

FORELESNINGAR I EPIDEMIOLOGI

VED NORGES LANDBRUKSHØGSKOLE

av

Leif Sundheim

ISBN 82-557-0056-7

LANDBRUKSBOKHANDELEN

Ås-NLH 1977

FORELESNINGAR I EPIDEMIOLOGI

VED NORGES LANDBRUKSHØGSKOLE

av

Leif Sundheim

ISBN 82-557-0058-7

LANDBRUKSBOKHANDELEN

Ås-NLH 1977

Innhald:	Side:
Innleiing .....	3
Inokulum .....	4
Overvintring av plantepatogen .....	6
Fleirårige infeksjonar .....	6
Infiserte planterestar .....	7
Alternative vertplanter .....	8
Frø og anna formeiringsmateriale .....	9
Jord .....	10
Kvilesporar og kvileknollar .....	10
 Spreiing av plantepatogen .....	 11
Produksjon av soppsporar .....	11
Frigjering av soppsporar .....	15
Soppsporar i lufta .....	28
Landingsfasen .....	31
Vassprut-spreiing .....	36
Spreiing over lange avstandar .....	38
Spreiing med insekt og andre dyr .....	45
Spreiing ved transport av plantemateriale .....	45
 Epidemiar på planter .....	 47
Livssyklus og infeksjonssyklus .....	47
Infeksjonsfart .....	48
Rentesrente - sjukdomar .....	54
Ikkje rentesrente - sjukdomar .....	54
Praktisk bruk av r .....	55
Faktorar som påverkar epidemiar .....	56
 Sitert litteratur .....	 58

## INNLEIING

Plantepatogene virus, bakteriar og soppar skil seg frå saprophyttiske mikroorganismar ved evna til å framkalle sjukdom i ein eller fleire vertplanter. Det fins alle gradar av tilpassing mellom vert og patogen som resultat av samspel gjennom lang tid. Verkeleg effektive og farlege plantepatogen har ein eller fleire av eigenskapane på lista nedanfor:

1. Overlever i eller på vertplanta
2. Overlever som saprophytt
3. Produserer smittmateriale i store mengder
4. Rask og effektiv spreing
5. Kort infeksjonssyklus og rask produksjon av sekundært smittmateriale
6. Vidt vertplanteregister
7. Infiserer fleire plantedelar
8. Framkallar systemisk infeksjon
9. Drep ikkje vertplanta for raskt
10. Tåler stor variasjon i miljøfaktorane
11. Stor genetisk fleksibilitet

Viktige faktorar for utviklinga av ein epidemi i ein åker eller ein frukthage er kor mykje smittmateriale som overlever frå vekstsesong til vekstsesong. I vårt klima er overvintringa av plantepatogene virus og organismar temmeleg avgjerande for starten av epidemiar neste år. Produksjon og spreing av patogenet er avgjerande for den vidare utviklinga av epidemiar. Den fysiologiske verknaden på vertplanta, miljøfaktorane og genetisk fleksibilitet i patogenet blir omtala i andre delar av faget.

## Inokulum

Inokulum er den delen av patogenet som har evne til å infisere verten. Inokulum er difor utgangspunktet for ein plantesjukdom. Produksjon, spreiing og den sjukdomsframkallande evna til inokulum er viktig for utviklinga av ein epidemi. Dei ulike grupper av sjukdomar blir framkalla av ulikt slag inokulum.

Virosar er resultatet av systemisk eller halvsystemisk infeksjon av viruspartiklar i vertplanta. Sjølv om det eksperimentelt er vist at nukleinsyra er den smittsame delen av viruset, er det i naturen heile viruspartikkelen som er inokulum. Det er viruspartiklar som blir spreidd og framkallar sjukdom i mottakelege planter. På virus blir frøoverført. Podekvistar, stiklingar, avleggarar og anna vegetativt formeiringsmaterieill fører med det virus som er i morplanta over i avkomet. Nokre virus blir spreidde ved kontakt og mange virus blir overført av vektorar, så som bladlus, sikader, midd, nematodar og sopp.

Bakteriosar kan vere lokale eller systemiske i plantene. Bakteriece llene er inokulum og dei kan bli spreidde med frø, vatn, jord, vektorar eller ved vegetativ formeiring frå sjuke planter. Ingen av dei bakteriane som framkallar plantesjukdomar har evne til å produsere endosporar. Strålebakteriane i Actinomyces lagar sporeliknande celler i kjeder i enden av tynne hyfeliknande trådar.

Mykosar. Den store heterogene gruppa av soppar som framkallar sjukdomar på kulturplantene har mange slag inokulum. Dei fleste soppar har eit meir eller mindre velutvikla mycel. Aktivt veksande mycel er inokulum for mange jordbuande parasittsoppar. Spesialiserte strukturar, så som sklerotiar og rhizomorfar, er både kvileorgan og inokulum. Nesten alle av dei temmeleg ulike slag sporar produsert av parasittsoppene kan tene som inokulum. Eit unntak er spermatiar som berre fungerer i den kjønna delen av livssyklusen hjå soppene.

Mange parasittsoppar produserer vegetative sporar og konidiar. Andre vegetative sporar er zoosporar som har aktiv rørsle. Dei er dømme på inokulum som kan røre seg i ein vassfilm i jorda eller på bladverk. Oosporar, ascosporar og basidie-sporar er generativt produsert inokulum.

## OVERVINTRING AV PLANTEPATOGEN

I fleirårige planter kan patogene virus, bakteriar og soppar overleve frå ein vekstsesong til neste i eller på vertplanta. Patogen på eitt-årige kulturar har ofte serskilte overlevingsmekanismar for å greie seg utanom veksttida. I tempererte strøk er vinterhalvåret den vanskelegaste perioden. Eit unntak er visse soppar med evne til å vekse og framkalle overvintringssjukdomar ved låg temperatur. I mange tropiske og subtropiske strøk skifter veret frå regntid med kraftig plantevekst og til tørketid som kan vere vanskeleg å overleve både for planter og plantepatogen.

### Fleirårige infeksjonar

Virus og bakteriar overlever i systemisk infiserte, fleirårige planter. Virus i frukt- og bærvekster kan vere latente eller med meir og mindre klare symptom. Felles for dei er at virusinfeksjonen held seg så lenge som verten lever. Steinfrukt-bakteriosen framkalla av Pseudomonas mors-prunorum overlever i infiserte knoppar. I Danmark er pærebrann ein så vanskeleg sjukdom å eliminere fordi bakterien Erwinia amylovora overlever som mangeårige infeksjonar i hagtornhekkane. Fjerning av infiserte frukttre er ikkje åleine effektivt nok fordi det stadig er tilgang på smitte.

Noen parasittsoppar overlever som mycel, fruktlekamar eller kvileknollar i verten. Visse mjøldoggsoppar som til dømes rosemjøldogg og eplemjøldogg overvintrar i knoppar. Gjørum (1964) har vist at sjølv om cleistothecia av eplemjøldogg overlever vinteren hjå oss er infiserte knoppar viktigaste kjelda for primærsmitte om våren. Epleskurv overvintrar både som greinskurv og som umodne pseudoperitheciar i daude blad.

Eplerust, hagtornrust og rognerust lever som fleirårig mycel i einer, og solbærfiltrust er fleirårig i mottakelege femnåla furuarter. Vekselverten er såleis ei permanent smittekjelde.

Honningsopp og andre parasittsoppar som infiserer rot-systemet på treaktige planter svekker gradvis verten. Fruktlekamen av honningsoppen kjem fram etter mycelvekst i verten gjennom fleire vekstsesongar.

I Danmark vart dyrking av det såkalla vinterbygg forbode i 1968 for å redusere skadane av grasmjøldogg i vårsådd bygg. Soppen infiserer vinterbygget etter spiringa om hausten og overlever som mycel. Sporeproduksjon om våren fører til kraftige og tidlege infeksjonar av vårsådd bygg som alltid har utgjort storparten av byggarealet i Danmark. Det er vanleg praktisk røynsle at mjøldogg og brunrustangrep gjer mest skade på vårkveite nær haustkveiteåkrar. Ser ein nøye på kornplanter som veks opp frå spillkorn om hausten kan ein ofte finne brunrust, dvergrust, byggbrunfleck, havrebrunfleck, mjøldogg og andre av dei viktigaste bladflekksjukdomane på korn.

#### Infiserte planterestar

Mange parasittsoppar og bakteriar har evne til å overleve i infiserte blad, frukter, stenglar, strå, røter og andre daude planterestar. Daudt plantevev blir raskt invadert av saprofyttiske bakteriar og soppar slik at saprofyttisk konkurranseevne er ein viktig eigenskap for at patogenet skal kunne overleve.

Klimatiske og edafiske faktorar påverkar den mikrobiologiske aktiviteten i jorda. I fuktig, varmt ver går nedbrytinga av plantematerialet raskast. I England har dei forsøkt å sprøyte med urea om hausten for å stimulere nedbrytinga av epleblada og med det redusere overvintringa av epleskurvsoppen. Resultata har ikkje vore gode nok fordi det overlever tilstrekkeleg smitte til å starte nye angrep neste år.

For å nytte vekstskifte som rådgjerd mot plantepatogen er det nødvendig med kjennskap til kor lenge patogenet overlever i planterestar eller saprofyttisk i jorda. Mange vekstskifte-



forsøk har vist at mot rot Dreparasoppen i korn er eit år med ein ikkje-mottakeleg kultur nok til å få smittegraden ned på eit akseptabelt nivå. Stråknekkarsoppen er derimot meir seigliv i jorda, og minst to år med ein ikkje-mottakeleg vekst må til for å få god verknad mot stråknekkaren.

### Alternative vertplanter

Patogen med vidt vertplanteregister kan overleve på andre dyrka eller ville planter enn hovedverten. Gul dvergssjuevirus overvintrar i fleirårige grasarter i åkerkanten. Grasverten viser ikkje symptom sjølv om viruset kan redusere avlinga av fleire av dei dyrka grasartene. Mengda av flygande bladlusvektorar er avgjerande for kor raskt kornet blir infisert om våren.

Vekstskifte har liten verknad mot klumprot om krossblomstra ugrasarter får lov til å vekse fritt fordi pengeurt, gjætar-taske, åkerreddik, åkersennep og andre krossblomstra planter er gode vertplanter for klumprotorganismen.

Mange rustsoppar har vertskifte mellom lite skylde planter. Dette vart første gong vitskapleg prova av tyskaren de Bary i 1865. Korndyrkarar i fleire land hadde lenge før det merka at det vart sterkast angrep av svartrust på kveite nær berberisbusker. Alt i 1755 fekk bøndene i Massachusetts vedteke ei lov som sa at all berberis skulle ryddast i den daverande engelske kolonien innan 1760.

### Frø og anna formeiringsmateriale

Frøsmitte er ikkje vanleg for virus. Formeiring med knollar, lauk, stiklingar, podekvistar og avleggarar fører med dei virus som måtte finnast i opphavsmaterialet.

Falsk og ekte frøsmitte spreier fleire viktige bakteriar og parasittsoppar. Ved falsk frøsmitte finst patogenet som innblanding i frøpartia. Sklerotiar av kløverråtesoppen kan bli utvikla på stenglane i ei frodig kløvereng. Ved treskinga kjem ein del saman med kløverfrøet og kan neste år bli sådd saman med det. Sklerotiar av laukkvitråtesoppen kan finnast blanda inn i laukfrø. Dårleg rensutstyr førte til at dei tidlegare ikkje greidde å rense ut mjølaukesklerotiar frå såkornet. Det ga mykje mjølauke i rug og kveite og forgiftningar på menneske og dyr. Stinksot og dekka sot på korn fylgjer såvara som sotsporar utanpå kornet. Desse sotsoppene tek ein difor effektivt med beising.

Ved ekte frøsmitte finst patogenet i eller på frøet. Naken sot på bygg og kveite er etablert som mycel i embryo. Andre patogen, som til dømes erteflekksoppen, kan vekse inn i frøet gjennom frukta. Systemisk spreining gjennom ledningsvevet i planta gir frøsmitte med bakterien Xanthomonas campestris som framkallar brunbakteriose i kålvekster. Nokre patogen ser ut til å kunne overleve minst like lenge som frøet er spiredyktig. Men det er og døme på at frøet blir smittefritt etter ei tids lagring. Selleribladflekksoppen Septoria apiicola blir borte etter tre års lagring av infisert sellerifrø.

I lauk, knollar, stiklingar og anna vegetativt formeiringsmateriale er det gode vilkår for overleving av patogen. Tørrråtesoppen overvintrar i settepotetene, og laukbladskimmel overlever som mycel i lauk.

Jord

Utanom dei som overlever i planterestar finst det patogen som lever saprophyttisk i jorda. Rotbrannssoppar og svartskurvsoppen er døme på det vi kallar jordbuande organismar. Dei har god saprophyttisk konkurranseevne. Bakterien Agrobacterium tumefaciens som framkallar bakteriesvulst på mange planter kan og leve fritt i jorda.

Kvilesporar og kvileknollar

Bladskimmel og andre soppar i klassen Oomycetes produserer tjukkvegga oosporar som overlever fleire år i jorda. Soppen Aphanomyces euteiches som framkallar visnesjuke i ert held seg minst åtte år som oosporar i jorda. Enno meir seigliva er kvilesporane av klumprot og potetkreft. I Sverige har dei vist at potetkreftorganismen kan overleve 20 år i eng. Kløverråtesoppen, storknolla råtesopp, gråskimmel og laukkvitråtesoppen produserer kvileknollar, sklerotiar som overlever i jorda. Finske granskingar har vist at sklerotiar av kløverråtesoppen har tålt opptil 7 års lagring i matjord. Klamydosporar er tjukkvegga celler som held visse Fusarium- og andre sopparter i live i jorda.

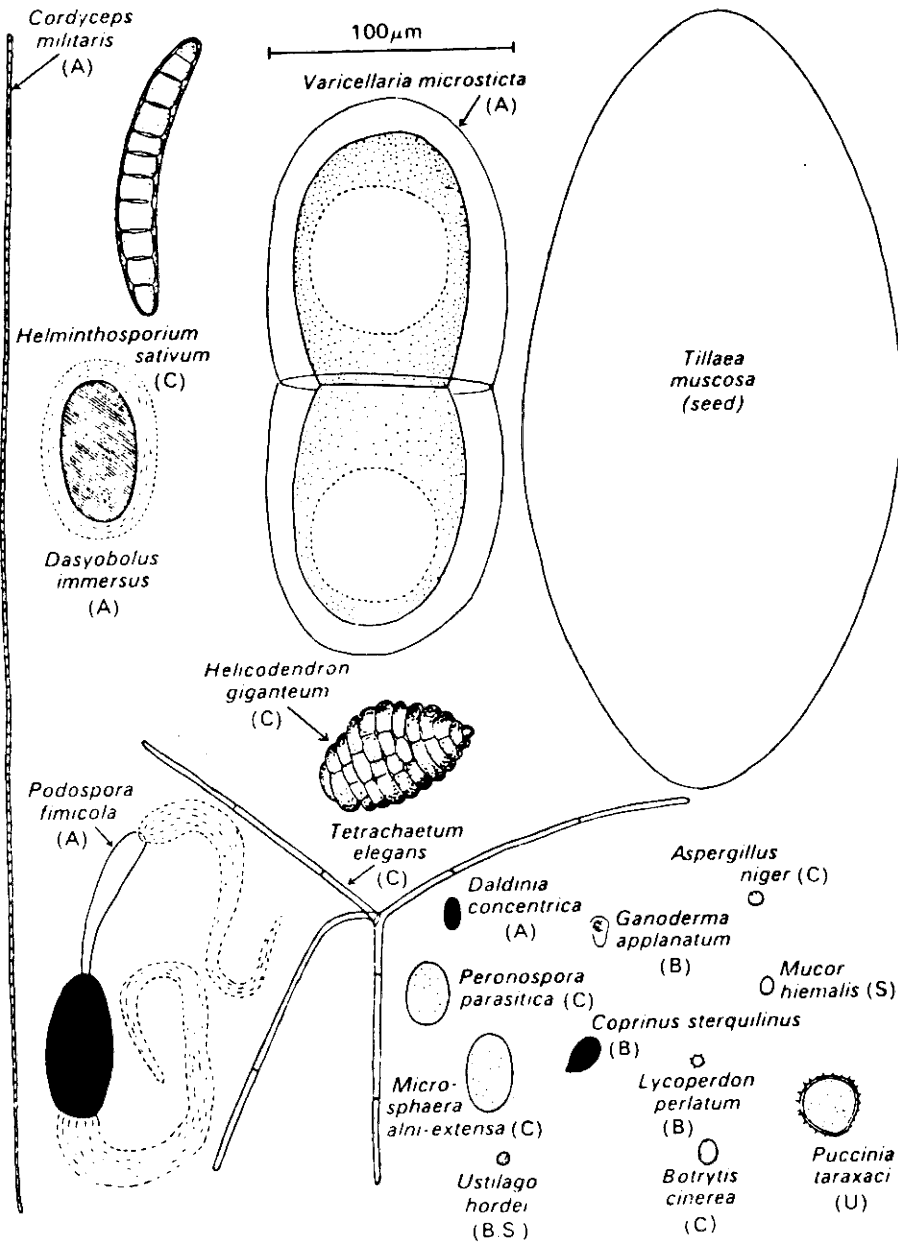
## SPREIING AV PLANTEPATOGEN

Inokulum som ikkje blir produsert på infeksjonsstaden må på ein eller annan måte bli transportert fram til vertplanta. Distansen kan vere mm som zoosporar sym i jordvatnet, eller kilometervis som rustsporar fyk gjennom lufta. Spreiinga er nesten alltid passiv. Berre bakteriar og zoosporar med flagellar har evne til aktiv rørsle. Spreiinga startar med frigjeringa frå veksemediet. Det neste er sjølv transportfasen og tredje fase er landinga og kontakten med verten. Berre ein liten brøkdel av alt inokulum treffer mottakelege planter, så om dei fleste patogen produserer store mengder inokulum går mesteparten til grunne og berre ein liten rest framkallar infeksjon.

Produksjon av soppsporar

Dei fleste parasittsoppene blir spreidde som sporar. Dei kan vere resultatet av meiosis (ascosporar og basidiesporar), eller vegetative sporar, så som zoosporar, konidiar, oidiar eller uredosporar. Soppsporar varierer mykje i farge, overflatestruktur og storleik. Sjølv om dei fleste har ein diameter i området 5-50  $\mu$  er det døme på sporar som måler 0.2-0.5 mm og altså er bortimot like store som det minste orkidéfrøet. Det er samanheng mellom bygnad og spreingsmåte hjå soppsporane.

Dei som har forsøkt å måle sporeproduksjon hjå soppar har funne at til dømes mjøldogg kan produsere fleire tusen konidiar pr.  $\text{mm}^2$ , og bladskimmel kan kome opp i over 100 000 sporigia/ $\text{cm}^2$  bladoverflate. Eit sotaks inneheld nokre millionar sotsporar, og eit enkelt apothecium av storknolla råtesopp (Sclerotinia sclerotiorum) kan innehalde 30 millionar ascosporar. Kjuker og hattsoppar innan Basidiomycotina er ennå meir produktive.



Døme på variasjon i storleik og form av soppsporar saman med frø av Tillaea muscosa (bergknappfamilien).

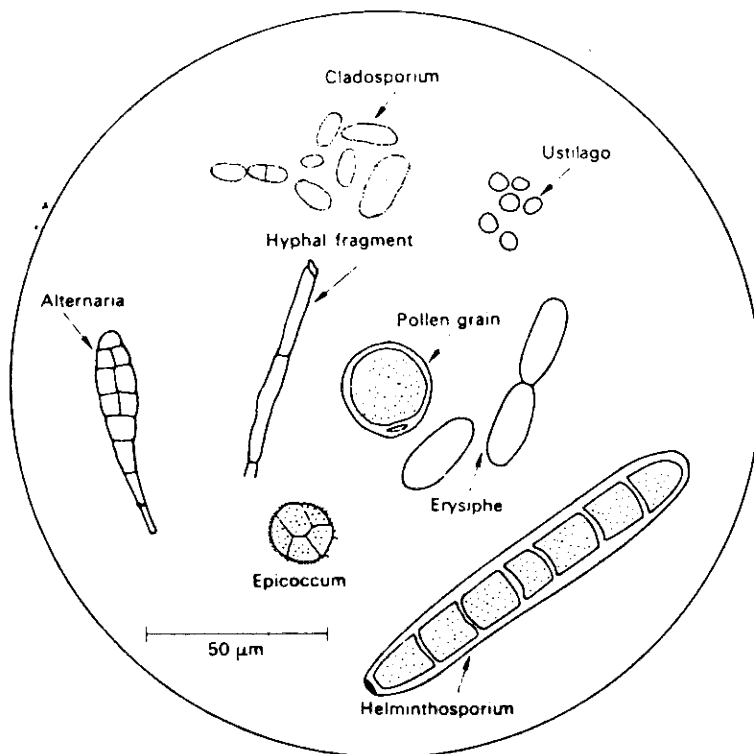
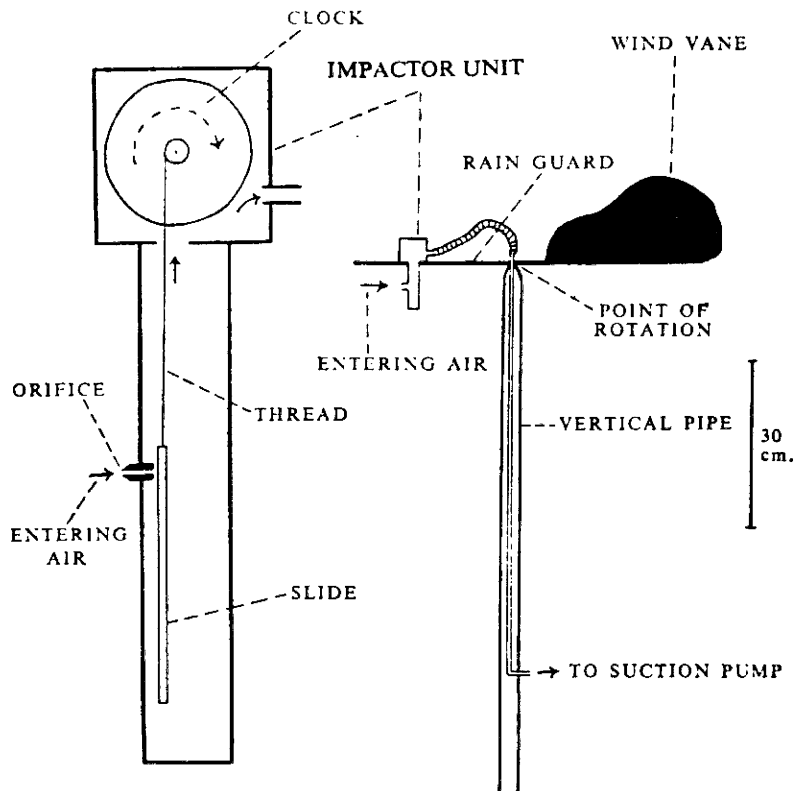
A ascosporar, B basidiesporar, BC sotsporar,  
C konidiar, U uredosporar, S sporangiar.

(Etter Ingold 1970)

### Sporefeller

Forsøk med ulike slag sporefeller har gitt mange opplysningar om frigjering og spreining av soppsporar. Enklaste konstruksjonen er eit objektglas festa vertikalt mot vinden på ein vindhane. Eit limlag gjer at soppsporar, pollen og partiklar i lufta blir hangande fast på objektglaset slik at det blir mogeleg å identifisere dei under mikroskopet.

Meir avanserte sporefeller gir eit betre kvantitativt bilde av sporemengda i lufta. Eit døme er sporefella konstruert av Hirst på forskningsstasjonen Rothamsted i England. Arbeidsprinsippet er at eit visst luftvolum, oftast 10-20 l. pr. min., blir sugd inn gjennom ein trang opning mot eit limdekt objektglas. Ei klokkemekanisme eksponerer eit 2mm belte av objektglaset for kvar time. Kwart døgnet blir objektglaset skifta og ved gransking av det kan ein få kvantitative data om døgnavariasjonen i sporekonsentrasjonen i lufta.



Prinsippskisse av Hirst sporefelle (øverst) og  
døme på soppsporar fanga i den (nædøst).

(Etter Ingold 1973)

### Produksjon av uredosporar av brunrust på kveite

I Nederland har Metha & Zadoks (1970) målt produksjonen av uredosporar av brunrust (Puccinia recondita) på kveite. Soppen har ein inkubasjonstid på 6 til 7 dagar frå inokulering til sporulering. Sporeproduksjonen aukar raskt til eit maksimum 9-13 dagar etter infeksjon, og han avtek så gradvis til det er slutt ca. 60 dagar etter infeksjonen. Dei brukte sporefeller og fanga alle sporane produserte på enkelte kveiteblad. Den totale produksjonen varierte lite med konsentrasjonen av inokulum fordi fotosyntesen i bladet truleg var minimumsfaktoren.

Produksjon av uredosporar pr. blad ved fire ulike mengder av inokulum. (Etter Metha & Zadoks 1970.)

Inokulum sporar/blad	Pustular pr. blad	Sporeproduksjon mg tørrstoff/blad	Tørrstoffvekt pr. blad, mg
14633	1917	9.2	10.2
5822	1468	10.0	10.2
3565	920	11.3	10.2
1784	305	11.1	10.2

Gjennom levetida av eit kveiteblad var altså tørrstoffproduksjonen av uredosporar omlag lik tørrstoffvekta av bladet. Metha og Zadoks rekna 274 uredosporar pr. mikrogram slik at den totale sporeproduksjonen var omtrent 3 millionar uredosporar frå eit kveiteblad infisert med brunrust.

### Frigjering av soppsporar

Luftmassane fører med seg soppsporar, små jordpartiklar med mycel eller sporar og væskedropar som kan innehalde sporar. Over blad, jord og andre overflater er det eit tynt lag stillestående luft. Det kan vere frå nokre mm tjukt i relativt stille ver til mindre enn 1 mm i vind. Dette laget er ein barriere som soppsporane må gjennom for å bli vindtransportert. Mange sopp har mekanismar for aktiv spore-



kasting gjennom dette laget og opp i turbulente luftstraumar.

### Kasting av ascosporar

Ascosporar blir skotne opp i lufta enkeltvis eller samla i grupper frå kvar ascus. Eit kraftig osmotisk trykk blir utvikla inne i ascus ved at glykogen blir omdanna til glucose. Vatn strøymer inn i ascus til presset blir så stort at veggen sprekk og sporane blir kasta ut. Den osmotiske sugesevna er målt til 10-30 atm. i ascus hjå Sordaria fimicola, ein saprophyttisk sopp i klassen Pyrenomycetes. I Plectomycetes manglar fruktlegemet opning. Osmotiske krefter sprenger veggen i fruktlegemet og ascosporane blir slengt ut enkeltvis eller samla i ascus. Ved målingar er det funne at ascosporar kan bli kasta frå noen mm til fleire cm i stille luft. Gjeldande høgderekord for ascosporar skal vere 60 cm.

Horisontal distanse (D) som ein mikroskopisk, sfærisk partikkel blir kasta, kan reknast ut etter formelen:

$$D = H \left( \frac{2 (a-b) r^2}{9 c} \right)$$

- H = utkastingsfart
- a = tettheit av partikkelen
- b = tettheit av lufta
- c = viskositet av lufta
- r = radius av partikkelen

Soppsporar har ein tettheit rundt 1.0 og tettheita av lufta kan ein sjå bort frå. Viskositeten av lufta er omtrent konstant slik at formelen kan forenklast til:

$$D = Kr^2$$

kasting gjennom dette laget og opp i turbulente luftstraumar.

### Kasting av ascosporar

Ascosporar blir skotne opp i lufta enkeltvis eller samla i grupper frå kvar ascus. Eit kraftig osmotisk trykk blir utvikla inne i ascus ved at glykogen blir omdanna til glucose. Vatn strøymer inn i ascus til presset blir så stort at veggen sprekk og sporane blir kasta ut. Den osmotiske sugesevna er målt til 10-30 atm. i ascus hjå Sordaria fimicola, ein saprophyttisk sopp i klassen Pyrenomycetes. I Plectomycetes manglar fruktlegemet opning. Osmotiske krefter sprenger veggen i fruktlegemet og ascosporane blir slengt ut enkeltvis eller samla i ascus. Ved målingar er det funne at ascosporar kan bli kasta frå noen mm til fleire cm i stille luft. Gjeldande høgderekord for ascosporar skal vere 60 cm.

Horisontal distanse (D) som ein mikroskopisk, sfærisk partikkel blir kasta, kan reknast ut etter formelen:

$$D = H \left( \frac{2 (a-b) r^2}{9 c} \right)$$

H = utkastingsfart

a = tettheit av partikkelen

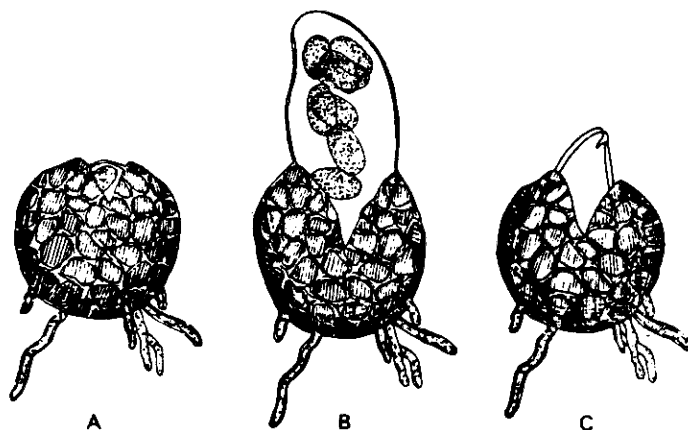
b = tettheit av lufta

c = viskositet av lufta

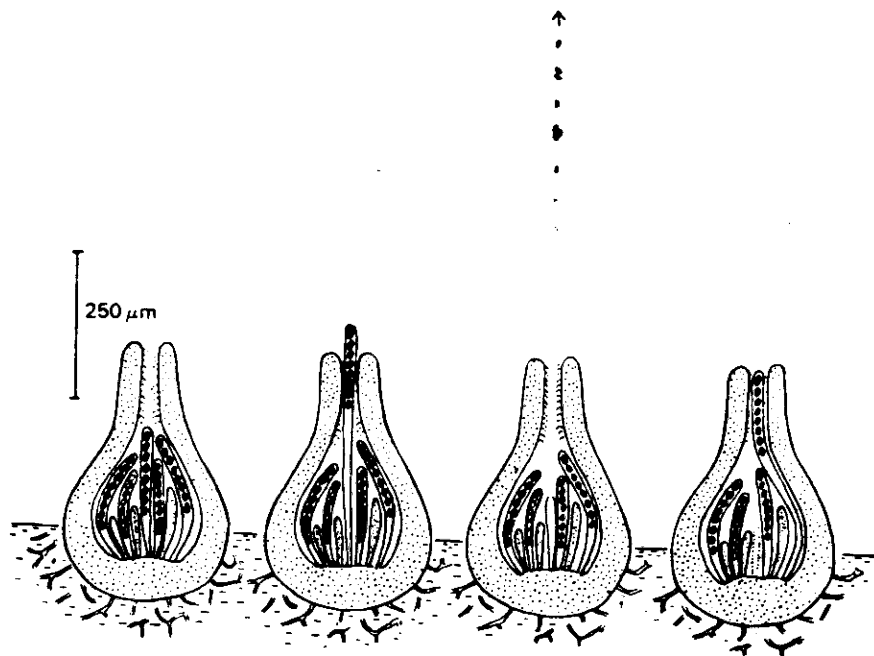
r = radius av partikkelen

Soppsporar har ein tettheit rundt 1.0 og tettheita av lufta kan ein sjå bort frå. Viskositeten av lufta er omtrent konstant slik at formelen kan forenklast til:

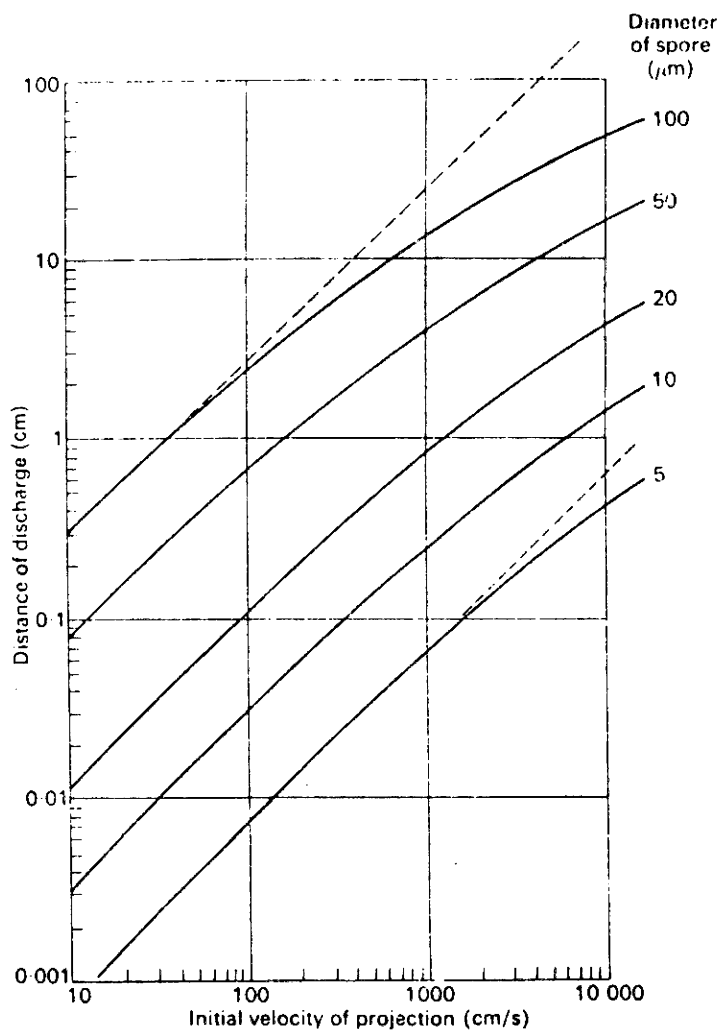
$$D = Kr^2$$



Sporekasting hjå stikkelsbårdrepar Sphaerotheca mors-uvae.  
 A. Veggen i cleistotheciet sprekk. B Ascus veks fram  
 og eksploderar. (Etter Ingold 1971)



Sporekasting hjå ein Pyrenomycetes. Ascus veks opp gjennom  
 ostiolen, kastar sporane og skrumpar saman. (Etter Ingold 1971)



Utgangsfart og diameter er avgjerande for kor langt  
soppsporar blir kasta.

(Etter Ingold 1971)

Såleis er distansen for sporekasting proporsjonal med kvadratet av radius av soppsporen ved same utkastingsfart. Så små partiklar som soppsporar blir kasta like langt vertikalt som horisontalt.

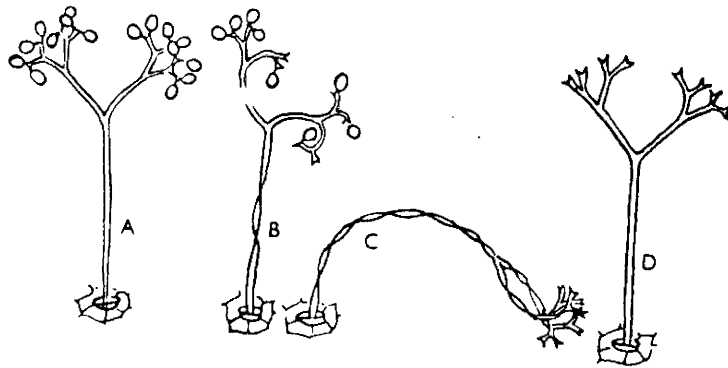
#### Lange konidioforar

Mange Hyphomycetes som til dømes Aspergillus, Cladosporium og Penicillium-arter har 100-200  $\mu$  lange konidioforar som gjer det lettare for desse soppene å få konidiane opp i turbulent luft. Vassdropar som passerer over konidioforen kan plukke med seg konidiar. Bladskimmelsoppar og tørrråtesoppen kan ha opptil 1 mm lange sporangioforar og endringar i saftspenninga i dei gjer at dei fell saman eller rettar seg oppatt, og med det frigjer sporangiar.

#### Basidiesporar og sotsporar

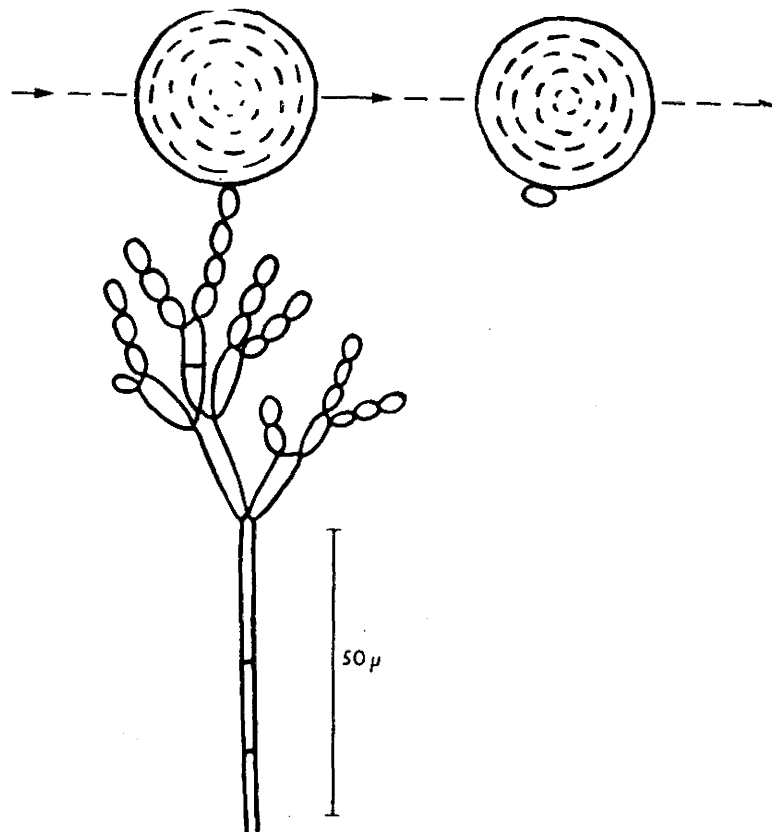
Basidiesporar blir produserte i spissen av sterigma på basidiar inne i trange porer (poresoppar), på skiver (hattsooppar med skiver) eller fritt (rustsooppar). Like før modning veks det fram ein væskedrope ved basis av den skeive basidiesporen, og sporen med væskedropen blir skoten 0.01-0.02 mm vekk frå basidien. Inne i porene eller mellom skivene på ein hattsoopp er det plass nok til at basidiesporane kjem fri og fell ned i det turbulente luftlaget under ei kjuke på ei trestamme eller under ein hattsoopp.

Sotaks hjå naken sot (Ustilago tritici) stikk opp over dei friske plantene i kornåkeren slik at sotsporane blir lett fanga opp av luftstraumane.



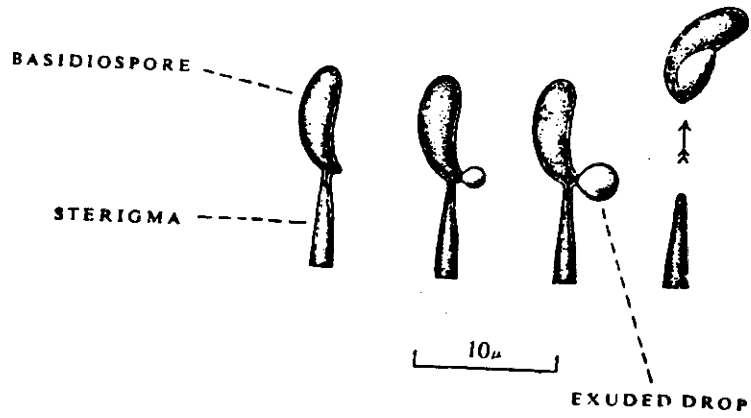
Sporangioforar av ein bladskimmel (Peronospora) i fuktig luft (A). I redusert luftråme B, C blir sporangia frigjort.

(Etter Ingold 1965)

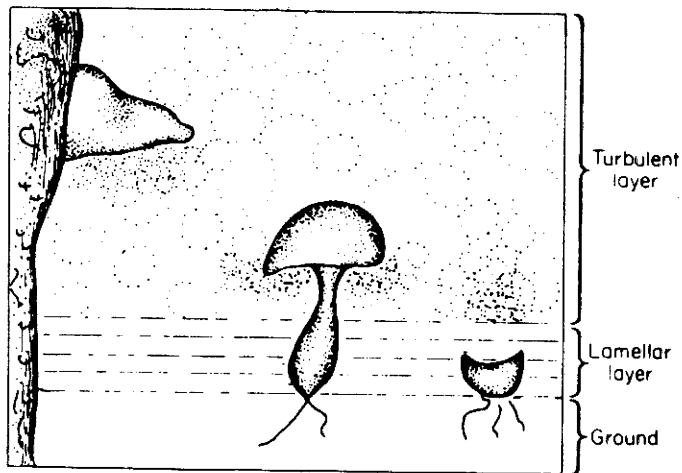


Døme på korleis vassdråpar kan plukke av konidiar frå konidioforar av den frispera svertesoppen Cladosporium herbarum.

(Etter Ingold 1965)

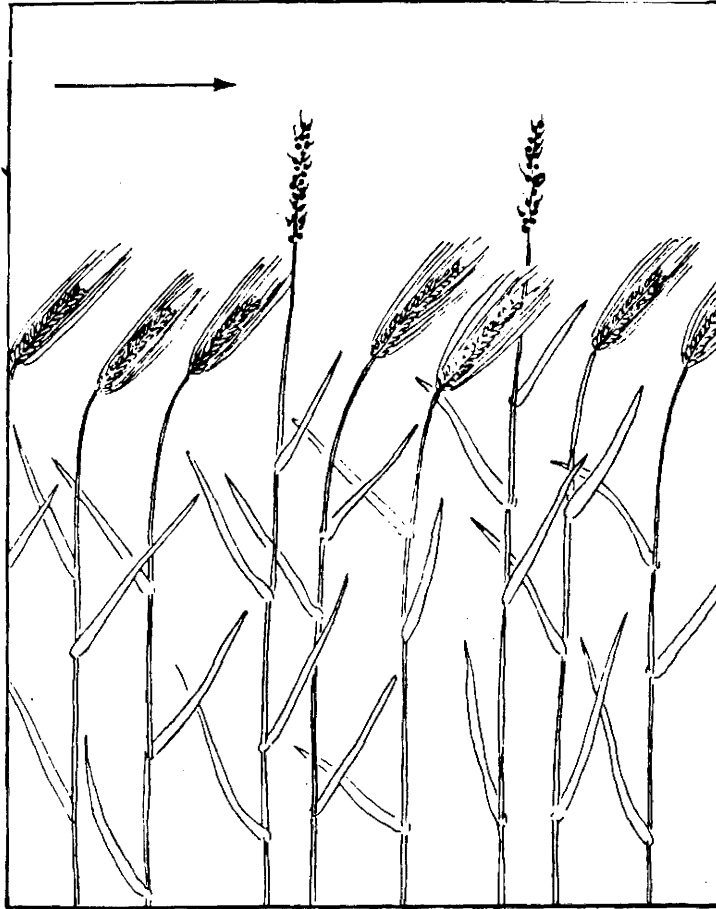


Ein væskedroppe veks fram på basidiesporen like før sporekasting. (Etter Ingold 1973)



Sporekasting frå to soppar i Hymenomycetes og ein Discomycetes.

(Etter Moore-Landecker 1972)



Sotaks med naken sot (Ustilago triticii) stikk opp over friske aks og sotsporane blir lett fanga av vinden.

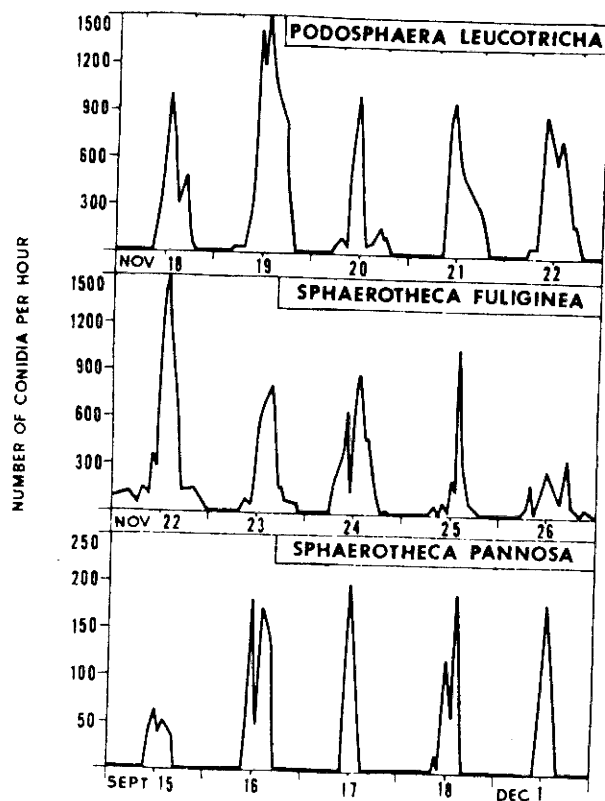
(Etter Ingold 1965)



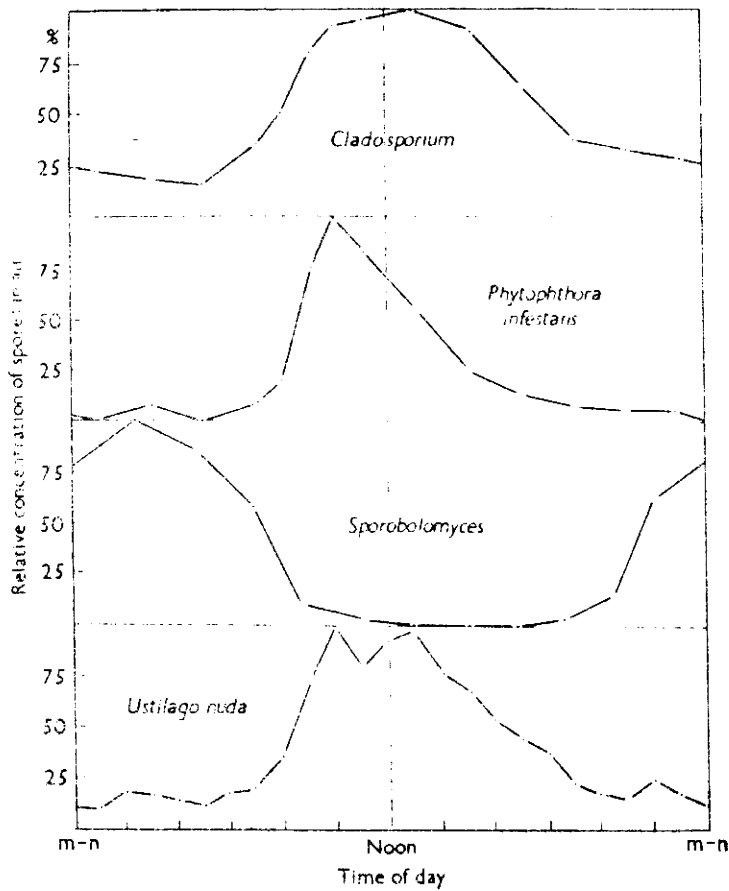
### Døgnrytme i sporekastinga

Mange soppar har ei tydeleg døgnrytme i frigjeringa av sporar. Svingingar i temperatur, råme og lysvilkåra gjennom døgnet gjer det vanskeleg å finne den avgjerande faktoren for sporekastinga. Det er og døme på at soppar held fram med sporekasting etter ei viss døgnrytme ei tid etter at dei blir sett inn i eit rom med konstant miljø.

Pady (1972) undersøkte frigjeringa av konidiar av dei tre mjøldoggsoppene eplemjøldogg (Podospheera leucotricha), agurkmjøldogg (Sphaerotheca fuliginea) og rosemjøldogg (Sphaerotheca pannosa) i kontrollert veksthusmiljø. Alle tre viste ein tydeleg topp i sporefrigjeringa midt på dagen. Tilsvarande resultat er funne ved granskingar av andre mjøldoggsoppar.



Frigjering av konidiar av eplemjøldogg (Podosphaera leucotricha) agurkmjøldogg (Sphaerotheca fuliginea) og rosemjøldogg (Sphaerotheca pannosa). Sporefangst fra einskilde blad i veksthus. (Etter Pady 1972)



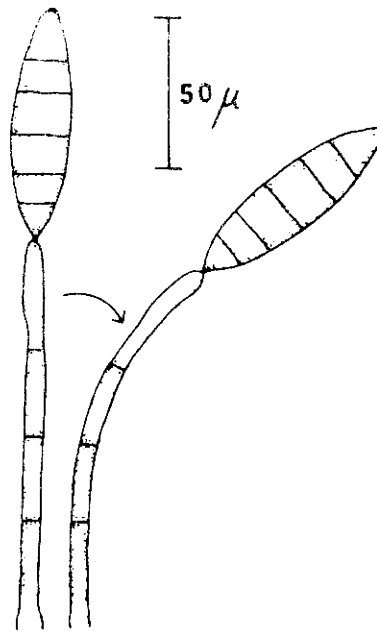
Døme på døgnvariasjon i fangsten med Hirst sporefelle. Svertesoppen Cladosporium, tørråtesoppen Phytophthora infestans og naken sot Ustilago nuda (syn. U. tritici) har størst sporekonsentrasjon midt på dagen medan saprofytten Sporobolomyces har maksimum nær midnatt (m-n).

(Etter Ingold 1965)

### Elektrostatisk sporekasting

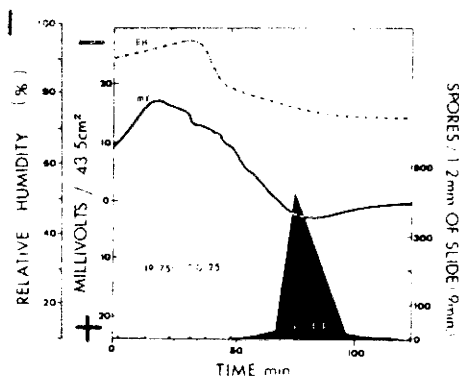
Leach (1976) studerte frigjering av konidiar frå konidioforane hjå soppen Drechslera turcica som framkallar ein bladsjukdom på mais. Mikroskopiske granskingar hadde vist at konidiane vart aktivt skotne bort frå konidioforen. Leach festa elektrodar til infiserte blad i kontrollert atmosfære for å måle endringar i elektrisk spenning, og han registrerte mengda av konidiar i lufta med ei sporefelle. Ved høg luftråme kunne han måle elektriske ladningar på opptil fleire hundre millivolt i infiserte blad. Med reduksjon i relativ luftråme minka den elektriske spenninga samtidig som konidiar av D. turcica vart frigjort. Auke i relativ luftråme førte til sporefrigjering på grunn av stigande elektrisk spenning. I andre forsøk vart den elektriske spenninga endra ved konstant relativ luftråme. Dette ga kraftig stigning i mengda av konidiar i lufta.

Leach (1976) hevdar at overflate-elektriske fenomen er drivkrafta i aktiv sporefrigjering i D. turcica og andre soppar på velutvikla konidioforar eller i kjeder som til dømes tørråtesoppen, fløyelsflekkoppen og mjøldoggsoppar. Feste mellom konidie og konidiofor blir veikare med stigande grad av modning og relativt svake elektrostatiske krefter er nok til å støyte konidien vekk. Elektriske ladningar i blad på planter kan kome av fordamping eller kondens av vatn.

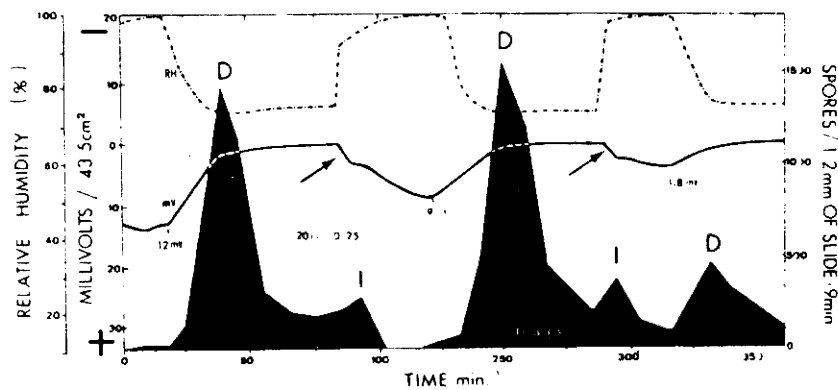


Konidiofor med konidie av Drechslera turcica.

(Etter Meredith 1965)



Sporefrigjering hjå Drechslera turcica etter reduksjon av relativ luftråme og med det redusert elektrisk spenning i maisbladet. (Etter Leach 1976)



Verknad av fleire syklusar av aukande og minkande relativ luftråme og elektrisk spenning på sporefrigjering hjå D. turcica. D - sporekasting etter reduksjon i relativ luftråme. I - sporekasting etter auke i relativ luftråme. (Etter Leach 1976)

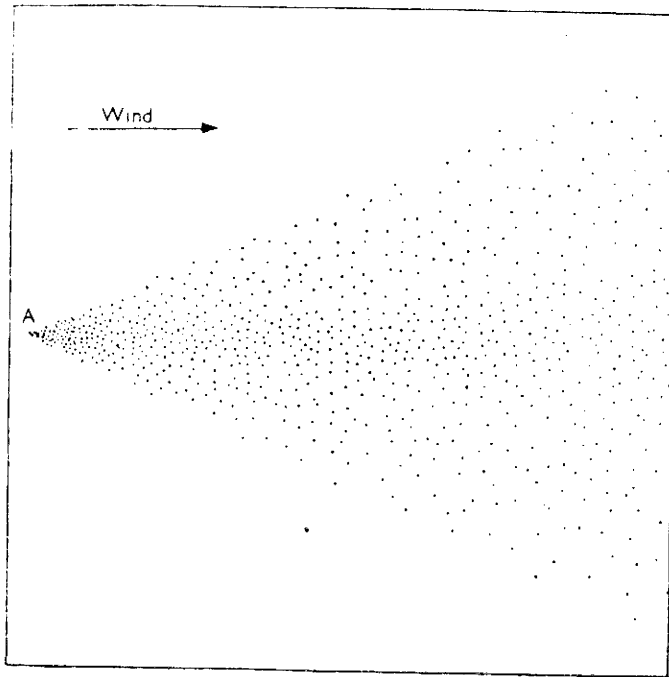
### Soppsporar i lufta

Vindtransport av soppsporar og andre småpartiklar heng saman med rørsler i luftmassane på grunn av ulike trykk- og temperaturtilhøve i atmosfæren. Viktige faktorar for denne type av spreing er mellom anna vindstyrke, turbulens, viskositet og konveksjon i lufta. Vindstyrken aukar med høgda over bakken. Friksjon med vegetasjon, bygningar og ujamnt terreng bremsar vinden og lagar turbulens. Solstrålane varmar opp bakken og det fører til termisk turbulens og konvekssjonsstraumar.

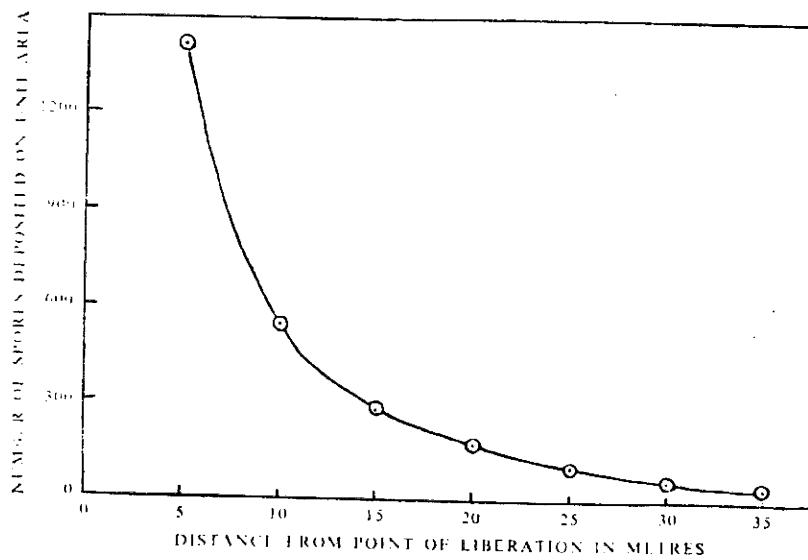
Soppsporar oppfører seg som andre små partiklar i lufta påverka av fysiske faktorar. Verknaden av tyngdekrafta og viskositeten i lufta gjer at i heilt stille luft får soppsporar ein konstant fallfart. Om det ikkje forekom turbulens ville transportdistansen vere eit resultat av vindstyrke og fallfart. I stille luft vil store sporar falle raskare enn små sporar, men i vind blir denne verknaden av tyngdekrafta oppheva. Vind som horisontal luftrørsle er ein av dei viktigaste faktorane i lufttransporten av sporar. Turbulens og oppdrift på grunn av temperaturgradientar fører sporane oppover i luftlaga, men det gir og ein kraftig fortynning av sporekonsentrasjonen i lufta nær plantedekket.

Spreing av soppsporar har noko til felles med røyk som strøymer ut frå ei pipe. Røyken blandar seg med lufta og blir raskt uttynna. Soppsporar blir produsert nær bakken, slik at sporeskya frå eit punkt spreier seg først horisontalt i jamn vind og aukar i diameter med avstanden frå utgangspunktet. Det fører til ei sterk uttynning av skya. Sporekonsentrasjonen blir omvendt proporsjonal med avstanden frå produksjonsstaden.

Det er rekna ut at i stille ver blir berre 0.05 % av soppsporane ført 100 m vekk frå produksjonsplassen. Med jamn vind kan 10 % av sporane bli transportert 100 m. På varme soldagar med aktiv konveksjon kan ein større del av sporane bli ført minst 100 m avgarde.



Skya av soppsporar frå punkt A blir raskt tynna ut.  
(Etter Ingold 1965)



Typisk kurve for fangst av soppsporar i 1 m/sek.  
vindhastigheit med aukande avstand frå utsleppings-  
punktet.

(Etter Ingold 1973)

Gregory (1966) har eksperimentelt funne fallfart hjå noen sporar og kalkulert transportdistansen ved 1 sekund-meter vindstyrke:

Sopp	Sporemål $\mu$	Fallfart cm/sek.	Kalkulert transportdistanse	
			Utsleppings- høgd	Distanse
Bipolaris sorokiniana (konidiar)	75 x 20	2.0	1 m	50 m
Puccinia recondita (uredosporar)	25 x 29	1.26	1 m	80 m
Agaricus campestris (basidiesporar)	8 x 5	0.13	5 cm	40 m

Med sporefeller i fly eller ballongar er det fanga sporar av desse og andre soppar i store høgder. Levande soppsporar er fanga opptil 4500 m over bakken. Det er oppgåande luftstraumar som fører med seg soppsporar til høgge luftlag, og det aukar transportdistansen svært mykje.



### Landingsfasen

Transporten endar med at soppsporane landar på vegetasjon eller andre overflater. Det kan gå føre seg på fleire ulike måtar. Både tyngdekrafta og fallande regndropar er aktive i å føre sporar frå lufta ned til plantedekket. På grunn av liten masse har ikkje sporaner akselererande fart i stille luft. Middels store soppsporar fell med ein fart på ca. 3 cm i minuttet i heilt stille luft. Mange bladparasittar har middels store sporar.

### Tyngdekrafta

I stille eller nesten vindstille luft kan tyngdekrafta vere nok til at soppsporar sedimenterer. Vindtunnelforsøk på Rothamsted viste at ved vindstyrke på 2 m/sek og meir var det lite sedimentasjon av soppsporar. Difor vil det ofte vere så mykje rørsler i lufta at tyngdekrafta betyr lite for landinga av soppsporar. Men i stille netter kan det laminære luftlaget bli så tjukt at tyngdekrafta effektivt fører soppsporar ned på plantedekket og jorda.

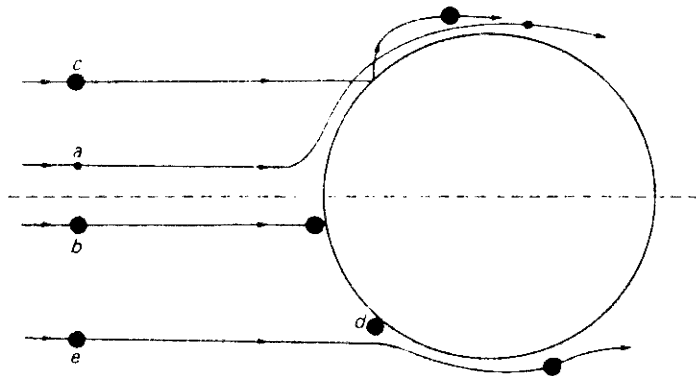
### Utveksling mellom luftlaga

Det tynne laminære luftlaget over blad og andre plantedelar er ei grense mot meir turbulent luft. Overgangen mellom luftlaga er flytande og det er stadig utveksling av luftmassar. Turbulent luft bryt inn og riv med seg den relativt sporefrie, laminære lufta nær bladoverflatene. Turbulent luft med soppsporar kjem samstundes inn i det laminære laget nær overflatene og sporar vil kunne sedimentere ned på blad og andre plantedelar. Turbulens betyr truleg meir enn tyngdekrafta i landingsfasen.

## Kollisjon

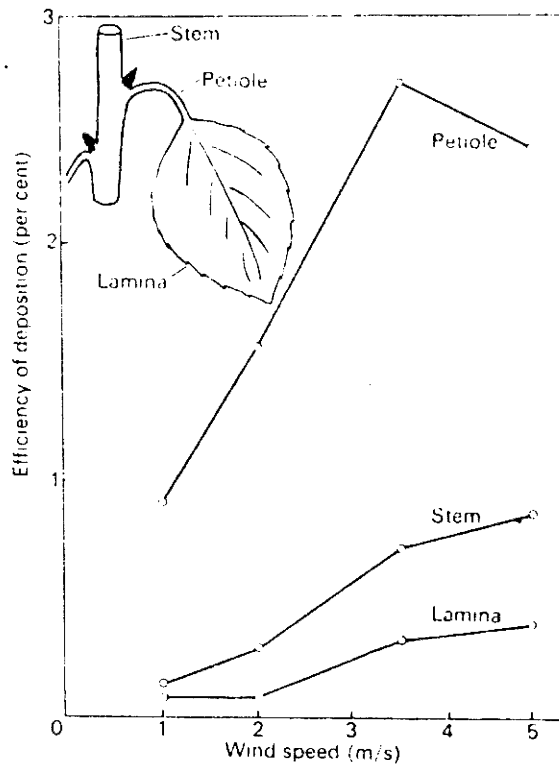
Vindtransporterte soppsporar kan kollidere med vindsida på blad, bladstilkar, kvistar eller andre plantedelar som stikk opp. Luftmassane vil bli avbøygde rundt slike hindringar medan sporar og andre partiklar med ein viss fart vil kollidere. Store sporar med stor fart vil lettare kollidere enn små sporar med mindre fart. Mange av dei vindspreidde parasittsoppene som framkallar bladflekker har ganske store sporar ( $d = 20-50 \mu$ ). Uredosporar og aecidiesporar av rustsoppar, mjøldoggkonidiar, og sporangia av tørråte og bladskimmelsoppar, konidiar av Drechslera- og Alternaria- arter, er alt saman store soppsporar. I tillegg til at dei har med mykje næring er desse sporane godt tilpassa kollisjons-landing.

Penicillium, Aspergillus og mange andre jordbuande soppar har små, tørre sporar. Andre mekanismar fører desse ned på jorda. Ved 2 m/sek vindstyrke vil dei ikkje kollidere med 1 mm tjukke objekt. Sotsporane av naken sot (Ustilago tritici) er for små (8-9  $\mu$ ) til å kollidere med blada på kornplantene, men ved kollisjon mot agner i kornakset er det funne at 50 - 75 % av sotsporane landar.



Kollisjon mellom tørre soppsporar i ein laminær luftstraum og ein rund sylinder. Ein liten spore a med diameter  $3 \mu$  blir ført utanom, medan ein større spore b med diameter  $10 \mu$  treff sylindren. Ein relativt stor spore c sprett av etter kollisjonen, medan d er ein spore som alt har landa og ikkje bles av, og sporen e passerer utanom.

(Etter Ingold 1971)

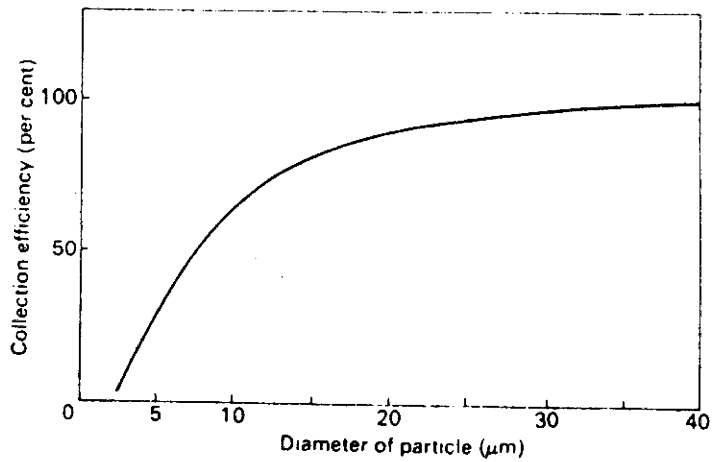


Kollisjon av ascosporar av Eutypa armeniaceae mot blad, bladstilk og grein av fersken ved ulike vindstyrke.

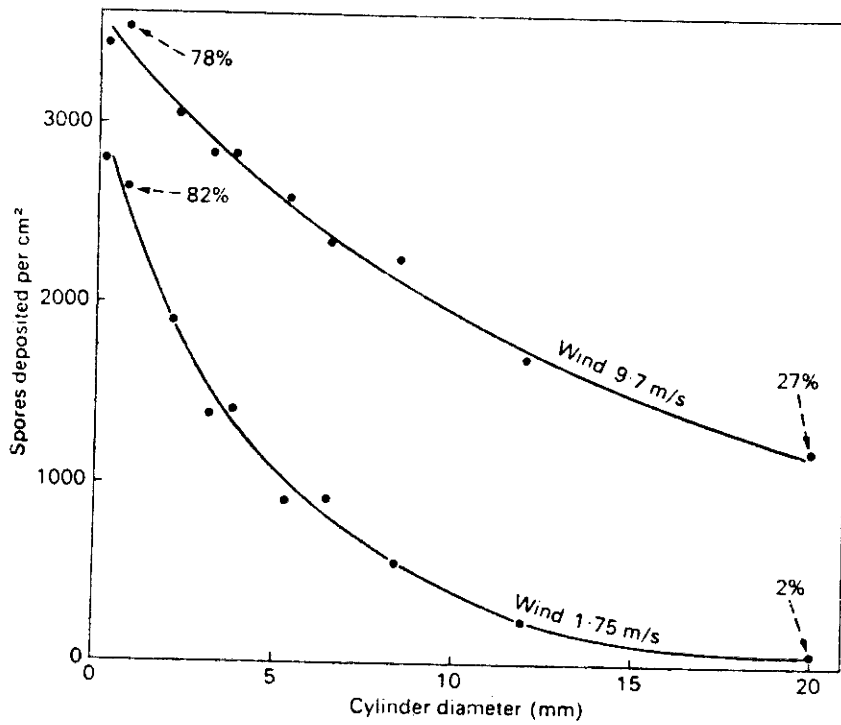
(Etter Carter 1965)

### Regndropar

Regnver rensar lufta for alle slag små partiklar. Regndropane varierer i storleik opp til 5 mm i diameter, og dei har ein fallfart på 2-9 m/sek. Relativt store sporar blir mest effektivt fanga opp av regndropane, medan små sporar under 5  $\mu$  blir avbøygde av same grunn som at dei ikkje lett kolliderer med hindringar i lufta. Uredosporar av rustsoppar og mjøldoggkonidiar kolliderer effektivt med regndropar. Gregory (1966) har rekna ut at 2.8 mm store regndropar er mest effektive og at dei tek med ned frå lufta omkring 80 % av alle soppsporane i storleiksgruppa  $d = 20-30 \mu$ . Hirst (1959) viste at 2 mm regn i 2 timar førte ned til bakken 200 gonger så mange sporar som dagsfangsten i oppholdsver.



Effekten av 2 mm store regndråpar på partiklar i lufta.  
Svært lite av små partiklar under 5  $\mu$  blir fanga av dråpane.  
(Etter Ingold 1971)



Kollisjon mellom 32  $\mu$  soppsporar og sylindrar av ulik diameter ved to vindstyrkar.

(Etter Gregory 1961)

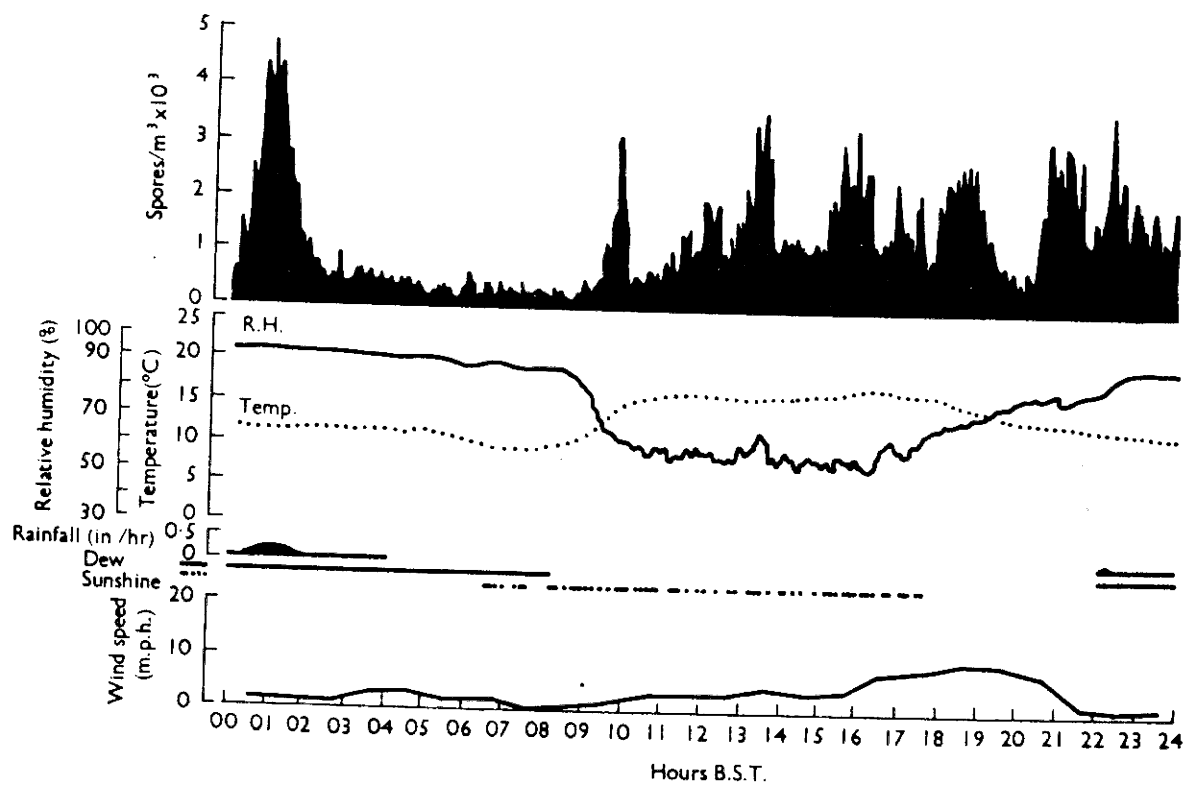
### Vasssprut-spreiing

Mange soppar produserer sporar i forskjellige typar av sporehus på blad, stenglar eller andre substrat. Slike sporar blir ofte liggjande i slimdropar på overflata. I regnver svell slimdropane og sporane flyt snart fritt i vassfilmen som dekker overflata. Bakteriar, konidiar frå frispora-, pyknidie- og skivekonidie-soppar, og sporar av mange sekksporesoppar og stilkesporesoppar kan finnast i vassfilmen som dekker blad, stenglar og andre overflater i regnver. Når regndropar treffer ein slik vassfilm vil små dropar sprute utover og dei vil innehalde sporane som eventuelt finst i vassfilmen. Mest sporar finst i sekundære dropar på 0.1-0.2 mm.

Vasssprut-spreiing av sporar er mest lokal over små avstandar. I modellforsøk er det vist at ein drope med 5 mm diameter som fell 7.4 m ned på ein 0.1 mm tjukk horisontal vassfilm sprutar utover meir enn 5000 små dropar frå 5  $\mu$  til 2400  $\mu$  i diameter. I stillestående luft blir dropar med 140  $\mu$  i diameter ført opp til 20 cm utover. Mindre dropar går lengre og særleg i vind kan dei bli så lenge i lufta at vatnet fordampar og sporane går over til å oppføre seg som lufttransporterte sporar.

Regn som fell på tørre overflater kan og føre soppsporar opp i lufta. Luftrørslene føre ein regndrope er nok til å blåse små sporar laus frå substratet slik at dei kjem opp i turbulent luft.

Regn kan og gi nok vibrasjon i blad, strå og stilkar til å riste fri soppsporar frå til dømes konidioforar og sporangioforar. Det er mange sporemålingar som viser ein rask auke av sporekonsentrasjon i lufta like etter starten av eit regnver. Jarvis (1962) fann at både starten av ei regnbyge om natta, og reduksjon i luftråmen om dagen auka mengda av gråskimmelkonidiar i eit bringebærfelt i Skottland.



Verknaden av regn og vekslingar i luftråmen på mengda av gråskimmelkonidiar i eit bringebærfelt ein augustdag i Skottland.

(Etter Jarvis 1962)

### Spreiing over lange avstandar

Det er mange døme på spreiiinga av soppsporar over lange avstandar. Effektiv transportdistanse avheng mest av levetida til sporane. Tynnvegga sporar lever i optimalt miljø noen dagar, opptil veker, men i luftmassane døyr dei tidlegare på grunn av uttørking. Fly med sporefeller har fanga levande sporar både over polkappene og verdenshava. Det er døme på at dei tynnvegga sporangiane av tørråtesoppen har vore infeksjonsdyktige etter 60 km vindspreiing. Andre parasittsoppar har enno større rekkevidde.

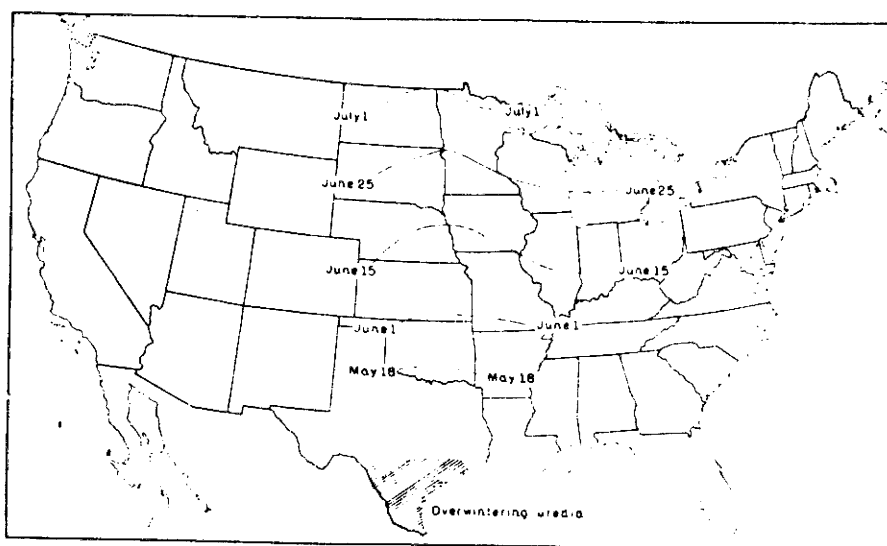
### Langtransport av rustsporar

Svartrust på kveite, Puccinia graminis f.sp. tritici, er eit døme på ein parasittsopp med sporar som kan fylgje med luftstraumane over store avstandar. Det er uredosporane som er spreiiingseinheita for denne langtransporten. På det nordamerikanske kontinentet er denne transporten best kjent. Uredosporestadiet av svartrust overvintrar sjeldan nord for Texas, men det tåler heller ikkje den varme, tørre sommaren i Texas utanom visse fjellstrøk.

Fangst i sporefeller og observasjonar i kveiteåkrane har tydeleg vist at om våren blir uredosporane av soppen ført nordover med sønnavind. To månader omtrent tek det for svartrusten å blåse 4000 km frå den Meksikanske gulf og opp til prærieprovinssane i Canada. Dette er ein årviss transport i mange små hopp som fylgjer utviklinga av vårkveiteplantene nordover. På ettersommaren og hausten dominerer nordavinden som bles uredosporar sørover til Texas og Mexico.

Det er sterke indikasjonar på at vi av og til har ein tilsvarende langtransport av rust i Europa. Hovedtransportretningen er frå sør til nord. Ein kjenner ikkje noko sikkert døme på at svartrust frå vårkveite i Nord-Europa har smitta



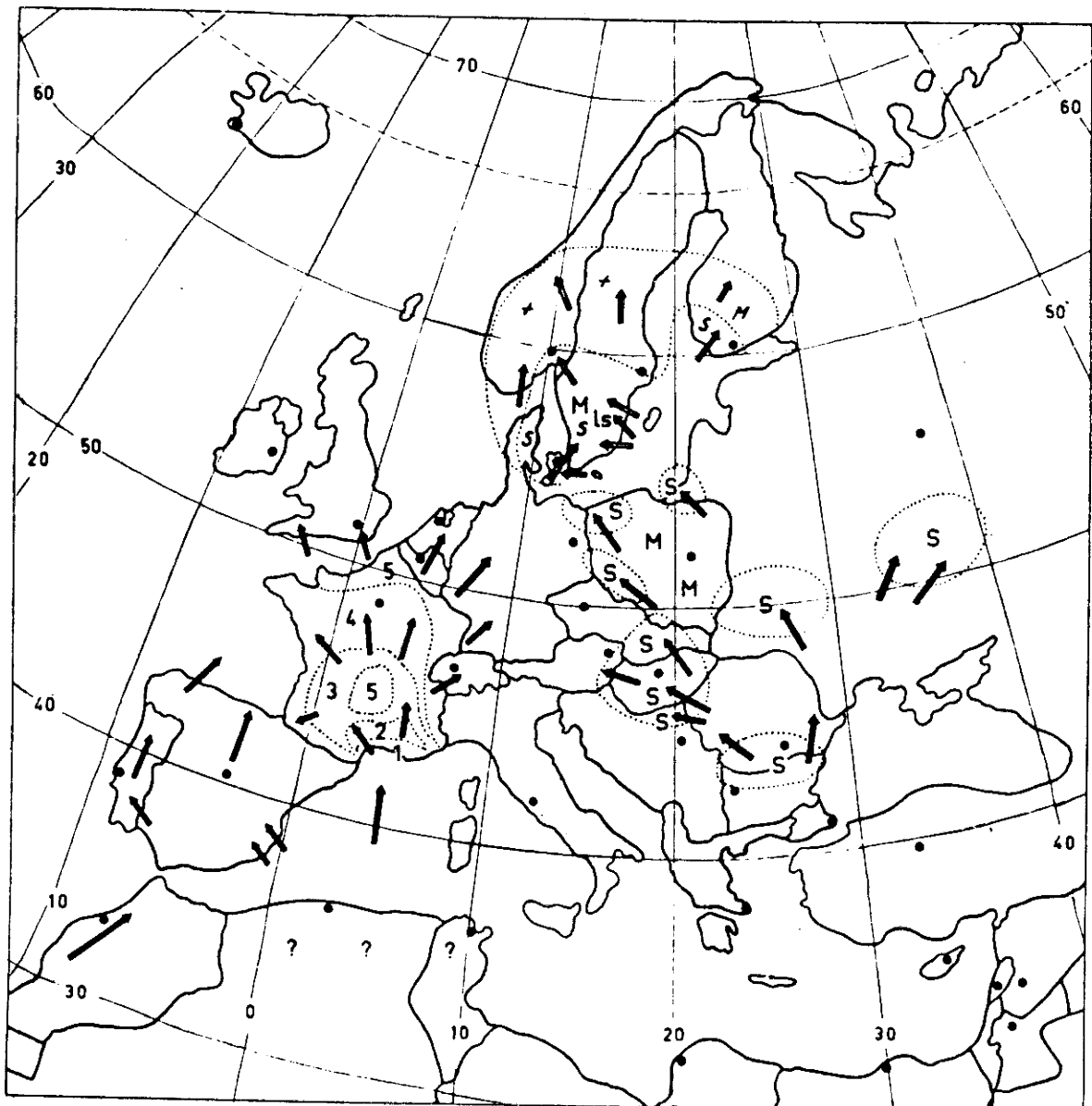


Datoar for første angrep av svartrust på kveite i  
USA i 1923.

(Etter Stakman & Harrar 1957)

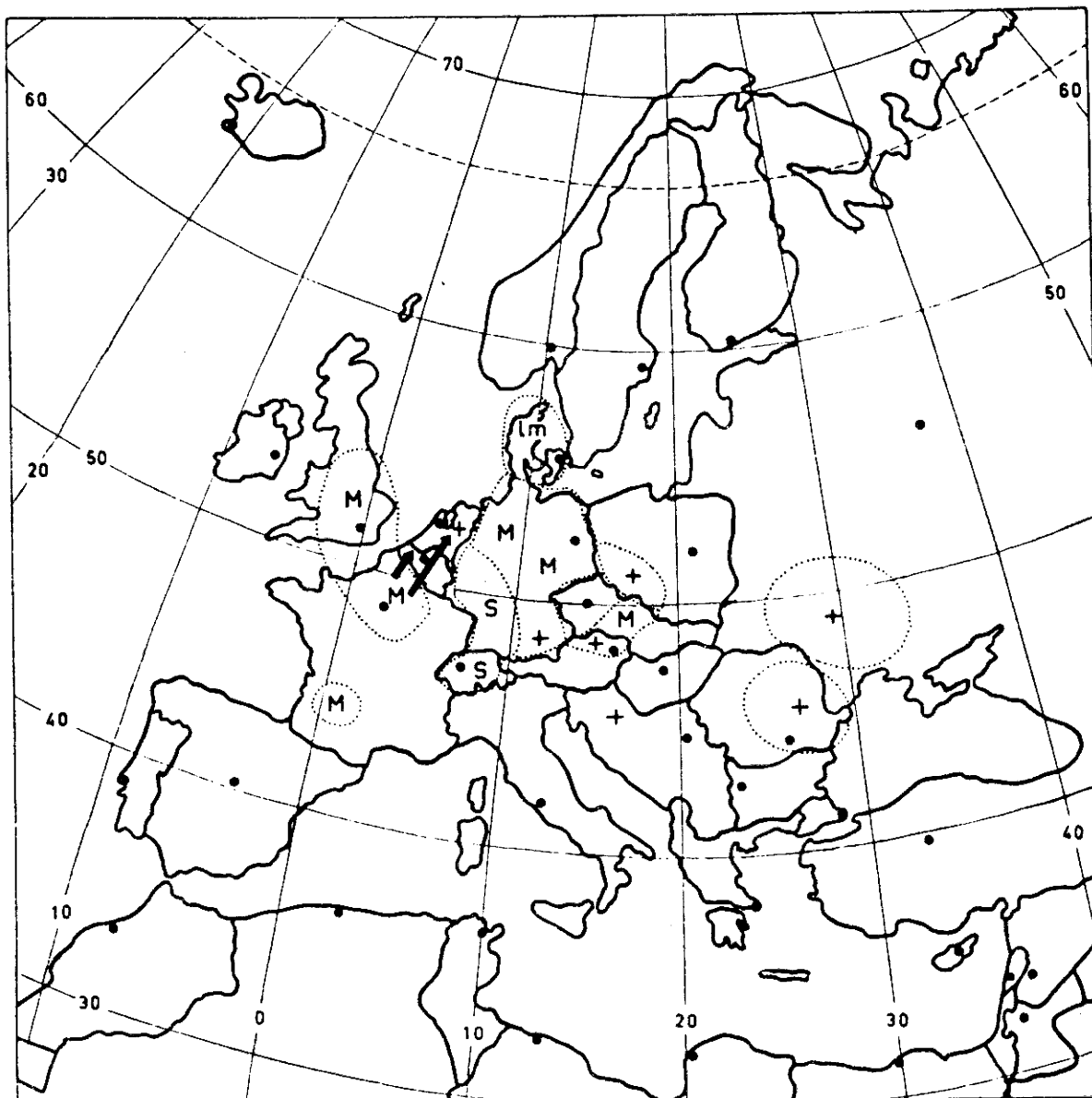
haustkveite lenger sør. Rustsporane fylgjer to hovedruter nordover. Den eine startar frå overvintra svartrust i Marokko, Spania og Italia, fylgjer ei vestleg rute gjennom Frankrike, Belgia og Nederland og endar på dei britiske øyane. Svartrust kan og overvintre i uredosporestadiet i Svartehavsområdet. Ei austleg rute for svartrustspreiing gjennom Europa var truleg årsaka til dei sterke svartrustangrepa på kveite i Sverige, Finland, Danmark og Norge i 1951. At svartrustangrepet i 1951 rakk like til Skandinavia kom sikkert av bestemte meteorologiske tilhøve. Ein har ikkje mange tydelege eksempel på at vindspreidd smitte frå Sør-Europa har starta så tidlege svartrustangrep her i landet. Men på kontinentet må dei årvisst rekne med internasjonal spreiring av svartrust.

I Vest-Europa er det ein tilsvarande langtransport av gulrust. Uredosporar bles nordover frå Frankrike over Tyskland til Danmark og Sør-Sverige eller austover til Polen og andre aust-europeiske land. Gulrustangrepa i Belgia, Nederland og England startar og frå luftspreidd inokulum som bles nordover om våren.



Den vestlege og austlege rute for svartrust på kveite i Europa. Pilene viser sannsynleg veg for vindtransport av uredosporar. Tala 1-5 viser dei første infeksjonane i Frankrike i eit normalt år. 1 = før 5. juni, 2 = før 15. juni, 3 = før 30. juni, 4 = før 10. juli og 5 = etter 10. juli. Dei sterke angrepa i Nord-Europa i 1932 og 1951 kom etter den austlege ruta. S = store avlingstap, M = moderate tap, Ls = lokale angrep, + = meir rust enn normalt, men utan avlingstap.

(Etter Zadoks 1965)

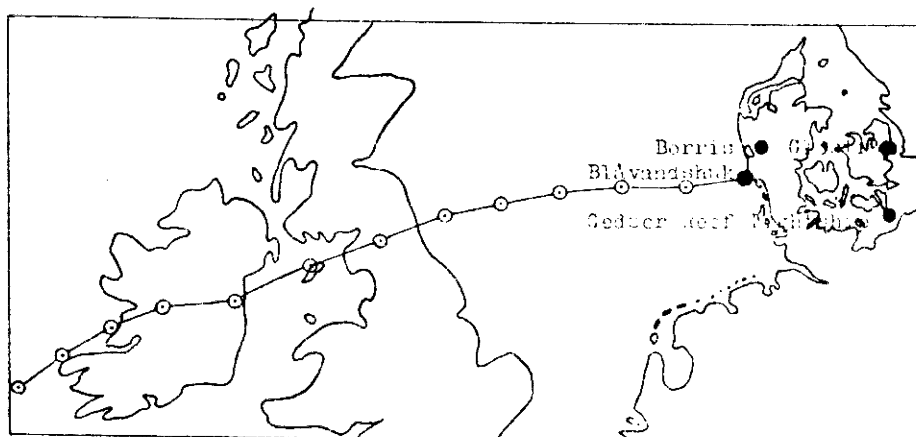


Gulrust på kveite i Europa i 1961. Pilene viser sannsynleg rute for vindtransport av uredosporar. S = store avlings-  
 tap, M = moderate tap, Lm = lokale angrep + meir rust  
 enn vanleg, men utan avlingstap.

(Etter Zadoks 1965)

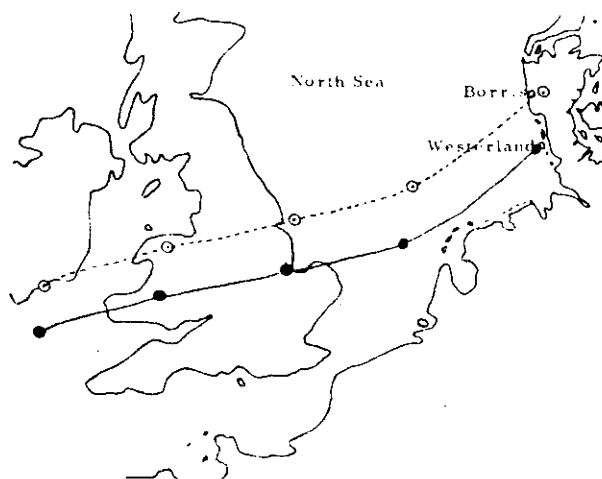
Langtransport av mjøldogg

I Danmark meiner dei at primærsmitta av mjøldogg på bygg, Erysiphe graminis f.sp. hordei kan kome utanfrå. Dyrkinga av vinterbygg i Danmark vart forbode i 1968. Hermansen og Stix (1974) hevda at sterke angrep på byggsorten 'Emir' i 1971 starta frå inokulum lufttransportert frå England. For å undersøke dette sette dei våren 1973 opp sporefeller på øya Westerland utanfor vestkysten av Schleswig-Holstein og samanlikna fangsten med meterologiske data. Frå 18. mai kunne dei fange mjøldoggkonidiar på dagar med vind frå vest. Hermansen et.al. (1974) viste at konidiane som kom med vinden vestfrå var levande ved å eksponere byggplanter ytst på vestkysten av Jylland. Planter som hadde vore dyrka isolert vart eksponert noen timar i luftmassar som kom frå dei britiske øyane, og så isolert igjen. Etter noen dagar kom det mjøldogg på plantene og det tok Hermansen som bevis på at grasmjøldogg tålte den 18-24 t lange transporttida over Nordsjøen.



Luftmassane som kom inn over Jylland frå dei britiske øyane 29. juni 1973. Avstanden mellom kvar sirkel er distansen luftmassane blir transportert på 3 timar.

(Etter Hermansen et al. 1974)



Luftmassane som kom inn over Borris, Jylland og Westerland, Nord-Tyskland 26. mai 1972.

(Etter Hermansen & Stix 1974)

### Spreiing med insekt og andre dyr

Mange plantevirus blir spreidde med insekt eller andre dyriske vektorar. Slike spreingsmekanismer er mindre vanlege for bakteriar og soppar, men det finst døme på intimt samspel, særleg mellom visse soppar og dyriske vektorar. Visse fluearter fører med seg konidiar av mjølaukesoppen, og andre insekt lever av nektar frå spermogoniar av rustsoppar og hjelper samtidig til med befruktinga. Monilia-konidiar blir spreidde med insekter. I utflod frå tre angrepne av pærebrann er det mengder av bakteriar som fluer og andre insekt fører med seg til blomsten på andre tre.

Mykje tyder på at trekkfuglar kan føre med seg pærebrannbakterien frå Sør-England over til Jylland (Beck-Andersen 1974). Det er mykje pærebrann i lehekkane på vestkysten av Jylland. Svaler brukar 2-3 døgn over Nordsjøen frå England og det er vist at bakterien kan reisolerast opptil 8 døgn etter at bakterieslim er klint på føtene til fuglar.

### Spreiing ved transport av plantemateriale

Mennesket kan spreie plantepatogena innan åkeren, mellom ulike distrikt innanlands, over landegrensene og mellom kontinenta. Dei fleste introduksjonar av patogen til nye geografiske område er resultatet av transport av planter- og formeiringsmateriell. Moderne samferdsel byr på ekstra faremoment. Med flytransport av plantemateriale frå land til land innan Europa og til Europa frå andre verdsdelar kan transporttida bli kortare enn inkubasjonstida til plantepatogena. Karanteneopphald byr på store praktiske problem og vil bli kostbart i den målestokken handelen med planter og formeiringsmateriale foregår.

Gjærum (1964) fann i februar 1964 på krysantemum ein rustsopp som tidlegare var ukjend i Europa. Soppen vart identifisert som Puccinia horiana, kvit krysantemumrust. Omtrent samstundes vart soppen funnen i dei fleste land i Vest-Europa. Ein einskild

sørafrikansk produsent leverte 100 millionar stiklingar årleg til gartnarar rundt heile verda. Transporten gjekk med fly og tida frå sending til mottaking var kortare enn inkubasjonstida for kvit krysantemumrust. Såleis kunne den nye rustsoppen på krysantemum, vinteren 1963/64 kome usett gjennom planteinspeksjonen i mange vest-europeiske land. Alle oppgir at sjukdomen fyrst kom på planter importert frå Sør-Afrika. Soppen høyrer heime i Japan, og det er usikkert korleis den kom til Sør-Afrika. Men den spesialiserte stiklingsproduksjonen hjå store dyrkarar var medverkande årsak til at den så raskt kunne invadere vår verdsdel.

Eit kjent engelsk kjemikaliefirma fekk i 1958 løyve til å føre inn bladskimmelsoppen på tobakk, Peronospora tabacina for å nytte den i veksthusforsøk i arbeidet med å utvikle nye soppmidlar. Soppen var ikkje tidlegare funnen i Europa og europeiske tobakksortar hadde ingen resistens mot soppen. Sumaren 1958 fann dei soppen på tobakkplanter på friland i England. Alt i 1959 var den i tobakkåkrane i Belgia og Nederland. På 2-3 år var sjukdomen største problemet for dyrkarane i alle tobakkproduserande land i Europa. Regelmessige sprøytingar mot bladskimmelsoppen på tobakk er no naudsynt for å halde sjukdomen i sjakk. Intensive foredlingsprogram tek sikte på å overføre resistens mot soppen til dei europeiske sortane.



## EPIDEMIIAR PÅ PLANTER

Epidemi er sjukdom i rask spreiding i ein populasjon av mottakelege organismar. Epidemiar i plantepopulasjonar er resultatet av eit samspel mellom patogen, vertplante og miljøfaktorar. I optimalt miljø for patogenet blir nye planter smitta, dei smittar andre og sjukdomen er i epidemisk utvikling. Kjennskap til epidemiar er viktig i kampen mot plantepatogena. Mange rådgjerder bygger på å utnytte svake punkt i patogenet sin livssyklus. Endringar i miljøfaktorane som favoriserer plantene eller verkar skadeleg på patogenet kan resultere i mindre tap av ein plantesjukdom.

I eittårige vekster varer epidemiar berre ein vekstsesong, medan dei kan gå over fleire år i fleirårige kulturar. Epidemiar som utviklar seg raskt gjennom ein vekstsesong er oftast dramatiske. Saktare, udramatisk sjukdomsutvikling i fleirårige vekster kan og føre til totalskade. Honningsopp med ein god næringsbase kan sakte men sikkert vekse gjennom eit bærfelt eller ein frukthage og drepe plantene etter som han arbeidar seg framover.

Ved optimale vilkår vil eit patogen teoretisk kunne infisere alle mottakelege planter i eit område. Dette hender i fleirårige vekster og i eittårige kulturar på begrensa areal eller om det er mange primære infeksjonspunkt spreidd utover.

### Livssyklus og infeksjonssyklus

Plantepatogene soppar er ei heterogen gruppe av organismar med mange slag livssyklus gjennom året. Syklusen kan vere enkel med berre eit slag sporar som til dømes hjå storknolla råtesopp, Sclerotinia sclerotiorum. I livssyklusen til eple-skurv, Venturia inaequalis, er både generative ascosporar og vegetative konidiar med. Tørrråtesoppen har berre vegetativt produserte sporar i Europa, men han kan i tillegg ha ein kjønna

syklus i Mellom-Amerika. Dei mest kompliserte livssyklusar finst hjå vertvekslande rustsoppar med opptil 5 sporeslag. Plante-patogene bakteriar manglar endosporar og har ein enkel syklus.

Tida frå infeksjonen fram til nytt inokulum er produsert er infeksjonssyklusen for eit patogen. Naken sot produserer nye sotsporar først eit år etter infeksjonen. Infeksjonssyklusen blir altså eit år. Tørrråtesoppen kan under optimale vilkår ha ned til 4 dagar infeksjonssyklus. Magnus (1970) fann at ved 20°C var infeksjonssyklusen 9 døgn for byggbrunfleksoppen Drechslera teres.

Lengda på infeksjonssyklusen er viktig for utviklinga av ein epidemi. Ei smitta plante er ufarleg for naboplantene i åkeren fram til slutten av første infeksjonssyklus. Mange parasitt-soppar produserer enorme mengder sporar og det aukar kraftig mengda av inokulum for kvar infeksjonssyklus.

### Infeksjonsfart

Van der Plank (1963) førte inn uttrykket infeksjonsfart =  $r$  i plantepatologien. Han definerte  $r$  som auken i sjukdom pr. sjuk einheit (blad, plante, tre) pr. tidseining. Storleiken på  $r$  fortel mykje om ein epidemi. Tidseininga for  $r$  kan vere år, veker eller dagar. Van der Plank (1963) har rekna ut at i ein usprøyta potetåker med sorten 'Bintje' i Nederland auka tørrråtesoppen med ein  $r = 0.42$  pr. dag. I den meir resistente sorten 'Voran' var  $r = 0.11$  pr. dag.

Frå utgangen av 1974 til utgangen av 1975 auka folketallet i Norge frå 3.997 525 til 4 017 101. Det er ein auke på 0.49 % pro anno, eller 0.0049 einheiter pr. individ årleg. Dette blir ein  $r = 0.0049$  pro anno.

Auken i folketal kjenner vi frå regelmessige teljingar. Tilveksten av tørrråten blir berekna ut frå angrepsgrader ved ulike tidspunkt. Dette kan gjerast ved å fastsette kor stor del

av bladverket som er angrepe =  $X$ . Om det er tørråte på 25 % av bladverket så er  $X = 0.25$ .

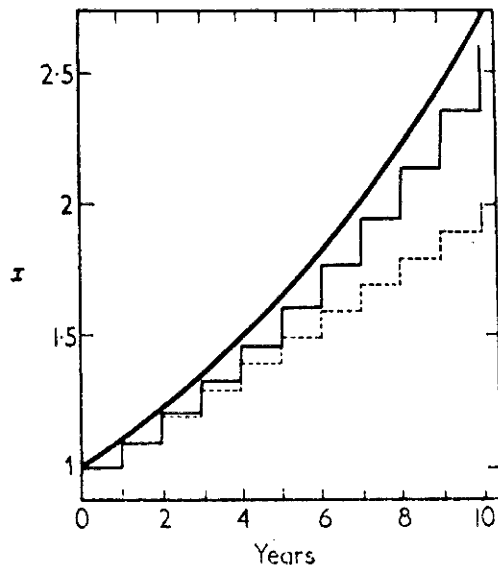
Ved å avsette  $X$  på ein akse og tida på den andre aksen får ein ofte ei S-forma kurve. Tidleg i epidemien er den absolutte auken liten fordi lite inokulum finst. Mot slutten av den S-forma kurva avtek infeksjonsfarten fordi det minkar på det ikkje-infiserte bladverket. Midt på kurva ved  $X = 0.5$  er den absolutte auken av sjukt bladverk størst fordi det er rikeleg med inokulum og så mykje ikkje-infisert bladverk tilbake at det ikkje bremsar epidemien.

Den S-forma kurva for epidemien kan rettast ut ved å plotte  $\log \frac{X}{1-X}$  mot tida. Om det gir ei rett line er  $r$  konstant. Avvik frå ei rett line tyder på at  $r$  har endra seg gjennom epidemien.

Infeksjonsfarten =  $r$  kan samanliknast med rentefoten for kapital i ein bank. Om 10 mjøldoggtoppar pr. epletre gir  $N$  sekundærinfeksjonar av eplemjøldogg og 20 mjøldoggtoppar gir  $2N$  sekundærinfeksjonar, kan ein bruke formlar frå rentesrekning på epidemien framkalla av eplemjøldogg. Mange eksperimentelle data frå ulike plantesjukdomar tyder på at i første delen av ein epidemi, medan  $X$  er liten, er det ein logaritmisk auke i mengda av sjukdom. Det er i denne fasen at  $r$  kan fastsetjast mest nøyaktig.

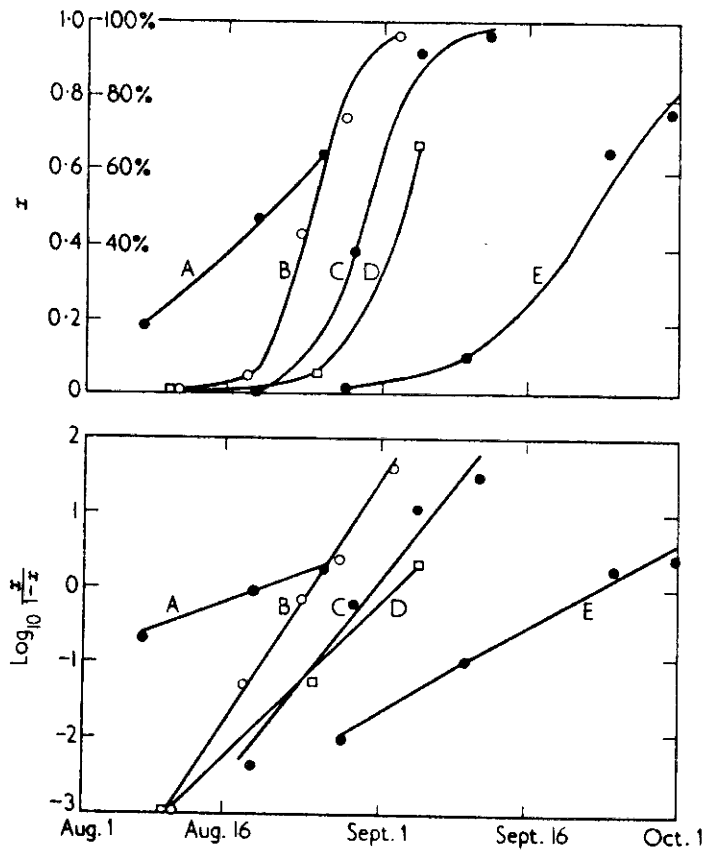
### Rentesrente

Rente som blir lagt til kapitalen gir rentesrente. Bankkontoen vil auke raskare om renta blir lagt til kapitalen kvar månad enn ved det som er vanleg bankpraksis å plusse på renta ved utgangen av året. Ennå raskare ville kapitalen auke ved kontinuerleg tillagt rente.



Auke i kapital  $x$  med tida utan rentesrente (stipla)  
med rentesrente lagt til kapitalen ved kvart årsskifte  
(heil strek) og kontinuerleg tillagt rentesrente  
(tjukk strek).

(Etter Van der Plank 1963)



Utvikling av tørråte gjennom ein vekstsesong  
i ulike potetsortar.

$X$  = Delen av mottakeleg bladverk med tørråte.

Nedst er  $\text{Log}_{10} \frac{X}{1-X}$  plotta for same  
data som ovanfor.

(Etter Van der Plank 1963)

Formelen for den logaritmiske auken av kapital ved kontinuerleg tillagt rentesrente er:

$$X = X_0 e^{rt}$$

$X$  = kapital med rente tillagt

$X_0$  = startkapital

$t$  = tida

$r$  = rentefot

$e$  = 2.7182

Set vi  $t = 5$

$r = 0.04$

$$X = X_0 e^{0.04 \cdot 5}$$

$$X = X_0 e^{0,20}$$

$$X = X_0 1,2214$$

Om vi bruker  $r$  pro anno må ein bruke  $t$  i år. Bruker vi  $r$  pr. dag må ein nytte  $t$  i dagar.

Rentefoten  $r$  er vi ofte mest interessert i. Han kan vi finne ved å snu om på formelen:

$$X = X_0 e^{rt}$$

$$\ln X = \ln X_0 + rt$$

$$r = \frac{1}{t} (\ln X - \ln X_0)$$

$$r = \frac{1}{t} \ln \frac{X}{X_0}$$

Overført til vanleg logaritmer:

$$r = \frac{2,3026}{t} \log \frac{X}{X_0}$$

I arbeidet med plantesjukdomar kan vi runde av til:

$$r = \frac{2,3}{t} \log \frac{X}{X_0}$$

Epidemiar blir målt som sjukdomsfrekvensar ved visse tidspunkt. Kallar ein observasjonsdatoane  $t_1$  og  $t_2$  og sjukdomsfrekvensane på datoane  $X_1$  og  $X_2$  får ein:

$$r = \frac{2,3}{t_2 - t_1} \log \frac{X_2}{X_1}$$

Pengar i banken kan fortsette å auke medan frekvensen av sjuke potetblad i ein åker berre kan stige til  $X = 1$ , det vil seie når alt bladverket er drepe. Mengda av frisk bladmasse avtek etter som sjukdomen utviklar seg og difor blir  $r$  redusert. Det betyr lite ved låge sjukdomsfrekvensar. Difor blir infeksjonsfarten  $r$  logaritmisk når  $X$  er liten slik at  $1 - X$  er nær 1. Ein kan ikkje bestemme  $r$  nøyaktig når  $X$  blir større enn 0.05.

Den siste formelen for  $r$  kan og skrivast:

$$r = \frac{2,3}{t_2 - t_1} \left( \log \frac{X_2}{1-X_2} - \log \frac{X_1}{1-X_1} \right)$$

Eller for praktisk bruk:

$$r = \frac{2,3}{t_2 - t_1} \log \frac{X_2(1-X_1)}{X_1(1-X_2)}$$

I eit potetparti vart det notert % potetvirus  $X$  gjennom 3 år.

<u>% Potetvirus X</u>	
1960	0.0092
1961	0.0239
1962	0.0484

Om vi reknar  $r$  frå 1960 - 1962 blir:

$$r = \frac{2,3}{2} \log \frac{0.0484 (0.9908)}{0.0092 (0.9516)}$$

$$r = 0.83 \text{ einheiter/år.}$$

Alle faktorar som influerer vert og patogen verkar på  $r$ . Ein kan ikkje utan vidare seie om det er resistens, klimatiske faktorar, virulens i patogenet eller kulturtiltak som avgjer  $r$ .

### Rentesrente-sjukdomar

Van der Plank (1963) skilde mellom rentesrente-sjukdomar, "compound interest disease", og ikkje-rentesrente-sjukdomar, "simple interest disease". Mange epidemiar oppfører seg som kapital tillagt renta med nokre dagars mellomrom. I plantesjukdomen tørråte er kapitalen ( $X_0$ ) det inokulum som er i settepotetene eller bles inn frå ein naboåker og startar epidemien. Rente ( $r$ ) blir lagt til kapitalen ved slutten av kvar infeksjonssyklus og rentesrente er inokulum produsert frå sekundære infeksjonar.

Bladskimmel, mjøldogg, rustsoppar og mange andre bladparasittar er døme på patogen som framkallar rentesrente-sjukdomar. I ein populasjon av mottakelege planter og optimalt miljø har dei svært høg rentefot og det er berre nokre dagar eller veker mellom kvar gong "renta" blir lagt til kapitalen.

Systemiske infeksjonar som t.d. potetvirus X med kontaktsmitte, eller potetvirus Y med bladlusoverføring oppfører seg likeeins. Det er stadig tale om spreiding til nye lesjonar på same plante eller til nye planter.

### Ikkje rentesrente-sjukdomar

I rotdreparsmitta jord er jorda hovedkjelda av inokulum. Ein reknar ikkje med at smittespreiing frå plante til plante betyr noko i veksttida. Smittemengda i jorda er avgjerande for sjukdomsutviklinga. Rotdrepar framkallar ein "ikkje rentesrente-sjukdom".



Praktisk bruk av r

Resistens i ein sort kan verke som ein brems på sjukdomsutviklinga i plass eller tid. Denne typen av resistens kan lett bli oversett i infeksjonsforsøk ved optimale vilkår for patogenet fordi resistensen er ikkje absolutt. Men i eit felt eller ein åker kan ein sort med sakte sjukdomsutvikling ha fullgod resistens. Seinka formeiring av patogenet kan i praksis vere god nok brems på ein epidemi.

MacKenzie (1976) forsøkte å måle r i svartrustepidemiar i kveitesortar på store ruter (14.4 x 14.4 m) i Mexico. Mellom rutene var det grensebelter med havre. Kveiterutene vart smitta med svartrust i eine hjørnet og angrepet målt 32 og 39 dagar etter smitting. Sorten 'Bonza 55' frå Columbia er kjend som ein sort med sakte svartrustutvikling "slow ruster". Etter 15 års dyrking i Columbia, eit land med store svartrustproblem, er sorten fortsatt like populær, sjølv om det alltid blir noko svartrust på han. To meksikanske sortar, 'Pitic 62' og 'Penjamo 62' er resistente mot noen rasar av svartrust og mottakeleg for andre. Ved å rekne ut r mellom 32 og 39 dagar etter smitting fann MacKenzie at 'Pitic 62' og 'Penjamo 62' var omtrent like mottakelege med  $r = 0.47 - 0.55$ . På to ruter med 'Bonza 55' vart fastsett til  $r = 0.10 - 0.13$ .

Utrekning av r kan såleis gje verdfulle opplysningar om resistenseigenskapar som kanskje ikkje blir oppdaga i vanleg testing i eit foredlingsprogram.

### Faktorar som påverkar epidemiar

Ein epidemi er resultatet av tilstrekkeleg inokulum av patogenet saman med mottakelege planter i eit miljø som er gunstig for patogenet. Ofte manglar ein av desse faktorane. Eplemjøldoggen kan fryse bort i harde vintrar. Det blir ingen epidemiar neste sommar fordi det er for lite inokulum. I ein tørkesommar finn ein lite bladsjukdomar. Det manglar korkje inokulum eller mottakelege planter, men råmen er minimumsfaktoren.

### Stor reproduksjonskraft hos patogenet

Reproduksjonskrafta er eit resultat av produksjonen av inokulum, generasjonstida, og spreiringsevna til patogenet. Tørråte, rust og mjøldogg produserer i optimalt miljø nytt inokulum innan ei veke etter infeksjonen. Sporeproduksjonen er svært stor og i ein gunstig periode for patogenet kan det bli fleire generasjonar i månaden. Frå ein enkelt uredospore kan ein rustsopp produsere ein sporehop med tusenvis av uredosporar.

Spreiringsevna er oftast mindre for jordbuande patogen. Angrep i flekker er karakteristisk for fotsjukeparasittar, klumprot, visnesjukesoppen i ert og andre patogen på rotsystemet til plantene.

### Konsentrasjon av mottakelege planter

Monokulturar av dyrka planter gir ofte gode vilkår for patogena. Fotsjukeproblema i korn kom etter omlegginga til temmeleg einsidig korndyrking over store delar av Østlandet i femtiåra. Det er mange døme på at innsneveringa av sortsspektret har resultert i kraftige epidemiar.

Oppdeling av jordbruksarealet vårt og den låge prosenten dyrka jord av totalarealet er ein av grunnane til at tapet på grunn av plantesjukdomar er mindre hjå oss enn i land

med større samanhengande dyrka områder.

Patogenet må vere tilstade

Nokre av dei verste epidemiane vi kjenner til er resultatet av introduksjonar av nye patogen i eit område med konsentrert dyrking av planter med låg grad av resistens. Potet-tørråten kom til Europa eit par hundre år seinare enn poteta og framkalla voldsomme epidemiar i eit sortsmateriale som ikkje hadde vore utsett for tørråte på lenge og mangla resistens mot soppen.

## SITERT LITTERATUR

- Bech-Andersen, J. 1974. Dissemination of the bacterial disease "fireblight" in Europe, s. 46-47.  
In Second Nordic Symposium in Aerobiology. Grana 14, 39-47.
- Carter, 1965. Ascospore deposition  
in Eutypa armeniacae. Aust. J. Agric. Res. 16, 825-836.
- Gjærum, H.B. 1964. Krysanthemum-kvitrust funnet i Norge.  
Gartneryrket 64 (12/13), 392.
- Gjærum, H.B. 1964. Forekomsten av cleistothecier hos eple-  
mjøldogg i Norge. Blyttia 22, 68-72.
- Gregory, P.H. 1961. The Microbiology of the atmosphere.  
Wiley. New York. 251 s.
- Gregory, P.H. 1966. Dispersal, s. 709-732 i The Fungi. Vol. II.  
Academic Press. New York & London. 805 s.
- Hermansen, J.E., Stix, E. 1974. Evidence of wind dispersal  
of powdery mildew conidia across the North Sea.  
Den kgl. Veterinær og Landbohøjskole. Årsskrift 1974,  
87-100.
- Hermansen, J.E., Torp, H., Prahm, L. 1974. Evidence of  
distant dispersal of live spores of Erysiphe graminis  
f. sp. hordei. Den kgl. Veterinær og Landbohøjskole.  
Årsskrift 1975. 17-30.
- Hirst, J.M. 1952. An automatic volumetric spore trap.  
Ann.appl.Biol. 39, 257-265.
- Hirst, J.M. 1959. Spore liberation and dispersal, s. 529-538.  
In Plant Pathology. Problems and Progress. University of  
Wisconsin Press, Madison.
- Ingold, C.T. 1965. Spore liberation. Oxford University  
Press, Oxford. 210 s.
- Ingold, C.T. 1971. Fungal spores. Their liberation and  
dispersal. Clarendon Press, Oxford. 302 s.
- Ingold, C.T. 1973. The biology of fungi.  
Hutchinson, London, 176 s.
- Jarvis, W.R. 1962. The dispersal of spores of Botrytis  
cinerea Fr. in a raspberry plantation.  
Trans. Br. mycol. Soc. 45, 549-559.
- Leach, C.M. 1976. An electrostatic theory to explain  
violent spore liberation by Drechslera turcica and  
other fungi. Mycologia, 68,(1), 63-86.
- MacKenzie, D.R. 1976. Application of two epidemiological  
models for the identification of slow stem rusting in  
wheat. Phytopathology 66, 55-59.
- Magnus, H.A. 1970. Pyrenophora teres Drechsler på bygg:  
etiologi, cytologi, epifytologi og resistens.  
Lisensiatavhandling NLH 1970. 121 s.
- Metha, Y. R., Zadoks, J.C. 1970. Uredospore production and  
sporulation period of Puccinia recondita f.sp. tritricina  
on primary leaves of wheat. Neth. J. Pl.Path. 76,  
267-276.

- Meredith, D.S. 1965. Violent spore release in Helminthosporium turcicum. *Phytopathology* 55, 1099-1102.
- Moore - Landecker, E. 1972. *Fundamentals of the fungi*. Prentice-Hall. New Jersey. 482 s.
- Pady, S.M. 1972. Spore release in powdery mildew. *Phytopathology* 62, 1099-1100.
- Stakeman, E.C., Harrar, J.G. 1957. *Principles of Plant Pathology*. Ronald Press Co. New York. 581 s.
- Van der Plank, J.E. 1963. *Plant diseases Epidemics and control*. Academic Press. New York and London, 349 s.
- Van der Plank, J.E. 1968. *Disease resistance in plants*. Academic Press, New York and London, 206 s.
- Zadoks, J.C. 1965. Epidemiology of wheat rusts in Europe. *FAO Plant Prot. Bull.* 13 (5), 1-12.