

Veszprémi Egyetem
Georgikon Mezőgazdaságtudományi Kar, Keszthely
Növénykórtani és Növényvirológiai Tanszék

**A NÖVÉNYKÓROKOZÓK ÖKOLÓGIÁJA
ÉS A NÖVÉNYBETEGSÉGEK JÁRVÁNYTANA**

Kari jegyzet

**Készült a Növényorvosi, Agrármérnöki, Agrárkémikus Agrármérnöki Szakok
hallgatói számára**

Szerkesztette:

Dr. Fischl Géza

Keszthely, 2004

TARTALOMJEGYZÉK

Oldal

1. BEVEZETÉS (Fischl Géza)	5
2. ÖKOLÓGIAI ÉS JÁRVÁNYTANI ALAPFOGALMAK (Fischl Géza)	6
2.1. Ökológiai alapismeretek	6
2.1.1. Autökológia	8
2.1.2. Szünökológia	9
2.1.3. Ökoszisztéma	9
2.2. Járványtani alapismeretek	12
2.2.1. A járványok osztályozása	13
2.2.2. A járványok keletkezésének feltételei és okai	17
2.2.3. A járványok megszűnése	18
2.2.4. Járványmodellek	19
3. KÓROKOZÓ CSOPORTOK ÖKOLÓGIÁJA ÉS JÁRVÁNYTANA	26
3.1. Növényvírusok ökológiája és járványtana (Horváth József)	26
3.1.1. A vírusjárványok természete	39
3.1.2. A vírusjárványok súlyossága	39
3.1.3. A vírusjárványok csökkentésének lehetőségei	39
3.1.4. Vírusok, transzgenikus növények, fenntartható fejlődés	41
3.1.5. Néhány fontosabb vírusbetegség járványtana	42
Paprika "újhitűség" (uborka mozaik vírus, <i>Cucumber mosaic virus</i> , CMV)	42
Kukorica törpülés (kukorica érdes törpülés vírus, <i>Maize rough dwarf virus</i> , MRDV)	43
Dohány „rattle” (dohány rattle vírus, <i>Tobacco rattle virus</i> , TRV)	44
Cukorrépa rizómánia (répa nekrotikus sárgaerűség vírus, <i>Beet necrotic yellow vein virus</i> , BNYSV)	46
Növénykórokozó baktériumok ökológiája és járványtana (Pintér Csaba)	47
1. A növénypatogén baktériumok tulajdonságai	47
2. A gazdanövények tulajdonságai	49
3. A környezeti tényezők és az emberi tevékenység	50
4. Néhány baktériumfaj járványdinamikája	52
Almástermésűek tüzelhalása (<i>Erwinia amylovora</i>)	52
A burgonya hervadása, vagy gyűrűsrothadása (<i>Ralstonia solanacearum</i>)	55
Dohányvész (<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tabaci</i>)	56
Uborka szögletes levélfoltossága (<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>luchrymans</i>)	56
Burgonya sugárgombás varasodása (<i>Streptomyces scabies</i>)	56
Növénykórokozó gombák ökológiája és járványtana (Fischl Géza)	58
Kórokozó gombák ökológiája	58
A gombák ökológiai-populációs csoportjai	67

3.3.3. A növénypatogén gombák túlélési stratégiái	70
3.3.4. Néhány gombabetegség járványtana	72
Burgonya- és paradicsomvész (<i>Phytophthora infestans</i>)	72
Szőlőlisztharmat (<i>Uncinula necator</i>)	72
Napraforgó diaportés betegsége (<i>Diaporthe helianthi</i>)	72
Almafavarasodás (<i>Venturia inaequalis</i>)	73
Búza rozsdabetegségek (<i>Puccinia</i> spp.)	73
Búzafuzáriózis (<i>Fusarium</i> spp.)	73
Déli kukoricavész (<i>Cochliobolus maydis</i>)	74
Meggy monília (<i>Monilinia laxa</i>)	74
4. ÖKOLOGIA, JÁRVÁNYTAN, ELŐREJELZÉS ÉS A VÉDEKEZÉS (Fischl Géza)	75
5. ÖKOLOGIAI ÉS EPIDEMIOLOGIAI SZAKKIFEJEZÉSEK (Fischl Géza)	78
6. AJÁNLOTT IRODALOM	83

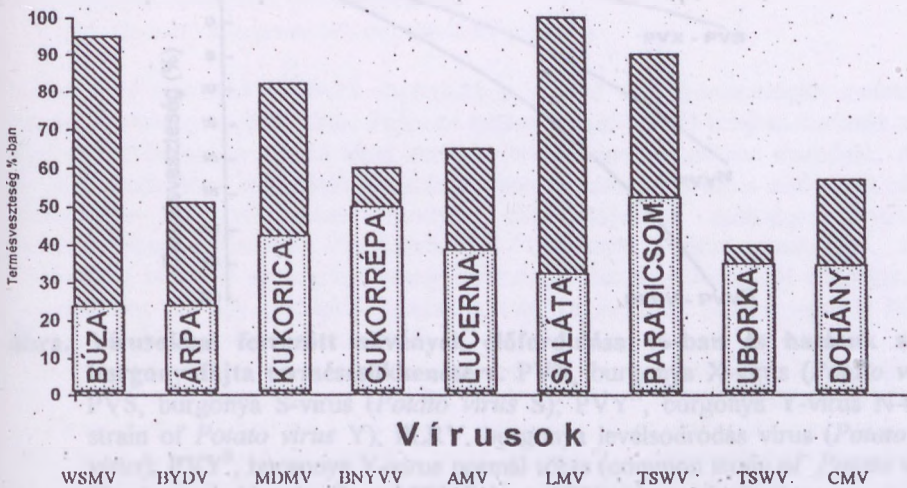
3. KÓROKOZÓ CSOPORTOK ÖKOLÓGIÁJA ÉS JÁRVÁNYTANA

3.1. Növényvírusok ökológiája és járványtana

A növénypatogén vírusok alapvető tulajdonsága az, hogy fertőzőképesek (a növények megbetegedését idézik elő), gazdaszervezeteikben replikálódnak, a különböző ökológiai rendszerekben elterjednek és fennmaradnak.

A vírusok gazdasági jelentősége

Szántóföldi-, kertészeti-, ipari- és takarmánynövényeinket fertőző vírusok igen jelentős gazdasági károkat okoznak. Az általuk előidézett termésveszteségek elérhetik a 40-100 %-ot is (17. ábra).

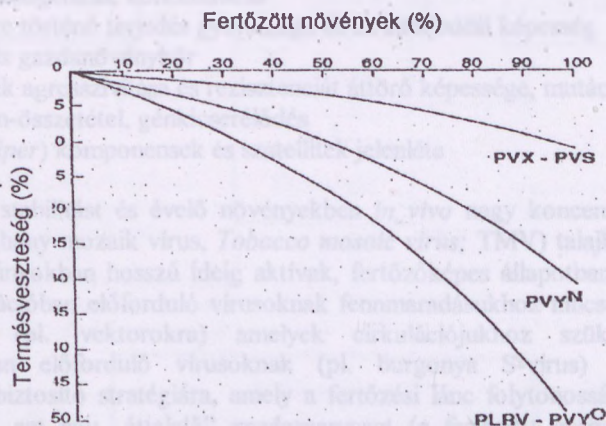


17. ábra. Vírusok által előidézett termésveszteség (%-ban) néhány gazdaságilag fontosabb növénynél. AMV, *Alfalfa mosaic virus* (lucerna mozaik vírus); BNYVV, *Beet necrotic yellow vein virus* (répa nekrotikus sárgaerűség vírus); BYDV, *Barley yellow dwarf virus* (árpa sárga törpülés vírus); CMV, *Cucumber mosaic virus* (uborka mozaik vírus); LMV, *Lettuce mosaic virus* (saláta mozaik vírus); MDMV, *Maize dwarf mosaic virus* (kukorica csikos mozaik vírus); TSWV, *Tomato spotted wilt virus* (paradicsom bronzfoltosság vírus); WSMV, *Wheat streak mosaic virus* (búza csikos mozaik vírus). (Horváth, eredeti).

Különösen figyelemre méltó a búzát fertőző atkákkal (*Aceria tulipae*) és maggal terjedő búza csikos mozaik vírus (*Wheat streak mosaic virus*, WSMV), amely 95 %-os termésveszteséget is okozhat. A kukoricát fertőző, levéltetvekkel és maggal terjedő kukorica csikos mozaik vírus (*Maize dwarf mosaic virus*, MDMV) 82 %-os termésvesztesége gazdasági szempontból igen jelentős. A cukorrépa rohamosan terjedő víruskórokozója a talajban élő alacsonyabb rendű gombákkal (*Polymyxa betae*) terjedő répa nekrotikus sárgaerűség vírus (*Beet necrotic yellow vein virus*, BNYVV) 60 %-os termésveszteséget és jelentős cukortartalom veszteséget idéz elő. A tripszekkel (pl. *Thrips tabaci*) terjedő paradicsom bronzfoltosság vírus (*Tomato spotted wilt virus*, TSWV) uborkában és paradicsomban 40-90 %-os termésveszteséget okoz. Igen

figyelemre méltó minőségű kártételt idéz elő dohánykultúrákban is. A világszerte elterjedt, kozmopolita, levéltetvekkel terjedő uborka mozaik vírus (*Cucumber mosaic virus*, CMV) 57 %-os termésvesztést és igen jelentős minőségű veszteséget idéz elő dohánynövényeken és zöldségnövényeken.

A burgonyapatogén vírusok közül a levéltetvekkel terjedő burgonya levélsodródás vírus (*Potato leafroll virus*, PLRV) és a burgonya Y-vírus (*Potato virus Y*, PVY) normál törzsének komplex fertőzése 50 %-os termésvesztést okozhat Bintje burgonyafajtában akkor, ha a növények 100 %-ban vírusokkal megfertőződnek (18. ábra).



18. ábra. Vírusokkal fertőzött növények előfordulása %-ban és hatásuk a Bintje burgonyafajta termés csökkenésére. PVX, burgonya X-vírus (*Potato virus X*); PVS, burgonya S-vírus (*Potato virus S*); PVY^N, burgonya Y-vírus N-törzs (N strain of *Potato virus Y*); PLRV, burgonya levélsodródás vírus (*Potato leafroll virus*); PVY⁰, burgonya Y-vírus normál törzs (common strain of *Potato virus Y*). (Beukema és Van der Zaag 1979; Salazar 1996 után módosítva).

Nevezett burgonyafajta 100 %-os burgonya Y-vírus fertőzöttsége esetén mintegy 30-35 %-os, a burgonya X-vírus (*Potato virus X*, PVX) és a burgonya S-vírus (*Potato virus S*, PVS) 100 %-os komplex fertőzése esetén 10 %-os termésvesztéssel kell számolni (18. ábra).

Tekintettel arra, hogy a különböző vírusok a növényekben igen jelentős mennyiségi és minőségi kárt okoznak, ezért az ellenük való védekezés alapvetően fontos. Az eredményes védekezés feltétele azonban (a) a víruskórokozó tulajdonságainak, (b) a gazdanövény, alternatív gazda és tápnövény tulajdonságainak, (c) a vírusátvivő, ill. – terjesztő szervezeteknek (vektorok) és (e) a környezetnek az ismerete. Ezek a szerteágazó és igen sok ismeretet feltételező tényezők szoros összhangban és egymásra hatásban vannak, amelyek kölcsönös eredménye olyan vírusökológiai rendszerek kialakulása lehet, amelyek járványokhoz vezetnek.

Ezeknek a viszonylag komplikált, egymásra ható tényezőknek az ismerete választ adhat arra a kérdésre, hogy (a) a gazda-vírus kapcsolatok hogyan jöhetnek létre és (b) a fertőzési lánc (a betegség fennmaradása) miért képes folytonosságát megőrizni? A vírus-epidemiák kialakulásának feltétele a vírusökológiai és –epidemiológiai tényezők térbeli és időbeni egybeesése, egymásra hatása és kölcsönös fontossága.

Ökológiai és epidemiológiai tényezők

A vírusökológiai és – epidemiológiai tényezők alapvetően (a) a vírusokkal, (b) a gazdanövényekkel és alternatív gazdákkal (c) a vektorokkal és (d) a környezeti tényezőkkel kapcsolatos ismereteket foglalja magába (19. ábra).

Vírusok

A vírusökológiai rendszerben – az epidémiák kialakulása szempontjából – a vírusok alábbi tulajdonságainak van fontos szerepe:

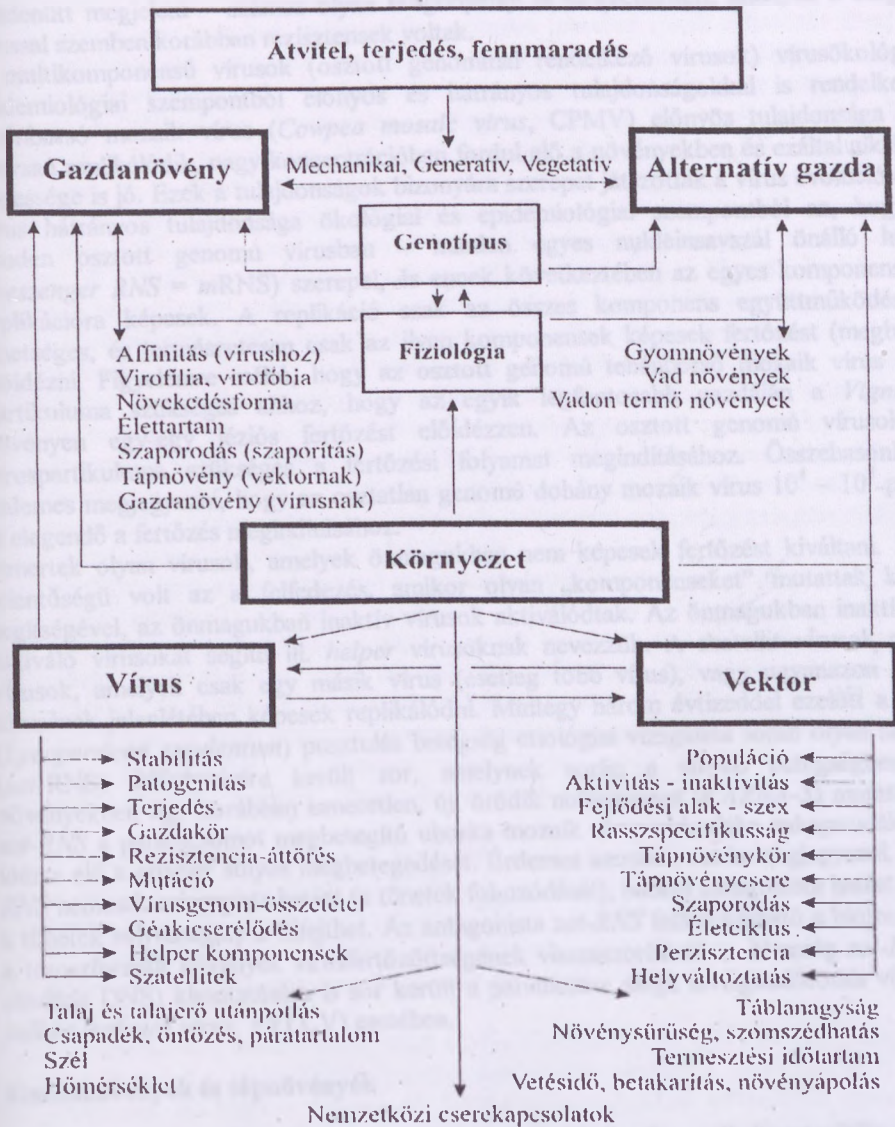
- (a) Stabilitás, patogénitás, koncentráció
- (b) Sejtről sejtre történő terjedés gyorsasága és az elterjedési képesség
- (c) Természetes gazdanövénykör
- (d) Vírustörzsek agresszivitása és rezisztenciát áttörő képessége, mutáció
- (e) Vírusgenom-összetétel, génkicserélődés
- (f) Segítő (*helper*) komponensek és szatellitiek jelenléte

In vitro nagy stabilitást és élő növényekben *in vivo* nagy koncentrációt mutató patogén vírusok (pl. dohány mozaik vírus, *Tobacco mosaic virus*; TMV) talajban korhadó növény- és gyökérmaradványokban hosszú ideig aktívak, fertőzőképes állapotban maradnak. A stabil és nagy koncentrációban előforduló vírusoknak fennmaradásukhoz nincs szükségük olyan külső szervezetre (pl. vektorokra) amelyek cirkulációjukhoz szükséges lenne. A kis koncentrációban előforduló vírusoknak (pl. burgonya S-vírus) szükségük van olyan fennmaradást biztosító stratégiára, amely a fertőzési lánc folytonosságát biztosítja. Nevezett vírus esetében ezt egy „áttelelő” gazdaszervezet (a fertőzött burgonyagumó) és levéltetű vektorok (pl. *Myzus persicae*) biztosítják.

A sejtről sejtre történő vírusterjedés gyorsasága gazda-vírus kapcsolatoktól függően eltérő. Ennek legnagyobb jelentősége az egyéves növényeknél van. Kísérleti megfigyelések szerint a terjedés sebessége elérheti a 0,1-1,8 cm/óra sebességet. Ez a viszonylag gyors terjedés az oka annak, hogy a tavasszal létrejött, ún. korai fertőzések a vegetáció közepére már jelentős vírusgeneralizálódást (a vírusok szisztémikus elterjedése a növényben) idéznek elő. A fásszárú növényekben a vírusok szöveti terjedése lassabb. A több éves kultúrák (gyümölcsfák, erdei fák, szőlő) megbetegedése még ún. „lassú vírusok” (*slow viruses*) esetében is néhány év alatt bekövetkezik.

Egy másik fontos szempont az, hogy a megbetegedett növényekből a vírusok milyen gyorsan képesek szétterjedni (elterjedési képesség) és szélesebb körű növénypopulációkat (több növény családba tartozó növényfajok), vagy szűk körű gazdanövényeket (egy-két növény családba tartozó néhány faj) megfertőzni. Vírusökológiai és –epidemiológiai szempontból azoknak a vírusoknak van előnyük, amelyek széles, természetes- és élő gazdanövénykörrel rendelkeznek, és polifaktoriálisan terjednek (vektorokkal, generatív szaporítószervekkel, stb.). Ilyen vírus pl. az uborka mozaik vírus, amelynek széles gazdanövényköre több mint ezer növényre terjed ki, és amely lágy- és fás szárú növényeket, élő növényeket, sőt vízi makrofítonokat is magába foglal. Azokat a vírusokat, amelyek széles gazdanövénykörrel rendelkeznek polifág vírusoknak nevezzük. Ezzel ellentétben ismertek olyan vírusok is (pl. uborka zöldfoltosság mozaik vírus, *Cucumber green mottle mosaic virus*; CGMMV), amelyek csupán néhány növényfajt képesek megbetegíteni. A fenti tulajdonságokkal magyarázható az, hogy az uborka mozaik vírus a világon mindenhol igen jelentős mértékben elterjedt, míg az uborka zöldfoltosság mozaik vírus elterjedése igen korlátozott, vagy egyes országokban, mint pl. Magyarország, nem is ismert.

Vírusökológiai és vírusepidemiológiai tényezők: Kölcsönhatások



19. ábra. A növényvírusok ökológiáját és epidemiológiáját befolyásoló tényezők és kölcsönhatások. (Horváth 2004 után).

Vírusökológiai és – epidemiológiai szempontból igen jelentősek azok az ún. különleges, ill. deviáns vírustörzsek, amelyek pl. rekombinációval (két vírustörzs keveredése következtében létrejött, új tulajdonságokkal rendelkező agresszív vírus) keletkeznek. Ezeknek az új agresszív törzseknek számos tulajdonsága eltér a „szülőtrzsek” tulajdonságaitól, de a legjellemzőbb eltérés abban nyilvánul meg, hogy fellépésük következtében a korábban rezisztensnek

bizonyult növényfajta rezisztenciáját áttörik. Ezeket a törzseket rezisztenciát áttörő (*resistance-breaking*) vírustörzseknek nevezzük. Ilyen rezisztenciát áttörő vírustörzs felfedezésére került sor Magyarországon az 1980-as években. A burgonya Y-vírus (*Potato virus Y*, PVY) rezisztenciát áttörő törzse (PVY^{NTN}) – amely az elmúlt 20-25 évben a világon mindenütt megjelent – számos olyan burgonyafajt is megbetegített, amelyek a burgonya Y-vírussal szemben korábban rezisztensek voltak.

A multikomponensű vírusok (osztott genommal rendelkező vírusok) vírusökológiai és –epidemiológiai szempontból előnyös és hátrányos tulajdonságokkal is rendelkeznek. A tehénborsó mozaik vírus (*Cowpea mosaic virus*, CPMV) előnyös tulajdonsága az, hogy gyorsan replikálódik, nagy koncentrációban fordul elő a növényekben és ezáltal alkalmazkodó képessége is jó. Ezek a tulajdonságok bizonyára szerepet játszottak a vírus evolúciójában is. A vírus hátrányos tulajdonsága ökológiai és epidemiológiai szempontból az, hogy – mint minden osztott genomú vírusban – minden egyes nukleinsavsál önálló hírvivőként (*messenger RNS* = mRNS) szerepel, és ennek következtében az egyes komponensek önálló replikációra képesek. A replikáció csak az összes komponens együttműködése folytán lehetséges, és természetesen csak az ilyen komponensek képesek fertőzést (megbetegedést) előidézni. Figyelemre méltó, hogy az osztott genomú tehénborsó mozaik vírus $10^6 - 10^8$ partikuluma szükséges ahhoz, hogy az egyik legfontosabb gazdáján a *Vigna sinensis* növényen egy-egy léziós fertőzést előidézzon. Az osztott genomú vírusoknak több víruspartikuluma szükséges a fertőzési folyamat megindításához. Összehasonlításképpen érdemes megjegyezni, hogy az osztatlan genomú dohány mozaik vírus $10^4 - 10^5$ partikuluma is elegendő a fertőzés megindításához.

Ismertek olyan vírusok, amelyek önmagukban nem képesek fertőzést kiváltani. Ezért nagy jelentőségű volt az a felfedezés, amikor olyan „komponenseket” mutattak ki, amelyek segítségével, az önmagukban inaktív vírusok aktiválódtak. Az önmagukban inaktív vírusokat aktiváló vírusokat segítő ill. *helper* vírusoknak nevezzük. A szatellit vírusok pedig olyan vírusok, amelyek csak egy másik vírus (esetleg több vírus), vagy ugyanazon vírus másik törzsének jelenlétében képesek replikálódni. Mintegy három évtizeddel ezelőtt a paradicsom (*Lycopersicon esculentum*) pusztulás betegség etiológiai vizsgálata során olyan szatellit-RNS (*sat-RNS*) felfedezésére került sor, amelynek során a súlyos betegségben szenvedő növényekben egy korábban ismeretlen, új, ötödik nukleinsavat (CARN-5) mutattak ki. Ez a *sat-RNS* a paradicsomot megbetegítő uborka mozaik vírus virionjába enkapszidálódott, és ez idézte elő a növény súlyos megbetegedését. Érdemes azonban azt is megjegyezni, hogy a *sat-RNS* nemcsak szinergista hatást (a tünetek fokozódását), hanem antagonist hatást (csökkenti a tünetek súlyosságát) is kifejezhet. Az antagonist *sat-RNS* felhasználható a biotechnológiában a transzformált növények vírusfertőzöttségének visszaszorításában. Nemrég *sat-DNS* (682-nt ciruláris DNS) kimutatására is sor került a paradicsom sárga levélgöndörödés vírus (*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV) esetében.

Gazdanövények és tápnövények

A növényvírusok obligát növényi sejtparaziták (csak fogékony ill. kompatibilis növényekben képesek replikálódni és fennmaradni), ezért a növényeknek elsőrendű szerepe van a vírusok ökológiájában és epidemiológiájában.

A gazda-vírus-vektor kapcsolatok kialakulásában, a vírusökológiában és –epidemiológiában a gazda, – ill. tápnövények tulajdonságai közül az alábbiaknak van fontos szerepe:

- (a) Affinitás és kompatibilitás (virofilia, virofóbia)
- (b) Növekedésforma
- (c) Élettartam
- (d) Szaporodás (szaporítás)

e) Vírus-gazdanövénykór

f) Vektor-tápnövénykór

A növényeknek azt a tulajdonságát, hogy képesek-e a vírusok replikálódását lehetővé tenni, azaz alkalmasak-e a vírusok gazdáivá válni, affinitásnak nevezzük. Azokat az affinis, kompatibilis növényeket, amelyek számos vírus számára lehetővé teszik a fertőzés létrejöttét virofil gazdanövényeknek nevezzük. Az ezzel a tulajdonsággal nem rendelkező növényeket virofób növényeknek nevezzük. A Solanaceae és Leguminosae családba számos virofil növény tartozik (*Nicotiana benthamiana*, *Vigna sinensis*). Ismertek azonban olyan növénycsaládok is (pl. Crassulaceae, Ericaceae), amelyeknek alig néhány faja vírusfogékony. Virofob növény pl. a süntök (*Echinocystis lobata*), amely eddig csak az uborka mozaik vírusra bizonyult fogékonnak, annak ellenére, hogy ez a vírus – mint ismert – kozmopolita és patogenitása több mint ezer növényre terjed ki. A növényvirológia természetes és mesterséges ill. kísérleti gazdanövényeket különböztet meg. Vírusökológiai és -epidemiológiai szempontból azoknak a növényeknek van a legnagyobb jelentősége, amelyek természetes körülmények között spontán képesek megfertőződni. A mesterséges ill. kísérleti gazdanövényeknek a vírusok izolálásában, a vírusok fenntartásában, a vírusok diagnosztikájában és általában a vírusok tanulmányozásában van jelentőségük. Nem hagyható azonban figyelmen kívül az sem, hogy számos természetes gazda-vírus kapcsolat felderítését és igazolását a mesterséges ill. kísérleti gazdákkal folytatott tanulmányok segítették elő. Ezért azokat a növényeket, amelyeket a mesterséges gazda-vírus kapcsolatokban állapítottak meg először, prognosztikus vírusedzőknek is nevezzük, tekintettel arra, hogy prognosztizálják az adott vírus természetes előfordulásának a lehetőségét.

A vírusökológiában igen jelentős tényező a gazdanövények élettartama. A hosszú élettartamú növények (élvő növények, fás szárú növények) – ellentétben az egy éves növényekkel – vírusokkal történő megfertőződésére sokkal nagyobb az esély, és ami ennél is fontosabb a vírussal fertőzött élvő növények, mint vírusforrások, jelentősége felbecsülhetetlen a fertőzési lánc biztosításában és a vírusok természetbeni körforgásában (4. táblázat). Ismert pl., hogy egyes vírusok 2 évig is aktív állapotban maradhatnak olyan szülő gyökereiben, amelyek föld feletti részét eltávolították. Különösen veszélyesek azok a növények, amelyeket magtermesztés céljából tartanak fenn, és amelyek magjai vírus(ok) terjesztésére is alkalmasak.

Ezek közé a növények közé olyanok tartoznak mint pl. a málna gyűrűsfoltosság vírus (*Raspberry ringspot virus*, RPRSV) 50-55 %-ban maggal terjesztő *Beta vulgaris*, a dohány gyűrűsfoltosság vírus (*Tobacco ringspot virus*, TRSV) 54-78 %-ban maggal átvivő *Glycine max*, a bab közönséges mozaik vírus (*Bean common mosaic virus*, BCMV) 50 %-ban terjesztő *Phaseolus vulgaris*, vagy az Arabis mozaik vírus (*Arabis mosaic virus*, ArMV) 60-100 %-ban átvivő *Lactuca sativa*.

A saláta (*Lactuca sativa*) saláta mozaik vírus (*Lettuce mosaic virus*, LMV) – amely maggal és levéltetvekkel is terjed – szabadföldön spontán fertőződése elérheti a 100 %-ot is. E helyen megemlíthetjük azt is, hogy a trópusi és féltrópusi országokban termesztési gyakorlat a burgonya generatív úton (botanikai magvakkal) történő szaporítása, amelyet TPS (*true potato seed*) módszernek neveznek. Tekintettel arra, hogy néhány egzotikus viroid (burgonya orsósgumójúság viroid, *Potato spindle tuber viroid*; PSTVd) és vírus (burgonya T-vírus, *Potato virus T*; PVT) a burgonya botanikai magjával is terjed, ezért ennek a termesztési eljárásnak igen jelentős szerepe van a vírusepidemiológiában és a nemzetközi cserekapcsolatok miatt a vírusok ökológiájában és a vírusgeográfiában is. Ma már az is ismert, hogy a burgonya szártörpülés vírus (*Potato mop-top virus*, PMTV) egyetlen gazdanövénye (*Solanum tuberosum*) és egyetlen gombavektora (*Spongospora subterranea*)

tette lehetővé a vírus kontinentális elterjedését Közép- és Dél-Amerikából Európa Ny-i országaiba.

4. táblázat. A kozmopolita uborka mozaik vírus (*Cucumber mosaic virus*, CMV) néhány fogékony gazdanövénye (Horváth 1983a)

Életciklus ill. természetes forma	Növények
Két éves lágyszárú	<i>Malva pusilla</i> , <i>M. verticillata</i> , <i>Silene</i> spp.
Évelő lágyszárú	<i>Circaea lutetiana</i> , <i>Commelina tuberosa</i> , <i>Erodium manescavi</i> , <i>Geranium sibiricum</i> , <i>Malva moschata</i> , <i>Melandrium sylvestre</i> , <i>Physalis peruviana</i> , <i>Silene tatarica</i>
Áttelelő lágyszárú	<i>Brassica napus</i>
Fa	<i>Paulownia fargesii</i>
Cserje	<i>Lycium chinense</i> , <i>L. barbarum</i> , <i>L. europaeum</i> , <i>L. flexicaule</i> , <i>L. horridum</i> , <i>L. ruthenicum</i>

Ismert, hogy a növényvírusok nyugalmi állapotban lévő magvakban is fennmaradnak és madarak ürülékében, életképes magvakban, 340 órán át aktív állapotban maradnak. Ismert az is, hogy a madarak több ezer km-re képesek a vírusfertőzött magvakat elhurcolni, amely a vírusok ún. „transzocéáni” terjesztésében igen jelentős. Figyelemre méltó, hogy a geográfiailag izolált Új-Zélandban kimutatott 68 vírus a polinéziai és európai emigránsokkal került a sziget országba.

A vegetatív úton szaporodó növények (pl. burgonya) vegetatív szervei, a gumók 100 %-ban is megfertőződhetnek, amelyek néhány év leforgása alatt a burgonya teljes leromlásához (degenerálódás) vezetnek. A leromlásban elsősorban a levéltetvekkel terjedő burgonya Y-vírus és a burgonya levélsodródás vírus a legjelentősebb.

A vírus-gazdanövények legnagyobb része nemcsak a vírusok számára, hanem a vírusokat terjesztő vektorok (pl. levéltetvek, fonálférgek) számára, mint tápnövények igen jelentősek.

Abban az esetben, ha a vírus gazdanövénye, és az adott vírust terjesztő vektor tápnövénye ugyanaz a növény, akkor a gazda-vírus-vektor kapcsolat kialakulására a feltételek megfelelőek. Ilyen optimális kapcsolat van a *Brassica*-fajok, valamint e fajra patogén vírusok (pl. tarkórépa mozaik vírus, *Turnip mosaic virus*; TuMV) és levéltetű vektorok (*Myzus persicae*) között. A jó tápnövényeken nagyobb a vektor kolónia, ez jelentős populáció sűrűséggel jár, amelynek az a következménye, hogy a túlnépesedett populáció vándorlása felgyorsul és a vírusátvitel intenzívebbé válik. E helyen érdemes megemlíteni azt is, hogy a levéltetvek azzal a tulajdonsággal rendelkeznek, hogy tápnövényeiken ún. próbászivogatásokat végeznek. Ez a tulajdonság azzal a következménnyel jár, hogy az 1-2 perces próbászivogatásokat követően igen jelentős mértékben megnő a nem perzisztens (*stylet-borne*) vírusok növényállományon belüli terjedése azért, mert mint ismert – a nem perzisztens vírusok (pl. burgonya Y-vírus, uborka mozaik vírus) vektorokkal történő felvételi és leadási ideje akár néhány másodperc, vagy 1-2 perc alatt is bekövetkezik. Ezzel magyarázható a nem perzisztens vírusok növényállományon belüli (endogén) gyors, ún. endogén terjedése. Szükséges rámutatni arra is, hogy a gymonövények, vad növények, vadon termő növények, amelyek nemcsak a vírusok gazdanövényei, hanem jelentős vektortápnövények is, és egyúttal fontos szerepet játszanak az állatvektorok áttelelésében (5. táblázat). Különösen jelentős szerepet játszanak a vírusepidémiák kialakulásában, pl. a *Stellaria media*, *Capsella bursa-pastoris* és az évelő *Asclepias syriaca*, *Elymus repens* és

Sorghum halepense növények. Általánosan ismert az a tény is, hogy a levéltetű vektorok táplálkozásuk és szaporodásuk során előnyben részesítik a gyomnövényeket.

5. táblázat. Növényvírusok és vektorok néhány gazdanövénye és tápnövénye

Vírusok	Vektorok	Gazda-, ill. tápnövények
	a) levéltetű b) fonálféreg c) tripsz	
Uborka mozaik vírus (<i>Cucumber mosaic virus</i> , CMV)	<i>Myzus persicae</i> ^{a)}	<i>Asclepias syriaca</i>
Burgonya Y-vírus (<i>Potato virus Y</i> , PVY)	<i>Myzus persicae</i> ^{a)}	<i>Lycium barbarum</i>
Kukorica csíkos mozaik vírus (<i>Maize dwarf mosaic virus</i> , MDMV)	<i>Rhopalosiphon maidis</i> ^{a)}	<i>Sorghum halepense</i>
Arabis mozaik vírus (<i>Arabis mosaic virus</i> , ArMV)	<i>Xiphinema diversicaudatum</i> ^{b)}	<i>Capsella bursa-pastoris</i>
Paradicsom bronzfoltosság vírus (<i>Tomato spotted wilt virus</i> , TSWV)	<i>Thrips tabaci</i> ^{c)}	<i>Stellaria media</i>

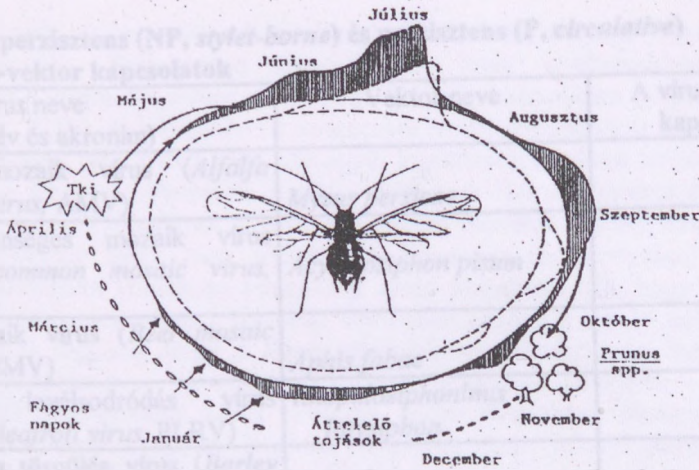
Vírusátvivő, ill. terjesztő szervezetek (vektorok)

A vírusökológiában és a vírusok epidemiológiájában a vírusokat terjesztő szervezeteknek (vektorok) döntő jelentősége van. A vektorok a talaj feletti növényi részekben (pl. levéltetvek, kabócák, tripszek, üvegházi molytetvek), vagy a növények föld alatti szervein (fonálféreg, alacsonyabb rendű gombák) fejtik ki tevékenységüket.

A gazda-vírus-vektor kapcsolatok kialakulásában vírusökológiai és -epidemiológiai szempontból az alábbi tényezőknek van fontos szerepe:

- (a) Populáció-nagyság
- (b) Aktivitás
- (c) Rasszspecifikusság
- (d) Tápnövénykör, tápnövénycsere
- (e) Életciklus
- (f) Szaporodás
- (g) Perzisztencia
- (h) Mozgás, helyváltoztatás, vándorlás

Hazai körülmények között a kukoricán táplálkozó levéltetű vektorpopuláció egyedszám-csúcsa minden év június első és július utolsó, valamint szeptember első és október második dekádja között alakul ki (Kuroli és Lantos 2002). Nem hagyható figyelmen kívül az a legújabb kutatási eredmény, hogy a levéltetű vektorok populációjának sűrűsége, pl. az uborka mozaik vírus virulenciájának evolúciójában döntő jelentőségű volt. A legaktívabb vírusvektor, a *Myzus persicae* levéltetű tojáskelésének ideje május első felében várható és a legnagyobb populáció júliusban alakul ki (20. ábra).



20. ábra. A *Myzus persicae* levéltetű évi fejlődési ciklusa. A vonalkázott rész a szárnyatlan levéltetvek számát ábrázolja a lágú szárú növényeken. Tki = Tojáskikelés ideje. A populáció legnagyobb számban nyáron fordul elő; ekkor tömegesen jelennek meg burgonyán, cukorrépán és egyéb növényeken. Ősszel és télen a populáció csökken, esetleg a fagyok következtében elpusztul. A szárnyas levéltetvek ősszel a *Prunus*-fajokon telepednek le, kolóniákat képeznek, és kialakulnak a szexuális formák, párosodnak és létrejönnek a tojások. A tojások rezisztensek a fagyra, tavasszal kikelnek, és nagy kolóniákat képeznek, a szárnyas női alakok a nyári gazdákra települnek. (Gibbs és Harrison 1976 után).

Ősszel csökken a populáció és télen a fagyok következtében a populáció tovább csökken, vagy elpusztul. A szárnyas levéltetvek ősszel az áttelelő gazdákon (pl. *Prunus* spp.) telepsznek le, kolóniákat képeznek és kialakulnak a szexuális formák, bekövetkezik a párosodás és létrejönnek a tojások. A tojások a fagyra nem érzékenyek, ezért tavasszal kikelnek és a levéltetvek nagy kolóniákat képeznek. A szárnyas női alakok a nyári gazdanövényekre települnek és táplálkozásuk során biztosítják a fertőzési lánc kialakulását és fennmaradását. Érdeemes megjegyezni azt is, hogy üvegházi körülmények között néhány levéltetű faj anholociklikusan is áttelelhet; ennek következtében a vírusbeteg növényeken táplálkozó és kifejlődő állatok a vírusátvitelre azonnal képesek. A téli üvegházi kultúrák (uborka, paprika, paradicsom, stb.) vírusfertőzésének lehetősége és veszélye ezért igen nagy.

A vírusokat a vektorokkal történő átvitel szempontjából két csoportba soroljuk: (a) nem perzisztens (*stylet-borne*) és (b) perzisztens (*circulative*) vírusok (6. táblázat). A szárnyas levéltetvek leginkább a nem perzisztens vírusok átvitelében játszanak szerepet. A nem perzisztens vírusok alapvető tulajdonságai a következők: (a) a növény epidermiszében fordulnak elő, (b) a levéltetű vektorok táplálkozásuk során nagyon rövid idő alatt (néhány másodperc) felveszik a vírust (7. táblázat), (c) a vírusnak nincs inkubációs ideje, (d) a levéltetvek nagyon rövid idő alatt (néhány másodperc) képesek a vírust leadni, egészséges növényeket megfertőzni. A szárnyatlan levéltetvek elsősorban a perzisztens ill. cirkulatív vírusok terjesztésében játszanak fontos szerepet. A perzisztens ill. cirkulatív vírusok alapvető tulajdonságai a következők: (a) a növény floem szövetében fordulnak elő, (b) a levéltetűvektorok hosszabb táplálkozási idő után (1-24 óra) képesek a vírust felvenni (8. táblázat), (c) a vírus a vektorban inkubálódik, (d) a levéltetű vektorok csak hosszabb táplálkozási idő után (>12 óra) képesek a vírust leadni, egészséges növényeket megfertőzni.

6. táblázat. Nem perzisztens (NP, *stylet-borne*) és perzisztens (P, *circulative*) vírus-vektor kapcsolatok

Vírus neve (Angol név és akronim)	Vektor neve	A vírus-vektor kapcsolat
Lucerna mozaik vírus (<i>Alfalfa mosaic virus</i> , AMV)	<i>Myzus persicae</i>	NP
Bab közönséges mozaik vírus (<i>Bean common mosaic virus</i> , BCMV)	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	NP
Répa mozaik vírus (<i>Beet mosaic virus</i> , BtMV)	<i>Aphis fabae</i>	NP
Burgonya levélsodródás vírus (<i>Potato leafroll virus</i> , PLRV)	<i>Rhopalosiphoninus latysiphon</i>	P
Árpa sárga törpülés vírus (<i>Barley yellow dwarf virus</i> , BYDV)	<i>Acyrtosiphon dirhodum</i>	P

7. táblázat. Levéltetű vektorok minimális és optimális vírusfelvételi ideje másodpercben a nem perzisztens (NP, *stylet-borne*) vírusok esetében

Vírus	Vektor	Vírus felvételi idő (mp)	
		Minimális	Optimális
Burgonya Y-vírus (<i>Potato virus Y</i> , PVY)	<i>Myzus persicae</i>	5	10-60
Uzorka mozaik vírus (<i>Cucumber mosaic virus</i> , CMV)	<i>Myzus persicae</i> , <i>Aphis frangulae-gossypii</i>	5-10 5-10	15 15
Zeller mozaik vírus (<i>Celery mosaic virus</i> , CeMV)	<i>Aulacorthum solani</i> , <i>A. circumflexum</i>	10 10	20 15
Görögdinnye mozaik vírus (<i>Watermelon mosaic virus</i> , WMV)	<i>Myzus persicae</i>	10-12	15-20

8. táblázat. Levéltetű vektorok minimális vírusfelvételi ideje a perzisztens (P, *circulative*) vírusok esetében

Vírus	Vektor	Vírusfelvételi idő p=perc; ó=óra
Burgonya levélsodródás vírus (<i>Potato leafroll virus</i> , PLRV)	<i>Myzus persicae</i>	1 ó
Árpa sárga törpülés vírus (<i>Barley yellow dwarf virus</i> , BYDV)	<i>Macrosiphum avenae</i> , <i>Rhopalosiphum padi</i>	3 ó 24 ó
Borsó enációs mozaik vírus (<i>Pea enation mosaic virus</i> , PEMV)	<i>Myzus persicae</i> , <i>Macrosiphum emporbiae</i> , <i>Acyrtosiphon pisum</i>	30 p 30-60 p 1 ó
Répa sárga hálózatos vírus (<i>Beet yellow net virus</i> , BYNV)	<i>Myzus persicae</i>	6 ó

Egyes növénypatogén vírusok vektoraikban is reprodukálódnak; ezeket a vírusokat propagatív vírusoknak nevezzük. Példaképpen megemlíthető, hogy levéltetvekben a csorbóka sárgaerűség vírus (*Sowthistle yellow vein virus*, SYVV), kabócákban a rizs törpülés vírus (*Rice dwarf virus*, RDV), és tripszekben a paradicsom bronzfoltosság vírus replikálódik.

A vektorok aktivitása igen eltérő lehet. Az egyik legaktívabb levéltetű vírusvektor a *Myzus persicae*, amely – jelenlegi ismereteink szerint – több mint 100 növényvírus átvitelére képes. Nevezett vektor hazai körülmények között, a populáció mértékét illetően nem a legnagyobb, mégis a legjelentősebb azért, mert vírusátviteli képessége (hatékonysága) a legjobb. A levéltetvek egyedszámára vonatkozó vizsgálatok során megállapították, hogy az *Aphis fabae* vírusvektor levéltetű egyedszáma 1 ha lóbab kultúrában elérheti a 2,5-25 milliót. Ez a nagy egyedszám – attól függően, hogy a lóbab növények vírusfertőzöttségi indexe milyen, és milyen erősen fertőzöttek a táblában lévő belső (endogén) növények – igen jelentős állományon belüli vírusfertőzést képes előidézni. Újabb vizsgálatok rámutattak arra, hogy vírusfertőzött növényeken egyes levéltetű vektorok (pl. *Myzus persicae*) nagyobb egyedszámban fordultak elő mint egészséges növényeken.

A levéltetvek kiváló helyzetváltoztató képességére jellemző, hogy pl. a búza levéltetű (*Rhopalosiphum padi*) – amely az Amerikai Egyesült Államokban tápnövényeken telet át, és amely az árpa sárga törpülés vírus (*Barley yellow dwarf virus*, BYDV) legfontosabb vektora – kora tavasszal É-ra migrál és mintegy 800-1000 km távolságot tesz meg azért, hogy elérje a nagy búzatermesztő területeket Wisconsinban, a környező államokban és Kanadában.

A fitoplazmák vektorokkal történő terjesztésében a kabócáknak van igen nagy jelentősége. Mint szűrő-szívó szájszervű vektorok – hasonlóan a levéltetvekhez – szárnyakkal rendelkeznek, de ellentétben a levéltetvekkel, „ugranak” is. Ez a helyváltoztatási képesség jelentős szerepet játszik a táplálékválasztásban és a fitoplazmák terjesztésében. Kiváló repülési képesség jellemző pl. a *Circulifer tenellus* kabócára. A *Circulifer tenellus* az Amerikai Egyesült Államok kedvező klímájú (meleg) államaiban (Kalifornia, Arizona, Új Mexikó) *Chenopodium* fajokon, és egyéb gyomtápnövényeken telet át. Télen és kora tavasszal nagy populációk alakulnak ki. Az uralkodó szél segítségével késő tavasszal 300 km távolságra is eljutnak, ahol megtalálják a nagy cukorrépa ültetvényeket (pl. Utah és Colorado állam). A *Macrosteles fascifrons* kabócával végzett vizsgálatok igazolták, hogy 800-1600 km-re is képes „vándorolni”.

A talajban élő vektorok közül a fonálféreg és az alacsonyabb rendű gombák a legjelentősebbek. Nevezett vektorok horizontális mozgása a talajban igen csekély. A *Xiphinema diversicaudatum* fonálféreggel végzett vizsgálatok során igazolást nyert, hogy évi vándorlása kb. 30 cm. Figyelemre méltó, hogy egyes fonálféreg fajok (pl. *Xiphinema* spp., *Longidorus* spp.) ugaroltatott talajokban több éven át, vagy növény nélküli nedves talajban, szobahőmérsékleten több mint 2 évig életben maradnak. Az is figyelemre méltó, hogy egyes vírusok (szőlő fertőző leromlás vírus, *Grapevine fanleaf virus*, GFLV) fonálféreg vektoraikban (pl. *Xiphinema index*) – növény jelenlétét kizárva – 4 hónapig is aktív állapotban maradnak. A fonálféreg vektorok talajban történő elterjedésével kapcsolatban megállapították, hogy a *Xiphinema diversicaudatum* 15-20 cm-es talajmélységben fordul elő legnagyobb egyedszámban, és 100 cm-es mélységben alig található. A *Xiphinema index* viszont 200 cm, sőt 300 cm mélységben is előfordul, ha szőlőgyökérrel érintkezik.

Környezet

A vírusok ökológiájában és epidemiológiájában a környezeti tényezők közül az alábbiaknak van fontosabb jelentősége:

- (a) Talaj és talajerő utánpótlás (trágyázás)
- (b) Szél
- (c) Hőmérséklet
- (d) Csapadék, öntözés, páratartalom
- (e) Vetésidő, növényápolás, betakarítás
- (f) Táblanagyság, növényesűrűség, szomszédhatás
- (g) Termesztési időtartam, vetésforgó
- (h) Nemzetközi cserekapcsolatok

A talaj típusa nemcsak a növény számára, hanem a talajban élő vektorok (fonálférgek, alacsonyabb rendű gombák) számára is fontos. A *Longidorus* és *Trichodorus* nemzetségbe tartozó fonálférgek homoktalajokon élnek és az ilyen talajban fejtik ki aktivitásukat, amely pl. a paradicsom fekete gyűrűsfoltosság vírus (*Tomato black ring virus*, TBRV), vagy a dohányattle vírus átvitelében nyilvánul meg. A talajban élő alacsonyabb rendű gombák (pl. *Olpidium brassicae*) – amelyek a dohány nekrózis vírus (*Tobacco necrosis virus*, TNV) átvitelében játszanak szerepet – a humuszból gazdag talajokban fordulnak elő.

A szél szerepe is jelentős a vírusok terjedésében. Megállapítást nyert, hogy a levéltetvek repülése mindig aktívan kezdődik és aktívan fejeződik be. Az aktív repülés a reggeli órákban a kivilágosodás után kezdődik és este a sötétedés beálltával fejeződik be. Az aktív repülés egyik feltétele a kellő világosság és a növények felületén mért 17 C°-os hőmérséklet, amely 13-14 C°-os levegőhőmérsékletnek felel meg. A repülésre képes vektorok (levéltetvek, kabócák) mozgását a szél jelentősen elősegíti és lehetővé teszi nevezett vektorok 3 m/sec, ill. 9 m/sec sebességű helyváltoztatását is. A levéltetvek repülésénél 3 eltérő fázis különböztethető meg: (a) távolsági repülés, (b) megszálló repülés és (c) lokális repülés. A távolsági repülés kényszere feltehetően összefüggésben van a nagy egyedszámmal és annak következtében kialakuló izgalmi állapottal, amely egyben elnyomja az állatok táplálkozási ingerét és érzékelő képességét. A távolsági repülésben nagy szerepe van a passzív szélnek, amely a levéltetveket több száz kilométer távolságra is eljuttatja. Ennek során a pozitív fototaxis következtében az állatok a fény irányába mozognak. A megszálló repülés során a pozitív fototaxis inger megszűnik és a tartaléktápanyagok kimerülése következtében egyre inkább a tápnövény felkeresés szükségessége alakul ki, ami megszálló repüléssel ér véget. Ennek során jelentős színérzékelés tapasztalható a levéltetveknél. Az attraktív szín a levéltetvek esetében a sárga. A megszálló repülés leszálló repüléssel ér véget, amelyet azután még ún. tápnövény kiválasztási ill. próbaszivogatási periódus követ. A megszálló repülést kis távolságokra (1-2 m) ható ún. lokális repülések követik, amelyek a vírusátvitel szempontjából igen jelentősek.

Ismert, hogy a talaj és a levegő hőmérséklete is fontos tényező. A *Xiphinema americana* fonálféreg 0 C°-on 116 napig is életképes a talajban. A *Longidorus macrosoma* fonálféreg a málna gyűrűsfoltosság vírusát 20 C°-os talajban 80 %-ban, 25 C°-os talajban 20 %-ban volt képes terjeszteni; 30 C°-on a vírus átvitelére képtelen volt. A levéltetvek vírusátvivő képessége és aktivitása 15 C° alatt és 25 C° felett mérséklődik. A szilva himlő vírussal (*Plum pox virus*, PPV) végzett újabb kutatások során megállapítást nyert, hogy a vírus öt geográfaiilag eltérő izolátumának aktivitása és akkumulációja 17 C°-on azonos volt. Mind az öt izolátum replikációja 32 C°-on lényegesen gátolt volt. A vírus BOR-3 rekombináns izolátuma azonban magasabb hőmérsékleten is aktívabb volt, mint a vizsgált öt izolátum. Egyes vírustörzsek adaptációja a magas hőmérséklethez nem kizárt, ennek pedig jelentős epidemiológiai következményei lehetnek. Az elégséges csapadék és a magas légnedvesség kedvező hatással van a gazdanövények vírusfogékonyságára és a vektorok élettevékenységére.

Az utóbbi évek kutatásai derítettek fényt arra, hogy természetes vizekben szárazföldi vírusok fordulnak elő. Ennek következtében az öntözővíz, mint „vírusvektor” szerepet játszik egyes nagy koncentrációban előforduló, stabil vírusok átvitelében (dohány mozaik vírus, uborka zöldségtelenség mozaik vírus). A vízzel történő vírusátvitelnek elsősorban a természetes vizekkel öntözött kertészeti kultúrákban van jelentősége.

A trágyázás hatásával kapcsolatban sok az eltérő vélemény. Általában megállapítható, hogy a harmonikus tápanyagellátás kedvező hatással van a gazda-vírus-vektor kapcsolatra. Az erős N-trágyázás növelte a karfiol fogékonyságát a karfiol mozaik vírussal (*Cauliflower mosaic virus*, CaMV), valamint a burgonya fogékonyságát, burgonya Y-vírussal és a burgonya levélsodródás vírussal szemben.

A korai ültetés (március) következtében a burgonya vírusfertőződése kisebb mértékű. Ez a megfigyelés arra vezethető vissza, hogy az állatvektorok (levéltetvek, kabócák) tömeges megjelenésének idejére (május) a korán vetett (ültetett) növények fejlődésük későbbi szakaszába érve kevésbé fogékonyak a vírusfertőzéssel szemben; ezt nevezi a szakirodalom korrezisztenciának.

A növényápolás – elsősorban sok kézi munkát igénylő kertészeti növények (uborka, paradicsom, paprika stb.) esetében – fokozott vírusátvitelhez vezethet olyan vírusok esetében, amelyek mechanikai úton terjednek és nagy koncentrációban fordulnak elő a növényekben (dohány mozaik vírus, *Tobacco mosaic virus*, TMV).

Az utóbbi évek megfigyelései egyértelműen bizonyítják, hogy az üvegházakban, fóliasátrakban termesztett növények vírusfertőzöttsége lényegesen megnövekedett a szabadföldön termesztett növényhez képest. Különösen nagy veszély fenyegeti az üvegházi palántaelőállítás.

Az egyes növények táblamérete is meghatározó. A nagy táblaméret esetén a növények külső (exogén) forrásokból történő „átfertőződésére” kisebb az esély. A növény sorok és a növények közötti kis távolság kedvező a szomszédos növények megfertőződésére.

A termesztési időtartama minél hosszabb, annál nagyobb a lehetőség a fertőzés kialakulására. Egyes növények (pl. burgonya, tulipán) tenyészidejének lerövidítésével – a növények föld feletti részeinek a vegetatív szaporítószervek beérését követő korai eltávolítása – megakadályozható a fertőzés a tenyészidő hátralévő részében.

A vetésforgót, vagy a növényi sorrendet úgy kell megválasztani, hogy az előveteménynek és az utónövénynek ne legyenek olyan víruskórokozói, amelyek mindegyikre veszélyesek (közös kórokozók). A szomszédos növényi kultúrák jelentik az igazi veszélyt epidemiológiai szempontból. Hazánkban is számos példa van arra, hogy olyan növényi kultúrákat (pl. burgonya-dohány; lucerna-paprika, stb.) termesztenek egymás mellett, amelyeknek közös víruskórokozói vannak. Ilyen esetekben nagyon súlyos fertőzések alakulnak ki, és a termésveszteség elérheti a 100 %-ot is.

A nemzetközi cserekapcsolatok nemcsak előnyösek, hanem sok esetben súlyos ökológiai és epidemiológiai problémákat is okoznak. A szilva himlő vírus, amely többek között a *Prunus* fajokat károsítja súlyosan és amely levéltetvekkel (pl. *Phorodon humuli*, *Myzus persicae*) nem perzisztens módon és maggal is terjed 1915-ben lépett fel először Bulgáriában. Ettől az időponttól kezdve igen gyorsan elterjedt Európában és megállapítást nyert, hogy elterjedésében a fertőzött növényi anyagok országok közötti cseréje, az ember közvetítő szerepe volt a legnagyobb. A vírus – mint ismert – ma már Chilében is előfordul. A vírusok ökológiájában és epidemiológiájában a nemzetközi cserekapcsolatok és az emberi beavatkozások az alábbi fontosabb problémákat idézték elő: (a) a kultúrnövények és a vad növényfajok keresztezése következtében előállított új fajták érzékenyebbé váltak a vírusokkal és a vektorokkal szemben, (b) a monokultúrák bevezetésével és térhódításával a növényi fajta-variabilitás visszaszorításával lehetővé vált nagyobb vírus- és vektorpopulációk kialakulása, (c) az újabb növények hivatalos importjával és/vagy nem hivatalos behurcolásával a hazai

kultúrflóra ugyan gazdagabbá vált, de általa új vírusgazdanövények és vektortápnövények is megjelentek, (d) a behurcolt növényekkel együtt újabb vírusok (vírustörzsek) és vektorok jelentek meg, (e) az új növényi genotípusok (fajták) vírusokkal szemben fogékonyabbá váltak, (f) a korábbi és intenzív N-trágyázás következtében nemcsak a vírusrezervoár gyomnövények elterjedése, hanem a vektorok és vírusok előfordulása is megnövekedett, (g) a meliorációval megváltozott és kedvezőbbé vált a talajösszetétel és a talajban élő vektorok életfeltételei is javultak, aktivitásuk megnövekedett, (h) a nemesített alapanyagok nemzetközi cseréje és behozatala következtében új vírusok, új vektorok jelentek meg, amelyek új gazda-vírus kapcsolatok kialakulását és gazdasági szempontból fontos vírusbetegségek elterjedését idézték elő.

3.1.1. A vírusjárványok természete

A járványtani tényezők – amelyek hiányosak, részben hiányosak, vagy kevésbé kifejeződők – egymásra hatása következtében a növények megbetegedésének mértéke és kiterjedése eltérő lehet. Egyes esetekben a vírusok fellépése és megbetegítő képessége nem terjed ki az egész növényállományra, hanem csupán az adott növényállomány kisebb populációira, vagy egyes egyedeire korlátozódik. Az ilyen jellegű vírusbetegség előfordulását sporadikusnak nevezzük. Más esetekben a vírusok fellépése és megbetegítő képessége az egész növényállományra kiterjed és ennek következtében nagyon súlyos károk keletkezhetnek. A vírusok ilyen mértékű előfordulását járványnak nevezzük. Ha a járvány hirtelen lép fel, de a betegség továbbterjedése – az esetlegesen kedvezőtlené váló járványtani tényezők fellépése esetén – visszaszorul, akkor epidémiáról beszélünk. Egyes betegségek bizonyos termesztési körzetekben hosszú ideig (néhány éven át) járványveszélyt jelentenek. Ilyen ún. endémikus járványt idéz elő a burgonya Y-vírus és a burgonya levélsodródás vírus. Néhány vírusbetegség olyan mértékben is elterjedhet, hogy pl. egy egész kontinensre vagy más kontinensekre is kiterjed. Az utóbbi évtizedben ilyen, ún. pandémiás megbetegedést idézett elő a burgonya Y-vírus burgonya gumó nekrotikus gyűrűsfoltosság törzse (PVY^{NTN}), amelyet az 1980-as években Magyarországon izoláltunk először, és amely ma már az egész világon elterjedt.

3.1.2. A vírusjárványok súlyossága

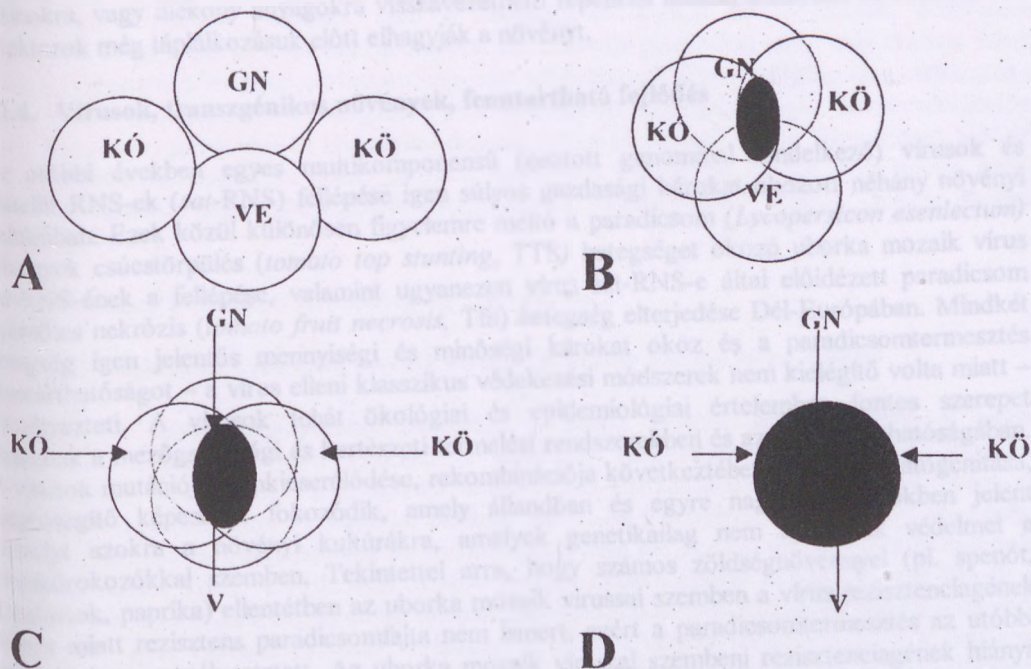
Ha a járványtani tényezők (vírus, gazdanövény, vektor, környezet) kölcsönhatásai egybeesnek és hosszantartóak, akkor a járvány kialakulásának mértéke (súlyossága) attól függ, hogy az egyes tényezők hatásai mennyire optimálisak és mennyire szinergista hatásúak. A 21. ábrán látható sematikus modell szerint a járvány nem tud kialakulni akkor, ha a vírus, a gazdanövény, a vektor és a környezet tulajdonságai térben és időben nem esnek össze ill. inkompatibilisek (A). Ha a járványtani modell szempontjából fontos tulajdonságok egy része megfelelő időben képes érvényesülni (kifejeződni), akkor a járvány erőssége (súlyossága) attól függ, hogy a vírussal, a gazdanövénnel, a vektorral és a környezettel kapcsolatban milyen és mekkora additív hatás mutatkozik meg; ezt a járványtani kapcsolatrendszerrel relatív járványnak nevezzük (B és C). Ha a járványtani szempontból fontos összes tulajdonság időben és térben maximálisan érvényesül és kifejeződik akkor abszolút járványt idéz elő (D).

3.1.3. A vírusjárványok csökkentésének lehetőségei

A járványok kialakulása és csökkentése szempontjából három fontos preventív lehetőség ismert: (a) infekciós profilaxis, (b) diszpozíciós profilaxis, (c) rezisztenciára nemesítés. A preventív ill. megelőző védekezés (infekciós profilaxis) célja az, hogy megakadályozza a

növény és a vírus találkozását, és ezáltal a fertőzés létrejöttét ill. a gazda-vírus kapcsolat kialakulását.

Az infekciós profilaxis magába foglalja az olyan klasszikus növényvédelmi eljárásokat, mint pl. a vírusmentes szaporítóanyag használatát, a vektorok elleni védekezést (inszekticidek, könnyű nyári olajok, főlőzött tej, tükröző un. reflektív anyagok), és azokat az agrótechnikai eljárásokat is (pl. az egészséges vetőburgonya előállításánál alkalmazott korai száreltávolítást), amellyel megakadályozható a vírus gumóba vándorlása (transzlokálódása).



21. ábra. A járvány kialakulásának és súlyosságának sematikus modellje. GN, gazdanövény; KÓ, kórokozó; KÖ, környezet; VE, vektor. A: A járvány kialakulását elősegítő tényezők hiánya, inkompatibilitása miatt nem tud kialakulni. B és C: Relatív járvány. D: Abszolút járvány. (Horváth, eredeti).

A diszpozíciós profilaxis célja az, hogy a már megbetegedett növényből megakadályozza a vírus továbbterjedését, ill. csökkentse a gazdanövény vírusfogékonyságát. A vírus továbbterjedésének megakadályozását szolgálja a merisztéma-kultúra módszer. Ennek során a vírusbeteg növények csúcsi vírusmentes merisztéma sejtjeiből (szöveiteiből) egészséges növényeket lehet regenerálni. A diszpozíciós profilaxishoz tartoznak még mindazok a módszerek, amelyek a növények vírusfertőzését megakadályozzák (pl. harmonikus tápanyagellátás, korai ültetés). A diszpozíciós profilaxis legeredményesebb és legkörnyezetkímélőbb módszere a vírusrezisztenciára nemesítés. A vírusjárványok csökkentése szempontjából a legjobb eredményt vírusrezisztens és vektorrezisztens növényfajták előállításával lehet elérni. A vírusrezisztenciára nemesítés olyan szexuális hibridizálás, amelynek során a megfelelő szülőpárok keresztezésével - a mendeli öröklődés szabályai szerint - vírusellenálló növényeket lehet előállítani. A vírusfertőzéssel szembeni, axenián alapuló tulajdonságok (pl. a növények leveleinek szőrözöttsége, amely megakadályozza a vektorok táplálkozását) szabadföldi ellenállóságot eredményezhetnek a vektorokkal szemben. A vektorokkal szembeni rezisztencia - amely a vírus okozta járványok

szempontjából nagyon fontos tényező – olyan ellenállóképessége a növénynek, amelynek során a növény bizonyos tulajdonságai (mechanizmusai) gátolják a vektorok aktivitását. A gazda-vírus-vektor kapcsolatok tanulmányozása során több olyan fajspecifikus vektorrezisztenciát mutattak ki, amelyek alapvetően az antibiózisra és az antixenózisra vezethetők vissza. Az antibiózis a növényeknek olyan tulajdonsága, amely gátolja a vektorok szaporodását és a vektorpopuláció kialakulását. Az antixenózis a növényeknek olyan toxikokra, vagy illékony anyagokra visszavezethető repellens hatása, amelynek következtében a vektorok még táplálkozásuk előtt elhagyják a növényt.

3.1.4. Vírusok, transzgénikus növények, fenntartható fejlődés

Az utóbbi években egyes multikomponensű (osztott genommal rendelkező) vírusok és szatellit RNS-ek (*sat*-RNS) fellépése igen súlyos gazdasági károkat okozott néhány növényi kultúrában. Ezek közül különösen figyelemre méltó a paradicsom (*Lycopersicon esenlectum*) növények csücsztörpülés (*tomato top stunting*, TTS) betegséget okozó uborka mozaik vírus *sat*-RNS-ének a fellépése, valamint ugyanezen vírus *sat*-RNS-e által előidézett paradicsom gyümölcs nekrosis (*tomato fruit necrosis*, Tfn) betegség elterjedése Dél-Európában. Mindkét betegség igen jelentős mennyiségi és minőségi károkat okoz és a paradicsomtermesztés fenntarthatóságot – a vírus elleni klasszikus védekezési módszerek nem kielégítő volta miatt – veszélyezteteti. A vírusok tehát ökológiai és epidemiológiai értelemben fontos szerepet játszanak a mezőgazdasági és kertészeti termelési rendszerekben és azok fenntarthatóságában. A vírusok mutációja, génkicserélődése, rekombinációja következtében a vírusok patogenitása, megbetegítő képessége fokozódik, amely állandóan és egyre nagyobb mértékben jelent veszélyt azokra a növényi kultúrákra, amelyek genetikailag nem nyújtanak védelmet a víruskórokozókkal szemben. Tekintettel arra, hogy számos zöldségnövény (pl. spenót, kabakosok, paprika) ellentétben az uborka mozaik vírussal szemben a vírus rezisztenciájának hiánya miatt rezisztens paradicsomfajta nem ismert, ezért a paradicsomtermesztés az utóbbi években igen veszélyeztetett. Az uborka mozaik vírussal szembeni rezisztenciájának hiánya (vagy nem ismerete) miatt az alapvető klasszikus nemesítői módszerek (keresztelés, szelekció) nem vezetnek eredményre vírus-rezisztens paradicsomfajta előállításában. A fajtaelőállítás géntechnológiai módszere – amelynek során a tulajdonságok öröklődését a dezoxiribonukleinsav (DNS) molekulában tárolt információk biztosítják, és a DNS-t alkotó gének egy adott tulajdonság kialakulásáért felelősek – lehetővé tesz vírussal szemben ellenálló, rezisztens fajta(k) előállítását, amelyek reményteljes lehetőséget jelentenek a vírusok okozta járványok csökkenésében. Ennek során az átalakított növényi gén visszaépíthető a javítandó, vagy előállítandó fajtába. Ez a művelet a transzformáció és az így előállított növény a transzformáns ill. a transzgénikus növény, amely alapja a géntechnológiával módosított (GM) fajtának. Tekintettel arra, hogy a transzgénikus növények előállításával ill. termesztésbe vételével kapcsolatban – elsősorban Európában – számos ellenvélemény merül fel, ezért fontos annak a kérdésnek a vizsgálata, hogy a genetikailag módosított növények (transzgénikus növények) hogyan hatnak a környezetre és a fenntartható mezőgazdaságra (*sustainable agriculture*). Mindezek előtt hangsúlyozni kell, hogy a vírusrezisztens, transzgénikus növényekkel kapcsolatos esetleges kockázatok (ha vannak) nem humánegészségügyi, hanem esetlegesen ökológiai jellegűek. Az eddigi hatástanulmányok és termesztési tapasztalatok azt mutatják, hogy a transzgénikus növények termesztésével kapcsolatban emberi egészséget veszélyeztető kockázatot nem találtak és semmilyen káros változás nem következett be a természetes ökoszisztémában. Ezzel párhuzamosan hangsúlyozni kell, hogy a vírusrezisztens növények termesztése mindenképpen „kíméletesebb” beavatkozás, mint a vírusokat terjesztő vektorok elpusztítása, vagy akár alacsony szinten tartása a környezetre káros rovarölő szerekkel (inszekticidek). Erdemes

megemlíteni azt is, hogy a transzgenikus növények termesztésével 14 %-kal csökkent a felhasznált rovarölő szerek mennyisége a világban. Mértéktartó számítások szerint ha az európai kukorica-, repce-, cukorrépa- és gyapotnövények fele transzgenikus, un. GM-növény lenne, akkor a kisebb termőterületen ugyanakkora termés hozam mellett évente 20 millió literrel kevesebb üzemanyag felhasználására kerülne sor, és mintegy 73 ezer tonnával kevesebb széndioxid kibocsátás történne.

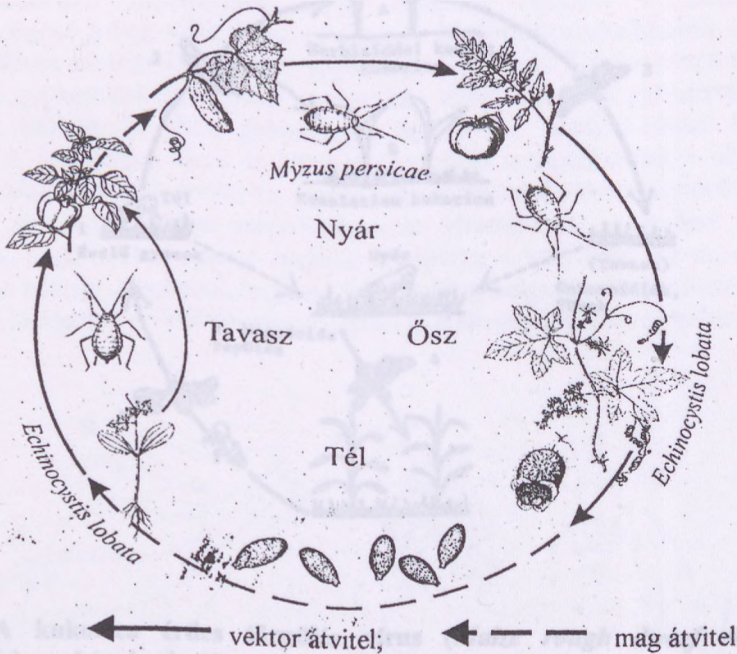
A genetikailag módosított (GM) növények termesztésével új lehetőségek válnak ismertté olyan kórokozókkal szemben, mint a komplex ökológiájú növényvírusok. Kétségtelen azonban, hogy a gének kutatása (genomika, funkcionális genomika) terén még számos feladat vár a tudományra és ezzel párhuzamosan nem nélkülözhető a geográfiai igen változatos és megújuló, víruspopulációk vizsgálata sem. Mindkettő mezőgazdasági-, környezetvédelmi-, egészségügyi-, gazdasági és társadalmi érdeket (célokat) szolgál, olyan fenntartható fejlődést (*sustainable development*) amely „a jelen igényeinek kielégítése mellett nem fosztja meg a jövő generációit saját szükségleteik kielégítésének lehetőségétől” (ENSZ, „Közös Jövők” jelentés, 1987).

3.1.5. Néhány fontosabb vírusbetegség járványtana

Paprika "újhitűség" (uborka mozaik vírus, *Cucumber mosaic virus*, CMV)

A paprika egyik legsúlyosabb betegsége - amely bokros növekedésben, a levelek elkeskenyedésében és igen gyakran a leveleken megmutatkozó klorotikus, mozaikos tünetekben, valamint ún. "tölgyszélel" mintázatban nyilvánul meg - több mint ötven éve ismert Magyarországon. A jelentős, mintegy 60 %-os mennyiségi és minőségi veszteséget okozó kórokozó a mechanikailag és levéltetvekkel nem perzisztens úton terjedő kozmopolita uborka mozaik vírus. A vírus által okozott járvány kialakulásában fontos szerepet játszik az, hogy a (a) vírus különböző és eltérő tulajdonságokkal rendelkező törzseinek gazdanövényköre több mint ezer egyéves és évelő, valamint fásszárú növényre terjed ki, (b) a vírustörzsek közötti rekombináció (két, vagy több vírustörzs keveredése során új vírustörzs keletkezik) gyakori, (c) levéltetvekkel (több mint 40 levéltetű faj) könnyen és gyorsan terjed, (d) egyes gyomnövények magjával átvihető.

Vírus-epidemiológiai szempontból fontos szerepet játszik hazánkban a széles körben elterjedt süntők (*Echinocystis lobata*), amelynek magjai döntő mértékben felelősek az uborka mozaik vírus áttelelésében és a tavaszi fertőzési lánc elindításában. A vírustörzstől *Echinocystis lobata* magjait ősszel „rugószerűen” elszórja. Ezek a magvak tavasszal kikelnek és a vírusbeteg magoncok fertőzési forrásul szolgálnak az uborka mozaik vírussal szemben fogékony kultúrnövények (pl. paprika, uborka, paradicsom, dohány) és gyomnövények (pl. tyukhúr, süntők stb. számára). A vírusbeteg növények jelentős elterjedését nemcsak az *Echinocystis lobata* növény magjával történő vírusátvitel jelenti, hanem a tavasszal nagy populációban fellépő vírusátvivő levéltetvek (pl. *Myzus persicae*) is fokozzák. A vírustörzési ciklus egész éven át folytatódik, majd a vírustörzstől áttelelő magvakból a következő év tavaszán ismét megindul a „víruskörforgalom” (cirkuláció), amely egyre inkább erősebbé és földrajzilag elterjedtebbé válik (22. ábra).

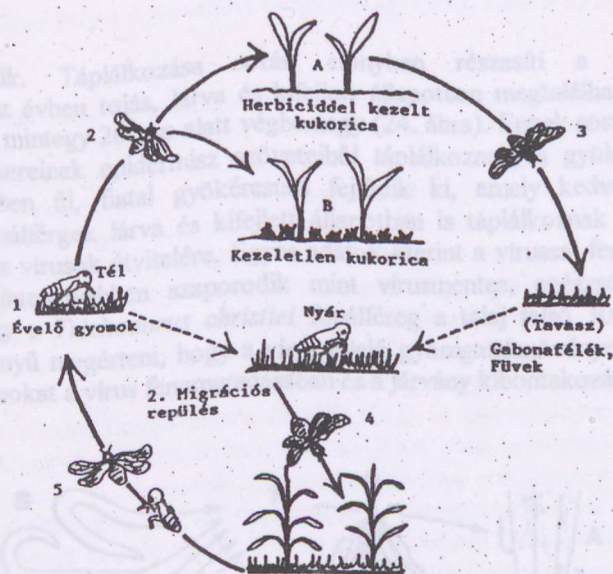


22. ábra. A süntök (*Echinocystis lobata*) magjával és levéltetvekkkel (*Myzus persicae*) terjedő uborka mozaik vírus (*Cucumber mosaic virus*, CMV) cirkulációja és fennmaradása a természetben. A cirkulációban fontos szerepet játszanak a zöldség- és gyomnövények (pl. paprika, uborka, paradicsom és számos egyéb vírusfogékony kultúr- és gyomnövény pl. tyukhúr). (Bíró, Horváth és Kazinczi, eredeti).

Kukorica érdes törpülés (kukorica érdes törpülés vírus, *Maize rough dwarf virus*, MRDV)

A kukorica egyik súlyos, terjedőben lévő betegsége - amely törpenövésben, sötét zöld elszíneződésben, a leveleken képződő enációkban (levelekből kinövő, apró levélszerű képződmények) és a virágképződés csökkentésében nyilvánul meg - Európa számos országában előfordul. A betegség hazai előfordulása még nem ismert. Tekintettel azonban arra, hogy a betegséget előidéző kukorica érdes törpülés vírus kabócavektorai (*Laodelphax striatellus*, *Jvasella pellucida* stb.) hazánkban is előfordulnak, valamint a vírus gazdanövényei (*Hordeum vulgare*, *Triticum aestivum* stb.) nagy területen termesztik, ezért a vírusbetegség megjelenése a közeljövőben nem kizárt.

A *Laodelphax striatellus* kabócavektor a nyári/őszi migrációja (vándorló repülés és "ugrálás") során a kukorica ökoszisztéma vírusfogékony gyomnövényein (pl. *Digitaria* spp., *Echinochloa* spp.) táplálkozik (23. ábra). Táplálkozása során felveszi a perzisztens vírust, amelyet szervezetében a tél folyamán megőriz. A vírus hordozó áttelelő nimfák tavaszi migrációjuk során vírusfogékony gyomnövényekre és a fiatal kukoricára kerülnek és fertőzik a növényeket. Tekintettel arra, hogy a *Laodelphax striatellus* kabóca kukoricán szaporodik, ezért letelepedése a kukorica ökoszisztéma gyomnövényein történik. Ezek a vírusfogékony gyomnövények jelentik a legfontosabb vírusforrást, amelyről a kabócák nyári-, majd pedig az őszi migráció során tovább fertőznek és áttelelésükkel biztosítják a vírus cirkulációját és fennmaradását a természetben.



23. ábra. A kukorica érdes törpülés vírus (*Maize rough dwarf virus*, MRDV) kabócavektorának (*Laodelphax striatellus*) éves fejlődési ciklusa. 1. Áttelelő nimfa, 2-3 Tavaszi migráció (vándorló repülés) fűvekre, gabonafélékre és kukoricára (ekkor történik a vírusátvitel). A vektor kukoricán nem szaporodik, ezért ott nem telepedik le (A), de letelepedik a herbiciddel nem kezelt kukoricatábla gyomnövényeire (B). Ezek a gyomnövények jelentős vírusforrásokká válnak. 4. Nyári migráció a kukoricagyomokra (pl. *Digitaria* spp., *Echinochloa* spp.), amelyek vírussal fertőződnek. A kabócák a felvett vírust tavaszig megőrzik a szervezetükben. 5. Őszi migráció az áttelelő helyre (évelő gyomok). (Conti, 1981 után).

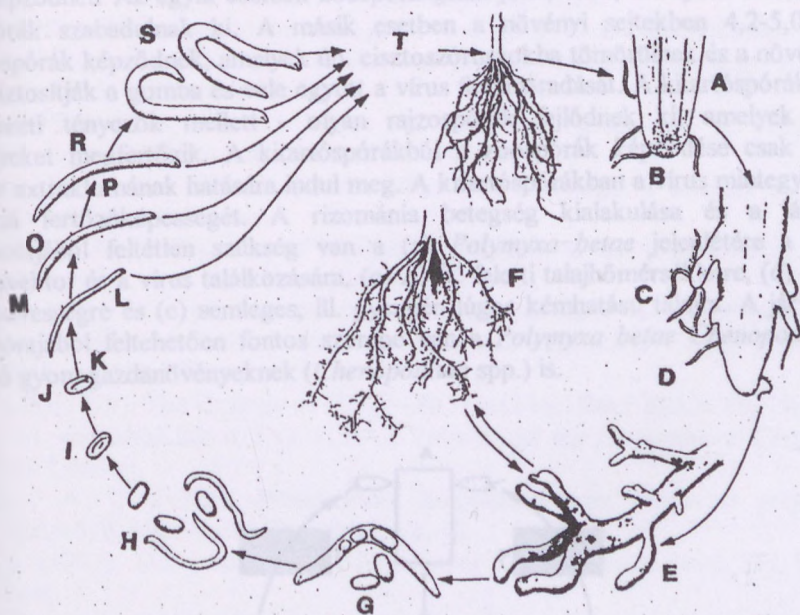
Dohány "rattle" (dohány rattle vírus, *Tobacco rattle virus*, TRV. syn.: burgonya szártarkulás vírus, *Potato stem mottle virus*, PSMV)

A dohány és a burgonya vírusbetegségei közül a dohány rattle vírus által előidézett betegség igen jelentős mennyiségi és minőségi károkat okoz. A vírusfertőzés következtében a dohánynövények levelein jelentős szöveti nekrotizisok lépnek fel, amelyek sok esetben a levélnyélre és a szárra is kiterjednek. Gyakran megfigyelhető a levelek lyukacsossá válása és a növények növekedésgátlása. A burgonyanövények a vírusfertőzést követően elsősorban nekrotikus tünetekkel reagálnak, ezek a tünetek a növény levelein, szárán és a gumókon, valamint a gumókban is megjelennek. A nekrotikus tünetek többnyire gyűrű alakúak. Gyakori tünet a gumók deformálódása is.

A vírus mechanikailag és fonálférgekkel (*Trichodorus* spp.) terjed. Figyelemre méltó az is, hogy a vírus terjedésében egyes gyomnövények (pl. *Capsella bursa-pastoris*) magja jelentős szerepet játszik. Ennek azért van különös jelentősége, mert a vírus természetes gazdanövénykörében a gyomnövények jelentős vírusforrások.

A vírus fonálféreg vektorai közül az egyik legjelentősebb a 0,65 mm hosszúságú és 40 µm széles *Trichodorus christiei*. A vektor a talaj felső 30 cm-es rétegében található és a növények

gyökerein táplálkozik. Táplálkozása során előnyben részesíti a fiatal növények gyökércsúcsait. Egész évben tojás, lárvá és kifejlett állapotban megtalálhatók a talajban. A fonálféreg életciklusa mintegy 20 nap alatt végbemegy (24. ábra). Ennek során a fonálféreg a növények fiatal gyökereinek epidermisz szöveteiből táplálkoznak, a gyökércsúcs fejlődése visszamarad és közben új, fiatal gyökércsúcs fejlődik ki, amely kedvező a fonálféreg táplálkozására. A fonálféregek lárvá és kifejlett állapotban is táplálkoznak a növényeken és egyaránt alkalmasak a vírusok átvitelére. Egyes adatok szerint a vírussal fertőzött növényben a *Trichodorus* sp. intenzívebben szaporodik mint vírusmentes, egészséges növényeken. Tekintettel arra, hogy a *Trichodorus christiei* fonálféreg a talaj felső 30 cm-es rétegében fordul elő, ezért könnyű megérteni, hogy a vírus évelő gyomgazdanövényei miatt jelentenek primer fertőzési forrásokat a vírus fennmaradásában és a járvány kibontakozásában.

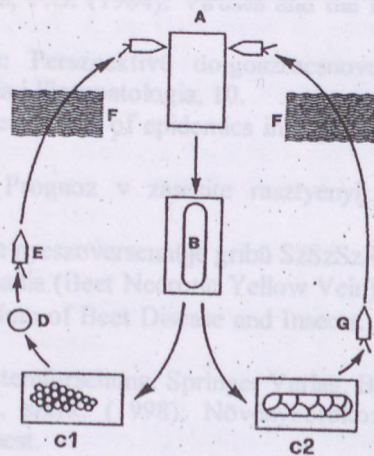


24. ábra. A *Trichodorus christiei* fonálféreg fejlődésmenete. A, A fonálféreg a növény fiatal gyökereinek epidermiszéből táplálkozik. B, A gyökércsúcs növekedése leáll, C, Az új gyökérelágzásokat a fonálféreg károsítja, D, A fertőzött gyökerek elszíneződnek, E, A fertőzött gyökerek külső megjelenése, F, A fertőzött növények gyökérrendszere, G, Tojások elhelyezkedése a talajban, H, Kifejlett állatok és tojások a talajban, I, Első lárváállapot, J, Első vedlés, K, Második lárváállapot, L, Második lárváállapot, M, Második vedlés, N, Harmadik lárváállapot, O, Harmadik vedlés, P, Negyedik lárváállapot, R, Negyedik vedlés, S, Kifejlett hím- és nőnemű állat, T, Lárva és kifejlett állatok fertőzik a növények fiatal gyökereit. (Agrios 1988 után).

Cukorrépa rizománia (répa nekrotikus sárgaerűség vírus, *Beet necrotic yellow vein virus*, BNYSV)

A cukorrépa legfontosabb vírusbetegsége a rizománia betegség, amely a növény levelein fellépő világoszöld foltosodásban, levél elkeskenyedésben és a levelek fonnyadásában jut kifejezésre. A legjellemzőbb tünet azonban csak a répatesten figyelhető meg. A tünetek igen erős oldalgyökér képződésben, ún. szakállasodásban nyilvánulnak meg. A szállítószövet rendszer is károsodik, amely barnásfekete edénnyaláb elhalással jár. A betegséget a több mint ötven éve felfedezett és hazánkban 20 éve ismert talajban élő gombával (*Polymyxa betae*) átvihető és terjesztő répa nekrotikus sárgaerűség vírus idézi elő. A betegség igen jelentős gyökértermés veszteséget és cukortartalom csökkenést okoz.

A *Plasmodiophoraceae* családba tartozó, talajlakó nyálkagomba, a *Polymyxa betae* vírusvektor 4,5-5,0 μm nagy zoospórái a cukorrépa hajszálgökök sejtjein keresztül jutnak a növényekbe és ott plazmódiumot képeznek (25. ábra). A plazmódiumokból kétféle fejlődési alak képződhet. Az egyik esetben zoosporangium jöhet létre, amelyből éréskor fertőzőképes zoospórák szabadulnak ki. A másik esetben a növényi sejtekben 4,2-5,0 μm nagyságú kitartóspórák képződnek, amelyek ún. cisztoszóruszokba tömörülnek és a növény elpusztulása után biztosítják a gomba és vele együtt a vírus fennmaradását. A kitartóspórákból - megfelelő környezeti tényezők mellett - olyan rajzoospórák fejlődnek ki, amelyek az egészséges növényeket megfertőzik. A kitartóspórákból a zoospórák képződése csak a gazdanövény gyökér extraktumának hatására indul meg. A kitartóspórákban a vírus mintegy két évtizedig is megőrzi fertőzőképességét. A rizománia betegség kialakulása és a járvány fellépése szempontjából feltétlen szükség van a (a) *Polymyxa betae* jelenlétére a talajban, (b) a gombavektor és a vírus találkozására, (c) 20 °C feletti talajhőmérsékletre, (d) esőtől származó talajnedvességre és (e) semleges, ill. gyengén lúgos kémhatású talajra. A járvány kialakulása szempontjából feltehetően fontos szerepe van a *Polymyxa betae* *Chenopodiaceae* családba tartozó gyom gazdanövényeknek (*Chenopodium* spp.) is.



25. ábra. A *Polymyxa betae* nyálkagomba-vektor fejlődésmenete. A, Zoospórák fertőzik az egészséges cukorrépa növények gyökérsejtjeit., B, Plazmódium, c1, Kitartóspórák halmaza, c2, Zoosporangium, D, Attelelés a talajban, E, Zoospórák kiszabadulása, F, Szabad víz, lúgos kémhatás és 20°C-os hőmérséklet, G, Zoospórák kiszabadulása. (Duffus 1991 után).

6. AJÁNLOTT IRODALOM

- Alföldi Z. és Nász I. (1978): Mikrobiológia. Medicina Könyvkiadó, Budapest.
- Benedek P. - Surján J. és Fésüs I. (1974): Növényvédelmi előrejelzés. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Benedek P. (1976): Az üzemi előrejelzés szervezésének elvi alapjai. Növényvédelem, 12: 12-17.
- Benedek P. (1977): A kártételi veszélyhelyzet tényezői és kidolgozásának alapelvei. Növényvédelem, 13: 481-488.
- Beukema, H.P. and Van Der Zaag, D.E. (1979): Potato Improvement. Some Factors and Facts. Internat. Agr. Centre (IAC), Wageningen.
- Bilaj V.I. (1977): Fazurii. II. kiadás. - Naukova Dumka, Kijev.
- Bos, L. (1981): Wild plants in the ecology of virus diseases. In: Maramorosch, K. and Harris, K.F. Eds.: Plant Disease and Vectors: Ecology and Epidemiology, Academic Press, New York 1981. pp. 1-33.
- Bos, L. (1999): Plant Viruses, Unique and Intriguing Pathogens - A Textbook of Plant Virology. Backhuys Publ., Leiden 1999. 358 pp.
- Buchanan, R. E. and Gibbons, N.E. Eds.: (1974): Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, Baltimore.
- Buerke P. M. A. (1970): Use of weather information in the prediction of plant diseases epiphytotic. Ann. Rev. Phytopath. 8: 342-370.
- Conti, M. (1981): Wild plants in the ecology of hopper-borne viruses of grasses and cereals. In: Thresh, J.M. Edit.: Pests, Pathogens and Vegetation. Pitman Publ. Inc., Boston 1981. pp. 109-119.
- Cook W. B. (1979): The Ecology of Fungi. CRC Press Inc. Boca Raton. Florida..
- Cooper, J.I. and MacCallum, F.O. (1984): Viruses and the Environment. Chapman and Hall Ltd. London.
- Csumakov, A. E. (1976): Perspektivü dolgozrocsnovo prognoza gribnüh boleznjej rasztyenyij. Mikológia i Fitopatológia, 10.
- Day P. R. (1977): The genetic basis of epidemics in Agriculture. Acad. Sci. Vol. 287. New York.
- Drahovszkaja M. (1962): Prognoz v zascsite rasztyenyij. Izd. Sz/h. Lit. Zsurn. Plak., Moszkva.
- Dudka I. A. (1985): Vodnűje nyeszoversennűje gribü SzSzsZR. Naukova Dumka. Kijev.
- Duffus, J. E. (1991): Rhizomania (Beet Necrotic Yellow Vein). In: Whitney, E. D. and Duffus, J. E. Eds.: Compendium of Beet Disease and Insects. APS Press, St. Paul, Minnesota, pp. 29-30.
- Ellenberg H. (1973): Ökosystemforschung. Springer Verlag. Berlin - Heidelberg - New York.
- Ersek T. és Gáborjáni R. szerk. (1998): Növénykórokozó mikroorganizmusok. ELTE, Eötvös Kiadó, Budapest.
- Fabian Gy. (1975): Ökológia. Egyetemi jegyzet. Agrártudományi Egyetem, Gödöllő.
- Felföldy L. (1981): A vizek környezettana. Általános hidrobiológia. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
- Fischl G. (1979): Járványtani tényezők szerepe a kukorica fuzáriumos megbetegedésében. Kandidátusi értekezés, Keszthely.
- Fischl G. (1998): Fitopatogén szervezetek ökológiája. Növénybetegségek járványtana. In: Milinkó I. szerk.: Általános növénykórtan I. Kari Jegyzet. Keszthely. 173-207.

- Fischl G. (1999): Növényörökzók ökológiája és járványtana. Tantárgyi segédlet. Keszthely-Mosonmagyaróvár.
- Gallitelli, D. (2000): The ecology of *Cucumber mosaic virus* and sustainable agriculture. *Virus Res.* 71: 9-21.
- Gibbs, A. and Harrison, B. (1976): *Plant Virology. The Principles.* Edward Arnold, London.
- Goodman, R.N., Király, Z. és Wood, K.R. (1991): A beteg növény biokémiája és élettana. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Haracsi L. (1969): Erdészeti növénykórtan. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Holb I. (2002): Almafa ventúriás varasodása: biológia, előrejelzés és védekezés. Szaktudás Kiadó Ház, Budapest.
- Horváth J. (1972): Növényvírusok, vektorok, vírusátvitel. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Horváth J. (1976): Vírus-gazdanövénykörök és vírusdifferenciálás. Akadémiai Dokt. Ért. Budapest-Keszthely.
- Horváth J. (1983a): The role of some plants in the ecology of cucumber mosaic virus with special regard to bean. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.* 18: 217-224.
- Horváth J. (1983b): New artificial hosts and non-hosts of plant viruses and their role in the identification and separation of viruses. XVIII. Concluding remarks. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.* 18: 121-161.
- Horváth J. (1993a): Host plants in diagnosis. In: Matthews, R.E. F. Edit.: *Diagnosis of Plant Virus Diseases.* CRC Press, Boca Raton, Florida 1992. pp. 15-47.
- Horváth J. (1993b): The role of *Nicotiana* species in plant virology with special regards to *Nicotiana benthamiana* Domin: A review. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.* 28: 355-377.
- Horváth, J. (1993c): Hosts and non-hosts in the diagnostic strategy of plant viruses. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.* 28: 257-354.
- Horváth, J. (1994): Isolation of cucumber mosaic virus from a water plant living in the Lake Balaton. In: Rishi, N., Ahuja, K.L. and Singh, B.P. Eds.: *Virology in the Tropics.* Malhotra Publ. House, New Delhi 1993. pp. 157-162.
- Horváth J. (1999): Növényvirológia. Egyetemi jegyzet. PATE. Keszthely.
- Horváth J. (1999a): Karantén és veszélyes vírusok, vírusszerű organizmusok és viroidok Európában. In: Horváth J. és Gáborjányi R. szerk.: *Növényvírusok és virológiai vizsgálati módszerek.* Mezőgazda Kiadó, Budapest. pp. 398-400.
- Horváth J. (1999b): Növényvírusok. Egyetemi jegyzet. Pannon Agrártudományi Egyetem, Keszthely.
- Horváth J. (2001): Mikrobiális ökológiai kutatások állóvizekben. In: Borhidi A. és Botta-Dukát Z. szerk.: *Ökológia az ezredfordulón III., Magyar Tudományos Akadémia.* Budapest 2001. pp. 125-129.
- Horváth J. (2004): Növényvédelmi – növényorvosi alapismeretek. Egyetemi jegyzet. Kaposvári Egyetem, Kaposvár.
- Horváth J. és Gáborjányi R. (1999): Növényvírusok és virológiai vizsgálati módszerek. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Ingold C. T. (1971): Fungal spores. Their Liberation and Dispersal. 39-40. Clarendon Press, Oxford.
- Ingold C. T. (1975): Guide to Aquatic Hyphomycetes. *Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ.* 30: 1-97.
- Jakucs E. (1999): A mikológia alapjai. ELTE Eötvös Kiadó. Budapest.
- Jakucs E. és Vajna L. szerk. (2003): *Mikológia.* Agroinform Kiadó és Nyomda Kft. Budapest.
- Johansen, E., Edwards, M.C. and Hampton, R.O. (1994): Seed transmission of viruses: Current perspectives. *Ann. Rev. Phytopath.* 32: 363-386.

- Jorgensen S. E. (1986): Fundamentals of Ecological Modelling. ELSEVIER. Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo.
- Juhász-Nagy P. (1984): Beszélgetések az ökológiáról. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
- Kazinczi, G., Horváth, J. and Takács, A. (2001): Role of weeds in the epidemiology of viruses. 5th Slovenian Conference on Plant Protection. Catez ob Savi (Slovenia) 2001. pp. 222-226.
- Kazinczi, G., Horváth, J., Takács, A.P. and Pribék, D. (2002): Biological decline of *Solanum nigrum* L. due to tobacco mosaic *tobamovirus* (TMV) infection. II. Germination, seed transmission, seed viability and seed production. Acta Phytopath. et Entomol. 37: 329-333.
- Klement Z., Rudolph, K. and Sands, D.C. (1990): Methods in Phytobacteriology. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Kranz J. (1974): Epidemics of Plant Diseases. The role and scope of mathematical analysis and modeling in epidemiology. Springer Verlag. Berlin-Heidelberg-New York. 13: 7-54.
- Kuroli G. és Horváth J. (1984): Vizsgálatok a szarvas kerep (*Lotus corniculatus* L.) vírusfogékonyságáról. 2. Új tápnövény-levéltetű kapcsolat. Növényvédelem 20: 215.
- Kuroli G. és Lantos Zs. (2002): A levéltetvek repülésének és a kukoricán táplálkozó fajok egyedszámváltozásának húszéves tendenciája. Növénytermelés 51: 657-674.
- Magyar D. és Szécsi Á. (2002): A levegőmikológia növénykórtani alkalmazása. Növényvédelem. 38: 8, 397-407.
- Majer J. (1993): Az ökológia alapjai. Szaktudás Kiadó. Budapest.
- Makarova I. A. i Minkevics I. I. (1977): Pogoda i bolezni kulturnyh rasztyenyij. Hidrometeoizdat, Leningrad.
- Matthews, R.E.F. (1993): Diagnosis of Plant Virus Diseases. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Mátyás Cs. szerk. (1996): Erdészeti ökológia. Mezőgazda Kiadó. Budapest.
- Nagy B. (1974): A növényvédelem fejlesztésének ökonómiai alapjai. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
- Nagy P. (2003): A fény és a kisfrekvenciás elektromágneses terek hatása mikroszkópikus gombákra. PhD értekezés. Keszthely.
- Novotyel'nova N. Sz. (1975): Fitoflorovtije gribü (szem. Phytophthoraceae). Izd. Nauka, Leningrad.
- Odum E. P. (1971): Fundamentals of ecology. 3rd edit. Saunders. Philadelphia.
- Précsényi I. (1969): Az ökoszisztéma. Búvár. 14: 348-349.
- Robinson R. A. (1976): Plant Pathosystems. Springer Verlag. Berlin-Heidelberg-New York.
- Sáringer Gy. szerk. (1977): Ökológia. Jegyzet, Keszthely.
- Schilberszky K. (1928): A burgonyavész gombájának ökológiája. Magyar Kir. Földmíveléstudügyi Minisztérium Növényvédelmi és Növényforgalmi Iroda. Wodianer F. és Fiai Grafikai Intézet és Kiadvállalat Rt. Budapest.
- Schippers B. and Gams W. (1979): Soil-Borne Plant Pathogens. Academic Press. London-New York-San Francisco.
- Schmelzer, K. (1980): Ökologie und Epidemiologie. In: Klinkowski, M. Edit.: Pflanzliche Virologie. Band 1. Einführung in die allgemeinen Probleme. Akademie Verlag, Berlin pp. 183-211.
- Schmidt, H.E. (1994): Samentübertragbare Viren bei Gemüsekulturen. Votr. Pflanzenzüchtung 29: 109-136.
- Sige, D.C. (1993): Bacterial Plant Pathology: Cell and Molecular Aspects. University Press, Cambridge.
- Szalay-Marzsó L. (1969): Levéltetvek a kertészetben. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Szárász P. (1987): Ökológiai zsebkönyv. Gondolat. Budapest.

- Széky P. (1978): A parazita életmód ökológiája. 139-205. In: Csaba Gy. szerk.: A biológia aktuális problémái 14. Medicina Könyvkiadó. Budapest.
- Széky P. (1979): Ökológia. A természet erői a mezőgazdaság szolgálatában. Natura. Budapest.
- Széky P. (1983): Ökológia. Kislexikon. Natura. Budapest.
- Szentesi Á. és Török J. (1997): Állatökológia. Egyetemi jegyzet. Kovásznai Kiadó. Budapest.
- Szepessy I. (1975): A növénykórtan alapjai. Jegyzet. Debrecen.
- Szepessy I. (1977): Növénybetegségek. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
- Sztyepanov K. M. (1962): Gribnűje epifitotii. Izd. Szel.hoz. Lit. Zsurn. Plak. Moszkva.
- Sztyepanov K. M. i Csumakov A. Je. (1967): Prognosz boleznyej Sz/h-nűh rasztyenyij. - Izd. Kolosz, Leningrad.
- Takács, A.P., Horváth, J. und Kazinczi, G. (2002): Virusinfektion bei Unkräutern der Nachtschattengewächse in Ungarn. Z. PflKrankh. PflSchutz 18: 335-338.
- Thresh, J.M. (1981): Pests, Pathogens and Vegetation. Pitman Publ. Inc., Boston.
- Thresh, J. M. (1982): Cropping practices and virus spread. Ann. Rev. Phytopathol. 20: 193-218.
- Török J. (1983): Ökológiai kisenciklopédia. VIZDOK Nyomda. Budapest.
- Ubrizsy G. és Kacsó A. (1968): Növénybetegségek előrejelzése és a betegségek okozta károk becslése. - MÉM Inf. Központ, Budapest.
- Ubrizsy G. szerk. (1965): Növénykórtan I-II. Akadémiai Kiadó. Budapest.
- Van der Plank J. E. (1963): Plant Diseases: Epidemics and Control. Academic Press. New York-London.
- Vetter J. (1989): Az általános mikológia alapjai. ELTE Kézirat. Tankönyvkiadó. Budapest. 181-196.
- Walkey, D.G.A. (1985): Applied Plant Virology. Heinemann, London. 329 pp.
- Watson, M.A. (1967): Epidemiology of aphid transmitted plant-virus disease. Outl. Agric. 5: 155-166.
- Zadoks J. G. (1974): The role of epidemiology in modern phytopathology. Phytopathology, 64: 918-923.
- Zsolnai L. (2001): Ökológia, gazdaság, etika. Helikon Kiadó. Szekszárd.

May 4, 2004
Ghent
Belgium