

השפעת שינויי אקלים על מחלות צמחים

יגאל אלעד וליאור בלנק

מחלקה לפתולוגיה של צמחים וחקר העשבים, מנהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, דרך המכבים 68, ראשון לציון

תקציר

שינויי אקלים המתהווים בעולם ישפיעו על מערכות ביולוגיות כגון אלה בהן מעורבים צמחים וגורמי מחלה. בעשורים הקרובים צפויים שינויים במשתני אקלים שונים ובהם טמפרטורות יום ולילה, משכי טל וכמויות, גרעון בלחץ אדים, כמויות משקעים ופיזורם העונתי, תפרוסת ארועי הגשם ועוצמתם, עצמת רוחות, אירועי קיצון כשיטפונות, חום, קור ויובש קיצוניים, ריכוז הפחמן הדו חמצני באוויר ורמת האוזון עשויים להשפיע ישירות או בעקיפין על הפתוגנים כמו גם על גידול ופזיולוגיה של צמחים, על רגישותם למחלות ועל ההדבקה שלהם על ידי פתוגנים. עקת מליחות וזמינות מים לצמח, שינויים בממשקי השקיה והזנת צמחים, הידלדלות קרקעות אף להם פוטנציאל להשפיע על רגישות הצמחים. צפוי ששינויי האקלים יביאו לשינויים בחומרת מחלות, מגוון הגידולים אותן הן תוקפות, פיזור גיאוגרפי שלהן ועל ההתמודדות מקומית ואזורית איתן. אכן, בכמה מחקרים בהם נעשה שימוש במודלים לחיזוי אקלים ומודלים של גידול ופתוגן הביאו לחיזוי תופעות אלה במספר מערכות צמח-פתוגן. בדרך כלל מדווחת בספרות תחזית להחמרה בחומרת מחלות, הקדמה במועד תחילתן והרחבת התפשטותן, אך גם פחיתה בחומרת מגפות באזורים שונים נצפתה במחקרים תיאורטיים.

אופן הציטוט: אלעד י' ובלנק ל' (2021) **השפעת שינויי אקלים על מחלות צמחים**. בספר **תובנות חדשות במחלות צמחים**, בעריכת אלעד י', דומברובסקי א', מנוליס-ששון ש' ועזרא ד', הוצאת המחלקה לפתולוגיה של צמחים וחקר העשבים.
<https://volcaniarchive.agri.gov.il/skn/tu/e51910>

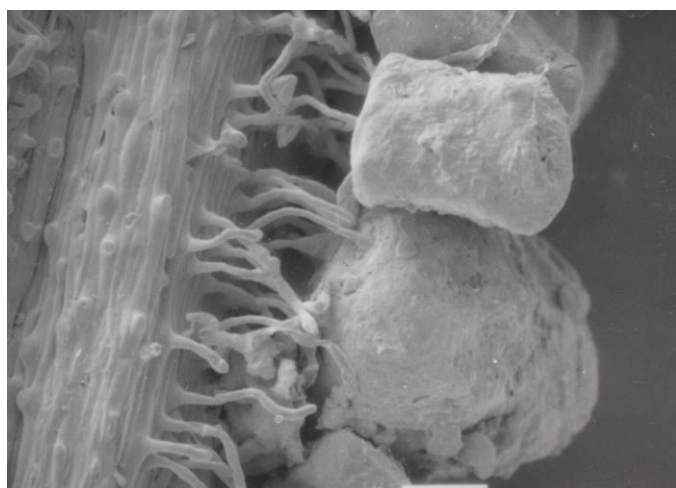


מבוא

השירות המטאורולוגי דיווח שהטמפרטורה הממוצעת בישראל עלתה בכ-1.4 מ"צ מ-1950 ועד 2017. לפי מודלים אקלימיים מקובלים הטמפרטורה הממוצעת צפויה לעלות עוד בכמ"צ אחת עד 2050. מ 1950 חלה עלייה במספר הימים והלילות החמים, במיוחד בקיץ, וירידה במספר הימים והלילות הקרים ומגמה זו צפויה להימשך. כמות המשקעים הכללית בישראל פחתה במקצת בשלושים השנים האחרונות, בעיקר בצפון מזרח (אגן ניקוז של

הכנרת), ועל פי תחזיות המודלים לסוף המאה ה-21 היא תפחת בשיעור ממוצע של בין 15 ל 25% ביחס לתקופה 1961-1990 (יוסף וחוב', 2019).

מחלות צמחים הן תוצאתן של האנטראקציה בין גורם מחלה וירולנטי, רקמה צמחית רגישה לפתוגן והסביבה הביולוגית והא-ביוטית של הצמחים. שינויי האקלים הינם בעלי פוטנציאל השפעה על הצמח, הפתוגן ועל המיקרוביום שמסביבו וכן על האינטראקציה בין גורמים אלו (Elad and Pertot, 2014). [מיקרואורגניזמים על גבי שורש ועלה מודגמים באיור 1]. מבין התנאים שמשתנים בתחום האקלים ואשר להם פוטנציאל השפעה על הגורמים המעורבים בקיומן של מחלות צמחים נמנים שינויים בטמפרטורות יום ולילה, משכי ארועי טל וכמות הטל, שינויים בלחץ אדים (לחות יחסית), כמויות משקעים ופיזורם העונתי, תפרוסת סופות ועוצמתן, עצמת רוחות, אירועי קיצון כשיטפונות, חום, קור ויובש קיצוניים (Chakraborty, 2005; Eastburn et al., 2011).



איור 1. תמונות מיקרוסקופ אלקטרוני סורק של מיקרואורגניזמים על פני צמחים. נבג לבילולה (קמחונית) וקור מצומקים ומיקרואורגניזמים שונים על פני עלה פלפל (ימין למעלה), יונקות, שורש מלפפון ומיקרואורגניזמים (שמאל למעלה) וקורים ובגי פטרייה (טריכודרמה) בצד חידקים על גבי שורש מלפפון (למטה).

ריכוז הפחמן הדו חמצני באוויר ורמת האוזון השתנו אף הם מאז המהפכה התעשייתית (Adaroset al., 1991; Amthor, 1995). מבין השינויים הלא ישירים בצמחים ובסביבתם אשר עשויים להשפיע על רגישות צמחים

ועל ההדבקה שלהם על ידי פתוגנים ניתן למנות עקת מליחות וזמינות מים לצמח, שינויים בממשקי השקיה והזנת צמחים, הידלדלות קרקעות, שינויים פיזיולוגיים בצמחים, שינויים במאזנים הורמונליים, תהליכי התעוררות פקעים, פריחה, חנטה והבשלה של פירות, שינויים בנוף הצמחים כתוצאה מעלייה בריכוז פחמן דו חמצני. השינויים המוזכרים הינם בעלי פוטנציאל השפעה רב על חומרת מחלות, מגוון הגידולים אותן הן תוקפות, פיזור גיאוגרפי של מחלות הצמחים ועל ההתמודדות מקומית ואזורית איתן.

השפעת שינוי אקלים על גורמי מחלות צמחים

בקנה מידה רחב

התפוצה של פתוגנים תלויה בתפוצת הפונדקאי, בממשק ניהול המזיקים, בתפוצת הוקטור (אם הם נחוצים להפצת הפתוגן) ובתנאי הסביבה. מניחים שעם עליית הטמפרטורות אזורי התפוצה של גורמי מחלות ישתנו ויכללו שטחים גאוגרפיים חדשים אשר בהם הם יתקלו בפונדקאים פוטנציאליים חדשים (Baker et al., 2000). לדוגמא, מודלים אקלימיים חוזים צמצום במספר ימי הקיפאון באזורים צפוניים ובכך, לדוגמא, היכולת של מחלות לשרוד את החורף תשתפר (Karl and Trenberth 2003). התפשטות של פתוגנים לאזורים חדשים יכולה גם לנבוע משינוי בתפוצה של הצמחים הפונדקאים או מהתפשטות של וקטורים. צמח שפולש לאזור חדש יכול להוות קרש קפיצה לפתוגנים שעשויים למצוא בגידולים חקלאיים שונים פונדקאים מתאימים, לדוגמא העשב קודזו (*Pueraria lobata*) שמהווה פונדקאי של חלדון הסויה (*Phakopsora pachyrhizi*) (Li et al., 2010).

שילבי גידול של גורמי מחלה כגון יצור נבגים ונביטתם, קצב גידול קורים וגורמי פתוגנזה המופעלים על ידי גורמי המחלה מושפעים מטמפרטורה, לחות יחסית ורטיבות (Colhoun, 1973). תקופות ממושכות יותר בטווח המיטבי של תנאי מיקרואקלים מעודדים את התפתחות הפתוגנים ואת התפתחות המגפות שהם גורמים (Agrios, 2005). הישרדות גורמי מחלה בהעדר צמח מאחסן בקיץ או בחורף מושפעת מטמפרטורה ולחות יחסית. נראה שבאזורים טרופיים שינויי האקלים יפגעו בהישרדותם של פתוגנים בגלל האדפטציה הגבוהה שלהם לתנאים הקיימים (Ghini et al., 2011a) אך באזורים אחרים בהם תנודות המיקרואקלים משמעותיות יותר נראה ששינויי האקלים יגבירו את תאימותם של הפתוגנים לתנאים החדשים (Deutsch et al., 2008).

בקנה מידה מקומי

תנאי מיקרואקלים כגון רטיבות וטמפרטורה משפיעים בזמנים על גורמי מחלה. לדוגמא, עם פחיתת הרטיבות, לכאורה הייתה צריכה לפחות חומרת כשותית הגפן בצפון מערב איטליה אבל עליית הטמפרטורה מפצה על כך והתחזית הינה להחמרה במחלה זאת עם ההתחממות הגלובלית וזאת מפני שמגפות יתחילו מוקדם יותר באביב (Salinari et al., 2006). תופעת הפיצוי בין גורמים המשפיעים על מגפה הוצעה לפני שנים רבות על ידי רותם במחלקה לפתולוגיה של צמחים (Rotem, 1978). מגפות של פתוגנים פוליציקלים מושפעות ממספר הדורות בתקופה נתונה. ככל שעונות גידול יהיו ממושכות יותר כתוצאה מההתחממות הגלובלית כן יתארך הזמן לצורך

התרבות הפתוגן והפצתו וליצירת דורות נוספים בדרכי ריבוי אל מיניות ומיניות וזאת בשעה שצמחי הגידול עצמו לא משתנים במספר מחזורי ההתפתחות שלהם (Caffarra et al., 2012; Davis et al., 2005).

השפעת האקלים על הצמח המאחסן ועל האינטראקציה עם הפתוגנים

טמפרטורה ורטיבות

צמחים מגיבים לשינויי אקלים בשינוי פרופיל ביטוי הגנום שלהם וכתוצאה מהאנטראקציה בין גורמים פסיולוגיים שונים האחראים על התפתחותם ותהליכים חיוניים ברקמותיהם, על הפנולוגיה שלהם ובכלל זה ההזדקנות של רקמות, תכולת סוכרים, עמילן ופולימרים אחרים, ריכוזי חנקן ופנולים, ביומסת שורש ונוף, מספר עלים, שטחם וצפיפותם, כמות השעווה והרכבה, צפיפות פיוניות והפרשות שורשים ובין היתר גם על רגישותם לגורמי מחלה. רגישות להדבקת פתוגנים והתבססותם ברקמה יכולה להשתנות עם השינויים בגורמים אלה (Colhoun, 1973). רטיבות וטמפרטורה יכולות להשפיע על רגישות צמחים (McElrone et al., 2003). בדומה עקת יובש יכולה אף היא להשפיע על רגישות למחלות, להפחית נגיעות במחלות המועברות בקרקע בגלל הגבלת גידול שורשים (Huisman, 1982) או להגביר את הרגישות (Schoeneweiss, 1975) וזאת על ידי השפעה על רמת החומצה האבסיסית שמשלעצמה משפיעה על תגובת הגנה בה מעורבים חומצות סליצילית וג'סמונית או אתילן (Asselbergh et al., 2008).

פחמן דו חמצני ואוזון

בריקוזי פחמן דו חמצני גבוהים משתנה פעילות פסיולוגית של הצמח וכן הארכיטקטורה של הצמח. אברי צמח נעשים גדולים יותר מוגברים הפוטוסינתזה, שטח העלים, גובה הצמחים והביומסה שלהם (Eastburn et al., 1999; Pritchard et al., 2011). כתוצאה האזור בין אברי הצמח פחות ובתנאי לחות יחסית ורטיבות מוגברים על פני אברי הצמח יתפתחו פתוגנים מוגברי-לחות ביתר עצמה ונמצא ש'פוריות' פתוגן הייתה גבוהה לאחר חשיפה חוזרת לרמה גבוהה של פחמן דו חמצני (Chakraborty and Datta, 2003). מאידך פחמן דו חמצני עשוי להשפיע על עמידות צמחים בבדיקה של מספר מערכות צמח-פתוגן באשר להשפעת פחמן דו חמצני בריכוז גבוה דווחה עליה בחומרת מחלה בשש מתוך עשר מערכות בהן מעורבים פתוגים ביטורופים ופחיתת בחומרת מחלה בארבע מערכות אחרות. בתשע מתוך 15 מערכות שנסקרו עם פטריות נקרוטופיות עלתה חומרת המחלה, בארבע מערכות פחתה החומרה ולא השתנתה חומרת המחלה בשתיים מהן (Chakraborty et al., 2000b).

נלמדה השפעה של פחמן דו חמצני על שלוש מחלות בסויה: כתם חום (*Septoria glycines*), כשוית (*Peronospora manshurica*) ונבילה פתאומית (*Fusarium virguliforme*). התגובה לרמת פחמן דו חמצני מוגברת הייתה שונה בין המחלות: כשוית הופחתה, מחלת כתם חום הוגברה במעט ונבילה פתאומית לא הושפעה כלל; בשני המקרים הראשונים נמצאה תרומה גם לשילוב פחמן דו חמצני עם אוזון ברמה מוגברת (Eastburn et al., 2010). חלדון בצפצפה (*Populus spp.*) הוגבר על ידי פחמן דו חמצני בגלל שינויים במאפייני

פני השטח בעלים (Karnosky et al., 2002) בעוד בתנאים אלה בעצי אדר עלתה מחלת כתמי עלים כתוצאה משינויים בפסיולוגיות הפיוניות וכימיית העלה (McElrone et al., 2003).

Magnaporthe oryzae גורמת לכתמים על צמחי אורז (מחלת Rice blast) ו-*Rhizoctonia solani* גורמת לשידפון נדן. Kobayashi et al. (2006) למדו את ההשפעה של עליית ריכוז הפחמן הדו חמצני באוויר מהריכוז הקיים לריכוז מוגבר ($200-480 \mu\text{mol mol}^{-1}$) על חומרת שתי המחלות בתנאי שדה. צמחי האורז היו יותר רגישים ל-*M. oryzae* ונמצא בעליהם פחות סיליקון אשר לו מיוחסת הקניית עמידות למחלה. שדפון הנדן הוגבר ובמקרה זה יוחס השינוי לנוף הסבך יותר באווירה עשירה בפחמן דו חמצני אשר תרם למגע רב לסיכוי רב יותר של ריזוקטוניה לפגוש רקמה רגישה למחלה (Kobayashi et al., 2006).

שינויים צפויים גם באוכלוסיות מיקרואורגניזמים שונים, שוכני קרקע ונוף אשר להם אינטראקציה עם צמחים ואשר משפיעים על ביטוי מחלות בצמחים. מיקרואורגניזמים אנדופיטים מאכלסים צמחים רבים מבלי לגרום לתסמיני מחלה נראים לעין. אנדופיטים יכולים להשפיע חיובית על הצמח המאחסן באמצעות זירוז אספקת יסודות מזון לאברי הצמח, הפרשת פקטורי גדילה והורמונים צמחיים, הגנה מפני עקות ביוטיות כמו מחוללי מחלה וסבילות גבוהה לעקות אביוטיות כגון יובש, חום או מליחות גבוהים (Liarzi & Ezra, 2014). השפעת שינויי אקלים נלמדה במערכת הסמביוזה בין צמח *Lolium arundinaceum* (זון) לאנדופיט הפטרייתי *Neotyphodium coenophialum*. נמצא שבריכוז פחמן דו חמצני גבוה התקיים אכלוס רב יותר בפטרייה מאשר בריכוז רגיל של הגז באוויר. האכלוס לא הושפע מעליית טמפרטורה והגברת גשם (Brosi et al., 2011). מיקוריזה שאף היא תורמת לצמח (Fitter et al., 2000). עליה בריכוז פחמן דו חמצני באוויר, על ידי העשרת מקורות פחמן זמינים בצמח, השפיעו על מיקרואורגניזמים שבקשר עם הצמח ובכלל זה על מיקוריזה (Drigo et al., 2010; Fitter et al., 2000). נראה שההשפעה של רמת פחמן דו חמצני גבוהה תלויה בהשפעה הפרטנית על גורם המחלה, בהשפעה על הצמח ורגישותו, בהשפעה על מיקרואורגניזמים אחרים ועל האנטראקציה ביניהם ומשתנה בכל צרוף מין פתוגן – מין צמח.

לא ניתן להגיע להכללה באשר להשפעת אוזון על רגישות צמחים למחלות (Plazek et al., 2005). רמת אוזון גבוהה משפיעה על מבנה ותכונות פסיולוגיות של עלים כך שיושפעו תהליכי פתוגנה (Karnosky et al., 2002). אוזון מאיץ תהליכי הזדקנות ותמותה ולכן יכול לעודד הדבקה על ידי פתוגנים נקרוטרופים (Sander mann, 2000) אך הוא גם יכול לעודד אליסטרופים המשפיעים על מטבוליזם משני בצמחים ותגובה היפרסנסיטיבית (רגישות יתר) ועמידות מושרית (Sander mann, 2000; von Tiedemann and Firsching, 1993). רמה מוגברת של אוזון פגעה בגידול של שעורה אך הגבירה עמידות הגידול כנגד רשתת השעורה (*Drechslera teres*) בשעה שריכוז גבוה של פחמן דו חמצני שיפר את גידול השעורה אבל השפעתו על עמידות למחלה הייתה מוגבלת (Plessl et al., 2005). חילדון בעצי אדר הוגברו על ידי אוזון כפי שהוגברו על ידי פחמן דו חמצני (לעיל) (Karnosky et al., 2002).

שינויי מגפות מתועדים בעולם

שינויי אקלים מתרחשים כבר במשך מספר עשורים וקיימות תופעות צמחיות מתועדות המיוחסות לשינויי אקלים אלה. לדוגמא, תמותה נרחבת של עצים בצפון אמריקה יוחסה לעליית טמפרטורה ולשינויים במשקעים ורטיבות (Van Mantgem et al., 2009). עידוד הדבקה בכמה מיני *Phytophthora* והתרחשות ריקבון שורשים יוחסה לעלייה בממוצע הטמפרטורה בחורף, עליה בחורף ופחיתה בקיץ בירידת משקעים ונטייה לגשמים כבדים יותר מאשר בעבר שהתרחשו במרכז אירופה (Jung, 2009).

לאורך חופי אורגון בארצות הברית עלתה טמפרטורת החורף ב 0.2-0.4 מ"צ וגשמי אביב התגברו ב 7-15 מ"מ בעשור מאז 1970. הפטרייה *Phaeocryptopus gaeumannii* הגורמת לחוורת ופגיעה במחטים של אשוח ופוגעת בגידול העצים הביאה למגפות חמורות מאז תחילת שנות התשעים של המאה שעברה באזור זה (Hansen et al., 2000). המחלה נמצאה במתאם חיובי עם הצטברות ימי מעלה בחורף ומשך רטיבות העלים באביב ובסתיו (Manter et al., 2005; Stone et al., 2008). עלית הטמפרטורה הצפויה באזור הפסיפי צפון מערבי בארה"ב הביאו חוקרים להעריך שחומרת המגפות הנגרמות על ידי *P. gaeumannii* תגבר (Stone et al., 2008).

שינויי אקלים השפיעו על פיזור גיאוגרפי וחומרה של כיב גבעול (*Leptosphaeria maculans*) בלפתית בדרום אנגליה. תחילת מגפות הוקדמה בעשרה ימים והחומרה גברה ב 18% בארבעת העשורים האחרונים של המאה ה-20 וזאת במתאם לעלייה בטמפרטורה בעיקר בחורף (Sun et al., 2000; Evans et al., 2008). תחילת מגפות כתמת (*Cercospora*) בסלק (איור 2) בגרמניה הקדימה ב 2-12 ימים בין 1998 ל 2007, החמירה והופיעה באזורים צפוניים יותר בעקבות עליית טמפרטורה (Richerzhagen et al., 2011).



איור 2. כתמת בעלי סלק (*Cercospora beticola*).

חיזוי שינויים במחלות צמחים כתוצאה משינויי אקלים צפויים

חיזוי מגפות לטווח זמן ארוך הינו מורכב ביותר. מחקרים על התנהגות פתוגנים, צמחים ומחלות בודקים בדרך כלל השפעות של גורם א-ביוטי בודד או מספר גורמים מועט, לדוגמא, השפעות טמפרטורה, לחות יחסית, קרינה בקמחונות עגבנייה (*Oidium neolycopersici*), פלפל (*Leveillula taurica*) ותות שדה (*Sphaerotheca macularis*) (Elad et al., 2007; Jacob et al., 2009; Amsalem et al., 2005) (איור 3) או טמפרטורה, לחות יחסית ורטיבות כבדוגמת עובש אפור (*Botrytis cinerea*) במלפפון וליזיאנטוס (Shpialter et al., 2009; Yunis et al., 1990) שמקורם בתנאים מבוקרים (איור 4).



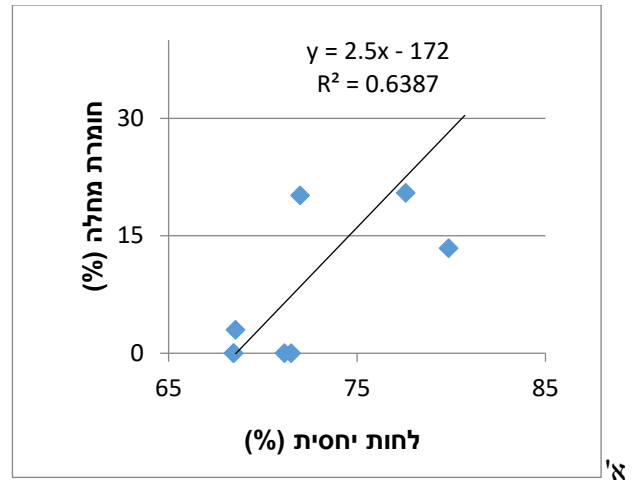
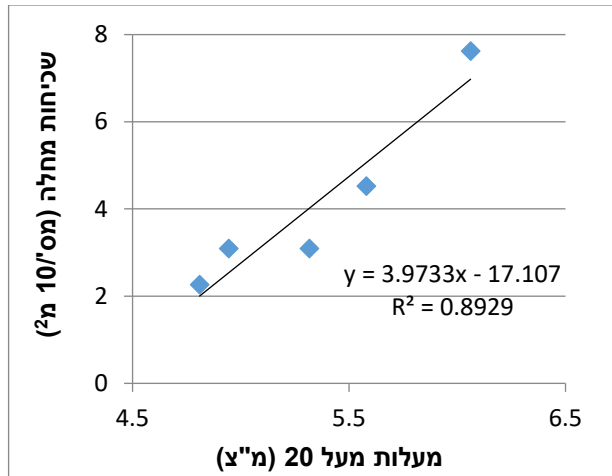
איור 3. מחלות קימחון בגדולים שונים. קימחון התות (*Sphaerotheca macularis*) בפרי ובעלה (למעלה), קימחון העגבנייה (*Oidium neolycopersici*, ימין למטה) וקימחונות בעלה פלפל (*Leveillula taurica*, שמאל למטה).



איור 4. עובש אפור בפרי מלפפון (ימין) ובגדם גבעול של צמח ליזיאנטוס (שמאל).

בנוסף ניתן להשתמש בנתונים מניסויים בתנאי שדה אשר מתוארים כשעות x מעלה או שעות x אחוזי לחות יחסית או משך זמן מעל ערך מסוים של פרמטר מיקרואקלימי והקשר שלהם להתפתחות שלבים במגפות טבעיות של מספר מחלות בגידול (Elad et al., 2014; 2015, 2016) וכפי שמתואר באיור 5. במהלך שינויי האקלים, מתרחשים בין היתר שינויי טמפרטורה ולחות יחסית. שינויים אלה הינם לכאורה מועטים ונמדדים במ"צ בודדות ובטווחי לחות יחסית מוגבלים אך השפעתם במשך התפתחות מגפות בשדה הינה משמעותית ביותר (איור 5). בעבודותינו שלעיל עם גורמי מחלות נוף שונים ובמאמר של Elad and Pertot (2014) עם קימחון העגבנייה הודגם ששינויים קלים בטמפרטורה (מדרגות של 2 מ"צ) במשך מהלכה של מגפה של פתוגנים פוליציקלים משפיעים באופן משמעותי ביותר על חומרת מחלה.

נתונים אלה של השפעות מיקרואקלים על שלבים חשובים במעגל הביולוגיה של גורמי מחלה ומודלים של מחלות (Jeger and Pautasso, 2008) משולבים במודלים אקלימיים גלובליים (לדוגמא Pope et al., 2000). מלבד הקשיים בחיזוי אקלימי לדוגמא מגבלת חיזוי המשקעים הצפויים, אשר בהם איננו עוסקים בפרק זה, קיימים קשיים מובנים בשילוב מידע ביולוגי עם מודלים אלה וזאת מפני שהשפעת פרמטרים בודדים על מערכת ביולוגית אינה לוקחת בחשבון את כל ההשפעות הא-ביוטיות האפשריות, ייתכן והשפעה מסוימת ממסכת על השפעה אחרת, קיימות השפעות אקולוגיות כלליות על מערכות צמח-פתוגן אשר אינן נלקחות בחשבון, שינויים באופן הגידול של צמחים, וייתכנו שינויים אוביקטיביים לא חזויים בזנים ורגישותם ובאמצעים תרבותיים (ראו פרק בקרת מחלות צמחים באמצעים קולטורלים) שישפיעו אף הם על מגפות בצומח. למרות זאת נעשו חיזויים למחלות בגידולים חקלאיים וביערות והם מובאים להלן.



איור 1. השפעת שינויי מיקרואקלים על חומרת מחלות. נתוני לחות יחסית וטמפרטורה נמדדו במהלך תקופת החורף במנהרות עבירות מכוסות פוליאיתילן בהן התרחשו תנאי מיקרואקלים שונים ונגרמו מגפות כשותית הריחן ועובש אפור באופן טבעי. א' השפעת לחות יחסית על חומרת כשותית הריחן בבזיל, ב' השפעת טמפרטורה על שכיחות מחלת העובש האפור בבזיל. בשורה התחתונה: מימין עלי בזיל נגועים בכשותית הריחן (*Peronospora belbahrii*) ומשמאל גבעולי בזיל נגועים בעובש אפור (*Botrytis cinerea*).

חיזוי עבור גידולים חקלאיים

בגלל היות הפתוגנים והצמחים אורגניזמים חיים המושפעים מתנאי המיקרואקלים המתרחשים סביבם, צפוי ששינויי האקלים ישפיעו עליהם ועל האינטראקציה בניהם כך שבכל מערכות צמח-פתוגן שונות התרחשות של מחלות הצמחים הנגרמות תשתנה (Coakley et al., 1999). למרות זאת, מידת השינויים וטבעם, חיוביים או

שליליים, אינם ברורים. בנוסף, היעילות של חומרי הדברה תלויה בטמפרטורת הסביבה (Greiner et al 2019) ובתנאים של שינויי אקלים קיצוניים היכולת להתמודד עם מחלות עשויה להיפגע (Matzrafi 2019).

התארכות עונות הגידול הצפויה באזורים שונים בעולם היא סיבה עיקרית להחמרת מגפות בגידולים (Menzel and Fabian, 1999) וזאת כתוצאה מעלייה במספר מחזורים במחלות פוליציקליות (מחלות רבות מחזורים) וכתוצאה מהשפעה רבה יותר של מחלות מונוציקליות. פותחו מודלים לחיזוי מגפות במספר מערכות צמח-פתוגן שהוזכרו בסעיף הקודם ובניהן לכיב גבעול בלפתית (*L. maculans*) בבריטניה (Evans et al., 2008), כשותית הגפן (*P. viticola*) בצפון מערב איטליה (Salinari et al., 2006), קימחון הגפן (*Erysiphe necator*) בצפון איטליה (Caffarra et al., 2012), חלדון הקפה (*Hemileia vastatrix*) בברזיל (Ghini et al., 2011b), כתמת בסלק סוכר (*Cercospora beticola*) בגרמניה (Richerzhagen et al., 2011) ולמחלת סיגטוגה שחורה (*Mycosphaerella fijiensis*) בברזיל (Ghini et al., 2007). חיזוי מגפות הנגרמות על ידי גורמי מחלה אלה עם שינויי אקלים בעתיד מתוארים להלן.

כיב גבעול שהיא מחלה הגורמת נזק רב בלפתית מושפעת מטמפרטורה וגשם ומגפות חמורות שלה מתרחשות בדרום אנגליה. לעומת זאת בסקוטלנד הצפונית והקרה יותר המחלה מתבטאת רק בכתמי עלים ללא נזק ללפתית (Evans et al., 2008). מודלים לחיזוי התפתחות מגפות כיב גבעול שולבו במודלים לחיזוי אקלים לשם קביעת מועד תחילת המחלה בת המחזור אחד בעונה (מונוציקלית), תנאי הגשם והטמפרטורה מאז סיום הגידול הקודם אשר משפיעים על הישרדות מדבק בשאריות צמחים, מועד הופעת הכיב בגבעול המושפע מימי מעלה שמעודדים את המעבר של הפתוגן מעלה עם כתמי מחלה לעבר הגבעול באביב. הרצת המודלים חזתה התרחבות האזורים הגיאוגרפים במהלך 20 שנה לכיוון אזורים ללא בעיית כיב גבעול בצפון אנגליה (Evans et al., 2000; Sun et al., 2008).

בעבודתם של Salinari et al. (2006) על הביטורפ *P. viticola* נמצא שהמודלים לחיזוי אקלים מנבאים טמפרטורות מתאימות יותר אבל פחות גשם בחודשים מאי-יוני בצפון מערב איטליה בעשורים שאחרי 2030. עליית הטמפרטורה יעודדו מגפות של כשותית הגפן בשעה שהפחיתה במשקעים לא מפחיתה את חומרת המגפות באותה מידה כי העלייה בטמפרטורה תפצה על הפחתת הרטיבות. Salinari et al. (2006) חישובו שידרשו יותר פעולות הדברה בהשוואה לנהוג בתקופה נוכחית שהינה בסיס להשוואות. לעומת זאת בסימולציית מודלים להתפתחות קימחון הגפן ולגידול גפן בתנאי תקופה של עליית טמפרטורה נמצא שחומרת הקימחון תפחת בייחוד בעונות בהן תחילת המגפה מתאחרת (Caffarra et al., 2012) (איור 6).

נערכו סימולציות מגפות עתידיות של חלדון הקפה באזורים שונים בברזיל על בסיס תקופת הדגירה בין הדבקה להופעת סמפטומים של המחלה ומודלים לחיזוי אקלים בשנות העשרים, החמישים והשמונים של המאה ה-21. Ghini et al. (2011b) מצאו שיתרחשו תקופות דגירה קצרות יותר בתקופות אלה. בניגוד לכך, קבוצת המחקר Ghini et al. (2007) מצאו שהתפוצה של מחלת סיגטוגה שחורה בבננה בברזיל תצטמצם. נביטת נבגי *C. beticola* והדבקה מתרחשת בלחות גבוהה ורטיבות ובתנאי 20-30 מ"צ. נמצא שכתמת בסלק סוכר הנגרמת

על ידי פטרייה זו תתפשט ותחמיר באזורים צפוניים יותר בגרמניה. Richerzhagen et al. (2011) מצאו גם שידרשו יותר יישומי פונגיצידים לצורך הדברה של המחלה.



איור 6. קימחון הגפן (*Erysiphe necator*) בעלה (ימין) ובאשכול ענבים (שמאל).

מחלות צמחים של עצי יער

יערות מכסים שטחים נרחבים, כשליש מפני השטח בעולם, לעיתים הם הומוגנים מבחינת מין העץ השולט ביער, לכן מחלות ביער עלולות להתפשט על שטחים נרחבים ולגרום נזקים ניכרים (Dobson and Crawley, 1994). הפנולוגיה וגידול עצי היער יושפעו משינויי הטמפרטורה, ריכוז פחמן דו חמצני, משקעים ואפילו אירועים קיצוניים שעלולים להתרחש ביתר שאת כך שהמערכת האקולוגית בתחומי היערות תשתנה (Leblanc and Foster, 1992). נראה שבעקבות שינויים א-ביוטיים ישתנו קצב גידול העצים, הגחה של ניצנים, גודל עלים, קוטר הגזע ועובי הקליפה והתפתחות שורשים. בנוסף תשתנה התפוצה הגיאוגרפית של מיני עצי היער (Saxe, 2001). כל אלה ישפיעו על הופעת מחלות ועל רגישות להן (Marçais et al., 2001). יתוארו כאן השפעות צפויות של שינויי אקלים על מגפות כיב גזע ודעיכת עצים (*Phytophthora cinnamomi*) בצרפת (Bergot et al., 2004), ריקבון שורשים (*Phytophthora*) בעצי אשור (Jung, 2009), מחלות התוקפות עצים בעקה (Sturrock et al., 2011) וחילדון שלפוחית (*Cronartium ribicola*) במחטי אורן (Kinloch, 2003).

Bergot et al. (2004) חישוב את השינויים העיתיים בהישרדות של האוואמיצט המועבר בקרקע *P. cinnamomi* ביערות אלון. הישרדותו המוגבלת בתקופת הייחוס של המחצית השנייה של המאה ה-20 נובעת מטמפרטורות נמוכות בחורף. בבדיקת מודל אקלימי והתמרה לטמפרטורת הפלואם בעצים נמצא פוטנציאל להישרדות הפתוגן בחורפים עם ההתחממות. כתוצאה מהישרדות נרחבת יותר בחורף טוענים החוקרים שתפוצת המחלה תתרחב במאות קילומטרים עד סוף המאה הנוכחית (Bergot et al., 2004). שלבים נוספים במעגל

הביולוגי של המחלה יושפעו אף הם משינויי האקלים. בדומה, מחלות הנגרמות על ידי גורמי ריקבון אלה וגורמים נוספים צפויים להחמיר במיני עצים אחרים ובכללם מיני אלונים (*Quercus*), אלמון (*Alnus*), אדר (*Acer*) ואורן (*Pinus*) (Jung, 2009; Sturrock et al., 2011).

עצים הסובלים מעקה א-ביוטית עלולים להיפגע גם מגורמי מחלות ביוטיות. מאחר וצפויה בעתיד חשיפה מרובה לעקת יובש, נראה שיעלה גם הסיכוי להדבקה בגורמי מחלות קרקע, מאכלסי פצעים ופתוגנים רדומים בעצה של העץ (Sturrock et al., 2011). כך ירבו תקיפות שורש על ידי מיני *Armillaria*, פטריות יצרות כיבים כמו *Botryosphaeria* ו *Diplodia* ודעיכת יערות כתוצאה מהדבקות במיני *Phytophthora*, *Armillaria* ופתוגנים נוספים. התפתחות שונה תוארה לחלדון שלפוחית במחטי אורן לבן (*C. ribicola*) אשר בסופו של דבר גורם למללת (dieback) בענפים ותמותת עצים. מחלה זו מתפתחת במיקרואקלים קריר וברטיבות (> 20 מ"צ) ולכן צופים שהיא תפחת בעתיד, כשתקופות רטיבות באביב ותחילת הקיץ יפחתו והטמפרטורה תעלה (Kinloch, 2003; Sturrock et al., 2011).

ככלל נראה שבחלק מהמגפות הנגרמות על ידי גורמי מחלה ישתנו מועדי תחילת המגפות והחומרה שלהן וישתנו האזורים הגאוגרפים לתפוצתן. פתוגנים מסוגלים לעבור בין אזורים שונים בקצב מהיר יותר מאשר צמחים ולכן סביר שמגוון המחלות התוקף גידול מסוים ישתנה באזור ספציפי בהתאם לתפוצת הגידול (Elad and Pertot, 2014). בנוסף, רגישות הצמחים למחלות תשתנה בגלל השינויים בתנאים הא-ביוטיים ותשפיע על מגפות.

וקטורים של גורמי מחלות

גורמי מחלה כגון נגיפים (ראו פרק וקטורים של נגיפי צמחים) או חיידקים מסוימים (ראו פרקי מחלות חיידקים ומחלות חיידקים שוכני שיפה ושוכני עצה) מועברים על ידי פרוקי רגליים בין צמחים (Jones, 2009). פעילות וקטורים אלה עשויה להיות מושפעת משינויי אקלים (Canto et al., 2009). שינויי האקלים ישפיעו על אוכלוסיות החרקים, הישרדות שלהם בין עונות, אוכלוסיות צמחי בר שמאכסנות חרקים, האנטראקציה של גורם המחלה עם החרק ויכולות ההעברה על ידי החרקים, מידת המשיכה של החרקים למאכסנים הצמחיים, פיזורם הגאוגרפי של הווקטורים, זמינות מאחסנים חדשים ומספר מחזורי חיים שמשלימים החרקים. בנוסף ישפיעו שינויי האקלים על גורמי המחלה, מידת יציבותם ויכולתם להדביק את הצמח, לנוע ולהתרבות בתוכו.

סיכום

על שינויים בעלי פוטנציאל השפעה על הגורמים המעורבים בקיומן של מחלות צמחים נמנים שינויים בטמפרטורות יום ולילה, משכי ארועי טל וכמות הטל, שינויים בלחץ אדים (לחות יחסית), כמויות משקעים ופיזורם העונתי, תפרוסת סופות ועוצמתן, עצמת רוחות, אירועי קיצון כשיטפונות, חום, קור ויובש קיצוניים ועלייה בריכוז פחמן דו חמצני באוויר. שינויים לא ישירים בצמחים ובסביבתם אשר עשויים להשפיע על רגישות צמחים ועל ההדבקה שלהם על ידי פתוגנים הם עקת מליחות וזמינות מים לצמח, שינויים בממשקי השקיה והזנת צמחים, הידלדלות

קרקעות, שינויים פיזיולוגיים בצמחים, שינויים במאזנים הורמונליים, תהליכי התעוררות פקעים, פריחה, חנטה והבשלה של פירות ושינויים בנוף הצמחים כתוצאה מעלייה בריכוז פחמן דו חמצני.

נראה שבחלק מהמגפות הנגרמות על ידי גורמי מחלה ישתנו מועדי תחילת המגפות והחומרה שלהן וישתנו האזורים הגאוגרפיים לתפוצתן ויכללו שטחים גאוגרפיים חדשים אשר בהם הם יתקלו בפונדקאים פוטנציאליים חדשים. התפשטות של פתוגנים לאזורים חדשים יכולה לנבוע גם משינוי בתפוצה של הצמחים הפונדקאים או מהתפשטות ופעילות של וקטורים. תקופות ממושכות יותר בטווח המיטבי של תנאי מיקרואקלים מעודדים את התפתחות הפתוגנים ואת התפתחות המגפות שהם גורמים ואת הישרדות גורמי מחלה בהעדר צמח מאחסן בקיץ או בחורף. נראה ששינויי האקלים יגבירו גם את תאימותם של הפתוגנים לתנאים החדשים. מגפות של פתוגנים פוליציקלים המושפעות ממספר הדורות בתקופה נתונה כל שכלל שיעונות גידול יהיו ממושכות יותר כתוצאה מההתחממות הגלובלית כן יתארך הזמן לצורך התרבות הפתוגן והפצתו וליצירת דורות נוספים בדרכי ריבוי אל מיניות ומיניות. בנוסף, רגישות הצמחים למחלות תשתנה בגלל השינויים בתנאים הא-ביוטיים ומידת הוירולנטיות של הפתוגנים יכולה להשתנות אף היא עם התנאים ולהשפיע על מגפות של מחלות צמחים. מודלים של אקלים חזוי, גידול ומחלות צמחים חוזים בדרך כלל החמרה במחלות ובדרישה לאמצעי הדברה אם כי בכמה מערכות פתולוגיות צמחיות חזויה הקלה בחומרה או בתפוצת המחלה.

תודות

מחקרו של יגאל אלעד נעשה במימון הפרויקט Envirochange אשר סוכם בין היתר במאמר סקירה בנושא המהווה נדבך לפרק זה:

(Elad Y. and Pertot I. (2014) Climate change impacts on plant pathogens and plant diseases. Journal of Crop Improvement 28: 99-139.)

מקורות

יוסף י', בהר"ד ע', אוזן, ל', כרמונה י', חלפון נ', פורשפן א', לוי י' וסתיו נ' (2019) שינוי האקלים בישראל מגמות עבר ומגמות חזויות במשטר הטמפרטורות והמשקעים. דו"ח מחקר מס' 4000-0804-2019-0000075

נובמבר 2019 השירות המטאורולוגי 20 עמ'
http://ims.gov.il/ims/PublicPDF/ClimateChangeInIsraelReport_20191128.pdf

Adaros G., Weigel H. J. and Jäger H. J. (1991) Growth and yield of spring rape and spring barley as affected by chronic ozone stress. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz 98: 513–525.

Agrios G. N. (2005) Plant Pathology, 5th ed. Elsevier Academic Press, London.

- Amsalem L., Freeman S., Rav-David D., Nitzani Y., Sztejnberg A., Pertot I. and Elad Y. (2005) Biology and epidemiology of powdery mildew caused by *Sphaerotheca macularis* on strawberry. *European Journal of Plant Pathology* 114: 283-292.
- Amthor J. S. (1995) Terrestrial higher-plant response to increasing atmospheric [CO₂] in relation to the global carbon cycle. *Global Change Biology* 1: 243–274.
- Asselbergh B., De Vleeschauwer D. and Höfte M. (2008) Global switches and fine-tuning ABA modulates plant pathogen defense. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 21: 709–719.
- Baker R. H. A., Sansford C. E., Jarvis C. H., Cannon R. J. C., MacLeod A. and Walters K. F. A. (2000) The role of climatic mapping in predicting the potential geographical distribution of non-indigenous pests under current and future climates. *Agricultural Ecosystem and Environment* 82: 57–71.
- Bergot M., Cloppet E., Pérarnaud V., Déqué M., Marçais B. and Desprez-Loustau M. -L. (2004) Simulation of potential range expansion of oak disease caused by *Phytophthora cinnamomi* under climate change. *Global Change Biology* 10: 1539–1552.
- Brosi G. B., McCulley R. L., Bush L. P., Nelson J. A., Classen A. T. and Norby R. J. (2011) Effects of multiple climate change factors on the tall fescue–fungal endophyte symbiosis: Infection frequency and tissue chemistry. *New Phytologist* 189: 797–805.
- Caffarra A., Rinaldi M., Eccel E., Rossi V. and Pertot I. (2012) Modeling the impact of climate change on the interaction between grapevine and its pests and pathogens: European grapevine moth and powdery mildew. *Agricultural Ecosystem and Environment* 148: 89–101.
- Chakraborty S. (2005) Potential impact of climate change on plant-pathogen interactions. *Australasian Plant Pathology* 34: 443–448.
- Coakley S. M., Scherm H. and Chakraborty S. (1999). Climate change and plant disease management. *Annual Review of Phytopathology* 37: 399–426.
- Colhoun J. (1973) Effects of environmental factors on plant disease. *Annual Review of Phytopathology* 11: 343–364.
- Davis M. B., Shaw R. G. and Etterson J. R. (2005) Evolutionary responses to changing climate. *Ecology* 86: 1704–1714.

- Deutsch C. A., Tewksbury J. J., Huey R. B., Sheldon K. S., Ghalambor C. K., Haak D. C. and Martin P. R. (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 6668–6672.
- Dobson A. and Crawley M. (1994) Pathogens and the structure of plant communities. *Tree* 9: 393–398.
- Drigo B., Pijl A. S., Duyts H., Kielak A. M., Gamper H. A., Houtekamer M. J., Boschker H. T. S., Bodelier P. L. E., Whiteley A. S., Van Veen J. A. and Kowalchuk G. A. 2010. Shifting carbon flow from roots into associated microbial communities in response to elevated atmospheric CO₂. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 107: 10938–10942.
- Eastburn D. M., DeGennaro M. M., DeLucia E. H., Dermody O. and McElrone A. J. (2010) Elevated atmospheric carbon dioxide and ozone alter soybean diseases at SoyFACE. *Global Change Biology* 16: 320–330.
- Eastburn D. M., McElrone A. J. and Bilgin D. D. (2011) Influence of atmospheric and climatic change on plant–pathogen interactions. *Plant Pathology* 60: 54–69.
- Elad Y., Fogel M., Silverman D., Biton S., Yitzhak S., Harari D. and Adler U. (2015) White mould of sweet basil: Conditions influencing its development in greenhouses and cultural measures for disease management. *Plant Pathology* 64: 951-960.
- Elad Y., Israeli L., Fogel M., Rav David D., Kenigsbuch D., Chalupowicz D., Maurer D., Lichter, A., Silverman D., Biton S., Yitzhak S., Harari D., Maduel A., Pivonia S. and Adler U. (2014) Conditions influencing the development of sweet basil grey mould and cultural measures for disease management. *Crop Protection* 64: 67-77.
- Elad Y., Messika Y., Brand M., Rav David D. and Sztejnberg A. (2007) Microclimate effect on *Leveillula taurica* powdery mildew of sweet pepper. *Phytopathology* 97: 813-824.
- Elad Y., Omer C., Nisan Z., Harari D., Goren H., Adler U., Silverman D. and Biton S. (2016) Passive heat treatment of sweet basil crops suppresses *Peronospora belbahrii* downy mildew. *Annals of applied Biology* 168: 373–389.
- Elad Y. and Pertot I. (2014) Climate change impacts on plant pathogens and plant diseases. *Journal of Crop Improvement* 28: 99-139.
- Evans N., Baierl A., Semenov M. A., Gladders P. and Fitt B. D. L. (2008) Range and severity of a plant disease increased by global warming. *Journal R. Soc. Interface* 5: 525–531.

- Fitter A. H., Heinemeyer A. and Standdon P. L. (2000) The impact of elevated CO₂ and global climate change on arbuscular mycorrhizas: A mycocentric approach. *New Phytologist* 147: 179–187.
- Ghini R., Bettiol W. and Hamada E. (2011a) Diseases in tropical and plantation crops as affected by climate changes: Current knowledge and perspectives. *Plant Pathology* 60: 122–132.
- Ghini R., Hamada E., Gonçalves R. R. V., Gasparotto L. and Pereira J. C. R. (2007) Análise de risco das mudanças climáticas globais sobre a sigatoka-negra da bananeira no Brasil [Risk analysis of climatic change on black sigatoka on banana in Brazil]. *Fitopatologia Brasileira*, Lavras 32: 197–204.
- Ghini R., Hamada E., Pedro Jr. M. J. and Gonçalves R. R. V. (2011b) Incubation period of *Hemileia vastatrix* in coffee plants in Brazil simulated under climate change. *Summa Phytopathologia* 37: 85–93.
- Greiner S. D., Racca P., Jung J. and von Tiedemann A. (2019) Determining and modelling the effective period of fungicides against septoria leaf blotch in winter wheat. *Crop protection* 117: 45–51.
- Hansen E. M., Stone, J. K. Capitano B. R., Rosso P., Sutton W. and Winton L. (2000) Incidence and impact of Swiss needle cast in forest plantations of Douglas fir in coastal Oregon. *Plant Disease* 84: 773–778.
- Huisman O. C. (1982) Interrelations of root growth dynamics to epidemiology of root-invading fungi. *Annual Review Phytopathology* 20: 303–327.
- Jacob D., Rav David D., Sztjenberg A. and Elad Y. (2008) Conditions for development of powdery mildew of tomato caused by *Oidium neolycopersici*. *Phytopathology* 98: 270-281.
- Jung T. (2009) Beech decline in Central Europe driven by the interaction between *Phytophthora* infections and climatic extremes. *Forest Pathology* 39: 73–94.
- Karl T. R. and Trenberth K. E. (2003) Modern global climate change. *Science* 302: 1719-1723. DOI: 10.1126/science.1090228
- Karnosky D. F., Percy K. E., Xiang B., Callan B., Noormets A., Mankovska B., Hopkin A., Sober J., Jones W., Dickson R. E. and Isebrands J.G. (2002) Interacting elevated CO₂ and tropospheric O₃ predisposes aspen (*Populus tremuloides* Michx.) to infection by rust (*Melampsora medusae* f. sp. *tremuloidae*). *Global Change Biology* 8: 329–338.

- Kinloch Jr. B. B. (2003) White pine blister rust in North America: Past and prognosis. *Phytopathology* 93: 1044–1047.
- Kobayashi T., Mew T. W. and Hashiba T. (1997) Relationship between incidence of rice sheath blight and primary inoculum in the Philippines: Mycelia in plant debris and sclerotia. *Annals Phytopathological Society of Japan*. 63: 324–327.
- Leblanc D. C. and Foster J. R. (1992) Predicting effects of global warming on growth and mortality of upland oak species in the Midwestern United States: A physiologically based dendroecological approach. *Canadian Journal of Forestry Research* 22: 1739–1752.
- Li X., Esker P. D., Pan Z., Dias A. P. Xue L. and Yang X. B. (2010) The uniqueness of the soybean rust pathosystem: An improved understanding of the risk in different regions of the world. *Plant Disease* 94: 796–806.
- Liarzi O. and Ezra D. (2014) Endophyte-mediated biocontrol of herbaceous and non-herbaceous plants. In: Verma V. and Gange A. (eds), *Advances in Endophytic Research*, Springer, New Delhi, India, pp. 335-369.
- Manter D. K., Reeser P. W. and Stone J. K. (2005) A climate-based model for predicting geographic variation in Swiss needle cast severity in the Oregon coast range. *Phytopathology* 95: 1256–1265.
- Marçais B., Bouhot-Delduc L. and Le Tacon F. (2001) Possible effects of global change on symbiotic micro-organisms, pathogens and pests in forests. *Revue Forestiere Francaise* 52(Special): 99–118.
- Matzrafi M. (2019) Climate change exacerbates pest damage through reduced pesticide efficacy. *Pest Management Science* 75: 9–13.
- McElrone A. J., Sherald J. L. and Forseth I. N. (2003) Interactive effects of water stress and xylem limited bacterial infection on the water relations of a host vine. *Journal of Experimental Botany* 54: 419–430.
- Menzel A. and Fabian P. (1999) Growing season extended in Europe. *Nature (London)* 397: 659.
- Plazek A., Hura K., Rapacz H. and Zur I. (2001) The influence of ozone fumigation on metabolic efficiency and plant resistance to fungal pathogens. *Journal of Applied Botany* 75: 8–13.
- Plessl M., Heller W., Payer H. -D., Elstner E. F., Habermeyer J. and Heiser I. (2005) Growth parameters and resistance against *Drechslera teres* of spring barley (*Hordeum vulgare* L.

cv. Scarlett) grown at elevated ozone and carbon dioxide concentrations. *Plant Biology* 7: 694–705.

Pope V., Gallani M. L., Rowntree P.R. and Stratton R. A. (2000) The impact of new physical parametrizations in the Hadley Centre climate model – hadam3. *Climate Dynamics* 16: 123–146.

Pritchard S. G., Rogers H. H., Prior S. A. and Peterson C. M. (1999) Elevated CO₂ and plant structure: A review. *Global Change Biology* 5: 807–837.

Richerzhagen D., Racca P., Zeuner T., Kuhn C., Falke K., Kleinhenz B. and Hau B. (2011) Impact of climate change on the temporal and regional occurrence of *Cercospora* leaf spot in Lower Saxony. *Journal of Plant Disease and Protection* 118: 168–177.

Rotem J. (1978) Climatic and weather influences on epidemics. In: *Plant Disease, Advanced Treatise*, Horsfall J. G. and Cowling E. B. (eds.), vol. 2 Academic Press, NY, USA pp. 317–337.

Salinari F., Giosuè S., Tubiello F. N., Retorri A., Rossi V., Spanna F., Rosenzweig C. and Gullino M. L. (2006) Downy mildew (*Plasmopara viticola*) epidemics on grapevine under climate change. *Global Change Biology* 12: 1299–1307.

Sander mann Jr. H. (2000) Ozone/biotic disease interactions: Molecular biomarkers as a new experimental tool. *Environmental Pollution* 108: 327–332.

Saxe H., Cannell M. G. R., Johnsen O., Ryan M. G. and Vourlitis G. (2001) Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* 149: 369–400.

Schoeneweiss D. F. 1975. Predisposition, stress, and plant disease. *Annual Review of Phytopathology* 13: 193–211.

Shpialter L., Rav David D., Dori I., Yermiyahu U., Pivonia S., Levite R. and Elad Y. (2009) Cultural methods and environmental conditions affecting gray mold and its management in *lilanthus*. *Phytopathology* 99: 557–570.

Stone J. K., Coop L. B. and Manter D. K. (2008) Predicting effects of climate change on Swiss needle cast disease severity in Pacific Northwest forests. *Canadian Journal of Plant Pathology* 30: 169–176.

Sun P., Fitt B. D. L., Gladders P. and Welham S. J. (2000) Relationships between phoma leaf spot and development of stem canker (*Leptosphaeria maculans*) on winter oilseed rape (*Brassica napus*) in southern England. *Annals of Applied Biology* 137: 113–125.

- Sturrock R. N., Frankel S. J., Brown A. V., Hennon P. E., Kliejunas J. T., Lewis K. J., Worrall J. J. and Woods A. J. (2011) Climate change and forest diseases. *Plant Pathology* 60: 133–149.
- Van Mantgem P. J., Stephenson N. L., Byrne J. C. Daniels L. D., Franklin J. F., Fulé P. Z., Harmon M. E., Larson A. J., Smith J. M., Taylor A. H. and Veblen T. T. (2009) Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science* 323: 521–524.
- von Tiedemann A. and Firsching K. H. (1993) Effects of ozone exposure and leaf age of wheat on infection processes of *Septoria nodorum* Berk. *Plant Pathology* 42: 287–293.
- Yunis H., Elad Y. and Mahrer, Y. (1990) Effect of air temperature, relative humidity and canopy wetness on gray mold of cucumbers in unheated greenhouses. *Phytoparasitica* 18: 203-215.