hlamidospore, u aseksualnom razvoju gljive koji je zastupljen u našim regionima, imaju veoma važnu ulogu u: prezimljavanju, vegetativnom i generativnom razvoju gljive i donekle u primarnim infekcijama.

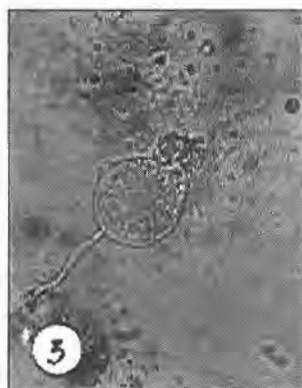
Naime hlamidospore nemaju značajnu ulogu u ostvarenju primarnih infekcija u nas jer prvi simptomi na našim gajenim kultivarima duvana (hercegovački tipovi duvana) javljaju tek početkom jula mjeseca, kada se i otpočinje sa navodnjavanjem iz brazda. Do tog vremenskog perioda, klimatski faktori omogućavaju nesmetani rast i razvoj biljaka posađenih od polovine aprila do polovine maja mjeseca, a samim tim omogućavaju i aktivnost

hlamidospora. Znači hlamidospore su, uz prisustvo biljke domaćina u zagrijanim i vlažnim zemljištima u vremenskom periodu od sadnje pa do jula mjeseca, imale optimalne uslove za klijanje. Formiranim kličnim cijevima se pružala mogućnost da ostvare primarne infekcije korijena ili pak produkujju na svojim vrhovima sporangije. Kako se prva pojava simptoma, na malom broju



Sl. 2. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae*
- sporangija sa papilom

Fig. 2. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae*
- sporangija papillate



Sl. 3. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae*
- zoosporangija sa zoosporama

Fig. 3. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae*
- zoosporangia with zoospores



Sl. 4. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* -
hlamidospora

Fig. 4. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* -
chlamydo-spore



Sl. 5.: *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* -
klijanje hlamidospore

Fig. 5. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* -
germination of chlamydo-spore

biljaka, javlja tek neposredno poslije izlivanja vode u polje putem irigacionih sistema, smatramo da značaj i uloga hlamidospora u ostvarenju primarnih infekcija biljaka je nebitna ili minimalna u odnosu na sporangije tj.

zoosporangije. Naime, produkovane sporangije na kličnoj cijevi hlamidospora, u vodenoj sredini, za kratak vremenski period formiraju i oslobađaju zoospore. U ovom slučaju zoospore imaju najveći značaj u ostvarenju primarnih infekcija jer zajedno sa sporangijama, putem tekućih voda dospjevaju do biljke hraniteljke. Tokom daljih istraživanja je konstatovano da se već u fazi početnih simptoma, manifestovanih na prizemnom dijelu stabla, u zoni korijena nalaze novoformirane hlamidospore i sporangije u ispreplijetanoj miceliji oko korjenčića (sl. 6). Ovaj infektivni potencijal predstava sekundarni inokulum koji bi u uslovima daljeg toplog i sušnog ljeta bio gotovo bezopasan.



Sl. 6. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* - početni razvoj gljive na korijenu duvana
Fig. 6. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* - initial development on the root



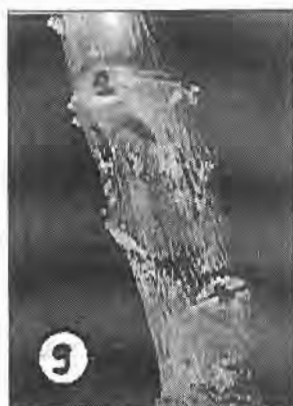
Sl. 7. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* - klijanje sporangije - direktno klijanje
Fig. 7. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* - direct germination of sporangija



Sl. 8. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* - klijanje sporangije (zoosporangije) - indirektno klijanje
Fig. 8. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* - Indirect germination of sporangia (zoosporangia)

Međutim, uslovi naizmjenične suše i vlage zemljišta koji se iniciraju povremenim navodnjavanjem zasušenih terena vodom iz brazda, tokom jula i avgusta mjeseca, omogućavaju neslućeno jak razvoj patogena i pojavu pravih epifitocija. Ovo iz razloga što suša koja nastupi nakon prvog navodnjavanja, sprečava klijanje novoformiranih hlamidospora i sporangija kao i formiranje mlade micelije, dok postojeća micelija u ovakvim uslovima bitiše uz dodatnu sporulaciju. Puštanjem vode u parcelu, putem irigacionih sistema (brazda), produkovane sporangije se raznose po cijeloj površini, dospjevaju do biljaka, i u kapi vode ili kličaju u kličnu cijev čijim se daljim rastom formira nova micelija (direktno klijanje - sl. 7) ili se unutar njihove citoplazme stvaraju zoospore (zoosporangije) koje se kroz jedan otvor oslobađaju u spoljašnju

sredinu (indirektno klijanje - sl. 8). Na ovaj način, uz adekvatnu vlagu i temperaturu ostvaruju se ponovne infekcije već zaraženih biljaka i infekcije zdravih susjednih biljaka.



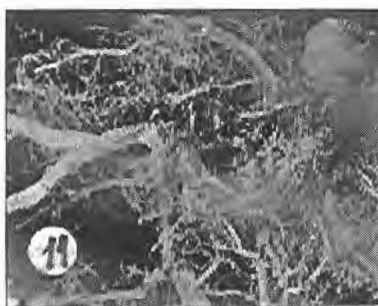
Sl. 9. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae*
- početni simptom: crna nekroza
prizemnog stabla duvana.

Fig. 9. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* -
initial symptom: black necrosis of the
tobaccos shankde



Sl. 10. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae*
- razvoj gljive unutar stabla duvana

Fig. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae*
- fungus development inside the shank



Sl. 11. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* - razvoj
gljive na centralnom korijenu duvana

Fig 11. *Ph. nicotianae* var. *nicotianae* - development
of the fungus on the central part of the root.

Prvi simptomi, u vidu tamne nekroze prizemnog dijela stabla (sl. 9) se javljaju već nakon 1-2 dana od dana navodnjavanja. Prosječne dnevne temperature koje vladaju tokom jula i avgusta mjeseca (25,6-25,3 °C) uz intenzivno navodnjavanje, uslovljavaju veoma brz razvoj patogena kako unutar

biljke (sl. 10) tako i u korijenu (sl. 11) odnosno u zemljištu. Ovo rezultira definitivnim propadanjem biljke (sl. 12) za 7 do 10 dana od dana infekcije i masovnim uništavanjem zasada duvana u drugoj polovini avgusta mjeseca (sl. 13).



Sl. 12-14. Različiti aspekti bolesti na biljkama krompira
Fig. 12-14. Different aspects of the disease on the tobacco plants

U izuzetnim slučajevima, u uslovima povećane vlage vazduha, koja nastupa nakon rijetkih ljetnjih kiša, micelija prožeta unutar tkiva oboljelih biljaka izbija na površinu i produkuje u okviru nekrotičnih pjega obilje sporangija (sl. 14). Obrazovane sporangije se, raznose putem vjetrova (koji je česta pojava u ispitivanom regionu) na okolne, nezaražene parcele i u svakom slučaju utiču takođe kao sekundarni inokulum u brzom razvoju bolesti epifitotskog karaktera.

DISKUSIJA

Rezultati istraživanja mnogih autora, koji se odnose na morfološke karakteristike i ciklus razvoja gljive (Waterhosue, 1963; Tucker, 1967; Kouyeas i Chitzanidis, 1968; Vučinić i Tiodorović, 1985; Sneh i Katz, 1988; Ali - Shtayme i Donald, 1991.; Trajčevski i Tošić, 1995), ukazuju da *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae* u svom vegetativnom i generativnom razvoju formira miceliju čije hife obrazuju sporangije, hlamidospore, oospore, oogonije i anteridije ali različitih oblika i veličina uz prisustvo ili odsustvo pojedinih generativnih organa.

Time su opravdani rezultati naših istraživanja koji ukazuju da je u ciklusu razvoja *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae* u duvaništima regiona Podgorice konstatovano prisustvo hlamidospora, sporangija i zoosporangija i odsustvo oospora, oogonija i anteridija.

Veliki broj istraživača je vezao uticaj različitih ekoloških faktora na razvoj vegetativnih i generativnih organa gljive, potom njihov uticaj na mogućnost ostvarenja zaraze i razvoj bolesti kao i na način rasprostranjenja tj. prenošenja inokuluma na okolne nezaražene parcele odnosno na epidemiologiju gljive. Vezano s tim, u kolikoj su mjeri određeni ekološki faktori značajni za ciklus razvoja gljive u zemljištima sa naizmjeničnom smjenom suše i vlage (koja je redovno prisutna u našim područjima), pokušaćemo sagledati prikazom rezultata nekih autora.

Ph. nicotianae var. *nicotianae* se, od kraja vegetacije pa do naredne sadnje duvana održava u zemljištu u obliku hlamidospora koje su ili slobodno razasute u gornjem zemljišnom sloju do dubine 15 cm ili se nalaze u okviru zaraženih biljnih ostataka (Lucas, 1975, Kannwischer i Mitchell, 1978., Mickovski, 1984.). Uz prisustvo biljke hraniteljke, u zagrejano-vlažnom (ali ne i prezasićeno vlažnom) zemljištu hlamidospore klijaju u jednu ili više kličnih cijevi. Ove klične cijevi mogu imati vrlo važnu ulogu u primarnim infekcijama (Kannwischer i Mitchell, 1981., Mickovski, 1984., Shew, 1991) ili u vegetativnom (stvarajući miceliju) i generativnom (produkujući sporangije) razvoju gljive (Tsao, 1969., Ribeiro, 1983., Shew, 1991.). Nakon isušivanja, u sušnom zemljištu, za razliku od nekih *Phytophthora* vrsta kod kojih mlada micelija proizvodi mnogo više sporangija od stare (Ribeiro, 1983), formirana micelija *Ph. nicotianae* (*parasitica*) var. *nicotianae* jedno vrijeme stagnira u razvoju a povećava obrazovanje sporangija u starijoj kulturi (Gooding i Lucas, 1959). Ovo iz razloga što se mlada micelija ni ne razvija u odsustvu vlage, dok se postojeća, u sušnim uslovima, nakon određenog vremenskog perioda održavati uz dodatnu sporulaciju. Sporulacija prema rezultatima Gooding i Lucas (1959) se odvija na miceliji staroj 6-12 dana, a moguća je i na miceliji staroj 40 dana.

Tek uz ponovno prisustvo vlage (Ribeiro, 1983) i temperature (Gisi, 1983) tj. nakon izlivanja vode u polje (Shew, 1991), produkovane sporangije klijaju u jednu ili više kličnih cijevi čijim se daljim rastom formira nova micelija (direktno klijanje) ili se unutar citoplazme formiraju zoospore koje, uz prisustvo kapi vode napuštaju zoosporangiju (indirektno klijanje). Direktno klijanje je češće u zemljištima sa beznačajnim kolebanjem vlage i temperature (Duniway, 1983), dok indirektno prevladava u vodi ili razblaženom ekstraktu zemlje (Duniway, 1979), odnosno u vodama irigacionih sistema koje se naglo puštaju u zasušena zemljišta (Apple, 1962). U ovom slučaju, sporangije imaju najveći značaj za primarne infekcije (Duniway, 1979) na temperaturama između 20 i 28 °C, a samim tim i za pojavu prvih simptoma i intenzitet razvoja bolesti, (Ribeiro, 1983., Gooding i Lucas, 1959., Dukes i Apple, 1962., Lucas, 1975. i Mickovski, 1984). Ovo iz razloga što se putem tekućih voda sporangije,



odnosno zoospore šire (plivaju) i dospjevaju do korijena ili korijenovog vrata biljke hraniteljke, gdje kličaju ostvarujući primarne infekcije (Thompson i Allen, 1967., Hickman, 1970., Mc Intyre i Taylor, 1976, Kannwischer i Mitchell, 1981). Nakon toga se u periodu od 18 sati, javljaju prvi vidljivi simptomi, a nakon 48 sati obrazuju nove hlamidospore i sporangije (Shew, 1991). Ovo je tzv. sekundarni inokulum koji će u daljnim procesima natapanja zemljišta izazvati nove infekcije kod već zaraženih ili susjednih nezaraženih biljaka, a samim tim i prouzrokovati epifitocijski karakter razvoja bolesti (Duniway, 1976., 1983., Ferrin i Mitchel, 1986.b, Shew, 1991).

LITERATURA

- Apple, J.Z. (1962): Physiological specialization within *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae*. *Phytopathology*, 52: 351-353.
- Dukes, P.D. and Apple, J.Z. (1962): Relationship of zoospore production potential and zoospore motility with virulence in *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae*. *Phytopathology*, 52: 191-193.
- Duniway, J.M. (1976): Movement of zoospores of *Phytophthora cryptogea* in soils of various textures and matric potentials. *Phytopathology*, 66: 877-882.
- Duniway, J.M. (1979): Water relations of water molds. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 17:431-460.
- Duniway, J.M. (1983): Role of Physical Factors in the Development of *Phytophthora* Diseases. Str. 175-187 v: *Phytophthora: Its Biology, Taxonomy, Ecology and Pathology*. D.C. Erwin, S. Bartnicki-Garcia i P.H. Tsao, eds. American Phytopathological Society, St. Paul, MN.
- Ferrin, M.D. and Mitchell J.D. (1986a): Influence of Initial Density and Distribution of Inoculum on the Epidemiology of Tobacco Black Shank. *Phytopathology*, 76: 1153-1158.
- Ferrin, M.D. and Mitchell J.D. (1986b): Influence of Soil Water Status on the Epidemiology of Tobacco Black Shank. *Phytopathology*, 76: 1213-1217.
- Gisi, V. (1983): Biophysical Aspects of the Development of *Phytophthora*. Str. 109-120 u: *Phytophthora: Its Biology, Taxonomy, Ecology and Pathology*. D.C. Erwin, S. Bartnicki - Garcia i P.H. Tsao, eds. American Phytopathological Society, St. Paul, MN.
- Gooding, V.G. and Lucas, B.G. (1959): Factor influencing sporangial formation and zoospore activity in *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae*. *Phytopathology*, 49: 277-282.
- Hickman, C.J. (1970): Biology of *Phytophthora* zoospores. *Phytopathology*, 60: 1128-1135.

- Kannwischer, M.E. and Mitchel, D.J. (1978): The influence a fungicide on the epidemiology of black shank of tobacco. *Phytopathology*, 68: 1760-1765.
- Kannwischer, M.E. and Mitchell, D.J. (1981): Relationship of numbers of spores *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* to infection and mortality of tobacco. *Phytopathology*, 71: 69-73.
- Lucas, G.B. (1975): Diseases of tobacco. Biol. Consulting Associates, Box 5726, Raleigh North Carolina.
- Mc Intyre, J.L. and Taylor, G.S. (1976): Screening tobacco seedlings for resistance to *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae*. *Phytopathology*, 66: 70-73.
- Mickovski, J. (1984): Bolesti na tutunot. "Stophamski vesnik", Skopje.
- Ribeiro, O.K. (1983): Physiology of Asexual Sporulation and Spore Germination in *Phytophthora*. Str. 55-70 v: *Phytophthora: Its Biology, Taxonomy, Ecology and Pathology*. D.C. Erwin, S. Bartnicki - Garcia i P.H. Tsao, eds. American Phytopathological Society, St. Paul, MN.
- Shew, H.D. (1991): Black Shank. str. 17-20 v: *Compendium of Tobacco Diseases*. H.D. Shew i G.B. Lucas, eds. American Phytopathological Society, St. Paul, MN.
- Thomson, S.V. i Allen, R.M. (1976): Mechanisms of survival of zoospores of *Phytophthora paracitica* in irrigation water. *Phytopathology*, 66: 1198-1202.
- Todorović, J. (1999): Morfološke odlike *Phytophthora nicotianae* (Breda de Haan) Tucker var. *nicotianae* Waterhouse. *Mycologia Montenegrina*, vol. II N^o1.
- Todorović, J. (2000): *Phytophthora nicotianae* (Breda de Haan) Tucker var. *nicotianae* Waterhouse u duvaništima regiona Podgorice. *Poljoprivreda i šumarstvo*, vol. 46 (3-4): 55-70.
- Todorović, J. (2000): Odgajivačke odlike gljive *Phytophthora nicotianae* (Breda de Haan) Tucker var. *nicotianae* Waterhouse. *Mycologia Montenegrina* vol. III, N^o1: 187-195.
- Todorović, J. (2000): Fiziološke odlike *Phytophthora nicotianae* (Breda de Haan) Tucker var. *nicotianae* Waterhouse. XI Jugoslovenski simpozijum o zaštiti bilja i savjetovanje o primjeni pesticida. Zbornik rezimea, abstract 48, Zlatibor.
- Todorović, J. (2001): Ekološke karakteristike gljive *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae*, parazita duvana. *Poljoprivreda i šumarstvo*, vol. 47 (1-2): 63-73.

- Tsao, P.H. (1969): Studies on saprophytic behavior in *Phytophthora parasitica* in soil. Pages 1221-1230 in: Proc. Int. Citrus Symp. Ist. Vol. 3. H.D. Chapman, ed. Univ. Calif. Riverside (RAM, 50: 1224d, 1971).
- Vučinić, Z., Todorović, J. (1985): *Phytophthora nicotianae* (Breda de Haan) Tucker var. *nicotianae* Waterhouse, nov parazit duvana u Crnoj Gori. Zaštita bilja 36, 71, 101-107.

**PHYTOPHTHORA NICOTIANAE VAR. NICOTIANAE:
DISEASE CYCLE AND EPIDEMIOLOGY**

by

Jelka Todorović, Zora Vučinić
Biotechnical institute - Podgorica

Summary

The damages that the black shank fungus causes to tobacco plants in the region of Podgorica might be severe. The fungus primarily affects the basal stem area of the tobacco plant causing necrotic lesion, that rapidly spread down into the entire root system and up the stem into the leaves.

On the basis of the investigations performed it has been established that the causal agent was the fungus *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae*,

Under studied conditions, the fungus survives in the form of chlamydospores in the upper soil matrix, and in infected plant debris.

Besides the chlamydospores, in his life cycle the fungus produces mycelium, sporangia and zoospores (asexual structures). Sexual structures (anteridia and oogonia) have not been found.