

CD p. 229-238

**A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA SZABOLCS-
SZATMÁR-BEREG MEGYEI TUDOMÁNYOS TESTÜLETÉNEK**

**XIV. ÉVI KÖZGYŰLÉSSEL EGYBEKÖTÖTT
TUDOMÁNYOS ÜLÉSÉNEK ELŐADÁSAI**

II. RÉSZ

Nyíregyháza, 2005. szeptember 30. – október 01.

Kövics György

Debreceni Egyetem Agrártudományi Centrum

Növényvédelmi Tanszék, Debrecen

e-mail: kovics@agr.unideb.hu

A KÖRNYEZETI VÁLTOZÁSOK HATÁSAI A NÖVÉNYBETEGSÉGET OKOZÓ MIKRÓBÁKRA

A globális felmelegedés és a velejáró ökológiai változások első figyelmeztető jelei már jó húsz éve feltűntek, 1996-ban azonban az IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, Kormányközi Éghajlat-Változási Tanács) leszögezte a tény: az utóbbi 50 évben a Föld átlaghőmérséklete $0,6^{\circ}\text{C}$ -kal emelkedett, s a kontrollálatlan emberi tevékenység következménye $1,5$ - $5,5^{\circ}\text{C}$ -os emelkedést érhet el a következő 100 évben (IPCC, 1996, 2001). A tanulmány elemezte az egyes földrészek várható változásait, a sivatagok térnyerését, az óceánok-tengerek vízszintemelkedését. A Golf-áramlat leállását a sarki gleccserekből származó olvadó víz és az esőzések fogják előidézni, az áramlat felhígul, vagyis sótartalma lecsökken, és az áramlat leáll. Önmagát gerjesztő folyamat indukálódik a sarki tengeri jég olvadásával, amely a napsugárzás 80-90%-át visszaveri, míg a tengervíz csupán 10-20%-át, így a jég tovább olvad. Az előző – 15 ezer évvel korábbi – jégkorszakban is a Föld átlaghőmérséklete csupán 3-5 Celsius-fokkal volt hidegebb a mainál (Kövics, 2004).

A légkörben a CO_2 és az egyéb üvegházhatást előidéző gázok mennyisége fokozatosan és egyre gyorsuló ütemben emelkedik az ipari forradalom óta:

- az üvegházhatásért felelős gázok koncentrációja emelkedett és jelentősen emelkedni fog;
- az éghajlat a légkör emelkedő CO_2 tartalma miatt változott és az elmúlt évszázadban a felszíni középhőmérséklet átlagosan $0,3$ - $0,6^{\circ}\text{C}$ -al nőtt a világon és ez a folyamat várhatóan folytatódik;
- a klímaváltozást bemutató szimulációk igazolják, hogy az üvegházhatásért felelős gázok és aeroszolok várható kibocsátási értékei alapján a Föld középhőmérséklete átlagosan $1,4$ - $5,8^{\circ}\text{C}$ -kal fog emelkedni 2100-ra (IPCC, 2001; Kattenberg et al., 1996).

A Pentagon éghajlatváltozásra vonatkozó, 2004. tavaszán közzétett előrejelzései 2010-re apokaliptikus változások tudományosan megalapozott vízióját vetítik előre. A globális felmelegedés a káros gáz-emisszió sürgető megállítást halaszthatatlanná teszi, de George W. Bush az Amerikai Egyesült Államok elnöke ennek betartását (kiotói egyezmény) negligálja, pedig a legnagyobb CO_2 mennyiséget az USA (35%) bocsátja a környezetbe. Oroszországban Putyin elnök viszont 2004. novemberében aláírta az egyezményt. Az ökológiai károsítások – a fékező lokomotív tehetetlenségével hosszú fékúton továbbbrogva – katasztrófális következményekkel járhatnak, a „vérszfékezés” nem halasztható tovább! A hazai 6%-os kibocsátás-csökkentést „könnyű volt teljesíteni”, mert a hazai ipar összeomlása ebben az időszakban következett be. Nem tekinthető azonban megnyugtatónak, erkölcsösnek pedig egyáltalán nem nevezhető az üzleti alapú, kvótákkal való kereskedelem (Kövics, 2004).

A klímaváltozás magában foglalja az időjárási szélsőségeket is, azaz nő az éghajlati változékonyság és az éghajlati szélsőségek egyre gyakoribbak és nagyobb mértékűek lesznek (Wigley, 1985; Fowler–Hennessy, 1995; Hennessy–Pittock, 1995; Riha et al., 1996; Mearns et al., 1997). Ha Európát szemléljük a globális változások szempontjából, Délen érzékletes lesz a sivatagosodás, bizonyos tengerparti területek víz alá kerülése, míg Észak- és Nyugat-

Európában pedig lehülés várható. Ne feledjük: stratégiai jelentőségű hazánk mezőgazdasági szerepe a Kárpát-medencében, ami még tovább nő, hiszen talán csak ez a régió őrizheti meg ideális ökológiai adottságait a változások közepette (Gáborjányi et al., megjelenés alatt).

Az üvegházhatásért felelős gázok folytonos emelkedése miatt a jövőben is tovább erősödik az üvegházhatás, a Föld éghajlatának melegekedése, azaz a klíma változása (ICCP, 1996). Ha ezt elfogadjuk, mint feltevést, akkor erre alapozva megvizsgálhatjuk, hogy az egyes tényezők változása miként befolyásolja a kultúrnövények egészségi állapotát.

Számos tanulmány született annak előrejelzésére, hogy milyen hatást gyakorol a klímaváltozás a gazdaságra, és ezen belül a mezőgazdaságra (Parry, 1992; Rosenzweig–Parry, 1994; Adams et al., 1995; Fischer et al., 1996; Rosenzweig–Hillel, 1998). A környezeti változások növényvédelemre gyakorolt hatását rendkívül nehéz a jövő számára is hasznosítható módon értékelni. Annak ellenére, hogy a növénykórokozók és az állati kártevők jelentős szerepet játszanak a mezőgazdaságban (Oerke et al., 1994), mégis ez a terület arányaiban sokkal kevésbé kutatott, mint pl. a klímaváltozás emberi viselkedésmódra vagy humán megbetegedésekre gyakorolt hatása (Coakley, 1995; Coakley és Scherm, 1996; Chakraborty et al., 1998, 2000, Gáborjányi et al., megjelenés alatt).

AZ EMELKEDŐ CO₂ SZINT NÉHÁNY KÖZVETLEN HATÁSA

A troposzféra CO₂ koncentrációja számítások szerint 350 ppm (v/v) = 0,035% szintről 710 ppm = 0,071% szintre emelkedik 2050-re. Számos tudományos munka számol be arról, hogy a megnövekedett légköri CO₂ szint a Föld biomassza produkciójának növekedését fogja kiváltani, mert a megváltozott körülmények között a növények vízfelhasználási hatékonysága javul (Cure, 1986; Bazzaz, 1990; Baker–Allen, 1994). Sokkal kevesebbet tudunk azonban arról, hogy a CO₂ koncentráció növekedése milyen *közvetlen* hatást fog gyakorolni a növénykórokozókra?

A fitopatogén baktériumokra vonatkozó vizsgálatok *Erwinia* és *Pseudomonas* fajokra terjedtek ki. Wells (1974) úgy tapasztalta, hogy a természetes CO₂ szint növelése 3%-os légköri koncentrációig nem befolyásolta az *Erwinia* spp. és a *Pseudomonas fluorescens* baktériumok növekedési jellemzőit. Azonban, ha az *Erwinia* fajoknál 3% fölé ill. a *Pseudomonas fluorescens* baktérium fajnál 10% fölé emelte a légköri CO₂ tartalmat, akkor azok fejlődése és növekedése gátlást szenvedett.

A növénypatogén gombák esetében a talajlakó gombák magas CO₂ koncentráció mellett élnek a talajban. Itt nem ritka, hogy a talajok átlagos CO₂ tartalma 16-18%, attól függően, hogy milyen mértékűek az itt lezajló szervesanyag-bomlási, gyökérlégzési vagy egyéb mikrobiológiai folyamatok (Papavizas–Davey, 1962). Ezért a legtöbb talajlakó gombafaj képes nagy CO₂ szint változást is elviselni. Számos tipikus talajlakó gomba (pl. egyes *Phytophthora*, *Aphanomyces*, *Sclerotium* és *Fusarium* fajok) jól alkalmazkodik a növekvő légköri CO₂ és a csökkenő légköri O₂ koncentrációhoz, sőt számos esetben jobban is szaporodik (Volk, 1931; Gäumann, 1951; Stover–Freiberg, 1958). Vizsgálatok szerint a növekvő CO₂ koncentráció gomba-szaporodást serkentő hatása a gombák CO₂ megkötésében rejlik. Egyes gombafajok a széndioxidot kiegészítő szénforrásként is fel tudják használni úgy, hogy azt szerves savakba építik (pl. oxálecetsav, fumársav vagy citromsav), amelyek a Szent Györgyi–Krebs ciklusba jutva, energiatermelésre ill. növekedésre fordítódnak (Tabak–Cooke, 1968, Wells–Uota, 1970). Azonban számos ellenpélda is létezik. Mitchell és Zentmeyer (1971) kimutatták, hogy számos *Phytophthora* faj micélium-növekedése és oospóra-képződése jelentősen csökkent 5% fölötti CO₂ tartalomnál. Mitchell és Mitchell (1973) bizonyították, hogy a *Rhizoctonia solani* és a *Pythium irregulare* növekedését gátolta az 5% feletti CO₂ koncentráció. Durbin (1959) szemléletesen igazolta, hogy a *Rhizoctonia solani* izolátumok növekedési jellemzői javultak, ha a légtéri CO₂ koncentrációt 0,5%-ig növelte. Ezt

követően nem volt érzékelhető változás 0,5 és 5% CO₂ koncentráció mellett, majd jelentős növekedési és szaporodási gátlás állt be 5% feletti légtéri CO₂ koncentráció esetén. Számos, sokszor egymásnak ellentmondó eredmény is született az egyes gombafajok vizsgálatakor. Például a *Sclerotium rolfsii* talajlakó gombával kapcsolatban Griffin és Nair (1968) arról számoltak be, hogy már a légköri koncentrációhoz közeli CO₂ szint is csökkentette a gomba micélium-növekedését. Néhány évvel később Kritzman et al. (1977) azt közölték, hogy 0,5-2,5% CO₂ koncentráció serkentő hatást váltott ki a *Sclerotium rolfsii* micélium-növekedésére és gátló hatást csak 3% fölötti CO₂ koncentráció eredményezett. Hasonlóan ellentmondásos ugyanezen gombafajnál a szklerócium-képződés CO₂ igényére vonatkozó vizsgálat is. Griffin és Nair (1968) vizsgálatai szerint a 0,03-3,3% CO₂ koncentráció serkentő, míg az 5% feletti CO₂ koncentráció gátló hatású volt a *Sclerotium rolfsii* szklerócium-képződésére. Ugyanakkor Punja és Jenkins (1984) tanulmánya szerint nincs sem gátló, sem stimuláló hatás 0,5 és 9% közötti CO₂ koncentráció esetén, és a szignifikánsan mérhető gátló hatás is csak 20% CO₂ koncentrációnál tapasztalható.

Egy második csoportba kerülhetnek azok a gombák, amelyek a talaj felszíne feletti növényi részeket támadják, és ebből adódóan a jelenlegi légköri CO₂ koncentrációban élnek. Az 5% feletti CO₂ koncentráció majdnem minden esetben gátló hatást gyakorolt ezekre a gombafajokra. Számos ellenpélda is ismert, hogy az *Alternaria tenuis* (= *A. alternata*) micélium növekedése 10% feletti, míg a spóracssírázása csak 32% feletti CO₂ koncentráció mellett szenvedett gátlást (Wells-Uota, 1970). Ugyanezen szerzőpáros megállapította, hogy a *Botrytis cinerea*, a *Cladosporium fulvum* (= *Fulvia fulva*) és a *Rhizopus stolonifer* spóracssírázása 4% CO₂ koncentráció felett csökkent. Svircev et al. (1984) vizsgálatai szerint a *Botrytis cinerea* faj esetében sokkal alacsonyabb (1,3%) CO₂ koncentráció is jelentősen csökkentette a spóracssírázást. Más vizsgálatok azt igazolják, hogy a jelenlegi légköri CO₂ koncentrációknak is jelentős gátló hatása van az *Alternaria cassine*, *A. crassa*, *A. brassicae*, *A. macrospora*, *A. porri* és *Peronospora hyoscyami* f. sp. *tabacina* fajok fejlődésére (Cotty, 1987, Smart et al., 1968; Svircev et al., 1984). A második gombacsoportba tartozó gombafajokról az eddigi legátfogóbb CO₂ koncentrációval kapcsolatos vizsgálatokat az 1920-as évek végén végezték el, amikor még fel sem merült a globális klímaváltozás kérdése ill. veszélye. Gassner és Straib (1930) a növekvő CO₂ koncentráció gabonafélék rozsdáira gyakorolt hatásait ismertették. Kísérleteikben különféle rozsdagomba fajokkal fertőztek búza, rozs és zab növényeket, majd 0,03, 0,15, 0,3, 0,75, 1,5, 4,5 és 6%-os CO₂ koncentrációknak tették ki őket az első tünetek megjelenéséig. Az eredmények szerint a 0,15-0,75% CO₂ koncentráció jelentős mértékben segítette a rozsdák fejlődését, itt mérték a leggyorsabb és a legnagyobb uredo-telep képződést. Egy másik, egy évvel később publikált munkában Volk (1931) *Cladosporium fulvum* (= *Fulvia fulva*) és *Ustilago maydis* gombafajokkal fertőzött paradicsom, ill. kukorica növényeket. A fertőzött növényeket 0,5 és 5%-os CO₂ koncentrációjú légtérbe helyezte el. A légtér 0,5%-os CO₂ koncentrációja esetén a betegség tünetei korábban jelentek meg mindkét növényen, a betegség könnyebben terjedt, és a kórokozók sporulációja is intenzívebb volt, mint a normál CO₂ koncentrációjú légtérben. Azonban az 5%-os CO₂ koncentráció mind a növényi növekedést, mind a betegségek fejlődését gátolta. Más vizsgálatokban a levegő széndioxiddal történő dúsítása (2-20%) nem volt hatással sem a saláta leveleinek *Sclerotinia minor* (Imolehin-Grogan, 1980), sem a ciklámen *Botrytis cinerea* által okozott megbetegedésére (Zornbach-Schickendaz, 1987).

Harmadikként említhetők a tárolási gombabetegségek, amelyek a tárolóban a növényi termék légzése miatt feldúsult, vagy szabályozott légtérű környezetben, megnövelt CO₂ szint mellett élnek. A korai tanulmányokban több szerző is kimutatta, hogy a magas CO₂ tartalom és az alacsony O₂ tartalom gátló hatással van a tárolt gyümölcsök és zöldségek

megbetegedésére (Brown, 1922; Brooks et al., 1932). Egy másik korai tanulmányban Klaus (1943) a burgonyagumók *Alternaria solani* fertőződését vizsgálta megemelt CO₂ koncentráció mellett. Eredményei szerint a 12% alatti CO₂ koncentráció nem befolyásolta az alternáriás megbetegedések mértékét a tárolás során, bár laboratóriumi vizsgálataiban a micélium-fejlődés már 5%-os CO₂ koncentrációnál jelentősen gátlódott. Más vizsgálatok azt mutatták, hogy a szabályozott légterű tárolókban, szélsőségesen magas CO₂ koncentráció mellett, csökkent a gyümölcsök, zöldségek és vágott virágok megbetegedésének mértéke (Lockhart et al., 1969; Couey–Wells, 1970; Philips, 1985).

A legtöbb vizsgálatban nagy CO₂ koncentráció mellett folytatták a kísérleteket, ezért a jelenlegi CO₂ koncentráció-emelkedés hatásai nem adnak megbízható iránymutatást. Ennek ellenére azt a következtetést mindenképpen le lehet vonni ezekből a kísérletekből, hogy a 0,035%-os jelenlegi CO₂ koncentráció 0,071%-ra emelkedése valószínűleg nem fog jelentősebb közvetlen hatást gyakorolni a növénykórokozókra. Bár, ahogy azt egyes eredmények mutatják, bizonyos kórokozók esetében kismértékű betegséget serkentő hatás bekövetkezhet (Gáborjányi et al., megjelenés alatt).

AZ EMELKEDŐ CO₂ SZINT NÉHÁNY KÖZVETETT HATÁSA

A CO₂ szint emelkedésének növényi károsítókra gyakorolt *közvetett* hatása feltehetően sokkal nagyobb mértékű lesz, a CO₂ szint emelkedése *a növényben bekövetkező változásokon keresztül* fog hatni a kórokozókra.

Az atmoszférikus CO₂ a növények egyedüli szénforrását képezi. Az atmoszférában a CO₂ koncentráció alacsony (0,035%). A légköri CO₂ szint növekedése valószínűsíthetően elősegíti a növények fejlődését és biomassza-produkcióját, bár az egyes növényfajok reagálása jelentősen eltérő lehet (Poorter, 1993). A növekvő biomassza-produkció miatt növekedni fog a megbetegedésre alkalmas föld alatti és föld feletti növényi részek tömege. A föld feletti növénytömegben nedvesebb mikroklima alakul ki, ami segíteni fogja a páradús körülményeket kedvelő károsítók felszaporodását. A növényi részek elhalásával a talajon, ill. a talajban megnövekszik a növénymaradványok tömege. A növénymaradványok nagyobb tömege az itt áttelelő kórokozók és állati kártevők lehetséges túlélési esélyeit növelheti meg. Ugyanakkor a növényfejlődést limitáló víz hiánya a fák növekedését akár negyedével is visszafoghatja, amely közvetve ahhoz is hozzájárul, hogy a trópusi esőerdők kevesebb széndioxidot vesznek fel a levegőből. Ha ez megtörténik, akkor az Amazonas inkább „szénforrás” lesz, nem pedig a szén kivonásához járul hozzá. Ebben az esetben a globális felmelegedés tovább gyorsul, a szárazságok még pusztítóbbak lesznek, hiszen az üvegházhatásért különösen a légköri széndioxid tehető felelőssé. Az erdőégetések – amelyek Dél-Amerikában igencsak gyakoriak, és például a rovarkártevők elleni legfontosabb védekezést jelentik, illetve füvesítéshez használják ezeket, hogy legyen az állatoknak legelője, ugyancsak hasonló ördögi köröket generálhatnak. Az erdőtűz ugyanis fogékonyabbá teszi az erdőt a következő tűzre. Mindez összességében ahhoz vezethet, hogy az Amazonas ahelyett, hogy a globális felmelegedés elleni „védőpajzs” lenne, a jövőben inkább problémaforrássá válhat. A szárazságok hozzájárulhatnak ahhoz, hogy inkább széndioxid-forrás váljon a térségből, ami ellentétes lenne eddigi funkciójával, a széndioxid „felszívásával” (National Geographic, 2005).

A magasabb CO₂ szint egy másik hatása, hogy megváltozik a növények C:N aránya, és a nagyobb légtéri CO₂ koncentráció a növényi szövetek csökkenő nitrogéntartalmával járhat együtt. Ez a változás befolyásolhatja egyes növénykórokozók és a szűrő-szívó szájszervű rovarok kártételét. A C:N arány változása miatt a szénhidrát-kedvelő gombafajok (pl. rozsdák, lisztharmatok) nagyobb mértékű kártétele várható (Manning–Tiedemann, 1995). A legtöbb

levélbetegséget előidéző gombafaj a levél egy meghatározott nitrogéntartalma esetén képes tömeges megbetegedést előidézni. Ha magas a levelek nitrogéntartalma, akkor az pl. a búzát megbetegítő *Septoria tritici* gomba tömeges kártételét idézheti elő, míg a *Septoria nodorum* (= *Stagonospora nodorum*) gombafaj fertőzése gátolt lesz. Azaz a két kórokozó gombafaj közül a *Septoria tritici* tömeges fellépése várható kedvező fertőzési körülmények esetén.

A légtéri CO₂ koncentráció növekedés egy harmadik hatása a növények vízhasznosításában bekövetkező változás lehet. A légkör alacsony CO₂ tartalma miatt, a növény a fotoszintézis során egységnyi CO₂ fixálásakor sok vizet párologtat el, mert a széndioxid megkötéséhez a sztómákat sokáig kell nyitva tartania. Következésképp a növények vízvesztése és a CO₂ megkötés közötti hányados nagyon nagy (Wong, 1979). A légkör emelkedő széndioxid szintje javítja a növények vízvesztése és a CO₂ megkötés közötti hányadost, azaz a vízhasznosulás javulhat, amely azt eredményezheti, hogy a növények fejlődése kedvezőbb lesz még a vízhiányosabb környezeti feltételek mellett is (Gifford, 1979).

Ugyanakkor a világ legbővizűbb folyójaként ismert Amazonas környéke 2005-ben egyes részeken teljesen kiszáradt. Az Amazonas és a Tapajós folyók találkozásánál a szokásosnál 15 méterrel alacsonyabb volt a vízállás, halak milliói kerültek szárazra. A dél-amerikai szárazságokat rendszerint az El Niño klimatikus eseményeivel hozzák kapcsolatba. Ez az időjárás periodikus változását eredményezi, s oka a Csendes-óceán déli vizeinek időről időre való felmelegedése. 2005-ben azonban a tudósok nem regisztráltak semmiféle hőmérséklet növekedést a Csendes-óceánban. Ehelyett viszont kiderült, hogy az észak-atlanti térség lehet a „bűnös”. Az itteni vizek szokatlanul melegek voltak, amit nemcsak az Amazonas vidéke szenvedett meg, hanem az Egyesült Államok déli partvidéke, New Orleans környéke, illetve Közép-Amerika és a karibi térség egyaránt. A szokatlanul erős hurrikánok komoly pusztításokat vittek végbe, és egyébként a hurrikánok gyakorisága is magasabb volt az átlagosnál 2005-ben (National Geographic, 2005).

Egy negyedik közvetett hatás a sztómák működésében beálló változás. Többéves kutatások igazolják, hogy az emelkedő CO₂ szint miatt a növények gázcsere-nyílásaikat részlegesen lezárják (Raschke, 1975; Morison, 1987). Ez a részleges sztómazáródás akadályozhatja a sztómán keresztül behatoló gomba és baktérium kórokozók (peronoszpórák, *Pseudomonas* baktériumfajok) bejutását (Royle–Thomas, 1971; Ramos–Volin, 1987). A sztómazáródás hasonló akadályozó funkcióját feltételezhetjük a rozsdagombák, vagy néhány nekrotrof gombafaj esetében is.

A GLOBÁLIS HŐMÉRSÉKLET-NÖVEKEDÉS HATÁSA A NÖVÉNYKÓROKOZÓK ÁLTAL OKOZOTT KÁROK MÉRTÉKÉRE

A hőmérséklet-emelkedés módosíthatja a gazdanövény élettani állapotát és betegség-ellenálló képességét. A hőmérséklet által kiváltott fogékonysággal és a hőmérsékletre érzékeny génekkel kapcsolatban jelentős számú irodalom áll rendelkezésre (Dyck–Johnson, 1983; Gerechter–Amitai et al., 1984; Sanden–Moore, 1978). Például a 20 °C feletti hőmérséklet inaktíválhatja a szárrozsda rezisztenciát a *Pg3* és *Pg4* génekkel rendelkező zabfajtáknál (Martens et al., 1967). Ezzel szemben a hőmérséklet emelkedésével a növényi sejtfalak lignifikálódása nőhet, ami növeli a gombakórokozókkal szembeni ellenállóságukat (Wilson et al., 1991). A két példa jól mutatja, hogy a hőmérséklet-emelkedés miatt bekövetkező gazdanövény fogékonysági változások a gazdanövény–kórokozó kölcsönhatás természetétől és a rezisztencia mechanizmusától egyaránt függ.

A növények a kórokozók tünetmentes hordozói lehetnek (Dinoor, 1974; Katan, 1971) és a betegség csak akkor jelenik meg, ha a növényt stressz éri (pl. szárazabb, melegebb

körülmények közé kerül). Különösen erdőt alkotó fajoknál van ennek nagyobb jelentősége. A klimatikus stressz, mint pl. a szárazság növelheti egyes, ún. gyengültségi parazita gombafajok (pl. az *Armillaria* spp.) fertőzését, amelyek megszokott körülmények között nem különösebben patogének, de a gyengült növényeket megtámadják (Rishbeth, 1991; Lonsdale–Gibbs, 1996). Azonban hibás következtetésekre juthatunk, ha figyelmen kívül hagyjuk azokat a tényezőket, melyek fokozhatják az ökoszisztémák éghajlatváltozással szembeni plaszticitását (Loehle, 1996).

AZ EMELKEDŐ CO₂ SZINT ÉS A GLOBÁLIS HŐMÉRSÉKLET EMELKEDÉS HATÁSAI A KÓROKOZÓK FÖLDRAJZI ELTERJEDÉSÉRE

A megemelkedett légköri CO₂ szint önmagában is kiválthat kismértékű változást a növénykórokozók elterjedésében. Ennek egyik oka az, hogy a megnövekedő CO₂ szint miatt javul a vízháztartás, ami lehetővé teszi, hogy egyes növények szárazabb körülmények között megélhessenek. Ez feltehetően kiváltja az adott növényfaj kórokozóinak földrajzi elterjedésben bekövetkező megváltozását is.

A hőmérséklet változás kiválthatja az éghajlati zónák eltolódását, ez pedig a Föld számos országában megváltozó körülményeket teremt a fitopatogén kórokozók számára. A felmelegedés miatt a mezőgazdasági éghajlati zónák a pólusok felé tolódnak, és a növények is új területekre vándorolnak. A kórokozók és kártevők követik majd a növényeket. Az új területen megjelenő kórokozók és kártevők azokat a természetes növényi társulásokat is megtámadhatják, amelyek azelőtt nem voltak kitéve a kultúrnövényeket károsító – számos esetben sokkal agresszívebb – fajoknak vagy változatoknak.

A széles tápnövénykörrel rendelkező kártevők, ill. fakultatív parazita kórokozók többségénél várható ez a folyamat, de nem kizárt, hogy az obligát paraziták szintén szélesíthetik gazdanövényeik körét (Eshed–Dinoor, 1981; Savile–Urban, 1982). A felmelegedés miatt olyan melegkedvelő kórokozók és kártevők léphetnek fel nagyobb számban, amelyek ismertek az adott területen, de eddig nem igényeltek különösebb védekezést. Ha a fagyhatár északra tolódik az északi félgömbön, a magasabb téli hőmérséklet miatt a kórokozók és kártevők nagyobb számban tudnak majd áttelelni (Poorter et al., 1991, Sutherst et al., 1995).

AZ ÓZON HATÁSA A NÖVÉNYKÓROKOZÓ MIKRÓBÁKRA

A szénmonoxid, a nitrogén oxidok (NO_x) és az illékony szerves vegyületek légköri növekedése, az időjárási jelenségek rétegében, a troposzférában az ózon mennyiségének emelkedését eredményezi. Németországban és Franciaországban végzett hosszú-távú mérések is igazolták, hogy az ózon koncentrációja jelentősen emelkedett az elmúlt 100 évben (Feister–Warmbt, 1987; Volz–Kley, 1988). Ashmore és Bell (1991), Krupa és Kickert (1989), valamint Penkett (1988) teljes körű áttekintést adnak a troposzférában található ózonszint emelkedéséről és ennek a klímaváltozásban betöltött lehetséges szerepéről. Chameides et al. (1994) becslései szerint a világ gabonatermő területeinek 10-35%-a olyan ózonkoncentrációnak van kitéve, amely jelentős termés mennyiség csökkenést is eredményezhet. Ha nem sikerül csökkenteni a nitrogénoxidok és illékony szerves vegyületek kibocsátását, akkor 2025-re az ózonkoncentráció a jelenlegi érték háromszorosára is növekedhet. A megnövekedett ózonkoncentráció a növények növekedésére és termőképességére gyakorolt hatása többé-kevésbé ismert, azonban a növényi betegségekre gyakorolt hatás csak becsülhető.

A vírusfertőzött növények részben védettek az ózon károsító hatásával szemben. Ezt elsősorban bab és dohány növények esetében figyelték meg laboratóriumi és szántóföldi

körülmények között (Davis–Smith, 1974, 1976; Reinert et al., 1988). Az ózon baktériumos betegségekre gyakorolt hatásáról írt tanulmányokban azt találták, hogy ha a fertőzést megelőzően ózonnal kezeltek bab, lucerna és szamóca növényeket, akkor a baktériumos fertőzés mértéke csökkent (Howell–Graham, 1977; Laurence–Wood, 1978a,b). Számos közlemény ismert a gombák okozta betegségek és az ózon közötti összefüggésekről. A munkák jelentős része kétséget kizáróan bizonyította, hogy az ózon megváltoztathatja a növények betegségekkel szembeni fogékonyságát. A gombák ózonnal szembeni viselkedését azok életmódjához kötik. Feltételezések szerint az az ózonkoncentráció, ami a növényekre káros, az káros az obligát biotróf kórokozókra is, viszont serkentik a nekrotrofok fejlődését. A következtetés azon alapul, hogy a nekrotrofok elsősorban elhalt, ill. legyengült szöveteken élnek, míg a biotrófok az élő, egészséges növényi szöveteket részesítik előnyben (Manning et al., 1969a,b). Meg kell azonban jegyezni, hogy számos tanulmányban találhatunk kivételt a fenti általános következtetés alól.

In vitro tanulmányokban kimutatták, hogy a pigmentált gombafajokra, (a *Helminthosporium sativum*-ra /=*Bipolaris sorokiniana*/ és az *Alternaria oleracea*-ra /=*A. brassicicola*/) nem volt káros hatású a négyórás 0,1, 0,4 vagy 0,6 ppm ózonkoncentráció, míg ugyanezen kitétség teljesen meggátolta a *Colletotrichum lagenarium* (= *C. orbiculare*) növekedését és sporulációját (Treshow et al., 1969). A gabonafélék rozsdagombái nem voltak érzékenyek a magas ózonkoncentrációval szemben. Sem a zab koronásrozsdá, sem a búza szárrozsdá fertőző képessége nem változott 0,2 ppm ózon-kitétség hatására (Heagle, 1970; Heagle–Key, 1973a,b).

Szoros negatív korreláció van a nedves időjárás és az ózon-koncentráció között (Guicherit–van Dop, 1977). Nedves idő esetén, ami kedvez a gombák vegetatív növekedésének, az ózonkoncentráció általában alacsony, így a gombákra gyakorolt negatív hatás is csökkent.

AZ UV-SUGÁRZÁS HATÁSA A NÖVÉNYBETEGSÉGEKRE

Számos tanulmány született a megnövekedett UV-sugárzás növényekre gyakorolt hatásáról (Teramura, 1983; Krupa–Kickert, 1989; Tevini–Teramura, 1989; Runeckles–Krupa, 1994). Azonban csak kevés közlemény foglalkozik az UV-sugárzás növénybetegségekre gyakorolt lehetséges hatásaival (Nagy et al., 2000; Nagy–Fischl, 2002a,b; 2003).

Az UV-sugárzás gombákra gyakorolt hatásáról pontosabb tanulmányok az 1960-as évektől készültek. Az ekkor végzett vizsgálatok fő célja az volt, hogy a vetőmaggal terjedő gombák azonosításának módszereit fejlesszék ki, illetve, hogy serkentsék a gombák sporulációját. A fény, különösen az UV tartomány, fontosságát számos tanulmány igazolta a gombák sporulációjában. Fontos azonban tisztázni, hogy a tanulmányok többsége a hosszabb hullámhosszú, 320 és 450 nm közötti, UV tartományt vizsgálta.

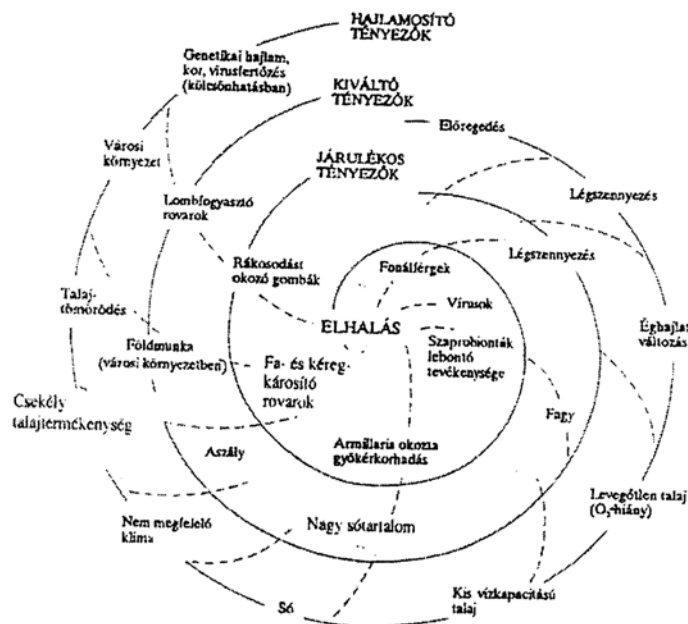
Leach (1962) 34 gombafaj *in vitro* tenyésztését vizsgálta 320–400 nm hullámhosszú fényben és meghatározta a sporulációra gyakorolt hatásokat. Néhány fajnak, mint pl. a *Helminthosporium oryzae*-nak (= *Bipolaris oryzae*) az UV fény-kitétséget követően sötét periódusra is szüksége volt a tömeges spóráképzéshez. A *H. sativum* (= *Bipolaris sorokiniana*) és a *Kabatiella caulivora* (= *Aureobasidium caulivorum*) hasonlóan jól sporulált sötétben az UV fénykitétséget követően. Egy későbbi tanulmányban elkülönítettek ún. közvetlenül sporuláló, és az állandó hőmérsékleten sporuláló fajokat. Az előbbieknél (*Alternaria dauci*, *A. tomato* /= *A. tenuissima*/, *Stemphylium botryosum*) a foto-sporogenezisnek két jól elkülönülő szakasza volt: az egyik az UV fény által indukált konidiumtartó képződési fázis, a másik a sporuláció végső szakasza, amelyet az UV fény erősen gátolt, a sötétség viszont serkentett. A másik csoportba tartozó fajok (pl. a *Fusarium nivale* /= *Microdochium nivale*/, a *Cercospora herpotrichoides* /= *Ramulispora herpotrichoides* var. *herpotrichoides*/ és a

Helminthosporium catenarium (= *Drechslera catenaria*) folyamatos UV sugárzás mellett is beérlelték spóráikat (Leach, 1967).

A természetes napfény spektruma is tartalmazza az UV hullámhosszú fénytartományt. Bizonyították, hogy a napfény sporulációra gyakorolt hatása hasonló az UV fény hatásaihoz abban az esetben, ha a napfény nem tartalmazza a gátló hatású kék fényt (Leach, 1962, 1971). Ebből következik, hogy a gombák az intenzív, alacsony hullámhosszú fényre a szaporodás megkezdésével válaszolnak. Ökofiziológiai szempontból ez nagyon is ésszerű, hiszen az UV sugárzást majdnem mindig száraz, következésképp a folyamatos vegetatív növekedéshez kedvezőtlen körülmények kísérik. Másrészt az UV tartomány nyilvánvalóan közvetlenül káros lehet az érzékeny fejlődési stádiumokra, mint pl. a konídiumok csírázása (Owens-Krizek, 1980), vagy a vékonyfalú, nem pigmentált aszkospórákra (Caesar-Pearson, 1983). Így a gomba megvédi magát a kiszáradástól és káros sugárzási hatásoktól azáltal, hogy UV fény jelenlétében hamar sporulál. Az újonnan képződött spórák pedig (különösen, ha sejtfaluk melanint tartalmaz), hatékony eszközei lehetnek a gombák túlélésének (Bell-Wheeler, 1986).

A HALMOZÓDÓ KÖRNYEZETI VÁLTOZÁSOK SZEREPE A LEROMLÁS JELLEGŰ (DECLINE) FAPUSZTULÁSI FOLYAMATOKBAN

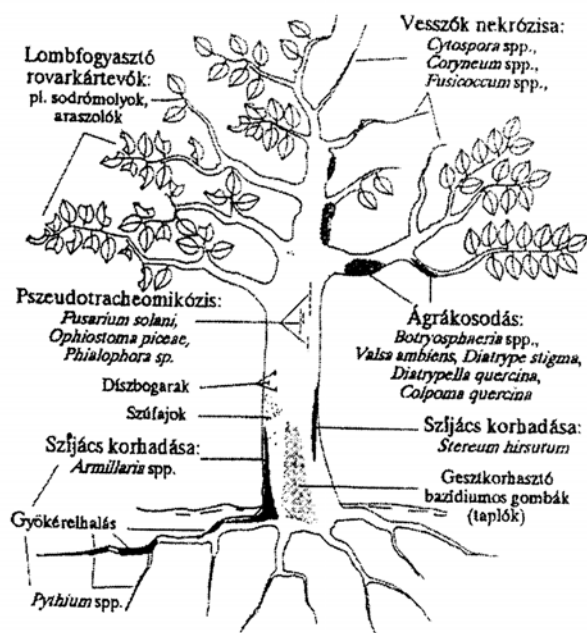
Különböző ökoszisztémákban (erdei, gyümölcsültetvények, utcai, parki fasorok, szoliter növények) a környezet biotikus és abiotikus stressz-tényezői sajátos betegségrázójával, fapusztulást eredményező végkifejlethez vezetnek. Manion (1991) erdei és városi ökoszisztémákra kidolgozott „decline disease spiral” modellje a fás növényeken általánosan érvényesül (1. ábra).



1. ábra: Leromlás jellegű betegspirál (decline disease spiral) Manion (1991) és Vajna (1998) nyomán

Az előző évszázad utolsó évtizedei óta fokozódó aggodalmat kelt a fák globálisan jelentkező korai, tömeges pusztulása, ennek megnyilvánulásai az utóbbi 20 esztendőben, növekvő mértékben Magyarországon mi is találkozhatunk. Már egy évtizeddel ezelőtti becslés

szerint (Ciesla–Donaubauer, 1994) az ún. nemspecifikus leromlás jellegű betegségek következtében több mint 10 millió hektárral csökkent az erdőterület. Az európai és hazai erdők állapotromlásáról Vajna (1994, 1998) számol be átfogó tanulmányaiban (2. ábra).



2. ábra: A leromlás jellegű, nemspecifikus fapusztulás (decline) vázlatja Vajna (1998) nyomán

A leromlás szindróma fafajtól függetlenül nemspecifikus tünetekkel: növekedéscsökkenés, rövidebb internódiумok, levélméret csökkenés, gyökéret-degeneráció, gyökérelhalás, korai lombelszíneződés, elhalások a hajtásrendszerben mutatkozik meg *Acer*, *Fagus*, *Malus*, *Pinus*, *Populus*, *Quercus*, *Robinia* stb. fajokon.

ÖSSZEFOGLALÁS

A magasabb hőmérséklet és a légköri CO₂ szint emelkedése, valamint az ezekkel összefüggő kártételi változás becslése összetett feladat. Vannak olyan hatások, amelyek pozitívan, és vannak olyanok, amelyek negatívan hatnak a károsító ágensekre. Az azonban biztonsággal megállapítható – még jelentős klímaváltozás bekövetkezte esetén is –, hogy ahol a kultúrnövény jól fogja magát érezni, ott a mikroklíma feltehetően kedvező lesz a növény legtöbb kórokozójának, ill. kártevőjének is. A nitrogén-ellátottság, az állománysűrűség, és a növényállomány típusa olyan módosító tényezők, amelyek hatnak a károsítók szaporodására és ezen keresztül az általuk okozott kár mértékére is. A mezoklíma meg fogja határozni a kórokozók nyári túlélését és áttelelését. Bár e tekintetben is hihetetlenül nagy a kórokozók és kártevők alkalmazkodóképessége, melynek tényleges potenciáit még nem ismerhetjük.

A gombák nagyon toleránsak a légtér jelenlegi ózon-koncentrációjával szemben. Szignifikáns hatást csak a fejlődő hifák, illetve csíratömlők esetében tudtak kimutatni, ha a jelenlegi légköri koncentrációnál jóval magasabb ózon-koncentrációnak tették ki azokat. Sőt, néhány esetben a gombák nagyon gyorsan kiheverték az ózon-kitettséget. Emellett azt is figyelembe kell vennünk, hogy szoros negatív korreláció van a nedves időjárás és az ózon-koncentráció között (Guicherit–van Dop, 1977). Nedves idő esetén, ami kedvez a gombák

vegetatív növekedésének, az ózonkoncentráció általában alacsony, így a gombákra gyakorolt negatív hatás is csökken.

A széndioxidhoz és az ózonhoz hasonlóan a megnövekedett UV-B sugárzás növényi betegségekre gyakorolt fő hatásai nem vonatkoztathatók el a gazdanövényben bekövetkező változások eredményeitől sem. A fő morfológiai változások gyakorlatilag minden növény esetében a csökkent növekedés, a flavonoidok fokozott termelése, a felgyorsult érés és szaporodás (Ziska et al., 1992), az oldható fehérjék növekedése a levélben, és a membránlipidek mennyiségének csökkenése (Teramura, 1983). Egyes vizsgálatok szerint a flavonoidok fontos szerepet játszanak, mint a magas UV-sugárzásnak kitett növények védőanyagai (Caldwell et al., 1983; Tevin et al., 1991; Gislefoss et al., 1992).

IRODALOM

- ASHMORE, M.R.–BELL, J.N.B. (1991): The role of ozone in global change. *Annals of Botany* 67: (Supplement 1) 3948.
- BELL, A.A.–WHEELER, M.H. (1986): Biosynthesis and functions of fungal melanins. *Ann. Rev. Phytopathol.* 24: 41–51.
- BROOKS, C. –MILLER, E. V. –BRATLEY, C. O. –COOLEY, J. S. –MOOK, P. V.–JOHNSON, H. B. (1932): Effect of solid and gaseous carbon dioxide upon transit diseases of certain fruits and vegetables. *USDA Technical Bulletin* No. 318. 60 pp.
- BROWN, W. (1922): On the germination and growth of fungi at various temperatures and in various concentrations of oxygen and of carbon dioxide. *Annals of Botany* 36:257–283.
- CAESAR, A.J.–PEARSON, R.C. (1983): Environmental factors affecting survival of ascospores of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Phytopathol.* 73: 1024–1030.
- CALDWELL, M.M.–ROBBRECHT, R.–FLINT, S.D. (1983): Internal filters: Prospects for UV-acclimation in higher plants. *Physiol. Plant.* 58: 445–450.
- CHAMEIDES, W.L.–KASIBHATHA, P.S.–YIENGER, J.–LEVY, H. (1994): Growth of continental-scale metro-agroplexes, regional ozone pollution, and world food production. *Science* 264: 747.
- COUEY, H. M. –WELLS, J. M. (1970): Low-oxygen of high carbon dioxide atmospheres to control postharvest decay of strawberries. *Phytopathology* 60:47–49.
- DAVIS, D.D.–SMITH, S.H. (1974): Reduction of ozone sensitivity of pinto bean by bean common mosaic virus. *Phytopathol.* 64: 383–385.
- DAVIS, D.D.–SMITH, S.H. (1976): Reduction of ozone sensitivity of pinto bean by virus-induced local lesions. *Plant Dis. Rep.* 6: 31–34.
- DINOOR, A. 1974. Role of wild and cultivated plants in the epidemiology of plant diseases in Israel. *Annual Review of Phytopathology* 12:413–436.
- DYCK, P. L.–JOHNSON, R. (1983): Temperature sensitivity of genes for resistance in wheat to *Puccinia recondita*. *Canadian Journal of Plant Pathology* 5:229–234.
- ESHED, N. –DINOOR, A. (1981): Genetics of pathogenicity in *Puccinia coronata*: the host range among grasses. *Phytopathology* 71:156–163.
- FEISTER, U.–WARMBT, W. (1987): Long-term measurements of surface ozone in the German Democratic Republic. *J. Atmos. Chem.* 5: 1–21.
- FOWLER, A. M.–HENNESSY, K. J. (1995): Potential impacts of global warming on the frequency and magnitude of heavy precipitation. *Natural Hazards* 11:283–303.
- GÁBORJÁNYI R.- BARNA B. - BASKY ZS. - BENEDEK P. - HOLB I. - JENSER G. - KAZINCZI G. - KÖVICS GY. - MIKULÁS J. - REISINGER P.- SZŐCS G. (in press): A globális éghajlatváltozás várható hatásai a növényvédelemben. pp. 204–205. In: *A globális klímaváltozás: hazai hatások és válaszok. A VAHAVA jelentés.* (szerk.: Láng I. – Csete L. – Jolánkai M.). A VAHAVA projekt keretében készült szakértői tanulmányok jegyzéke. Szaktudás Kiadó Ház Budapest. 220 pp.
- GERECHTER-AMITAI, Z. K.–SHARP, E. L.–REINHOLD, M. (1984): Temperature-sensitive genes for resistance to *Puccinia striiformis* in *Triticum dicoccoides*. *Euphytica* 33: 665–672.

- GIFFORD, R. M. (1979): Growth and yield of carbon dioxide-enriched wheat under water-limited conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* 6: 367-378.
- GISLEFOSS, J.S.-KJELDSTADT, B.-BAKKEN, A.K. (1992): Optical properties of the epidermis of leak (*Allium ampeloprasum* L.) and cabbage (*Brassica oleracea* L.) after enhanced ultraviolet-B radiation. *Acta Agric. Scand.* 42: 173-176.
- GUICHERIT, R.-VAN DOP, H. (1977): Photochemical production of ozone in Western Europe (1971-1975) and its relation to meteorology. *Atmos. Environ.* 11: 145-155.
- HEAGLE, A.S. (1970): Effect of low level ozone fumigation on crown rust of oats. *Phytopathol.* 60: 252-254.
- HEAGLE, A.S.-KEY, L.W. (1973a): Effects of ozone on the wheat stem rust fungus. *Phytopathol.* 63: 397-400.
- HEAGLE, A.S.-KEY, L.W. (1973b): Effect of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* on ozone injury in wheat. *Phytopathol.* 63: 609-613.
- HENNESSY, K. J.-PITTOCK A. B. (1995): Greenhouse warming and threshold temperature events in Victoria, Australia. *International Journal of Climatology* 15:591-612.
- HOWELL, R.K.-GRAHAM, J.H. (1977): Interaction of ozone and bacterial leaf spot of alfalfa. *Plant Disease Rep.* 61: 565-567.
- IPPC (1996): Climate change 1995. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 570 pp.
- IPPC (2001): Climate change 2001: The scientific basis. Contribution of Working group I to the third Assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Cambridge: Cambridge University Press, 881 pp.
- KATAN J. (1971): Symptomless carriers of the tomato *Fusarium* wilt pathogen. *Phytopathology* 61:1213-1217.
- KATTENBERG, A.-GIORGI, F.-GRASSL, H.-MEEHL, G. A.-MITCHELL, J. F. B. (1996): Climate models projections of future climate. pp. 285-357. In: IPCC: *Climate change 1995*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- KLAUS, H. (1943): Untersuchungen ueber *Alternaria solani* Jones et Grout, insbesondere ueber seine Pathogenitaet an Kartoffelknollen in Abhaengigkeit von den Aussnfaktoren. *Journal of Phytopathology* 13:126-195.
- KÖVICS GY. (2004): Egy hazai találmány megvalósítása és társadalmi-tudományos háttere. A Pharmaplant növényvédő szer család. Bevezető előadás: elhangzott a „Találmány, technika és tudomány” rendezvényen, 2004. április 20., Budapest.
- KRUPA, S.V.-KICKERT, R.N. (1989): The greenhouse effect: Impacts of ultraviolet-B (UV-B) radiation, carbon dioxide (CO₂), and ozone (O₃) on vegetation. *Environ. Pollut.* 61: 263-393.
- LAURENCE, J.A.-WOOD, F.A. (1978a): Effects of ozone on infection of soybean by *Pseudomonas glycinea*. *Phytopathol.* 68: 44-45.
- LAURENCE, J.A.-WOOD, F.A. (1978b): Effect of ozone on infection of wild strawberry by *Xanthomonas fragariae*. *Phytopathol.* 68: 689-692.
- LEACH, C.M. (1962): Sporulation of diverse species of fungi under near-ultraviolet radiation. *Can. J. Bot.* 40: 151-161.
- LEACH, C.M. (1967): Interaction of near-ultraviolet light and temperature on sporulation of the fungi *Alternaria*, *Cercospora*, *Fusarium*, *Helminthosporium*, and *Stemphylium*. *Can. J. Bot.* 45: 1999-2016.
- LEACH, C.M. (1971): A practical guide to the effects of visible and ultraviolet light on fungi. *Methods Microbiol.* 4: 609-664.
- LOCKHART, C. L.-EAVES, C. A.-CHIPMAN, E. W. (1969). Suppression of rots on four varieties of mature green tomatoes in controlled atmosphere storage. *Canadian Journal of Plant Science* 49:265-269.
- LOEHLE C. 1996. Forest response to climate change: Do simulations predict unrealistic dieback? *Journal of Forestry* 94 (9):13-15.
- LONSDALE, D.-GIBBS, J. N. (1996): Effects of climate change on fungal diseases of trees. pp. 1-19. In: FRANKLAND, J. C.-MAGAN, N.-GADD, G. M. (eds.): *Fungi and Environmental Change*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- MANNING, W. J.-VON TIEDEMANN, A. (1995): Climate change: potential effects of increased atmospheric carbon dioxide (CO₂), ozone (O₃), and ultraviolet-B (UV-B) radiation on plant diseases. *Environmental Pollution* 88:219-245.
- MANNING, W.J.-FEDER, W.A.-PERKINS, I. (1969a): Ozone injury increases infection of geranium leaves by *Botrytis cinerea*. *Phytopathol.* 60: 669-670.
- MANNING, W.J.-FEDER, W.A.-PERKINS, I.-GLICKMAN, M. (1969b): Ozone injury and infection of potato leaves by *Botrytis cinerea*. *Plant Disease Rep.* 53: 691-693.
- MARTENS, J. W.-MCKENZIE, R. I. H.-GREEN, G. J. (1967): Thermal stability of stem rust resistance in oat seedlings. *Canadian Journal of Botany.* 45:451-458.
- MEARNS, L. O.-ROSENZWEIG, C.-GOLDBERG, R. (1997): Mean and variance change in climate scenarios: methods, agricultural applications, and measures of uncertainty. *Climatic Change* 35:367-396.

- MORISON, J. I. L. (1987): Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. In: ZEIGER, E.–FARQUHAR, G. D.–COWAN, I. R. (eds.): *Stomatal Function*. Stanford University Press. Stanford, CA. USA.
- NAGY, P.-FISCHL, G. (2002a): Effect of UV and visible light irradiation on mycelial growth and sclerotium formation of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.* 37: (1-3) 83-89.
- NAGY, P.-FISCHL, G. (2002b): The effect of UV and visible light irradiation on the development of microsclerotium of the fungus *Macrophomina phaseolina*. *Cereal Res. Comm.* 30: (3-4) 383-389.
- NAGY, P.-FISCHL, G. (2003): UV-C sugárzás hatása *Alternaria alternata* és *Curvularia inaequalis* konídiumainak csírázására. *Növényvédelem* 39: (12) 603-606.
- NAGY, P.-FISCHL, G.-KOVÁCS, J. (2000): The effect of light illumination on growth and sporulation of some microscopic fungi. *ESNA Konf. XXX. Annual Meeting*, Keszthely. Abstr. p. 117.
- OWENS, O.V.-KRIZEK, D.T. (1980): Multiple effects of UV radiation (265-330 nm) on fungal spore emergence. *Photochem. & Photobiol.* 32: 41-49.
- PENKETT, S.A. (1988): Increased tropospheric ozone. *Nature* 332: 204.
- PHILLIPS, D. J. (1985): Postharvest control of *Botrytis* rot of roses with carbon dioxide. *Plant Disease* 69:789-790.
- POORTER, H. (1993): Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetation* 104/105:77-97.
- PORTER, J. H.–PARRY, M. L.–CARTER, T. R. (1991): The potential effects of climatic change on agricultural insect pests. *Agricultural and Forest Meteorology* 57:221–240.
- RAMOS, L. J.–VOLIN, R. B. (1987): Role of stomatal opening and frequency on infection of *Lycopersicon* spp. by *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*. *Phytopathology* 77:1311-1317.
- RASCHKE, K. (1975): Stomatal action. *Annual Review of Plant Physiology* 26:309-340.
- REINERT, R.A.–RUFTY R.C.–EASON, G. (1988): Interaction of tobacco etch or tobacco vein mottling virus and ozone on biomass changes in Burley tobacco. *Environ. Pollut.* 53: 209-218.
- RIHA, S. J.–WILKS, D. S.–SIMOENS, P. (1996): Impact of temperature and precipitation variability on crop model predictions. *Climatic Change* 32:293–311.
- RISHBETH, J. (1991): Armillaria in an ancient broadleaved woodland. *European Journal of Forest Pathology* 21:239–249.
- ROYLE, D. J.–THOMAS, G. G. (1971): The influence of stomatal opening on the infection of hop leaves by *Pseudoperonospora humuli*. Observations with the scanning electron microscope on the early stages of hop leaf infection by *Pseudoperonospora humuli*. *Physiological Plant Pathology* 329-343.
- RUNECKLES, V.C.–KRUPA, S.V. (1994): The impact of UV-B radiation and ozone on terrestrial vegetation. *Environ. Pollut.* 83: 191-213.
- SANDEN, G. E.–MOORE, L. D. (1978): Effect of heat-induced susceptibility to tobacco black shank on protein content and on activity of peroxidases. *Phytopathology* 68:1164–1167.
- SAVILE, D. B. O.–URBAN, Z. (1982): Evolution and ecology of *Puccinia graminis*. *Preslia* 54:97-104.
- SUTHERST, R. W.–MAYWALD, G. F.–SKARRATT, D. B. (1995): Predicting insect distributions in a changed climate. pp. 59–91. In: HARRINGTON, R.–STORK, N. E. (eds.): *Insect in Changing Environment*. Academic Press. London, UK.
- TERAMURA, A.H. (1983): Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants. *Physiol. Plant.* 58: 415-427.
- TEVIN, M.–BRAUN, J.–FIESER, G. (1991): The protective function of the epidermal layer of rye seedlings against ultraviolet-B radiation. *Photochem. & Photobiol.* 53: 329-333.
- TEVINI, M.J.–TERAMURA, A.H. (1989): UV-B effects on terrestrial plants. *Photochem. & Photobiol.* 50: 479-487.
- TRESHOW, M.–HARNER, F.M.–PRICE, H.E.–KORMELINK, J.R. (1969): Effects of ozone on growth, lipid metabolism and sporulation of fungi. *Phytopathol.* 59: 122-135.
- VAJNA L. (1994): Az európai és a hazai erdők állapotának leromlása az 1970-1980-as években. III. A leromlás jelensége. *Növényvédelem* 30: 549-556.
- VAJNA L. (1998): A fák nemspecifikus betegségek okozta elhalás erdei és gyümölcsös ökoszisztémákban. *Növényvédelem* 34: 229-241.
- VOLZ, A.–KLEY, D. (1988): Evaluation of the Montsouris series of ozone measurements made in the nineteenth century. *Nature* 332: 240-242.
- WIGLEY, T. M. L. (1985): Impact of extreme events. *Nature* 316:106–107.
- WILSON, J. R.–DEINUM, B.–ENGELS, F. M. (1991): Temperature effects on anatomy and digestibility of leaf and stem of tropical and temperate forage species. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 39:31-48.
- WONG, S.C. (1979): Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Interactions of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C3 and C4 plants. *Oecologia* 44: 68-74.
- ZISKA, L.H.–TERMURA, A.H.–SULLIVAN, J.H. (1992): Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation. *Am. J. Bot.* 79: 863-871.