

**DEBRECENI EGYETEM
MEZŐGAZDASÁGI-, ÉLELMISZERTUDOMÁNYI- ÉS
KÖRNYEZETGAZDÁLKODÁSI KAR**

**NÖVÉNYTUDOMÁNYI INTÉZET
NÖVÉNYTANI-NÖVÉNYÉLETTANI ÉS BIOTECHNOLÓGIAI TANSZÉK**

Tanszékvezető
Prof Dr. Pepó Péter
egyetemi tanár

**KUKORICA FAJTÁK GOLYVÁSÜSZÖG
ÉRZÉKENYSÉGÉNEK VIZSGÁLATA**

Frommer Dóra
Növényorvos M.Sc.
II. évf. hallgató

Konzulens:
Dr. Lévai László Ph.D.
ny. egyetemi docens

Debrecen
2013.

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS	3
2. CÉLKITŰZÉS	5
3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS.....	6
3.1. NÖVÉNY PATOGÉN GOMBA ÉS A GAZDANÖVÉNY KAPCSOLATA	6
3.1.1. A KÓROKOZÓ CSÍRÁZÁSA ÉS A CSÍRÁZÁST BEFOLYÁSOLÓ TÉNYEZŐK.....	6
3.1.2. A FERTŐZŐ KÉPLETEK KIALAKULÁSA ÉS A BEHATOLÁS	7
3.1.3. GENERALIZÁLÓDÁST SEGÍTŐ TÉNYEZŐK A GAZDANÖVÉNYBEN	8
3.1.3.1. Toxinok, enzimek és növényi hormonok	8
3.2. KUKORICA GOLYVÁSÜSZÖG.....	10
3.2.1. KÓROKOZÓ NEVE, EREDETE, RENDSZERTANI BESOROLÁSA, GAZDANÖVÉNYKÖRE.....	10
3.2.2. TÜNETEK.....	11
3.2.3. KÓROKOZÓ MORFOLÓGIÁJA.....	12
3.2.4. KÓROKOZÓ BIOLÓGIÁJA	13
3.2.5. GAZDASÁGI JELENTŐSÉGE.....	13
3.2.6. ELTERJEDÉS ÉS ELŐREJELZÉS	13
3.2.7. VÉDEKEZÉS	14
3.3. ANYAGCSERE VÁLTOZÁSOK A FERTŐZÖTT NÖVÉNYBEN	14
3.3.1. GOMBAFERTŐZÉS HATÁSA A FOTOSZINTÉZISRE	15
3.3.2. A GOMBAFERTŐZÉS HATÁSA A LÉGZÉSRE.....	16
3.3.3. NÖVÉNYI NÖVEKEDÉSSZABÁLYOZÓ ANYAGOK SZEREPE A PATOGENEZISBEN.....	17
3.3.3.1. Auxinok a fertőzött növényben	17
3.3.3.2. Citokininek a fertőzött növényben	18
3.3.3.3. Gibberellinek a fertőzött növényekben	18
3.3.3.4. Öregedési hormonok (etilén és abszcizinsav) a fertőzött növényben.....	19
3.4. GOMBAFERTŐZÉSEKKEL SZEMBENI REZISZTENCIA	19
4. ANYAG ÉS MÓDSZER	21
4.1. GOMBÁK IZOLÁLÁSA, TENYÉSZTÉSE.....	21
4.1.1. TÁPTALAJ ÖSSZETÉTELE.....	21
4.1.2. A GOMBA SZAPORÍTÁSA	22
4.1.3. KOMPATIBILITÁS MEGHATÁROZÁS.....	22
4.2. A PRÓBAFERTŐZÉS	24
4.2.1. A KUKORICA ELŐNEVELÉSE	24
4.2.2. AZ INOKULUM SPORIDIUMSZÁMÁNAK BEÁLLÍTÁSA	24
4.2.3. A FERTŐZÉS ÉS A NÖVÉNYEK NEVELÉSE.....	25
4.3. ÉRZÉKENYSÉGI VIZSGÁLATOK	28
4.3.1. KUKORICA ELŐNEVELÉSE	30
4.3.2. AZ INOKULUM SPORIDIUMSZÁMÁNAK BEÁLLÍTÁSA	30
4.3.3. A FERTŐZÉS ÉS A NÖVÉNYEK NEVELÉSE.....	30
4.3.4. MÉRÉSI MÓDSZEREK	31
5. KÍSÉRLETI EREDMÉNYEK	32
5.1. FERTŐZÉS HATÁSA A KUKORICA NÖVEKEDÉSÉRE	32
5.1.1. FERTŐZÉS HATÁSA A HAJTÁSNÖVEKEDÉSRE.....	32
5.1.2. FERTŐZÉS HATÁSA A GYÖKERNÖVEKEDÉSRE	34
5.2. FERTŐZÉS HATÁSA A SZÁRAZANYAG TARTALOMRA.....	35
5.2.1. FERTŐZÉS HATÁSA A HAJTÁS ZÖLD ÉS SZÁRAZANYAG TÖMEGÉRE.....	35
5.2.2. FERTŐZÉS HATÁSA A GYÖKÉR SZÁRAZANYAG TÖMEGÉRE	36
5.3. TUMOR INDUKCIÓRA HAJLAMOSABB FAJTÁK VIZSGÁLATA.....	36
6. KÍSÉRLETI EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA.....	40
7. ÖSSZEFOGLALÁS	42
8. IRODALOMJEGYZÉK	43

1. BEVEZETÉS

A világ legtöbb országában így hazánkban is a kukorica az élelmezési vertikum egyik alapköve. A kukorica termésátlaga a gabonafélék között a legmagasabb (Magyarországon 6,7 t/ ha). Kitűnő takarmány, gazdaságosan előállítható energiaforrás és egyben ipari alapanyag. Egy hektár kukorica 50-60 ember évi oxigénszükségletét állítja elő, a tápelemek közül a nitrogént kiválóan hasznosítja. Egy hektár kukorica termésével 15.000 liter tej, vagy 2. 000 kg marhahús vagy 3.000 kg sertéshús állítható elő (NAGY, 2007).

Egyes földrészeken (pl. India) 90%-ban hasznosítják közvetlen emberi táplálékként. Az iparilag fejlett országokban főként takarmánykészítésre (80-90%), emberi fogyasztásra (5%), a fennmaradó részt többféle ipari termék előállítására használják fel. Humán táplálkozásban a csemegekukorica és a pattogatott kukorica, valamint a kukoricakása jelentős. Ipari felhasználása is egyre szélesedik. Az USA-ban jelenleg a kukoricatermelés mintegy 7%-át használják bioetanol előállítására (BAI, 2004).

Magyarországon a kukorica foglalja el a szántóföldi növények közül a legnagyobb területet. Szerepe a mezőgazdaságban meghatározó. Termőterülete elterjedésétől kezdve szinte állandóan nőtt. A jövő kukoricatermelésének óvatos prognózisa szerint a termelés üteme a jövőben is emelkedni fog, amelynek háttérében az egyre növekvő bioetanol gyártás, valamint a fejlődő országok egyre nagyobb takarmányszükséglete áll (IVÁNY et. al., 1994).

Magyarországon a felhasznált szemes kukorica 90%-a abrak, a kérődző állatok fontos tömegtakarmánya. Közvetlen emberi táplálékul hazánk lakossága viszonylag kevés kukoricát fogyaszt. Elsősorban a pattogatott kukorica és a csemegekukorica fogyasztása a jelentős (BOCZ, 1996). Az ipari felhasználás az éves kukoricatermelésünk 8-10%-át teszi ki, bioetanol előállításunk jelenleg mintegy 80 000 t (PEPÓ, 2007).

A kukorica széles körben történő felhasználását a minőségi növénytermesztés és a korszerű növényvédelem teszi lehetővé. A gyakran megjelenő betegségek, kártevők és gyomnövények ronthatják a kukorica hasznosíthatóságát, értékesíthetőségét valamint humán egészségügyi problémákat is okozhatnak. A biztos értékesíthetőséget, és jövedelmet a jó minőségű, fertőzéstől mentes egészséges kukorica termesztése jelenti.

A termesztett növény egészséges, ha szervezete ép, életműködései zavartalanok és különféle károsodásoknak ellenáll, viszont beteg, ha különféle okok következtében az életfolyamatok zavartalansága megszakad, vagy rajta kórtünetek (betegségsszimpómák) lépnek fel (UBRIZSY, 1968). Napjainkban leginkább alkalmazott integrált növényvédelem széleskörű védekezési palettája lehetővé teszi a megjelenő károsítókkal szembeni eredményes

védekezést. Azonban azt a tényt is figyelembe kell vennünk, hogy a hatékony védekezést biztosító növényvédő szerek köre az elmúlt években jelentősen szűkült. Ilyen helyzetben még inkább hangsúlyozottá válik az integrált növényvédelem minden eleme és elengedhetetlen, hogy a jövőben egyre inkább előtérbe kerüljenek egyéb környezetkímélő módszerek, mint a betegség ellenálló növények nemesítése és termesztése, valamint a betegség rezisztencia elérése, amely talán még inkább fontososabbá vált, mint valaha (KIRÁLY, 2007).

2. CÉLKITŰZÉS

Munkám során arra kerestem a választ, hogy az általam vizsgált kukorica fajták közül melyek mutatnak valamilyen szintű rezisztenciát, illetve melyek azok, amelyek inkább fogékonyak a kukorica egyik leggyakoribb betegségével, a golyvásüszöggel (*Ustilago maydis*) szemben. Azért választottam ezt a témát, mert a kukorica golyvás üszögje az egyik leggyakoribb, legismertebb kukorica betegség. Az országos fertőzés több év átlagában 5-10%, ami kb. 0,1 millió tonna termésvesztést jelent (UBRIZSY, 1968). A növény fiatal, növekedésben levő részein- gyakrabban a szárcsomókon és csöveken, ritkábban, a leveleken, címeren vagy a járulékos gyökök eredési helyén- pár mm-től ököl-, sőt gyermekfej nagyságúra fejlődött golyvák jelennek meg: a kórokozó spóratelepei. Kezdetben fehér, ezüstösen fénylő burok fedi, és belsejük húsos, szivacsos, később a burok szürkésbarna, száraz lesz belsejük pedig barnás fekete üszögspóraporral teli. A fertőzés hatására a címeren csövek jelenhetnek meg, a fertőzött csövön pedig címer.

Az *Ustilago maydis* a kukoricatáblák állandó vámszedője, a védelem azonban igen nagy nehézségekbe ütközik. Ennek oka a kórokozó tulajdonságaiban található. A gomba gazdanövényét szinte az egész tenyészidő alatt fertőzheti, a szél a klamidospórákat messzire elhurcolja. Ennek ellenére néhány gyakorlatias módszer jó eredményt ígér. Ezek közé tartozik például a talajra hullott spóráknak, valamint a beteg növények maradványainak elpusztítása. A golyvásüszög elleni kémiai védekezés palettája azonban igen szűkös. A vegyszeres védelem lényegében a magcsávázásban kimerül, állományban használható fungicid készítmény pedig, amely hatékony lenne a kórokozóval szemben jelenleg nincs forgalomban Magyarországon. A golyvásüszög fertőzéssel kapcsolatban ezért elengedhetetlen, hogy előtérbe kerüljön a rezisztencia kérdése. 1970-ben Petróczi vizsgálta részletesebben ezt a kérdést és bebizonyította, hogy egyes fajták, hibridek, vonalak között fogékonyság tekintetében számottevő különbségek vannak, így kétségtelen, hogy a golyvásüszög elleni küzdelmet az ellenálló fajták termesztésével lehet megoldani (SZEPESSY, 1977).

A célom az volt, hogy laboratóriumi körülmények között vizsgáljam a Magyarországon leggyakrabban termesztett kukorica fajták viselkedését a golyvásüszög fertőzésével szemben. Kísérleteim során 12 fajtát vizsgáltam. Elért eredményeimmal szeretném a kukoricatermesztésben érdekelt gyakorló gazdálkodók munkáját segíteni a golyvásüszög elleni védekezésben azzal, hogy ajánlást teszek az egyes fajták ellenállóságát illetően, hozzájárulva ezzel a termelők környezettudatosabb és költségkímélőbb gazdálkodáshoz.

3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

3.1. NÖVÉNY PATOGÉN GOMBA ÉS A GAZDANÖVÉNY KAPCSOLATA

A gazda-parazita kapcsolat rendkívül bonyolult viszony, amit mindig egy adott gazdanövény és egy adott kórokozó kapcsolatára lebontva érdemes csak vizsgálni a környezeti tényezők függvényében. A gazdanövény-kórokozó kapcsolat a növény részéről lehet a kórokozót segítő (kompatibilis) és a kórokozót gátló (inkompatibilis) kapcsolat.

Fontos ezen kívül megemlíteni a diszpozíciót is, amely a gazdanövény hajlamát, vagyis fogékonyságát jelenti a kórokozóval szemben. A diszpozíció lehet ontogenetikai és szezonális. Ontogenetikai, vagyis kor szerinti diszpozícióról beszélünk, ha a növény egy bizonyos fejlődési szakaszban válik fogékonnyá. Kitűnő példa erre a *Rhizoctonia solani* gombafaj, amely a sárgarépa-csíránövények pusztulását okozza, ugyanakkor a kifejlett növényen semmiféle károsodást nem okoz. A szezonális diszpozíción pedig, a környezettől függő fogékonyságot értjük. Ebben az esetben, ugyanúgy ahogyan néhány későbbi példa alkalmával, különbséget kell tennünk a nekrotróf és biotróf kórokozók között, ugyanis míg a nitrogén bőség a nekrotrófok esetében csökkenti, úgy a biotrófok esetében növeli a fogékonyságot.

3.1.1. A KÓROKOZÓ CSÍRÁZÁSA ÉS A CSÍRÁZÁST BEFOLYÁSOLÓ TÉNYEZŐK

A legtöbb növénykórokozó passzív módon találkozik gazdanövényével, szaporító képleteiket szél, víz vagy rovarok szállítják a megfelelő helyre (GÁBORJÁNYI-KIRÁLY, 2007). Van azonban három nagy csoportja a gombáknak –a *Chytridiomycetes*, az *Oomycetes* és a *Plasmodiophoromycetes* osztály-, amelyek képesek a számukra megfelelő gazdanövény aktív felkeresésére (RYAN et. al., 1991). A növény fertőzése és a betegség kialakulása az esetek döntő többségében a gombaspóra csírázásával kezdődik, rendszerint a növényben, vagy annak közvetlen közelében. Ezért a csírázás kritikus lépés a patogenezis során. Belső és külső (környezeti tényezők) egész sora szabályozza a csírázás folyamatát és a fertőző képletek kialakulását. A spóráképződés folyamán a szerkezeti átalakulások mellett a biokémiai változások egész sora játszódik le. Egyes spórák esetében a morfológiailag kész spóra már élettanilag is érett, míg más esetekben utóérés szükséges (BASTMEYER et. al., 2002).

Ahhoz, hogy az érett spóra csírázni tudjon, rendszerint két feltétel szükséges. Az egyik a megfelelő tápanyag vagy tápanyagok jelenléte a környezetben, a másik pedig, hogy a spóra és környezete a belső és külső csírázást gátló anyagoktól mentes legyen. Belső csírázás gátló anyagokat úgynevezett inhibitor anyagokat a rozsdagombák esetében vizsgáltak (MACKO et.

al., 1971). Csak néhánynak ismert a pontosan kémiai szerkezete. Ilyen például a szárrozsdagomba esetében előforduló metil-cisz-ferulát csírázás gátló anyag, vagy a nonanal csírázás serkentő anyag. (RINES et. al., 1974). Magát a csírázást a serkentő és gátló anyagok aránya határozza meg. Külső csírázás gátló anyagok esetében főként a talajban található és kevésbé a levélben és a szárban található anyagok a meghatározóak. Különösen fontos tényező a talajban a gyökérzet, amely exudátumok segítségével speciális környezetet teremt a spóra számára.

3.1.2. A FERTŐZŐ KÉPLETEK KIALAKULÁSA ÉS A BEHATOLÁS

A csíratömlőből kicsírázó spóra, különböző gombaképleteket hoz létre, amelye elősegítik a fertőzést: apresszóriumokat, vezikulomokat, fertőző hifákat, hausztóriumokat stb. A szilárd felülettel való érintkezés erős ingert jelent a csíratömlő számára. Az egyszikűek barázdált epidermisze például irányított csíratömlő növekedést idéz elő (MAHESWARI et. al., 1967).

Ahhoz, hogy a gomba a növekedéséhez és szaporodásához szükséges tápanyagot megszerezze, elengedhetetlen, hogy behatoljon a növénybe, esetenként a növényi sejtbe és közvetlen kapcsolatot teremtsen vele. A gombák a gazdanövénybe behatolhatnak közvetlenül az ép felszínen át, természetes növényi testnyílásokon és sebeken keresztül is (GOODMAN et. al., 1986).

A sejt falon keresztüli behatolást sokáig csupán mechanikai folyamatnak tekintették (EDWARDS-ALLEN 1970). Azonban McKeen és Rimmer (1973), valamint Sargent és munkatársai (1973) újabb kísérleti kérdéssé tették a csupán mechanikai behatolást. Például a *Botrytis cinerea* fertőzési szála minden látható jel nélkül behatol a kutikulán át a növény epidermiszébe, anélkül hogy azon lyuk keletkezne. Ebben az esetben valószínűleg a kutikula kémiai degradációja következik be a fertőzési szál lekerekített csúcsánál. Azt már több esetben is bebizonyították, hogy a gombák kutináz enzimet képeznek, így az is valószínűsíthető, hogy a behatolási folyamat szoros összefüggésben van a kutináz enzimmel. A *Botrytis cinerea* fertőzési szálának mechanikai nyomása párosulhat a kutináz enzim kiválasztásával, elősegítve annak behatolását a növény epidermiszébe. Hasonló jellegű az árpa lisztharmat fertőzésekor is a gomba behatolása a növénybe.

A gombák a növényekbe gyakran természetes nyílásokon keresztül is behatolnak például: légzőnyílásokon. A *Plasmopara viticola* zoospórái a szőlőlevelek légzőnyílásaiból származó serkentés hatására jutnak a sztómahoz (ARENS, 1929). Az ilyen típusú behatolásra apresszórium, valamint fertőző hifa képződés is jellemző. Az apresszóriumból egy kisméretű hifa emelkedik ki, amely a légzőnyílás pórusán át behatol a növénybe.

A sebeken át történő behatolás fiziológiai mechanizmusa még nem teljesen ismert, azonban azok a kórokozó gombák, amelyek csak sebeken át képesek behatolni a növénybe, jelentős csoportot alkotnak. Ide sorolhatók a *Fusarium*, *Sclerotinia*, *Ceratocystis* fajok, valamint sok gyenge parazita is mint például a *Penicilum* és a *Rhizopus* fajok. Scheffer és Walker (1953) kísérletei kimutatták, hogy a levágott paradicsomszárakban direkt fertőzés követően, a vágási felület fölötti 15 cm-es távolságban is ki lehetett mutatni a gomba hifáit.

3.1.3. GENERALIZÁLÓDÁST SEGÍTŐ TÉNYEZŐK A GAZDANÖVÉNYBEN

Behatolás után a kórokozó gombák a fertőzés helyéről szétterjednek a növény különböző részeiben. Csak akkor beszélhetünk sikeres fertőzésről, ha a gombaparazita kapcsolatba lép a gazdával, vagyis ha a patogenezis elkezdődik. Ennek hatására általánosságban megállapítható, hogy a gazdasejt protoplazmája granulárisává válik, a sejtmagvak a fertőző hifák irányába vándorolnak, és később méretükben megnövekednek (ALLEN, 1923). A citoplazma mennyiségében megnövekszik, amit az endoplazmatikus retikulum és a riboszómák mennyiségének növekedése is kísér. A fertőzés előrehaladott állapotában a sejtmagvak degenerálódnak. Ha az obligált és fakultatív parazitákon a hausztóriumok, illetve a sejtekbe hatoló adszorbeálódó szervek kifejlődnek, a gazdanövény sikeresen megfertőződik, a patogenezis elkezdődik. A gazdanövény gombafertőzésének és a kolonizálásnak egyik legelső, látható válaszreakciója a gazdasejt papilla képzése. A papilla képzés általános jelenség, ami a gombának és a gazdanövény sejtfalának az érintkezése révén indul be és néhány órán belül befejeződik. A gazdasejt fala és plazmolemmája között fejlődhetnek ki a papillák, amelyek úgyis felfoghatóak, mint a gazdasejt általános sebgyógyulásának a képződményei.

A kórokozók megtelepedésük elősegítésére, megfelelő környezet kialakítására toxinokat, sejfal- és membránbontó enzimeket, növekedésszabályozó anyagokat választanak ki. A toxinok és enzimek termelése inkább a nekrotrófokra, a hormonok termelése mindkét parazitatípusra jellemző.

3.1.3.1. Toxinok, enzimek és növényi hormonok

A toxinok osztályozására már számos javaslatot tettek. Fitotoxinnak nevezünk a növénykórtanban minden olyan, a kórokozó által termelt anyagot, amely a növényre mérgező (GÄUMANN, 1854). A toxinokat leggyakrabban szelektivitásuk alapján csoportosítjuk, így megkülönböztethetünk gazdanövény-specifikus (szelektív) és nem specifikus toxinokat. Az előbbiek már kis koncentrációban is hatnak a kórokozó gazdanövényére, de nincs vagy csupán nagyon elenyésző a hatásuk van a rezisztens növényekre (PRINGLE-SCHEFFER,

1964). A nem specifikus toxinok azonban egyaránt károsítják a kórokozóval szemben fogékony és rezisztens gazdanövényt.

Csoportosíthatunk hatásmechanizmus szerint is, miszerint, az első csoportot a vízháztartást károsító toxinok alkotják. Ide tartoznak a klasszikus hervadást okozó toxinok: ilyenek a fuzarinsav, a likomarazmin és a marticin. A hervadásos tünetet kétféle módon idézhetik elő. Vagy úgy, hogy a párologtatás nagyobb lesz, mint a vízfelvétel, ily módon idézi elő a hervadást a *Fusicoccum amygdali* gomba által termelt fuzikokkin, amely a sztomák záródásának irreverzibilis gátlását okozza (TURNER-GRANITI, 1969). Vagy a plazmamembrán károsításával, amelynek eredményeként a folyadék kiáramlik a sejtek belsejéből és sejtnekrózis alakul ki. Ilyen membránra ható toxin a paradicsom kórokozó gombája, a *Cladosporium fulvum* által termelt glikopeptid.

A második csoportot a nukleinsavak működését gátló toxinok alkotják. Jelenleg a szirigomicin az egyetlen olyan fitotoxin, amelyről hasonló hatást mutattak ki. A DNS-től függő RNS- szintézist gátolja (PENNER et. al., 1969). A kloroplasztizra gyakorolt hatásuk alapján különböztetjük meg a harmadik csoportot. Ezen hatást leginkább az *Alternaria alternata* (tenuis) tentoxinján tanulmányozták. Halloin és munkatársai (1970) mutatták ki, hogy a proplasztisz és a lamella képződését gátolja a tentoxin az uborka szikleveleiben. Ezen kívül szintén gátló hatást fejt ki a ciklikus fotofoszforilációra, valamint a fénytől függő protontranszlokációra (ARNTZEN, 1972), továbbá súlyosan károkat idéz elő a fotoszintézis és a CO₂ megkötés folyamatában.

A toxinok egy újabb és egyben utolsó csoportját alkotják a plazmamembránokra, a plazmalemmára hatást gyakorló toxinok. Kiváló példa erre a viktorin, a fogékony zab szövetéből már öt perccel a viktorin hozzáadása után megnövekedett ionáramlást lehet észlelni (WHEELER-BLACK, 1963).

A toxinok mérgező hatása miatt a toxinrezisztencia elérése egyre inkább előtérbe került az elmúlt évtizedekben. Kutatások bebizonyították, hogy a növény fiziológiai állapota erősen kihat a toxinérzékenységre és ezért a növény ellenállóságát a toxintermelő kórokozóval szemben, fiziológiai állapota jelentősen meghatározza. Erre kitűnő példa, Sarhan és munkatársainak (1982) nagy adagú nitrát-nitrogén kezeléssel teljesen vissza tudták szorítani a paradicsomnál a *Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici* okozta hervadásos betegséget.

Ahogy már a korábbiakban említésre került, ahhoz, hogy a növénykórokozó mikroorganizmusok táplálékhoz jussanak, a növényi sejtfallal kapcsolatba kell lépniük. Ennek elengedhetetlen következménye, hogy kisebb-nagyobb mértékben a növényi sejtfalon át kell hatolniuk. Ennek elérése érdekében egyes kórokozó gombák képesek olyan extracelluláris

enzimek produkciójára, amelyek a növényi sejtfal összetett poliszacharidját lebontják. Erre kitűnő példa volt a már említett *Botrytis cinerea* növény epidermiszébe való behatolásának folyamata.

A növényi növekedésszabályozó anyagok, más néven növényi hormonok fertőzés hatására történő toxikus felhalmozódása a későbbiekben részletesen kifejtésre kerül.

3.2. KUKORICA GOLYVÁSÜSZÖG

A patogén gomba és gazdanövény kapcsolatának megismerése után, ebben a fejezetben egy adott kórokozó csoportra és azon belül is a dolgozatom fő témáját képviselő kórokozó faj bemutatására szeretnék kitérni.

A növény patogén gombák egy jelentős csoportját az üszöggombák alkotják (PETHŐ, 1961). Az üszöggombákról általánosságban elmondható, hogy mérhetetlen károkat okoznak a mezőgazdaságban. Rendkívüli elterjedtségük, a fertőzött növény fajok nagy száma, s az okozott kár alapján méltán tekinthetjük az üszöggombákat növénykórtanilag az egyik legfontosabb gombacsoportnak. A fertőzés a pázsitfűvek között a legelterjedtebb: a számon tartott 1162 üszögfaj közül 623-nak pázsitfű a gazdanövénye (HALÁSZ, 1965). Tekintve, hogy a pázsitfűvek családjába számos fontos kenyérgabona, illetve takarmánynövény tartozik, az üszögfertőzések biológiája valamint az ellenük való védekezés már régóta erőteljesen a tudományos kutatások középpontjában áll.

Kísérleteim témája a kukorica golyvásüszögje volt, így dolgozatomat kiemelten-e kórokozó jellemzésével folytatom.

3.2.1. KÓROKOZÓ NEVE, EREDETE, RENDSZERTANI BESOROLÁSA, GAZDANÖVÉNYKÖRE

Kórokozó neve:

Ustilago maydis (DC.) Syn.: *Ustilago zaeae*

Eredete:

Az üszöggombák között különleges helyet foglal el a kukorica golyvásüszög, az *Ustilago maydis*. A betegség, mint a gazdanövénye is amerikai eredetű. Az első adatokat az *Ustilago maydis*-ről az 1960-as és 1970-es években rögzítették Észak-Karolinában (CHRISTENSEN, 1963), Európában pedig 1815 óta ismeretes és Franciaországban jelent meg először. Napjainkban, már szinte mindenhol elterjedt, gyakori betegség, Magyarországon az utóbbi években csemege és vetőmag kukoricában okozott jelentősebb minőségi és mennyiségi kárt (ZSOMBIK, 2007).

Rendszertani besorolása:

Törzs: *Basidiomycota*
Rend: *Ustilaginales*
Család: *Ustilaginacea*
Nemzetség: *Ustilago*
Faj: *Ustilago maydis*

Gazdanövényköre:

Kukorica

3.2.2. TÜNETEK

A golyvásüszög a kukorica valamennyi fiatal részét megfertőzheti, amíg az növekedésben van (RADÓCZ, 2010). A növény az első levél kifejlődésétől a teljes érésig fogékony a fertőzésre. Különösen nagy a fertőzés az internódiumok alsó részén, a csöveken, a leveleken és a hím virágzatokon, ritkábban pedig a földfelszín közelében lévő gyökereken. A fertőzés helyén fekete üszögspóra tömeget tartalmazó kisebb-nagyobb daganatok, golyvák képződnek. A daganatok alakja, formája igen változatos, borsó nagyságtól az ököl, sőt a gyerekfej nagyságáig (15 cm széles és 20 cm hosszú) terjedhet és elérheti akár a 2 kg súlyt is (1-2. kép).



1-2. kép: A fertőzés hatására képződött golyvák a kukoricán (Fotó: Frommer D., 2013.)

Jellemző, hogy a hím és a női virágzatok átalakulhatnak eltorzult, több centiméter nagyságú részdaganatokká. Az egész virágzat üszögdaganattá való átalakulása azonban ritkán fordul elő (UBRIZSY-VÖRÖS, 1968). A részdaganatok mellett a kukorica csövön egyes szemek

egészségesek maradhatnak és normálisan fejlődhetnek. Címerfertőzéskor a daganatok súlya alatt a virágzati tengely eltörhet.

A fertőzött hím virágok tengelye a daganatok súlya miatt lekonyulhat. A leveleken a spóráképző daganatok főként a vastag erek mellett fejlődnek. Ezek az 1-2 cm magas hólyagszerű képződmények, amelyek egyetlen fertőzésből kiindulva, 10-20 cm hosszra is elnyúlhatnak. A levélen található golyvák először kemények és vörös színűek, később megfehérednek, körülöttük a levél többi része sárgul, elszárad, elhal.

A szár fertőződése következtében görbülés, deformálódás jelentkezhet, a tő steril maradhat, sőt a daganat fölött a növény el is halhat. A száron és a virágzatokon fellépő fertőzés különleges rendellenességet okozhat. A női virágzatok megnyúlhatnak, a csúcson pedig hím virágzatok képződhetnek, de épp így a hím virágzatokon is jelenhetnek meg női virágok. Ezzel az anomáliával akkor is találkozhatunk, ha a virágzat nem fertőződött, de a gyökéren vagy az alsó internódiumon van egy üszögös daganat.

Az éretlen daganatok kezdetben általában zöldek, majd hamarosan ezüstösen fénylő fehéres szürkévé változnak (HORVÁTH, 1995). Belsejük kezdetben fehér szivacsos, később sárgás, szürkés állományú, végül pedig fekete portömeggé alakul át. A golyvát befedő papírvékonyágú burkot kívül a gazdanövény sejtjei, belül pedig az erekhez tapadó hifák vékony szövevénye alkotja. A daganatok belseje tele van töménytelen mennyiségű üszögspórával. A spóratömegben vékony rostokat, szürkés színű fonalakat és hártyákat is találunk, amelyek a kukorica még teljesen el nem pusztult edénnyalábjaiban a maradványai. A spórák tömege feketésbarna, kezdetben nedves, tapadós, kenhető, majd megérve száraz por.

3.2.3. KÓROKOZÓ MORFOLÓGIÁJA

Az üszögspóra kicsírázott promicéliuma négysejtű. A sejtek oldalából és a csúcssejt felső részéből tojásdad alakú sporidiumok (bazidiospórák) erednek. A gazdanövényt általában a sporidium kopulációval vagy szomatogámiával létrejött dikariotikus hifa fertőzi. Az *Ustilago maydis* esetében azonban az egysejtmagvú sporidiumok kopuláció nélkül is csíráznak és fertőző micéliumot hajtanak (SNETSELAAR-MIMS, 1993). A haploid micéliumok bármely még növekedésben lévő részein be tudnak hatolni a gazdanövény szöveteibe, megfertőzve azt. Daganatok képződésére azonban csak akkor kerül sor, ha a növényben levő micélium egy ellentétes nemi jellegű micéliummal egyesül. Ezek az úgynevezett szekunder micéliumok fejlesztik ki a jellemző golyvát, amelynek kialakulása után interkalárisan létrejönnek a fiatal kétsejtmagvú teliospórák. A micéliumok a gazdanövényben főként intercellulárisan növekednek és különböző alakú elágazásokat bocsátanak ki. A teliospórák (üszögspórák)

gömbölyűek 8-11 µm méretűek, vastag falúak, fekete színűek és felületük finoman szőrözött (GLITS-FOLK, 2000).

3.2.4. KÓROKOZÓ BIOLÓGIÁJA

A fertőzött kukoricaszárak a szélben összeütődnek, a daganatok felszakadnak és üszögspórák szabadulnak fel. A spórákat a szél szétfújja, és a talajba veri. A kórokozó ezekkel az úgynevezett teliospórákkal telel a talajban, növényi maradványokon és kukoricaszemeken. A talajba akár 3-4 évig is képesek fennmaradni. Nedvesség hatására a teliospórák kicsíráznak és négysejtű promicéliumot fejlesztenek, amelyről laterálisan bazidiospórák fűződnek le. Sarjadzással a bazídiumok sporidiumok tömkelegét hozhatják létre, amelyek a szél segítségével rákerülnek a kukorica még fejlődésben lévő részeire. Ott kicsíráznak és haploid hifát fejlesztve légzőnyílásokon vagy sebzéseken keresztül fertőzik meg a növényt (WALTER, 1934). Megbetegedés azonban csak abban az esetben alakulhat, ki ha a megtámadott szövetekben egy másik ivarjellegű sporidiumból származó haploid hifával találkozik és megtörténik a szomatogámia (NICHOLAS, 2004). A létrejött dikariotikus (két sejtmagvú) hifa a fertőzés helyéről nem terjed szét, ezért tömeges fejlődésével lokális tüneteket okoz. A daganatok körülbelül 2 hét múlva jelennek meg és 8-10 napon belül teljes nagyságukat eléri. A minden daganat külön fertőzés eredménye. Nekrózissal a károsítás helyén nem találkozunk, mert a gomba enzim segítségével vonja ki a sejtekből a tápanyagot, anélkül, hogy a gazdanövény protoplazmáját tönkretenné.

3.2.5. GAZDASÁGI JELENTŐSÉGE

Szinte bárhol előfordulhat, ahol kukoricát termesztene. Hazánkban a kukoricát állandóan fertőzi, fertőzése és kártétele azonban évről-évre változó. A gomba polifériációjával együtt képződő daganatok energiát vonnak el a többi szemtől, jelentősen csökkentve a termés mennyiséget (UBRIZSY, 1965). Az országos fertőzés a felmérések alapján több éves átlagot figyelembe véve 2-10% körül alakul. Vizsgálatok szerint 10%-os fertőződés esetén akár 3,5% termésvesztéssel is számolhatunk. Legsúlyosabb károkat csőfertőzés esetén okoz, ilyenkor a beteg növény termésvesztése elérheti akár a 15-40 %-ot is (MENYHÉRT, 1985).

3.2.6. ELTERJEDÉS ÉS ELŐREJELZÉS

A golyvásüszög legfontosabb fertőzési forrása a talaj, ugyanis az elsődleges fertőzés a talajba került és ott áttelelt spóráktól ered. A spórák a talajon, trágyacsomókon, trágyalében kicsíráznak, a belőlük felszabaduló légkonídiumok pedig a szél vagy a légmozgás

segítségével a növényre jutnak és megfertőzik azt. Fontos, hogy a spórák csírázása különböző talaj adottságok mellett eltérő lehet. Az istállótrágyázás, a bőséges nitrogén ellátás és az öntözés fokozza a növények fogékonyságát.

A talaj állapota mellett a klimatikus tényezők is befolyásolják a betegség kialakulását. A teliospórák 8 °C fölött már csíráznak, az optimum 26-34 °C között van. A sarjkonídium képződésének optimális hőmérséklet pedig 20-26 °C. Esős meleg nyarak, a gyakori viharkárok, jégesők is megnövelik a fertőzés valószínűségét (KESZTHELYI et. al., 2008). A szeles időjárás pedig a spórák terjedésének kedvez.

Általánosságban elmondható az is, hogy minden növényi sérüléssel járó mechanikai hatás, kapálás, címerezés, rovarragás (fritlégy, kukoricamoly, kukoricabogár, gyapottok bagolylepke), vadkár, jégeső is növeli a fertőzés valószínűségét. Kitűnő példa erre, hogy a kukorica fiatalkori megbetegedése összefüggésben van a fritlegyek fellépésével, ugyanis a fritlegtől fertőzött tövek nagyobb arányban fertőződnek golyvásüszöggel (DOLINKA-MANNINGER, 1962).

3.2.7. VÉDEKEZÉS

A kukorica golyvásüszög elleni védekezés fő iránya az ellenálló fajták termesztése. Agrotechnikai eljárásokkal csak mérsékelni lehet a golyvásüszög kártételét. Tekintve, hogy a fertőzés elsősorban a talajból indul ki, a növények gondos betakarítása és a maradványok mély alászántása a betegség megelőzése szempontjából igen fontos. Ezen kívül elengedhetetlen a vetésforgó alkalmazása, valamint a monokultúra kerülése, amely nagymértékben elősegíti a kórokozó fennmaradását a talajban (GLITS et. al., 1997). Ezek mellett fontos az egyoldalú N-trágyázás kerülése, kiegyensúlyozott tápanyag ellátás, valamint minél nagyobb állománysűrűség alkalmazása.

Fungicides kezelések közül egyedül a vetőmagcsávázás, ami védelmet nyújt a kórokozóval szemben, hiszen a spórák elölésével megakadályozza a kórokozó széthurcolását. Ezen kívül elengedhetetlen a rovarok elleni vegyszeres védekezés is, amely a rágások okozta mechanikai sérülés nyomán kialakuló fertőzések megelőzését segíti elő.

3.3. ANYAGCSERE VÁLTOZÁSOK A FERTŐZÖTT NÖVÉNYBEN

A növényi kórélettan története mintegy 50 esztendő múltra tekint vissza. Ugyanígyen idős a magyarországi kórélettani kutatás is. Mind a humán, mind a növénypatológia történetében először a leíró, morfológiai irányzat vált általánossá. A kutatások e szakaszára az volt a jellemző, hogy a kutatók nem annyira a betegségekkel, illetve a megbetegedett növényvel,

hanem inkább a kórokozókkal foglalkoztak (LÉVAI, 1975). Ennek következtében a gyakorlati növényvédelmet sem a beteg növény kóros életfolyamatainak tudatában alakították ki, hanem a kórokozó fejlődésmenetének ismeretében. A növénykórtanban bekövetkezett szemléletváltozást azonban azt eredményezte, hogy a vizsgálatok középpontjába a megbetegedett növény kóros életfolyamatai kerültek.

A növénykórtan mellett gyakorlati növényvédelmi szempontból is fontos lehet a fertőzött növények életfolyamatainak a feltárása. Ez a kérdés akkor került a növényvédelem számára az érdeklődés középpontjába miután nyilvánvalóvá vált, hogy szisztémikus fungicidekkel akár gyógyítani is lehet a beteg növényt (kísérletek bebizonyították, hogy a *Plasmopara viticola*-val fertőzött szőlőn cymoxanil gombaölőszeres kezelés hiperszenzitív reakciót váltott ki, TRINCI-RYLEY, 1984). Így a növényvédelem figyelme is egyre inkább a megbetegedett növény kóros életfolyamataira irányult. Mindezek alapján elengedhetetlen, hogy a fertőzés hatásait a növény oldaláról is megvizsgáljuk. Dolgozatomban a fertőzés hatására bekövetkező néhány anyagcsere folyamat (fotoszintézis, légzés, valamint a növekedésszabályozó anyagok termelésének) változásaira térek ki.

3.3.1. GOMBAFERTŐZÉS HATÁSA A FOTOSZINTÉZISRE

A legtöbb esetben a beteg növény fotoszintetikus aktivitása csökken. Azok a betegségek, amelyek nekrotikus tüneteket okoznak általában a kloroplasztiszokra hatnak és így befolyásolják a fotoszintetikus folyamatot. Főként a fakultatív paraziták által előidézett betegségeknél primér tünet a kloroplasztiszok degenerációja, aminek következménye, hogy a klorofil tartalom csökken és kisebb lesz a CO₂ megkötés is (EDWARDS, 1970). Az obligált paraziták esetében a folyamat ennél bonyolultabb. A zab rozsdabetegsége az általános károsodáson túlmenően, a levelek RNS tartalmát is csökkenti. Ez különösen a betegség késői stádiumára jellemző, ami valószínűleg az öregedés (szenescencia) hatásának tulajdonítható (TANI et. al., 1973). Szintén a rozsdával fertőzött zabból mutatták ki, hogy a fertőzés a klorofiltartalmat is csökkenti, így tehát az általános fotoszintetikus aktivitás nagy valószínűséggel visszaszorul a levelekben.

Ismételten megemlíthető az *Alternaria tenuis* tentoxinja is, amely a fotofoszforilációval kapcsolatos folyamatok gátlásával, valamint a kapcsolt elektronáramlás gátlásával akadályozza a fotoszintézist (ARNTZEN, 1972).

Montalbini és Buchanan (1974) a lóbab-rozsdagombájának vizsgálata során talált olyan toxikus anyagot, amely a kloroplasztiszban specifikusan gátolja a nem-ciklikus elektrontranszportot.

A gombával fertőzött növényekben, nagy általánosságban a szén-redukciós folyamatok is csökkennek. Kivételt képeznek ez alól a rozsdabetegségek, mert ebben az esetben a betegség korai stádiumában fokozódik a CO₂ megkötés. Ellentétben azonban a rozsdabetegségekkel, a lisztharmattal fertőzött árpa esetében a CO₂ fixálás gátlása jelentős és két fázisban zajlik le. A gátlás első fázisa a gomba sporulálása előtt, vagy a sporuláció korai szakaszában fordul elő, amikor még nem láthatóak klorózisok a levélen. A második fázisa körülbelül hat nappal az árpa lisztharmat fertőződése után indul meg, amikor a klorotikus tünetek már láthatóak.

Szintén a fertőzés hatására változik meg a fotoszintézis termékeinek és a tápanyagoknak a szállítása. Az obligált paraziták esetében, a fertőzés hatására a transzlokáció a nem fertőzött szövetektől, a fertőzött szövetek irányába növekszik. A tápanyagexport pedig csökken a fertőzött szövetekből (POZSÁR-KIRÁLY, 1966).

3.3.2. A GOMBAFERTŐZÉS HATÁSA A LÉGZÉSRE

Legszembetűnőbb anyagcsere-változás a beteg növény légzésintenzitásának a megemelkedése (FARKAS-KIRÁLY 1958; SHAW, 1963). A különböző stresszek, a kémiai vagy mechanikai károsítások, valamint a sebek a növény légzésének fokozódását idézik elő. Ez egyaránt jellemző az obligált és a fakultatív paraziták esetében is. Az első respirációs emelkedés rendszerint a látható tünetek megjelenésekor észlelhető, majd a sporuláció idején éri el a maximális szintet végül pedig csökken. Kutatások bebizonyították, hogy az *Erysiphe graminis* által fertőzött árpában a légzésnövekedés sokkal nagyobb volt a gombakolóniák közepén, mint a szomszédos szövetekben. A légzés emelkedésének két oka is lehet. Az egyik a légzés és az oxidatív foszforiláció szétválasztása. Ebben az esetben a szétválasztás eredményeként az ADP felhalmozódása magas szintet ér el, ami segíti a nagy respirációs ráta kialakulását. A másik pedig, hogy a növény légzését automatikusan serkenthetik azok a szintetikus folyamatok, amelyek a beteg növényben megnövekedtek. Ebben az esetben az ATP felhasználás fokozódik, az ADP szintje itt is nagyobb lesz és ennek eredményeként szintén emelkedik a respirációs ráta.

A respirációs ráta emelkedésén kívül a beteg szövetek hőmérséklete is nagyobb, mint az egészségeseké. A hőmérsékletemelkedés körülbelül 0,3-0,7 °C a lisztharmat és a rozsdabetegségek esetében (YARWOOD, 1953).

Míg az egészséges növényben a legfontosabb a légzésanyagcsere út a glikolízis -citrát-ciklus - citokróm elektrontranszport rendszer, addig a beteg növény légzésének egyik legjellegzetesebb változása, az alternatív légzési anyagcsere utak, a pentóz-foszfát út és a különleges végoxidázok aktivitásának a növekedése.

Jelenleg egyértelmű bizonyíték nincs arra, hogy a fertőzött növények intenzívebb légzése haszontalan volna. Egyes kutatások szerint, azonban a rozsdafertőzött búza több oxigént igényel az egységnyi RNS szintézishez, mint az egészséges búza, ez bizonyíthatja, hogy valójában a légzés hatékonysága csökkent a fertőzött növény esetében (WHEELER-HANCHEY, 1960).

3.3.3. NÖVÉNYI NÖVEKEDÉSSZABÁLYOZÓ ANYAGOK SZEREPE A PATOGENEZISBEN

Növényi növekedésszabályozó anyagokat más néven növényi hormonoknak nevezzük. Számos betegség esetében a növekedési rendellenességek a hormonális egyensúly változásaira vezethetők vissza, ilyen például az abnormális növekedés vagy törpülés, tumorok, sejtburjánzások kialakulása. A toxinokkal összehasonlítva a legnagyobb különbség, hogy a növényi hormonok az egészséges növényi szövetekben is előfordulnak, de a fertőzés hatására termelődésük megnövekedhet, vagy pedig lecsökkenhet, kóros folyamatokat indítva meg a növényben. Ilyen nagyobb mérvű termelődés okozta túlzott növekedés tapasztalható például a rizs „bakanae” betegsége (*Gibberella fujikuroi*) esetében, az *Albugo candida*, valamint a *Taphrina deformans* esete pedig kitűnő példa a torznövekedések képződésére.

3.3.3.1. Auxinok a fertőzött növényben

Auxinoknak nevezzük a növekedésserkentő tulajdonságokat mutató indol származékokat. Ezek legjellegzetesebb képviselője az indol-3-ecetsav (IES). A fertőzött növények egész sorában mutatták már ki a megemelkedett auxin koncentrációt. Számos esetben a fertőzés hiperauxinitást is eredményezhet. Bizonyos betegségek esetében, mint az *Albugo candida* (fehérsömör), a *Plasmodiophora brassicae* (gyökérgolyva) (BUTCHER et. al., 1974) és a *Phytophthora infestans* (burgonyavész) esetében az indol –ecetsavon kívül az indol-acetonitril szintje is megemelkedik és hiperauxinitás alakul ki. Hasonlóan az előbbi betegségekhez az *Ustilago maydis* esetében, a fertőzött növények tumoros szöveiteiben is magasabb az IES-szintet mutattak ki, mint az egészséges szövetekben (TURIAN-HAMILTON, 1960). Reingard és Pashkar (1958) szerint a *Synchytrium endobioticum* által előidézett tumorokban is hasonlóan megnövekedett auxin tartalom figyelhető meg.

A megemelkedett auxin mennyiség három okra vezethető vissza. Az első, hogy a fertőzés hatására az auxinszintézis emelkedik. A második, hogy a kórokozó termel auxint a fertőzött növényekben. Ezt bizonyítja, hogy egyes patogének, mint például az *Ustilago maydis*, a *Melampsora lini*, a *Gymnosporangium juniperi-virginianae* és a *Taphrina deformans* képesek auxin képzésére axeniás tenyészetekben (SOMMER, 1961; WOLF, 1952). A harmadik pedig,

hogy a gazdanövény IES-oxidáz enzimjének aktivitása fokozódik, amit az *Uromyces pisorum* fertőzött *Euphorbia cyparissias* esetében sikerült először bizonyítani (PILET, 1960-61).

3.3.3.2. Citokininek a fertőzött növényben

A sejtosztódás indukálására képes izopropén oldalláncokkal rendelkező adenin származékokat citokininek nevezzük. Az auxin mellett valószínűleg a megnövekedett citokinin aktivitás is hozzájárul az abnormális sejtosztódás, torz képződmények, golyvák és tumorok kialakulásához. Ezt az elméletet támasztja alá, hogy megnövekedett citokinin aktivitást mutattak ki a *Taphrina deformans*-szal fertőzött őszibarack leveleken (SZIRÁK et. al., 1975).

Egy másik jellegzetes tünet a biotróf paraziták fertőzésekor esetlegesen megjelenő „zöld szigetek”. Főként a lisztharmat és a rozsdafertőzések esetében figyelhető meg, hogy a fertőzés helye körül zöld gyűrűk alakulnak ki. Ezekben a „szöveti szigetekben”, viszonylag kevesebb klorofil bomlik le, az RNS és a fehérjék szintézise fokozottabbá válik és tápanyag halmozódik fel, annak érdekében, hogy a fertőzött szövetrészt minél tovább életben maradjon, hiszen a kórokozót csak élő sejt képes táplálékkal ellátni. Ugyanezen hatás a távolabbi szövetekből, azonban elvonja a táplálékot és öregítő hatást vált ki. Ezt a folyamatot segítik elő a citokininek, amelyek felhalmozódva a fertőzés helyén juvenilisen tartják a zöld szigeteket. Király és munkatársai (1967) bizonyították be, hogy a rozsdafertőzött bab és lóbab levelekből készített kivonatokban, a citokininek aktivitása magasabb.

3.3.3.3. Gibberellinek a fertőzött növényekben

A *Gibberella fujikuroi* által előidézett, úgynevezett *bakane* rizsbetegség esetében a gomba által termelt gibberellinsavat először toxiként kezelték. Hamarosan kiderült azonban, hogy a gibberellinsav valójában természetes növényi hormon (STOWE-YAMAKI, 1957). A fertőzött növények növekedése nagyon sok esetben gyors, magasságuk feltűnően nagy a gibberellinek hatására. *Gibberella fujikuroi*-val fertőzött rizs példája után, a *Puccinia punctiformis*-szal fertőzött *Cirsium arvense* növény esetében mutatták ki, hogy összefüggés van a fertőzött növény rendellenes gyors növekedése és gibberellin tartalom között (BAILISS-WILSON, 1967).

A fertőzések hatására az óriásnövekedés mellett törpenövés is kialakulhat. Ilyen esetekben a gibberellin tartalom valószínűsíthető, hogy kisebb a fertőzött növényben, az egészséges kontrollhoz képest. Erre kitűnő példa az *Ustilago violacea*-val fertőzött *Silene vulgaris*, ahol a fertőzött növény törpülése szoros összefüggésben volt a csökkent gibberellinsav tartalommal (EVANS-WILSON, 1971).

3.3.3.4. Öregedési hormonok (etilén és abszcizinsav) a fertőzött növényben

Az etilén az egyetlen szobahőmérsékleten gáz halmazállapotú hormon. Számos gombabetegségnél jellemző a fokozott etilén szintézis, amelyeknek nagy része olyan tüneteket okoz, mint a szenescencia, vagyis a levelek klorózisa, hullása, szövetek nekrozisa.

A patogenezisben betöltött szerepe az etilénnek akkor vált igazán fontossá, amikor kiderült, hogy etilénes kezeléssel rezisztenciát lehet indukálni az édesburgonyában a *Ceratocystis fimbriataval* szemben. Ennek oka, hogy a peroxidáz, polifenol-oxidáz, fenilalanin-anmonia-liáz enzimek és fitoalexinek szintézisét serkenti, illetve a kész enzimeket aktiválja. A fitoalexineknek és az enzimeknek pedig nagy jelentőséget tulajdonítanak a betegség-ellenállóság kérdésében.

Fontos, hogy nem csak rezisztenciát, de fogékonyságot is kialakíthatunk az etilén segítségével. A búzában etilénes kezeléssel fogékonyságot lehetett indukálni a szárrozsdaival szemben (DALY et. al., 1970).

A másik tipikus öregedési hormon és növekedés gátló anyag az abszcizinsav. Legfontosabb élettani hatásai az RNS-szintézisek és a mag csírázásának a gátlása, a levélhullás, hidegtűrés és dormancia indukálása. A nagyobb abszcizinsav mennyiséget a fertőzött növényben nagyon nehéz ok-okozati viszonyban kimutatni. Valójában eddig egyetlen egyszer sikerült, a *Verticillium albo-atrum*-mal fertőzött paradicsom esetében a beteg növényben a megemelkedett abszcizinsav mennyiséget kimutatni. A hormon szintje itt ötszörösére emelkedett a fertőzött paradicsomban (PEGG-SELMAN, 1959).

3.4. GOMBAFERTŐZÉSEKKEL SZEMBENI REZISZTENCIA

A gazdanövény tulajdonságai között a kórokozó visszaszorításáért, leküzdéséért felelős tulajdonságokat ellenállóképesség vagy rezisztencia kifejezéssel jelöljük. Az ellenállóság a növény biológiai felépítésén alapuló, olyan tulajdonságok összessége, amelyek révén a növény a kórokozó fertőzését, megbetegítő képességét csökkenti, vagy teljesen meggátolja. A rezisztencia az élőszervezetek azon képessége, melynek segítségével ellenáll a külső ártó behatásokkal szemben. Rezisztencián nemcsak a kórokozókkal szembeni úgynevezett patológiai rezisztenciát, hanem a rovarokkal szembeni ellenállóságot és a klimatikus un. ökológiai rezisztenciát (szárazságtűrés, télállóság, állóképesség stb.) is értjük.

A gazdanövény és kórokozó közötti kölcsönhatás a rezisztenciaformák szempontjából igen sokféle lehet. Egy növény vagy rezisztens, vagy pedig fogékony lehet egy adott kórokozóval szemben, attól függetlenül, hogy kompatibilis vagy inkompatibilis kapcsolatról van e szó. A gyakorlatban azonban nem könnyű ilyen éles határvonalat megállapítani e két szélsőséges eset

között. Ennek megfelelően gyakran előfordulnak átmeneti formák is. Ilyenkor az adott növényt mérsékelten rezisztensnek vagy mérsékelten fogékonnak nevezhetjük az adott kórokozóval szemben. Összefoglalva tehát a növény fogékonyságot, rezisztenciát és átmeneti reakciót mutathat a fertőzés hatására.

A fogékony növény esetében két altípus az álrezisztencia és a tolerancia fordulhat elő. Álrezisztenciáról abban az esetben beszélhetünk, amikor a növény térben és időben valamilyen oknál fogva el van zárva a kórokozótól. Ilyen eset, mikor a korai érés vagy klimatikus tényezők miatt nem jöhet létre járványszerű fertőzés (RUSSEL, 1978). Tolerancia pedig akkor fordul elő, ha egy növény ugyan fogékony és súlyosan fertőződik az adott kórokozóval, azonban a termés hozama alig csökken, vagyis „tolerálja” a betegséget.

A rezisztens növény esetében megkülönböztetünk szerzett és öröklött rezisztenciát. A kettő közötti különbség, hogy míg az öröklött rezisztenciát a növény genetikusan hordozza, addig a szerzett rezisztenciát egy előzetes fertőzés vagy kezelés idézi elő. Ennek megfelelően a szerzett rezisztencia abiotikus (például vegyszer) vagy biotikus (valamilyen kórokozó) faktorról indukálható. Hatását tekintve pedig lehet a fertőzés helyén ható lokális, vagy távolabb ható szisztémikus rezisztencia. Itt fontos megemlíteni, hogy a rezisztenciához hasonlóan a fogékonyságot is lehet indukálni (szerzett fogékonyság).

Az öröklött rezisztencia lehet rasszspecifikus (vertikális) és nem rasszspecifikus (horizontális). Általában a vertikális rezisztenciát hiperszenzitív nekrosis jellemzi, kevés gén szabályozza, már csíranövény korban kifejlődik és a környezeti tényezők alig befolyásolják. Két csoportját az aktív és passzív formát különböztetjük meg. Aktív reakció, amely a kórokozóval való közvetlen találkozáskor alakul ki, viszont visszahúzódik, amikor a kórokozó hatása megszűnik. A gazdanövény a fertőzés hatására kórokozótoxikus anyagokat, valamint növényi szövetelhalást okozó kémiai anyagokat termel. Passzívnak pedig akkor minősíthető a reakció, amikor a növénynek egy eleve meglevő mechanikai és/vagy kémiai gátolja a kórokozó megtelepedését, vagy fejlődését.

A vertikális és horizontális rezisztencia közötti legnagyobb eltérés, hogy a horizontális nem jár együtt szöveti nekrozissal. Az ellenállás inkább úgy nyilvánul meg, hogy az inkubációs idő meghosszabbodik, a megjelenő spóratelemek száma lecsökken, a kifejlődő, spóratelemek kisebbek lesznek és bennük kevesebb spóra képződik. Ennek eredménye egyrészt a kisebb károsodás másrészt a kisebb járványveszély.

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

A kukoricafajták golyvásüszög érzékenységének tesztelésére a Debreceni Egyetem Agrár- és Műszaki Tudományok Centrum, Növénytudományi Intézet, Mezőgazdasági Növényteni-Növényélettani és Biotechnológiai Tanszék laboratóriumában és klímaszobájában került sor.

4.1. GOMBÁK IZOLÁLÁSA, TENYÉSZTÉSE

A klamidospórákat fertőzött szántóföldi kukorica fajtákból izolált golyvából nyertem. A gombát a törzsnek megfelelő folyékony és szilárd táptalajon neveltem. A törzsek fenntartásához szilárd (agaros) táptalajt, az érzékenységi vizsgálatokhoz folyékony és szilárd táptalajt egyaránt használtam.

4.1.1. TÁPTALAJ ÖSSZETÉTELE

PSZA (szintetikus agaros) táptalajhoz

P5X	200 ml
Desztillált víz	800 ml
Szacharóz	50 g
Agar	20 g
Alanin	2 g
Glutaminsav	0,5 g

A fenti összetevők 1 literre vonatkoztatva.

Folyadéktenyészethez

P5X	200 ml
Desztillált víz	800 ml
Szacharóz	50 g
Alanin	2 g
Glutaminsav	0,5 g

A fenti összetevők 1 literre vonatkoztatva.

P5X (törzsoldat) táptalajhoz

KNO ₃	25 g
KH ₂ PO ₄	7,5 g
Na ₂ HPO ₄ · 12H ₂ O vagy 2 H ₂ O	5 g vagy 2,48 g
MgSO ₄ · 7 H ₂ O	0,5 g (külön oldva)
Na ₂ SO ₄ · 10 H ₂ O vagy vízmentes	10 g vagy vízmentesen 4,4 g

CaCl ₂	nyomokban
Nyomelem oldat (Holiday)	5 ml

A fenti összetevők 1 literre vonatkoztatva.

Nyomelem oldat (Holiday) összetétele (HOLIDAY,1961)

Bórsav	30 mg
Mangán klorid	70 mg
Cink klorid	200 mg
Nátrium molibdát	20 mg
Ferri klorid	20 mg
Réz szulfát	200 mg
Desztillált víz	500 ml

A fenti összetevőkből 4 ml 1 literre vonatkoztatva.

Mind a folyékony, mind pedig a szilárd táptalaj sterilizálást követően került felhasználásra. A sterilizálás minden esetben, autoklávban 121 °C-on 20 percig tartott.

4.1.2. A GOMBA SZAPORÍTÁSA

A kukorica fertőzéséhez az ép golyvát steril körülmények között felvágtam és a klamidospórákat szilárd agar-agar táptalajra szórtam. A klamidospórákból kifejlődő telepekből tetszőleges számút ferde agarra oltottam át. A ferde agaron kifejlődő telepből a gombákat folyékony tápoldatra oltottam. Egy napos rázatást követően a sporidiumszuszpenziót hígítottam, majd a hígított szuszpenziót szilárd táptalaj felületén szélesztettem. A jól elkülönülő telepeket külön-külön ferde agarra oltottam, majd az új telepek kialakulása után hűtőszekrényben 4 °C-on tároltam. Az így előkészített monosporidiális törzseket használtam a kompatibilitási teszthez, illetve a kompatibilis törzseket is azonos módon tartottam fenn, illetve tároltam.

4.1.3. KOMPATIBILITÁS MEGHATÁROZÁS

Sikeres fertőzés, valamint tumor képződés csak akkor jöhet létre, ha két különböző monosporidiális törzs egymással kompatibilis, vagyis képes dikariotikus hifát létrehozni. Ebben az esetben fehér légmicélium képződése jellemző.

A fertőzéshez szükséges monosporidiális telepeket hígítás során nyertem. A kompatibilitást légmicélium képződés alapján határoztam meg.

A ferde agaros táptalajon tárolt törzseket 300 ml folyékony táptalajt tartalmazó Erlenmayer lombikokba oltottam át, majd rázógépen 24 óráig 20 °C-on rázattam. Az így kapott gomba

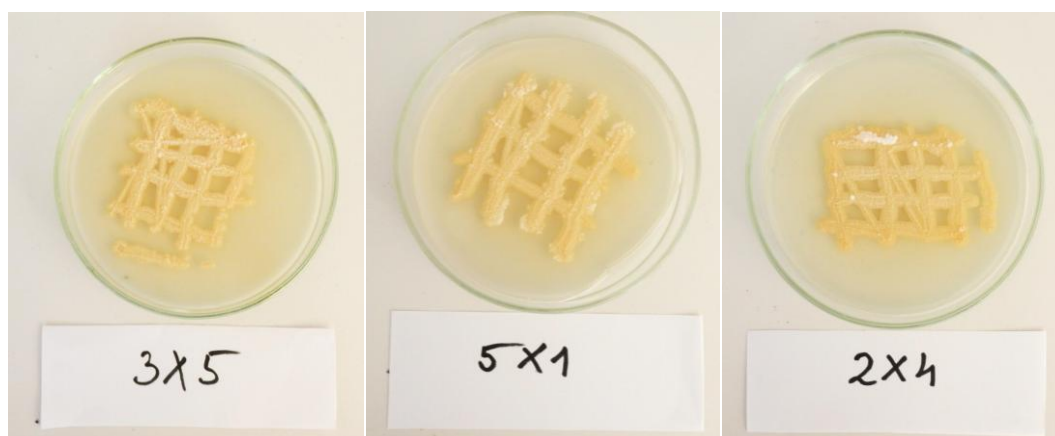
szuszpenziót 100, 10 000 valamint 1 000 000 - szorosára hígítottam, ezt követően agar-agar táptalajon szélesztettem. A táptalajokat pedig 72 órára 24 °C-os termosztátba helyeztem. Monosporidiális, vagyis egymástól jól elkülöníthető, önálló törzseket az egymillió szoros hígítás eredményezett. Ezekből a törzsekből 6-ot ferde agarra átolítottam. A 6 különálló törzset pedig szilárd agar-agar táptalajon egymással kereszteztem (3. kép).



3. kép: Az agar-agar táptalajok, felületükön az egymással keresztezett gomba törzsekkel, valamint a ferde agar táptalajon tárolt 6 törzs

(Fotó: Frommer D., 2012.)

Ahogy a 4-5-6. képek is szemléltetik légmicélium képződést a 3x5, 5x1 valamint a 2x4-es törzseknél figyeltem meg, így kompatibilisnek is ezek a törzsek bizonyultak.



4-5-6. kép: Légmicélium képződés az egymással kompatibilis törzseknél (Fotó: Frommer D.)

A kompatibilitás bizonyítása végett néhány kukorica csíranövényen próbafertőzést végeztem. A fertőzéshez az inokulumot a két kompatibilis monosporidiális törzs 24 órás folyadéktenyészetének 1:1 arányú keveréke biztosította.

4.2. A PRÓBAFERTŐZÉS

4.2.1. A KUKORICA ELŐNEVELÉSE

Az átválogatott kukoricaszemek felületéről a csávázó szert 96%-os alkohollal távolítottam el, majd az alkohol maradványait desztillált vízzel lemostam. Ezt követően a kukorica magvak felületét 25 percig tartó 6 %-os H_2O_2 kezeléssel sterilizáltam. A sterilizálást követően a H_2O_2 nyomait többszörös steril desztillált vizes öblítéssel eltávolítottam. Az utolsó öblítő folyadék az 5×10^{-3} $CaSO_4$ volt, ebben négy óráig áztak a szemek. Ezzel az utolsó kezeléssel gyorsabb és egyenletesebb csírázás volt elérhető.

A magvakat nedves szűrőpapír között csíráztattam, úgy hogy a geotrópos viselkedésüknek megfelelő pozícióban voltak. Ez lehetővé tette, hogy egyenletes növekedésű hajtásokat és gyökereket kapjunk, ami megkönnyítette a későbbi munkálatokat. A csíráztatás termosztátban történt 22 °C-on 5 napig. Az 1-1,5 cm koleoptillal rendelkező csíranövényeket fertőztem.

4.2.2. AZ INOKULUM SPORIDIUMSZÁMÁNAK BEÁLLÍTÁSA

Annak érdekében, hogy a fertőzéshez friss tenyészeteket használhassak fel, a kompatibilis partnerek hűtőszekrényben tárolt törzstenyészetét a csíráztatással egy időben ferde agarra oltottam át. A felfrissített törzseket a fertőzés előtti napon folyékony táptalajra oltottam és 24 órán át 20 °C-on rázógépen rázattam. Az így nyert rázatott sporidiumszuszpenziók közül a kompatibilis partnereket 1:1 arányban elegyítettem. Ezt követően hővel sterilizált 1 ml-es pipettával – a szuszpenzió töménységétől függően – desztillált vízzel 25, 50, 100- szoros hígítást készítettem. A jól szuszpendált sporidiumszuszpenzióból Bürker kamra segítségével állapítottam meg a sporidiumszámot. A Bürker kamra fedőlemezére steril pipetta segítségével a felhígított gomba tenyészetből 1 cseppet cseppentettem. Ezután mikroszkóp alatt a nagy négyzetekben az alsó és a felső hálózatban 10-10 számolást végeztem. A kapott adatokat átlagoltam. A hígított szuszpenziók sejtszámát pedig az alábbi szorzókkal kaptam meg (*I. táblázat*).

1. táblázat: Az egyes hígításoknak megfelelő szorzó számok a sporidiumszám megállapításához.

HIGÍTÁS	SZORZÓ
25x	6,250
50x	12,500
100x	25,000

A sporidiumszám megállapítása azért volt fontos, mert a fertőzés intenzitását a sejtszám mennyisége határozza meg, így a sejtszám növekedésével a fertőzés intenzitása, erőssége is exponenciálisan növekedik. Egységes kísérleti eredmények elérése céljából a sejtszám meghatározását követően, mind a három kompatibilis törzs esetében hígítással 2500-as sporidiumszámot állítottam be.

4.2.3. A FERTŐZÉS ÉS A NÖVÉNYEK NEVELÉSE

A sterilitás teljes biztosításával az 1-1,5 cm koleoptillal rendelkező csíranövények koleoptilcsúcsát 2-3 mm szövet eltávolításával megnyitottam, majd előzőleg sterilizált üvegpoharakba raktam. A fertőzéshez ily módon előkészített csírákat az egymással kompatibilis törzsek sporidiumszuszpenziójával öntöttem le (7. kép).



7. kép: Sporidiumszuszpenzióval leöntött csíranövények (Fotó: Frommer D., 2012.)

A fertőző anyaggal elárasztott csíranövények felett vákuumot létesítettem. Az erre alkalmazott módszert a 8. kép szemlélteti.



8. kép: A csíranövények infiltráláshoz használt készülék. A búra alatt pedig a golyvásüszög szuszpenzióval leöntött kukorica csíranövények (Fotó: Frommer D., 2012.)

Az infiltrálás során 400-500 mbar vákuumot létesítettem a növényt is tartalmazó zárt térben (9. kép). Ilyen vákuum mellett a levelek sejt közötti járataiból a levegő a sztómákon keresztül távozik, majd a légköri nyomás óvatos visszaengedésével a leveleket körbevevő infiltráló folyadékot (itt a gomba szuszpenziót) préseli a levél sejt közötti járataiba. A hatékonyabb infiltráció érdekében az eljárást minden esetben háromszor ismételttem meg.



9. kép: A Gomba szuszpenzióban lévő kukorica csíranövények (Fotó: Frommer D., 2012.)

Az infiltrált csíranövényeket további 2 napig nedves szűrőpapír között neveltem, majd a már 2,5-3 cm koleoptillal rendelkező csíranövényeket tápoldatra helyeztem (10. kép). Kompatibilis törzsenként 3 darab 2,5 L-es edénybe egyenként tíz növény került.



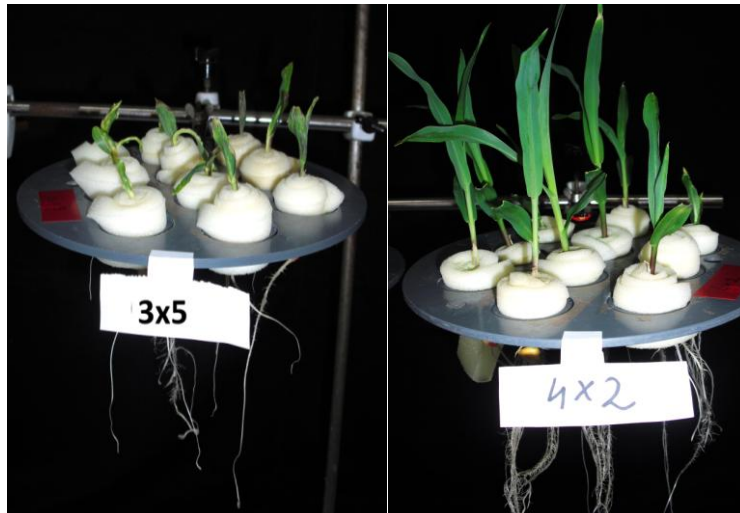
10. kép: Kukorica csíranövények nevelése tápoldaton (Fotó: Frommer D., 2012.)

A kukorica növényeket egy hétig klímaszobában neveltem, amelyhez az alábbi összetételű tápoldatot használtam fel: 2,0 mM $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 0,7 mM K_2SO_4 , 0,5 mM MgSO_4 , 0,1 mM KH_2PO_4 , 0,1 mM KCl , 1 μM H_3BO_3 , 1 μM MnSO_4 , 1 μM ZnSO_4 , 0,25 μM CuSO_4 , 0,01 μM $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$. A vasat a növények 100 μM $\text{Fe}(\text{III})$ -EDTA formájában kapták. A tápoldatokat 2 naponta cseréltem, levegőztetésük folyamatos volt.

A próbafertőzés során egyértelműen kiderült, hogy az 3x5-ös valamint az 5x1-es törzsek a kukoricanövényeket sikeresen megfertőzték, míg a 2x4-es törzs esetében fertőzést nem tapasztaltam (11-12-13-14. kép).



11. kép: A kompatibilis törzsekkel megfertőzött kukorica növények (Fotó: Frommer D., 2012.)



12-13. kép: A baloldalon a sikeresen megfertőzött és a jobb oldalon a nem fertőződött kukorica növények (Fotó: Frommer D., 2012.)



14. kép: Egészséges és fertőzött hajtások közötti különbség (1: egészséges, 2: fertőzött növény) (Fotó: Frommer D., 2012.)

Az érzékenységi vizsgálatoknál a fertőzésekhez a két kompatibilis törzs közül az 5x1-es törzset választottam ki. A másik két kompatibilis törzset ferde agarra átolttva, hűtőszekrényben tárolva tartottam fenn.

4.3. ÉRZÉKENYSÉGI VIZSGÁLATOK

A golyvásüszög érzékenységi vizsgálatokhoz a kukorica hibrideket az alapján válogattam ki, hogy Magyarországon mekkora vetésterülettel rendelkeznek (2. táblázat).

2. táblázat: Legnagyobb vetésterületen termesztett kukoricafajták Magyarországon

NÉV	FORGALMAZÓ	VETÉSTERÜLET (ha)
1. PR37N01	Pioneer	140 714
2. DKC 4590	Monsanto	94 344
3. DKC 4795	Monsanto	81 765
4. DK 440/EXP 744	Monsanto	71 627
5. P9578	Pioneer	68 530
6. NK Lucius	Syngenta	57 311
7. DKC 4490	Monsanto	49 288
8. DKC 3511/Adamo	Monsanto	48 774
9. PR37M34/Ribera	Pioneer	45 386
10. Reseda/PR37M81	Pioneer	43 719
11. P9494	Pioneer	40 661
12. Occitan	Syngenta	37 690
13. Stira	Pioneer	31 179
14. DKC 5276	Monsanto	28 573
15. Amandha	KWS	24 714
16. DKC 4964	Monsanto	24 307
17. PR38A24	Pioneer	22 101
18. LG 33.50	LG	22 006
19. DKC 4014	Monsanto	21 633
20. PR36V52	Pioneer	21 324
21. PR37Y12	Pioneer	21 275
22. MV 277	Martonvásár	19 785
23. NK Thermo	Syngenta	19 664
24. DKC 5007	Monsanto	19 487
25. Furio	Syngenta	19 378
26. DKC 4995	Monsanto	19 123
27. LG 33.30	LG	18 376
28. PR38A79	Pioneer	18 284
29. PR37F73	Pioneer	18 064
30. PR37K85	Pioneer	17 575
31. DKC 4983	Monsanto	17 320
32. P9025	Pioneer	17 103
33. NK Columbia	Syngenta	16 135
34. DK 391/DieSamanta	Monsanto	14 897
35. NK Octet	Syngenta	14 777

(Forrás: Kleffmann kutató intézet, 2012.)

A vetésterület nagyságát figyelembe véve a rendelkezésre álló vetőmag szortimentből 12 fajtát választottam ki. Ahogyan a 2. táblázat adatai is szemléltetik, mind a 12 fajta (sötét színnel jelölve) benne van az első 35 Magyarországon legnagyobb vetésterülettel rendelkező kukorica hibridek listájában.

Az érzékenységi vizsgálatokat a kiválasztott 12 fajtával 3 ismételten végeztem. Kontrollként desztillált vizet használtam.

4.3.1. KUKORICA ELŐNEVELÉSE

A kukorica előnevelése a korábbiakban leírt módon történt.

4.3.2. AZ INOKULUM SPORIDIUMSZÁMÁNAK BEÁLLÍTÁSA

A kiválasztott 5x1-es kompatibilis törzs sporidiumszámának beállítását, a próbafertőzés fejezetben leírtak szerint végeztem, azzal a különbséggel, hogy az érzékenységi vizsgálatokhoz a korábbi 2500-as sporidiumszám helyett 1000-es sporidiumszámot állítottam be. Ennek oka az volt, hogy a próbafertőzés során az alkalmazott inokulum koncentráció letálisnak bizonyult. Az ilyen erősségű fertőzés a későbbi mérési módszerek elvégzését megakadályozta volna.

4.3.3. A FERTŐZÉS ÉS A NÖVÉNYEK NEVELÉSE

A fertőzési folyamat az előző fejezetben leírtak szerint infiltrálással történt. Fajtánként 30 darab növényt vizsgáltam. Ebből 20 darabot fertőztem meg gomba szuszpenzióval. A 10 darab kontroll növény esetében gomba tenyészet helyett desztillált vizet használtam. A megfertőzött 2,5-3 cm koleoptillal rendelkező csíranövényeket tápoldatra helyeztem, ezt követően egy hétig klímaszobában neveltem (15. kép). Egy edénybe itt is 10 növény került. Az edények 2,5 L-ek voltak. A tápoldatokat kétnaponta cseréltem, levegőztetésük folyamatos volt.



15. kép: Kukorica csíranövények nevelése klímaszobában (Fotó: Frommer D., 2013.)

A növények nevelése során a környezeti feltételek szabályozottak voltak: fényintenzitás $300 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, a hőmérséklet periodicitása 25/20 °C (nappal/éjjel), a relatív páratartalom (RH) 65-75 %, a megvilágítás/sötét periódus 16 óra/8 óra volt.

4.3.4. MÉRÉSI MÓDSZEREK

A kísérleteket mindhárom alkalommal egy hét után értékeltem. Az értékelésnél először a kukorica növények egyenkénti hajtás és gyökér hosszát valamint a hajtások kezelésenkénti össztömegét mértem. Ezt követően lemértem a hajtások és a gyökerek össz szárazanyag tömegét is. Ehhez a növényi részeket előmelegített 80 °C-os szárítószekrénybe helyeztem, majd 2 nap alatt súlyállandóságig szárítottam. Az így kapott adatokat a Microsoft Excel 2003. és a Sigma Plot 8.0. program segítségével értékeltem ki és foglaltam össze.

5. KÍSÉRLETI EREDMÉNYEK

A háromszor megismételt kísérletből kiderült, hogy a vizsgált kukorica fajták közül egyik hibrid sem mutat rezisztenciát, vagyis teljes ellenállóságot a kukorica golyvásüszög betegségével szemben. Mindhárom alkalommal minden hibrid a golyvásüszöggel sikeresen megfertőződött és a betegségre jellemző tüneteket produkált (16. kép).



16. kép: A fertőzött és a nem fertőzött növények közötti különbség (1: NK LUCIUS kontroll, 2-3: NK LUCIUS fertőzött) (Fotó: Frommer D., 2013.)

5.1. FERTŐZÉS HATÁSA A KUKORICA NÖVEKEDÉSÉRE

A kukorica csíranövények hajtás és gyökér növekedése a fertőzés hatására minden esetben csökkent. A hajtásnövekedés alatt a hajtás és a gyökérhossz mm-ben kifejezett hosszúságát értem. Ez azért fontos, mert sok esetben a fertőzött növények fajlagos tömeggyarapodása, az egy cm-re eső nyers, vagy száraz tömeg átlagában magasabb volt, mint a kontroll növényeké. Ez annak az eredménye, hogy a fertőzés módosítja sejtciklust, gátolja a sejtek megnyúlását, aminek eredményeként nagy izodiametrikus sejtek jönnek létre.

5.1.1. FERTŐZÉS HATÁSA A HAJTÁSNÖVEKEDÉSRE

A legjellemzőbb tünet a fertőzött növényeknél a levelek sárgulása volt. Emellett a hajtások alulnövekedését, törpeséget, satnyaságot, torzulást és meghajlást (17. kép) is tapasztaltam, amely jelentősen csökkentette a hajtások hosszát az egészséges növényekhez képest (3. táblázat).



17. kép: Jellegzetes tünet: meghajlás a fertőzött P9578 hibridnél (Fotó: Frommer D., 2013.)

3. táblázat: A fertőzés hatása a kukorica hajtás növekedésére (cm növény⁻¹), szignifikáns különbség a kontrollhoz képest * $p < 0,05$ ($n_k = 10 \pm se$, $n_f = 20 \pm se$)

ÁTLAG HAJTÁS HOSSZ (cm növény ⁻¹)				
kezelés	NK Octet	NK Col.	NK Lucius	NK Thermo
kontroll	25,1±8,36	24,35±7,76	22,41±5,67	25,92±6,45
fertőzött	12,58±1,57	9,97±2,23*	10,67±1,36*	12,40±3,05*
kezelés	P9578	PRY12	PRV52	P9494
kontroll	26,69±8,30	21,4±5,68	31,26±6,59	23,81±10,75
fertőzött	11,98±1,24*	17,34±8,78	23,28±13,00	11,79±2,83
kezelés	DKC4795	DKC 4590	DKC 5007	DKC 5276
kontroll	21,94±7,50	12,20±8,86	18,44±4,19	22,76±7,65
fertőzött	13,83±4,28	9,77±4,44	9,23±1,06*	7,08±0,66*

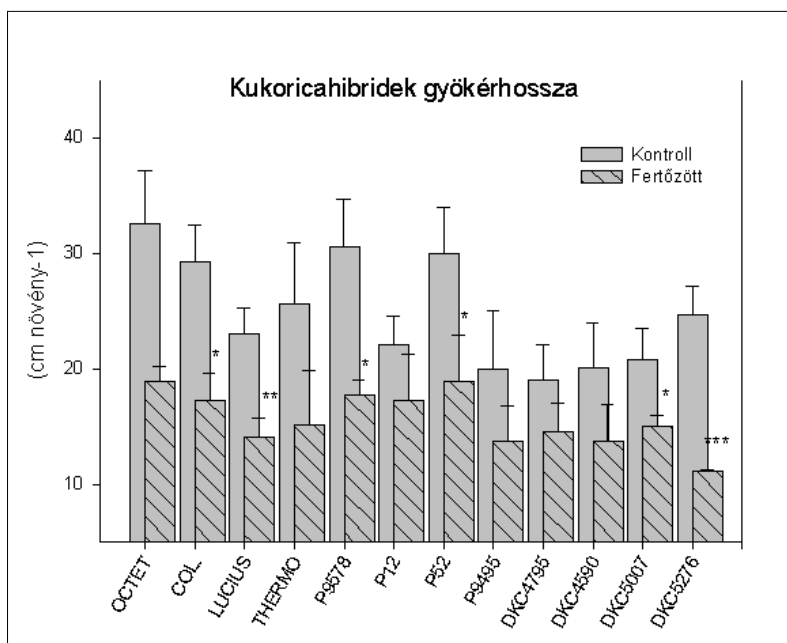
Ahogy a 18-19. képek is jól mutatják a leveleken valamint egyes fajtáknál az alsó szárrészekén golyvás tumorok kialakulása is megfigyelhető volt.



18. kép: Szövetburjánzás a fertőzött NK COLUMBIA levelén **19. kép:** A fertőzött DKC 4795 szárán kialakult tumorok (Fotó: Frommer D., 2013.)

5.1.2. FERTŐZÉS HATÁSA A GYÖKÉRNÖVEKEDÉSRE

A golyvásüszög korai fertőzésének egyik járulékos tünete lehet a gyökerek megbetegedése, amely gyökérnövekedés lassulását eredményezi (20. kép). Ennek eredményeként hasonlóan a hajtásoknál mért adatokhoz, a kontroll növényekhez képest a gyökerek hossza is csökkent (1. ábra).



1. ábra: A fertőzés hatása a kukorica gyökér növekedésére (cm növény⁻¹), szignifikáns különbség a kontrollhoz képest *p<0,05, **p<0,01, *** p<0,001 (n_k=10±se, n_f=20±se)

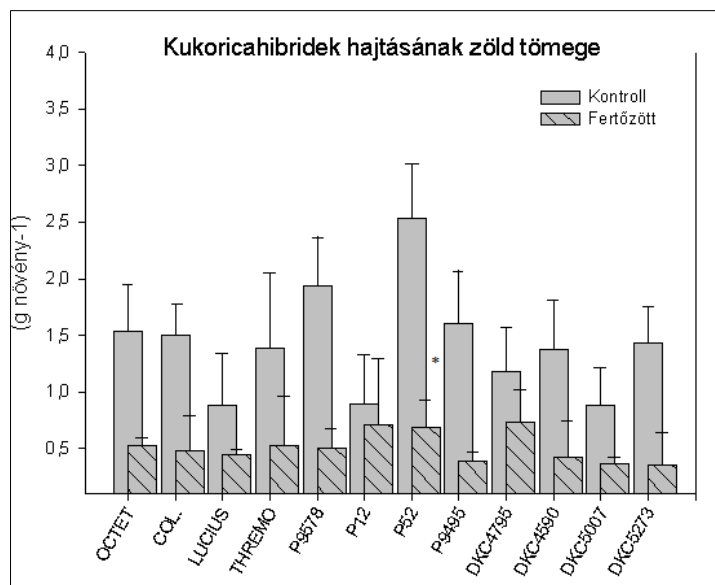


20. kép: Az egészséges és fertőzött növény gyökér hossza közötti különbség (1: DKC 5276 kontroll, 2-3: DKC 5276 fertőzött) (Fotó: Frommer D., 2013.)

5. 2. FERTŐZÉS HATÁSA A SZÁRAZANYAG TARTALOMRA

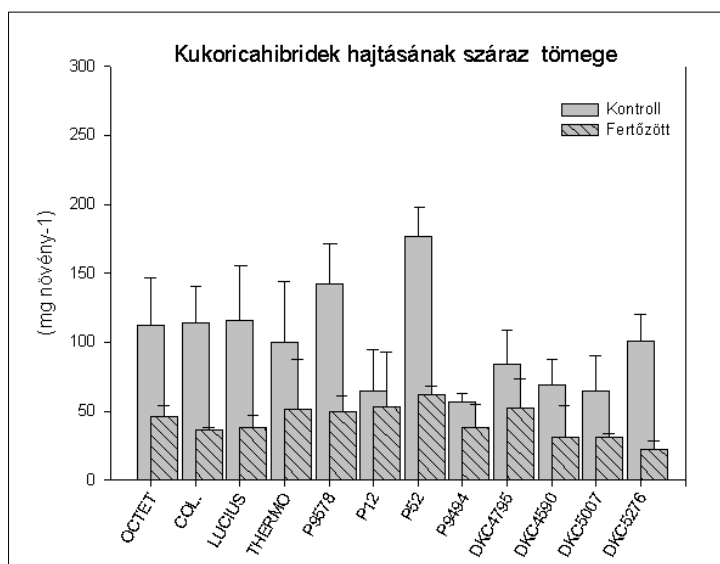
A hajtás és a gyökernövekedés csökkenése a szárazanyag produkcióban is megmutatkozik.

5.2.1. FERTŐZÉS HATÁSA A HAJTÁS ZÖLD ÉS SZÁRAZANYAG TÖMEGÉRE



2. ábra: A fertőzés hatása a kukorica hajtásának zöld tömegére (g növény⁻¹), szignifikáns különbség a kontrollhoz képest * $p < 0,05$ ($n_k = 10 \pm se$, $n_f = 20 \pm se$)

Ahogy a 2. ábra is mutatja a hajtások friss tömege a kontroll növényekéhez képest kevesebb volt, azonban szignifikáns eltérést csak egy hibrid esetében tapasztaltam.



3. ábra: A fertőzés hatása a kukorica hajtásának szárazanyag felhalmozására (mg növény⁻¹), ($n_k = 10 \pm se$, $n_f = 20 \pm se$)

A 3. ábra a hajtások szárazanyag tartalmának változását szemlélteti. A fertőzött növények szárazanyag tartalma a kontroll növényekhez képest csökkent, azonban szignifikáns eltérést itt egyáltalán nem tapasztaltunk.

5.2.2. FERTŐZÉS HATÁSA A GYÖKÉR SZÁRAZANYAG TÖMEGÉRE

A gombafertőzés hatására a legtöbb hibridnél a gyökér szárazanyag felhalmozódása jelentősen csökkent (4. táblázat). Azonban két érzékeny növény a PRY12 és a DKC 4795 hibridnél a gyökér száraz tömegének nem szignifikáns növekedését tapasztaltam, ami sajátos összefüggést jelent. A PRY12 fajtánál a fertőzött növények gyökerének szárazanyag termelése a kontroll növényekével megegyező volt, míg a fertőzött DKC 4795 hibridnél a gyökér szárazanyag felhalmozása a kontroll értékét is meghaladta.

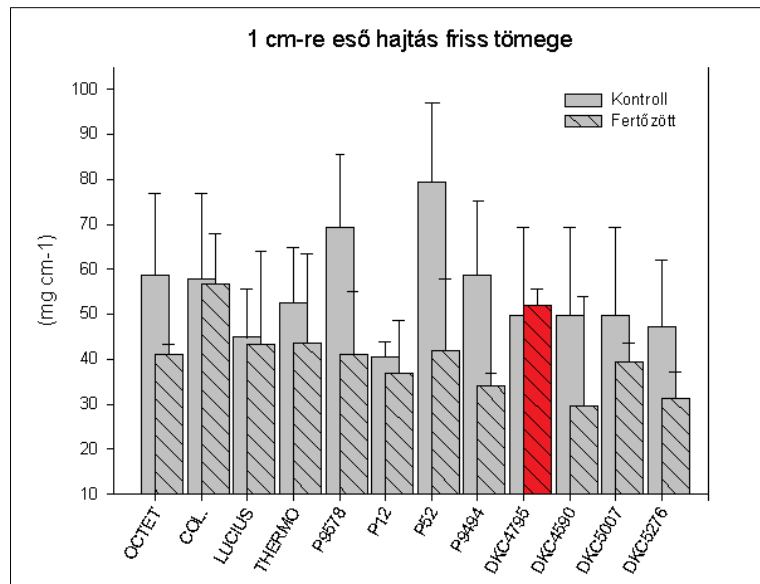
4. táblázat: A fertőzés hatása a kukorica gyökerének szárazanyag felhalmozására (mg növény⁻¹), szignifikáns különbség a kontrollhoz képest *p<0,05, **p<0,01 (n_k=10±se, n_f=20±se)

ÁTLAG GYÖKÉR SZÁRAZ TÖMEG (mg növény ⁻¹)				
kezelés	NK Octet	NK Col.	NK Lucius	NK Thermo
kontroll	29,67±10,6	39,67±7,39	36,00±17,24	30,00±3,46
fertőzött	11,67±2,52*	14,50±4,77**	9,67±2,47	13,33±2,75**
kezelés	P9578	PRY12	PRV52	P9494
kontroll	52,00±5,57	13,00±9,54	48,33±6,66	43,67±20,66
fertőzött	17,00±9,26**	13,00±4,36	15,83±13,88**	13,17±2,31
kezelés	DKC4795	DKC 4590	DKC 5007	DKC 5276
kontroll	26,00±10,54	26,67±8,33	21,33±4,51	32,00±7,81
fertőzött	14,83±2,47	33,00±16,46	10,00±4,58*	9,50±3,04**

5.3. TUMOR INDUKCIÓRA HAJLAMOSABB FAJTÁK VIZSGÁLATA

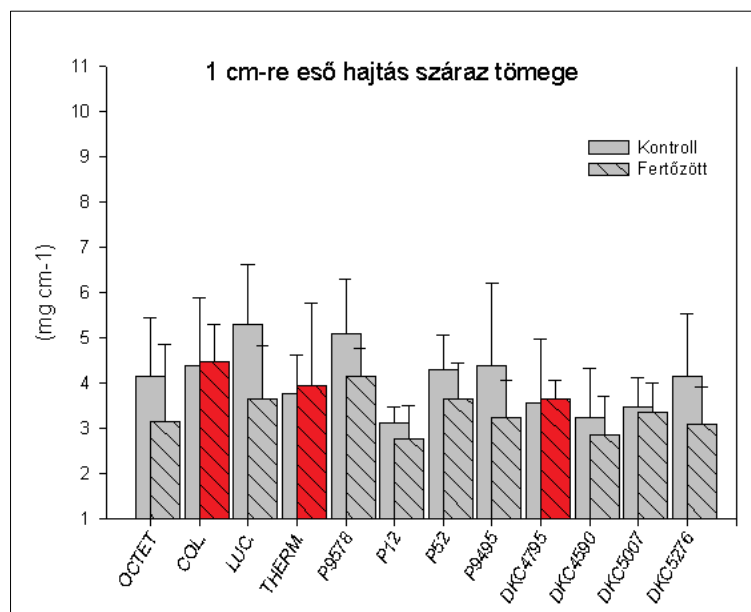
A fentiekben bemutatott eredmények arra világítottak rá, hogy annak ellenére, hogy a hajtás hossz a fertőzött növényeknél a kontroll növényhez képest minden esetben jelentősen csökkent, a szárazanyag termelésben szignifikáns csökkenést nem tapasztaltam. Vagyis a fertőzött növények esetében a hajtás hossz csökkenése nem eredményezett jelentős száraz tömeg csökkenést.

Az *Ustilago maydis* fertőzésének egyik jellegzetes tünete a sejtburjánzással járó golyvás daganatok kialakulása, amely hozzájárulhat a hajtások tömegének növekedéséhez. Ennek függvényében vizsgáltuk meg az 1 cm-re eső hajtás tömeget is a növényeknél (4-5. ábra).



4. ábra: Az „1cm-re eső hajtás zöld tömeg” szerinti értékelés a kontroll és a fertőzött növényeknél (mg cm növény^{-1}), ($n_k=10\pm se$, $n_f=20\pm se$)

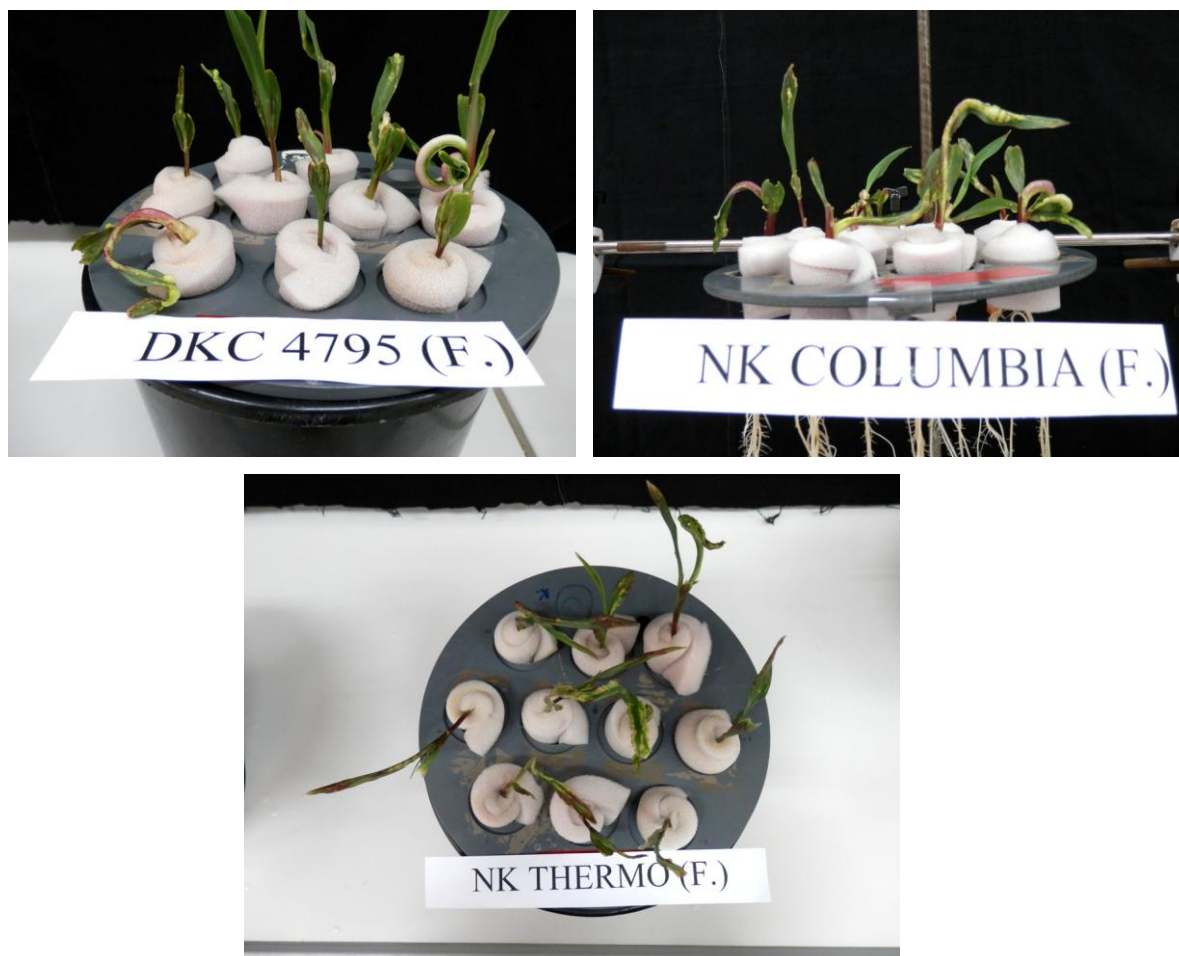
Ahogy az 4. ábra is szemlélteti az 1 cm-re eső friss tömeg a fertőzött DKC 4795 esetében meghaladta a kontroll értékét.



5. ábra: Az „1cm-re eső hajtás száraz tömeg” szerinti értékelés a kontroll és a fertőzött növényeknél (mg cm növény^{-1}), ($n_k=10\pm se$, $n_f=20\pm se$)

Az 5. ábra adataiból pedig egyértelműen kiderül, hogy az NK Columbia, az NK Thermo valamint a DKC 4795 fajtáknál az egy cm-re eső száraz tömeg a kontroll értékénél nem szignifikánsan, de magasabb volt. Ezekből az adatokból azt lehet megállapítani, hogy ezeknél

a hibrideknél fokozottabb sejtburjánzás, tumor indukció alakulhat ki a fertőzés hatására (21-22-23. kép).



21-22-23. kép: A fertőzött DKC 4795, NK Columbia és NK Thermo hajtásain kialakult tumorok (Fotó: Frommer D., 2013.)

Ezzel a három hibriddel a mért adatok megerősítésére egy ismétlő kísérletet is végeztem, amely során hasonló adatokat kaptam.

Ahogy az 5. táblázat is mutatja az ismétlő kísérletnél mind a három hibrid egy cm-re eső friss tömege meghaladta a kontrollnál mért értékeket.

5. táblázat: Az 1 cm-re eső hajtás nyers tömeg szerinti értékelés az ismétlődő kísérlet esetében (mg cm növény⁻¹)

NÉV	1 cm-re eső hajtás friss tömege (mg cm növény ⁻¹)	Eltérés kontrolltól (mg cm növény ⁻¹)
NK THERMO F	46	+0,4
NK THERMO K	45,6	
NK COL. F	43,5	+1,9
NK COL. K	41,6	
DKC 4795 F	48,1	+0,5
DKC 4795 K	47,6	

Továbbá az 1 cm-re eső száraz tömegnél mért értékek is magasabbak voltak a kontroll növényekéhez képest (6. táblázat).

6. táblázat: Az 1 cm-re eső hajtás nyers tömeg szerinti értékelés az ismétlődő kísérlet esetében (mg cm növény⁻¹)

NÉV	1 cm-re eső hajtás friss tömege (mg cm növény ⁻¹)	Eltérés kontrolltól (mg cm növény ⁻¹)
NK THERMO F	3,6	+0,3
NK THERMO K	3,3	
NK COL. F	3,6	+0,4
NK COL. K	3,2	
DKC 4795 F	3,7	+0,3
DKC 4795 K	3,4	

6. KÍSÉRLETI EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA

Kísérleteimben 12 kukoricafajta érzékenységét vizsgáltam a kukorica golyvásüszög (*Ustilago maydis*) betegségével szemben. A háromszor megismételt kísérlet során egyértelműen bebizonyosodott, hogy a vizsgált 12 hibrid mindegyike fogékony a golyvásüszögre és a fertőzést követően a betegség tipikus tüneteit produkálja. Teljes ellenállóságot egyik fajta esetében sem tapasztaltam. A fertőzés hatására kialakult tünetek az alábbiak voltak: levélsárgulás, száradás; különböző alakú daganatok, dudorok kialakulása a leveleken, száron; görbülés, deformálódás, csavarodás a levélen és száron egyaránt.

A vizsgált fajták közül egyik növény sem mutatott rezisztenciát a golyvásüszöggel szemben. Az egyes fajták fogékonyságát illetően azonban eltéréseket tapasztaltam. A golyvásüszög legjellemzőbb tünetei a hajtásokon jelennek meg, ezért kiemelten fontos volt figyelembe venni, hogy az egyes fajták esetében a fertőzés, hogyan befolyásolta a hajtás növekedését (UBRIZSY, 1965). Kísérleteimben kimutattam, hogy néhány fajtánál a fertőzött növények hajtás hossza a kontroll növényekhez képest szignifikánsan csökkent. Jelentős csökkenést az alábbi hibrideknél tapasztaltam: NK COLUMBIA, NK LUCIUS, NK THERMO, P9578, DKC 5007, DKC 5276. A hajtáshossz szignifikáns csökkenése a betegséggel szembeni igen erős érzékenység egyik jele, amely bizonyítja az egyes fajták eltérő fogékonyságát.

Kísérleteimben a gyökér növekedés intenzitását is vizsgáltam a fertőzés függvényében. A csíranövények golyvásüszög fertőzésének egyik járulékos tünete lehet a gyökerek növekedésének gátlása, amely valószínűleg annak a következménye, hogy a hajtás intenzíven gyarapodó tumoros sejtjei metabolikus gyűjtőhelyként viselkedve, módosítják a hajtás-gyökér asszimiláta transzportot. Ennek következtében a gyökerek kevesebb tápanyaghoz jutnak, a növekedésük gátolt. A hajtás-gyökér arány felborulása a növény későbbi fejlődésére is kihat, abban az esetben, ha a fertőzést „túléli”. Vizsgálataim során jelentős eltéréseket tapasztaltam az egyes megfertőzött fajták gyökér hosszát illetően. Szignifikánsan az alábbi fajták gyökér hossza csökkent: NK COLUMBIA, NK LUCIUS, P9578, PRV52, DKC 5007, DKC 5276.

A golyvásüszög megbetegedés legismertebb és egyben legjellemzőbb tünete a golyvás daganatok képződése a növényeken. A fertőzés hatására az internódiumok alsó része megvastagszik, tumorok alakulnak ki a leveleken (főként az erek mentén), illetve a száron (MENYHÉRT, 1985). Kísérleteimben kimutattam, hogy a fertőzött növényeknél a hajtás hossz szignifikáns csökkenése nem járt együtt a hajtások zöld tömegének illetve szárazanyag termelésének a jelentős csökkenésével. Szignifikáns eltérést a szárazanyag felhalmozás

során egyáltalán nem tapasztaltam. Ezekből az adatokból egyértelműen azt lehet megállapítani, hogy a daganatok képződése okozta a fertőzött növényeknél a magasabb szárazanyag felhalmozódást. Ezen eredményeim alátámasztása végett vizsgáltam meg az fertőzött növények egy cm-re eső hajtás zöld és szárazanyag tömegét, amely során bebizonyosodott, hogy szignifikáns különbség itt sem jelentkezett, sőt három fertőzött hibrid esetében az egy cm-re eső hajtás száraz tömeg a kontroll értékét is meghaladta. Ezzel a három hibriddel: NK COLUMBIA, NK THERMO, DKC 4795 egy ismétlő kísérletet is végeztem, az eredményeim megerősítése végett. Az ismétlő kísérletnél is hasonló adatokat kaptam: a három kiválasztott fajtánál a fertőzött növények egy cm-re eső hajtás zöld tömege, illetve szárazanyag tömege is meghaladta a kontroll növények tömegét. Ezen összefüggések alapján azt lehet megállapítani, hogy a fent említett hibrideknél a fertőzés hatására nagyobb valószínűséggel képződnek daganatok, vagyis tumor képződésre hajlamosabbak a többi fajtához képest.

Kísérleti eredményeim azt mutatták, hogy a gombafertőzés hatására a legtöbb hibridnél a gyökér szárazanyag felhalmozódása jelentősen csökkent. Szignifikáns eltérést az alábbi hibrideknél mértem: NK COLUMBIA, NK THERMO, NK OCTET, P9578, PRV52, DKC 5007, DKC 5276. Ennek oka, hogy a fertőzés hatásaként bekövetkező csökkent fotoszintézis az asszimiláta transzportot is gátolja. Két érzékeny növény (PRY12, DKC 4590) gyökér száraz tömegének nem szignifikáns, de növekedését tapasztaltam, ami sajátos összefüggést jelent. Ennek oka lehet, hogy a fertőzés stresszt idéz elő a növényben, amely hatására fokozódik az etilén termelés (PETHŐ, 1974). Amennyiben az etilén termelése intenzívvé válik az a gyökérképzés serkentését idézi elő (LÉVAI, 1975). Hasonló példa erre a szárazság hatására bekövetkező gyökérnövekedés is. Ebben az esetben a szárazság, mint jelentős stressz faktor az egyik legerősebb retardáns, az abszcizinsav termelődését fokozza, ami szintén a gyökér növekedését idézi elő.

Ezen változások mögött azonban igen bonyolult hormonális összefüggés húzódik meg, amelynek feltárása e munka folytatását jelenti.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

Dolgozatom fő témája a kukoricafajták golyvásüszög érzékenységének vizsgálata volt. Az általam vizsgált 12 hibrid egyike sem mutatott rezisztenciát a golyvásüszög betegséggel szemben. A fajták fogékonysága között azonban jelentős eltéréseket tapasztaltam. Az egyes fajták fogékonysága közötti különbségeket a vizsgált mutatók eredményei alapján állapítottam meg.

Igen fogékonyak tekintetem azokat a fajtákat, amelyeknél vagy a hajtás-gyökérnövekedés, vagy a gyökér szárazanyag produkciójában szignifikáns csökkenést tapasztaltam. Szintén igen fogékonyak tekintetem azokat a hibrideket is, amelyek esetében az egy cm-re eső hajtás száraz tömegnél mért értékek az egészséges növényekénél nagyobbak voltak. Az általam vizsgált fajták érzékenységét a 7. táblázat foglalja össze.

IGEN FOGÉKONY	KEVÉSBÉ FOGÉKONY
NK COLUMBIA P9578 DKC 5007 DKC 5276	PRY12 P9494 DKC 4590
NK LUCIUS NK THERMO PRV52 NK OCTET DKC 4795	

7. táblázat: A vizsgált 12 hibrid fogékonysága a golyvásüszöggel szemben

Fontos kiemelni, hogy az NK COLUMBIA hibridnél mind a négy, a P9578, a DKC 5007 valamint a DKC 5276 fajtáknál mind a három mutatónál mért értékeknél jelentős különbséget tapasztaltam. Ezekből az eredményekből azt a következtetést lehet levonni, hogy ez a négy hibrid az, amely a leginkább fogékony a kukorica golyvásüszög betegségével szemben.

Kevésbé fogékonyak voltak azok a fajták, ahol szignifikáns csökkenést egyik mutató esetében sem tapasztaltunk.

A kísérleteim bizonyították a fajták eltérő fogékonyságát a golyvásüszöggel szemben. A kukorica termesztés gyakorlata számára viszont fontos lenne a teljes magyarországi fajta szortiment vizsgálata, valamint az általam is kapott eredmények mélyebb elemzése, amely sikeres megoldást jelenthetne a tesztelt patogén gomba elleni védekezésében. Ezen átfogó témakör feltárása egyben munkám jövőbeni folytatását is jelenti.

8. IRODALOMJEGYZÉK

- ALLEN R. F.: 1923.** A cytological study of infection Baart and Kanred wheats by *Puccinia graminis tritici*. J. Agr. Res. 23. 131-151. p.
- ARENS K.: 1929.** Physiologische Untersuchungen an *Plasmopara viticola*, unter besonderer Berücksichtigung der Infektionsbedingungen. Jahrb. Wiss. Bot. 70. 93-157. p.
- ARNTZEN C. J.: 1972.** Inhibition of photophosphorilation by tentoxin, a cyclic tetrapeptide. Biochim. Biophys. Acta 283. 539-542. p.
- BAI A.: 2004.** A bioetanol-előállítás gazdasági kérdései. Agrártudományi közlemények 14. 30-38. p
- BAILISS K. W.- WILSON I. M.: 1967.** Growth hormones and the creeping thistle rust. Ann. Bot. 31. 195-211. p.
- BASTMEYER M.-DEISING H. B.-BECHINGER C.: 2002.** Force exertion in fungal infection. Annu. Rev. Biophys. Biomol. Struct. 31. 321-341. p.
- BOCZ E.: 1996.** Szántóföldi növénytermesztés. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 400. p.
- BUTCHER D. N.-EL-TIGANI S.-INGRAM D. S.: 1974.** The role of indole glucosinolates in the club root disease of the Cruciferae. Physiol. Plant Path. 4. 127-140. p.
- CHRISTENSEN J. J.: 1963.** Corn smut caused by *Ustilago maydis*. Monograph No. Am Phytopathol. Soc., Saint Paul.
- DALY J. M.-SEEVERS P. M.-LUDDEN P.: 1970.** Studies on wheat stem rust resistance controlled at the Sr-6 locus. III. Ethylen and disease reaction. Phytopathology 60. 1648-52. p.
- DOLINKA B.-MANNINGER I.: 1962.** Adatok a fritlégy (*Oscinella frit* L.) és a golyvásüszög (*Ustilago maydis* (DC.) Cda.) kukoricán okozott közös kártételéhez. Növénytermelés 3. 267-282. p.
- EDWARDS H. H.: 1970.** Biphasic inhibition of photosynthesis in powdery mildewed barley. Plant. Physiol. 45. 594-597. p.
- EDWARDS H. H.-ALLEN P.J.: 1970.** A fine structure study of the primary infection process during infection of barley by *Erysiphe graminis f. sp. hordei*. Phytopathology 60. 1504-9. p.
- EVANS S. M.- WILSON I. M.: 1971.** The anther smut of see campion. A study of the role of growth regulators in the dwarfing symptom. Ann. Botany 35. 543-553. p.
- FARKAS G. L.-KIRÁLY Z.: 1958.** Enzymological aspects of plant diseases: Oxidative enzymes. Phytopath. Z. 31. 251-272. p.

GÁBORJÁNYI R.-KIRÁLY Z.: 2007. Molekuláris növénykórtan. Agroinform Kiadó, Budapest, 203-210. p.

GÄUMANN E.: 1954. Toxins and plant diseases. Endeavour 13. 198-204. p.

GLITS M.-HORVÁTH J.-KUROLI G.-PETRÓCZI I.: 1997. Növényvédelem, Mezőgazda Kiadó, Budapest, 49-93. p.

GLITS M.-FOLK GY.: 2000. Kertészeti növénykórtan. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 75-150. p

GOODMAN R. N.- KIRÁLY Z.-WOOD K. R.: 1986. The biochemistry and physiology of plant disease. University of Missouri Press, Columbia, 1-38. p.

HALÁSZ É.: 1965. A golyvásüszög (*Ustilago maydis* (DC.) Cd.) fiziológiai specializálódása Magyarországon. Növénytermelés 3. 247-260. p.

HALLOIN J. M.-DEZOETEN G. A –GAARD G.- WALKER J. C.: 1970. The effects of tentoxin o chlorophyll synthesis and plastid structure in cucumber and cabbage. Plant Physiol. 45. 310-314. p.

HOLIDAY R.: 1961. The genetics of *Ustilago maydis*. Genet. Res. 2. 204-230. p.

HORVÁTH J.: 1995. A szántóföldi növények betegségei. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 88-89. p.

IVÁNY K.-KISMÁNYOKI T.-RAGASITS I.: 1994. Növénytermesztés. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 154-157. p.

KESZTHELYI S.-KEREPESI I.-PÁL F. F.-POZSGAI J.: 2008. A jégvert és golvásüszög (*Ustilago maydis* (DC.) Corda) fertőzött kukorica csírázás és beltartalom vizsgálata. Növényvédelem. 44. 435-439. p.

KIRÁLY L.-BARNA B.-KIRÁLY Z.: 2007. A növényi rezisztencia formái és mechanizmusa új megvilágításban. Növénytermelés 56. 65-81. p.

KIRÁLY Z.-EL HAMMADY M.-POZSÁR B. I.: 1967. Increased cytokinin activity of rust-infected bean and broad bean leaves. Phytophatology 57. 93-94. p.

LÉVAI L.: 1975. Hormonális változások hátterének vizsgálata golyvásüszöggel (*Ustilago maydis Cda.*) fertőzött kukoricánövényekben, különös tekintettel az etilén és a gibberellin kölcsönhatására. Diplomadolgozat, DATE.

MACKO V.-STAPLES R. C.-ALLEN P. J.-RENWICK J. A. A.: 1971. Identification of the germination self inhibitor from wheat stem rust uredospores. Science 173. 539-540. p.

- MAHESWARI R.-ALLEN P. J.-HILDEBRANT A. C.: 1976.** Physical and chemical factors controlling the development of infection structures from uredospore germ tubes of rust fungi. *Phytopathology* 57. 855-862. p.
- MCKEEN W. E.-RIMMER S. R.: 1973:** Initial penetration process in powdery mildew infection of susceptible barley leaves. *Phytopathology* 63. 1049-53. p.
- MENYHÉRT Z.: 1985.** A kukoricatermesztés kézikönyve. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 375-388. p.
- MONTALBINI P.-BUCHANAN B. B.: 1974.** Effect of rust infection on photophosphorylation by isolated chloroplasts. *Physiol. Plant. Path.* 4. 191-196. p.
- NAGY J.: 2007.** Kukoricatermesztés. Akadémia Kiadó, Budapest, 393. p.
- NICHOLAS J. T.: 2004.** Plant- Pathogen Interactions. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, 166-195. p.
- PEGG G. F.-SELMAN I. W.: 1959.** An analysis of the growth response of young tomato plants to infection by *Verticillium albo-atrum*. The production of growth substances. *Ann. Appl. Biol.* 47. 222-231. p.
- PENNER D.- DEVAY J. E.-BACKMAN P.: 1969.** The influence of syringomycin on ribonucleic acid synthesis. *Plant Physiol.* 44. 806-808 p.
- PEPŐ P.: 2007.** „Új” energianövényünk a kukorica. *Agrofórum* 18. évf. 1. szám Extra 17. Kukoricatermesztőknek. 10-12. p
- PETHŐ M.: 1961.** Kukorica golyvásüszög gombájának (*Ustilago maydis* (DC.) CD.) anyagcseréjének vizsgálata. I. A gomba dykariotikus fázisának növekedési feltételei táptalajon. *MTA Agrártudományi Osztályának Közleményei* 4. 369-383. p.
- PETHŐ M.: 1974.** Hormonális változások a golyvásüszöggel fertőzött kukorica növényeken. *DATE.* 1974. évi tud. ülészakaszának előadásai. Kivonat. 167. p.
- PILET P. E.: 1960-61.** Auxin content and auxin catabolism of stems of *Euphorbia cyparissias* L. infected by *Uromyces*. *Phytopath. Z.* 40. 75-90. p.
- POZSÁR B. I.-KIRÁLY Z.: 1966.** Phloem transport in rust affected plants and cytokinin directed long distance movement of nutrients. *Phytopathology* 56. 297-309. p.
- PRINGLE R.-SCHEFFER R. P.: 1964.** Host-specific plant toxins. *Ann. Rev. Phytopathol.* 2. 133-156. p.
- RADÓCZ L.: 2010.** Korszerű növényvédelem II. Nagyvárad Egyetem Kiadója, Debrecen-Szalárd, 41-58. p.

- REINGARD T. A.-PASHKAR S. J.: 1958.** Participation of growth substances or the auxin type in formation of tumors on potato plants. *Fiziologiya Rast.* 5. 512-518. p.
- RINES H. W.-FRENCH R. C.-DAASCH L. W.: 1974.** Nonanal and 6-methyl-5-hepten-2-one: endogenous germination stimulators of uredospores of *Puccinia graminis* var. *tritici* and other rust. *J. Agr. Food Chem.* 22. 96-100. p.
- RUSSEL G. E.: 1978.** Plant breeding for pest and disease resistance. Butterworths, London-Boston, 485. p.
- RYAN C. A.-FARMER E. E.: 1992.** Oligosaccharide signals in plants: a current assessment. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 37. 335-367. p.
- SARGENT J. A.-TOMMERUP I. C.-INGRAM D. S.: 1973.** The penetration of a susceptible lettuce variety by the downy mildew fungus *Bremia lactucae*. *Regel. Physiol. Plant. Path.* 3. 231-239. p.
- SARHAN A. R.-BARNA B.-KIRÁLY Z.: 1982.** Effect of nitrogen nutrition on *Fusarium wilt* of tomato plants. *Annals of Appl. Biol.* 101. 245-250. p.
- SCHEFFER R. P.-WALKER J. C.: 1953.** The physiology of *Fusarium wilt* of tomato. *Phytopathology* 43. 116-125. p.
- SHAW M.: 1963.** The physiology and host-parasite relations of the rust. *Ann. Rev. Phytopath.* 1. 259-294. p.
- SNETSELAAR K. M.-MIMS C.W.: 1993.** Sporidial fusion and infection of maize seedlings by the smut fungus *Ustilago maydis*. *Mycologia* 84. 193-203. p.
- STOWE B. B.-YAMAKI T.: 1957.** The history and physiological actions of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 8. 181-216. p.
- SOMMER N. F.: 1961.** Production of *Taphrina deformans* of substance stimulating cell elongation and division. *Physiol. Plant* 14. 460-469. p.
- SZEPESSY I.: 1977.** Növénybetegségek. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 244. p.
- SZIRÁK I.- BALÁZS E. KIRÁLY Z.: 1975.** Increased levels of cytokinin and indoleacetic acid peach leaves infected with *Taphrina deformans*. *Physiol. Plant Path.* 5. 45-50. p.
- TANI T. M.-YOSHIKAWA-NAITO N.: 1973.** Effect of rust infection of oat leaves on cytoplasmic and chloroplast ribosomal ribonucleic acid. *Phytopathology* 63. 491-494. p.
- TRINCI A. P. J.-RYLEY J. F.: 1984.** Mode of action of antifungal agents. *British Mycological Society* 13. 283-298. p.

- TURIAN G.-HAMILTON R. H.: 1960.** Chemical detection of 3-indolylacetic acid in *Ustilago zae* tumors. Biochim. Biophys. Acta 41. 148-150. p.
- TURNER N. C.-GRANTI A.: 1969.** Fusicoccin: a fungal toxin that opens stomata. Nature 223. 1070-71. p.
- UBRIZSY G.: 1965.** Növénykórtan II. kötet. Akadémia Kiadó, Budapest, 485-486. p.
- UBRIZSY G.: 1968.** Növényvédelmi enciklopédia. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 33-41.p.
- UBRIZSY G.-VÖRÖS J.: 1968.** Mezőgazdasági mikológia. Akadémia Kiadó, Budapest, 351-364. p.
- VAJNA L.: 1987.** Növénypatogén gombák. Mezőgazdasági kiadó, Budapest, 11-180. p.
- WALTER J. M.: 1934.** The mode of entrance of *Ustilago zae* into corn. Phytopathology 24. 1012-20. p.
- WHEELER H.-BLACK H. S.: 1963.** Effects of *Helminthosporium victoriae* and victorin upon permeability. Am. J. Botany 50. 686-693. p.
- WHEELER H.-HANCHEY P. J.: Respiratory control: Los sin mitochondria from diseased plants. Science 154. 1569-71. p.**
- WOLF F. T.: 1952.** The production of indoleacetic acid by *Ustilago zae* and its possible significance in tumor formation. Proc. Nat. Acad. Sci. 38. 106-111. p.
- YARWOOD C. E.: 1953.** Heat of respiration of injured an diseased leaves. Phytopathology 43. 447-449. p.
- ZSOMBIK L.: 2007.** A kukorica növényvédelme. Agrárágazat 8. évf. 2. szám Melléklet. 20-21. p.

KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS

Köszönetemet fejezem ki dr. Lévai László egyetemi docens konzulensemnek, dr. Veres Szilvia egyetemi adjunktusnak és dr. Tóth Brigitta egyetemi tanársegédnek a munkámhoz nyújtott tanácsaikért és segítőkészségükért, valamint Csákyiné Faragó Erzsébet és Oláhné Tóth Ibolya laboránsoknak, hogy a munkám végzésében segítségemre voltak.

NYILATKOZAT

Alulírott Frommer Dóra büntetőjogi és fegyelmi felelősségem tudatában kijelentem és aláírással igazolom, hogy a diplomadolgozat saját munkám eredménye. A felhasznált irodalmat korrekt módon kezeltem, a diplomamunkára vonatkozó jogszabályokat betartottam.

Debrecen, 2013. október 26.

.....

aláírás

Születési idő: 1989. 11. 03.