

## A *Cryphonectria parasitica* (Murr.) Barr kórokozó gomba 75 éve Európában

Radócz László<sup>1</sup> — Görcsös Gábor<sup>1</sup> — Tarcali Gábor<sup>1</sup> — Kovács Gabriella<sup>1</sup> — Ling Qin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Debreceni Egyetem MÉK Növényvédelmi Intézet, Debrecen

<sup>2</sup>Beijing University of Agriculture, Plant Science and Technology College, Beijing, China

radocz@agr.unideb.hu

### ÖSSZEFOGLALÁS

A szelídgesztenye kéregrákosodását okozó *Cryphonectria parasitica* gomba egy kelet-ázsiai eredetű, az amerikai és az európai kontinensre behurcolt kórokozó. Adatok és populáció genetikai vizsgálatok is bizonyítják, hogy európai behurcolása 3 különféle időpontban és helyszínré történt. Napjainkban ez a kórokozó gyakorlatilag az európai kontinens minden szelídgesztenye termő területén megtalálható, az Ibériai-félszigettől a Kaukázusig. A szelídgesztenye kéregrákosodását okozó *C. parasitica* populációinak vizsgálatok a legtöbb országban a vegetatív-kompatibilitási csoportok (vc) és a hipovirulencia jelenlétének meghatározására koncentrálnak. A legnagyobb vc-diverzitás tipikusan azokon a szelídgesztenye termőhelyeken jellemző, ahol a kórokozó gomba régóta jelen van és jellemző az eltérő gomba genotípusok közötti ivaros szaporodás, az eltérő szülői tulajdonságok szexuális rekombinálódása. Ugyanakkor az újonnan kialakuló fertőzési góccokban jellemző az, hogy a kórokozónak csak néhány vegetatív kompatibilitási csoportja van jelen.

A hipovirulencia (a *Cryphonectria hypovirus* 1 természetes jelenléte) eléggé széles körben tapasztalható jelenség szerte Európában. A természetes szétterjedés és az aktív biológiai védekezési beavatkozások a hipovírus nagymértékű jelenlétéhez és a fertőzött gesztenye állományok revitalizációjához vezetnek. Ebben az esetben a virulens kórokozó törzsek által okozott nektrózisok rövid időn belül mikovírus fertőzötté válnak és a nektrózisok növekedése leáll. Közismert, hogy a különféle genotípusú *C. parasitica* törzsek ivaros szaporodásával nőhet a vegetatív-kompatibilitási csoportok száma Európában is. A vc csoportok számának növekedése pedig nemcsak gátja lehet a hipovírus terjedésének, hanem segítheti a kisebb virulenciával rendelkező CHV 1 vírustörzsek szelekcióját, amely végső soron a biológiai növényvédelmi beavatkozások hatékonyságának csökkenését is eredményezheti. A legfrissebb vizsgálatok eredményei viszont azt bizonyítják, hogy a vc csoportok közötti határok nem olyan élesek, mint az korábban feltételeztük és a nagy genetikai diverzitással rendelkező kórokozó gombapopulációkban sem figyelhető meg a biológiai védekezés hatékonyságának csökkenése.

### SUMMARY

The chestnut blight fungus *Cryphonectria parasitica* is a native pathogen in East Asia and has been introduced into North America and Europe. Historical records and population genetic studies revealed at least three major introduction events from Asia into Europe. Nowadays, chestnut blight is present in almost the entire distribution range of European chestnut, i.e. from the Iberian Peninsula to the Caucasus. The *C. parasitica* population in most countries has been studied in respect to the diversity of vegetative compatibility (vc) types and the occurrence of hypovirulence. The vc type diversity of the different populations varied considerably. Typically, a high diversity of vc types has been found in areas with a long history of chestnut blight and where sexual recombination between divergent genotypes commonly has occurred. On the other hand, newly established populations often showed a low diversity with only one, or a few vc types present.

Hypovirulence, i.e. the occurrence of *C. parasitica* isolates infected by *Cryphonectria hypovirus* 1 has been found widespread in Europe. Natural dissemination and active biological control applications have lead to a high prevalence of the hypovirus and to the recovery of many chestnut stands. Virulent cankers became hypovirus-infected within a short time and ceased expansion. There is concern that the diversity of vegetative compatibility types could increase in Europe through sexual reproduction between *C. parasitica* genotypes originating from different introductions. A higher level of vegetative incompatibility would not only hamper hypovirus spread within a population but could also select for lower virulence in CHV-1 and subsequently lead to an erosion of biological control. Recent studies, however, indicate that the vc type barriers are not so restrictive than previously assumed and that so far no evidence for an erosion of biological control system in high diversity populations can be observed.

**Kulcsszavak:** *Cryphonectria parasitica*, hipovirulencia, CHV-1

**Keywords:** *Cryphonectria parasitica*, hypovirulence, CHV-1

### BEVEZETÉS

A héjasok gyűjtőnéven emlegetett gazdasági növényeink csoportjába a dió, a gesztenye, a mandula és a mogyoró tartozik, melyeknek ökológiai igényeik, botanikai jellemzőik és termesztési sajátosságai tekintetében is lényeges eltérést mutatnak. Felhasználásuk módja is lényegesen eltérő lehet, hiszen egyesek igen értékes faanyagokat adnak, valamint erdészeti szempontból is jelentős fajokat (dió, szelídgesztenye) találunk közöttük. A héjasok gyűjtőnév a termesztést tekintve gyakorlatias jellegű, mivel gyümölcsstermő növények, mindig terméseik azonos részét, a magbelet hasznosítjuk. Napjainkban a világ vezető gesztenyetermesztő országai közül ki kell emelni Kínát, Dél-Koreát, Törökországot, Olaszországot, Japánt, Spanyolországot, Portugáliát, Franciaországot és Görögországot. A világ gesztenyetermése 2010-ben elérte a 2 millió tonnát. Ebből a mennyiségből önmagában Kína 1,7 millió tonnát állít elő, így messze a legnagyobb termesztő. Hazánk az elmúlt években megközelítőleg 256 tonna gesztenyét termelt (Bounous, 2014).

Az Európai Unió a héjasok világkereskedelmét tekintve behozatalra szorul. A héjasok világexportjának több mint fele ide irányul. Ez a felhasználás egyre erősödik, amely potenciálisan a világ legnagyobb felvevő piacát

jelenti a friss és a feldolgozott héjas gyümölcsökből készült termékek számára egyaránt. A viszonylag kis termőfelület miatt (néhány mediterrán tagország kivételével) az EU-ban a héjasok termesztését nem szabályozzák termelési kvóták, egyéb előírások. Ugyanakkor a héjas termékek árszintje tartósan és meredeken emelkedő tendenciát mutat. A héjasok között néhány többes hasznosítású fajt is találunk (pl. dió, gesztenye), amelyek erdészeti, faipari, vidékfejlesztési szempontokból is jelentősek lehetnek. Fontos szerepe van e fajoknak az talajeróziós folyamatok megakadályozásában, a tájésztétikában és a vidék népességmegtartásának erősítésében is. A gesztenye termelésének stagnálását a hagyományosan nagy gesztenyetermelőnek számító mediterrán országok: Olaszország, Franciaország, Portugália, Görögország területeinek drasztikus csökkenése okozta. A jelentős mértékű csökkenést jól szemlélteti, hogy Görögországban 1960-ban 18 ezer tonna szelídgesztenyét takarítottak be, ez az érték a 2000-es években már csak 11 ezer tonna körül mozgott. Ez a visszaesés az európai térségben a gesztenye kéregrák (*Cryphonectria parasitica*) kontinentális méretű járványával és katasztrofális kártételével magyarázható.

Először egy erdész, Merkel (1906) fedezte fel és írta le a betegséget 1904-ben a bronxi állatkert idős szelídgesztenyefáin, melyet halálos kórként jellemzett. A betegség Amerikába kerülésének módját, illetve a betegség őshazáját azután kezdték el kutatni, miután az megjelent Észak-Amerikában. Frank Meyer, herbológus Ázsiában kereste a betegség eredetét, és találta meg a kórokozót Kínában és Japánban. A kutató azonban megfigyelte azt is, hogy az ázsiai gesztenyék rezisztenciát mutatnak a betegséggel szemben.

Prospero és munkatársai (2012) kutatásaik során arra keresték a választ, hogy a kórokozó mikor és merről érkezett Európába. Vizsgálataik során megállapították, hogy a betegség valószínűleg két irányból támadta Európát: az egyik fő terjedési vonal Olaszország felől rajzolódik ki, míg a másik irány Franciaország nyugati határától ered. A két terjedési útvonalat az Alpok határolja el egymástól. Munkájuk során egy harmadik lehetséges, Európa felé irányuló terjedési útvonalat is közölnek, amely vélhetően Grúzia területén keresztül érte el az európai kontinentst.

A különböző szakirodalmi adatokat áttanulmányozva megállapítható, hogy Európában elsőként 1938-ban Olaszországban fedezték fel a betegséget. Ezt követően a gyors terjedésnek köszönhetően először a szomszédos országokban, majd szinte az egész kontinensen megjelent a kórokozó. Az 1960-as években egyre több helyről jelentették a *Cryphonectria parasitica* gomba megjelenését. A kórokozó rohamos terjedését több tényező segítette. A védekezések korlátozott megvalósíthatósága, valamint a kórokozó számára ideális környezeti feltételek mind gyorsították a szétterjedését a kontinensen.

A hipovirulens törzsek hifa anasztomózisokon keresztül képesek a hipovírus átadására, ezáltal a virulens kórokozó törzsek elvesztik fertőzőképességüket, és megindulhat a nekrozisok lassú gyógyulása. Mivel ez a védekezési módszer tűnik a leghatásosabbnak, számos kísérletet végeztek, amelyekben ráoltásokkal próbálták meggyengíteni a fertőző kórokozó törzseket. E kísérletek során megfigyelték, hogy a ráoltások nem minden esetben voltak sikeresek, a hipovirulenciát kiváltó vírus nem mindig jutott át a „vad” törzsekbe. A vírus átadása csak abban az esetben volt sikeres, ha vegetatív kompatibilitás áll fenn a két gombatorzs között (Bissegger *et al.*, 1997). A vegetatív inkompatibilitás egy olyan endogén szabályozási folyamat, amely abban nyilvánul meg, hogy egy adott fajon belül is csak a megegyező vegetatív kompatibilitási csoportba tartozó törzsek képesek stabil anasztomózisok kialakítására. Ha vegetatív inkompatibilis törzsekkel végzünk ráoltást, akkor kétféle reakció következhet be. Az első esetben egy torlasz (barrage) keletkezik, melynek kialakulásáért a két egymással szemben növekvő micéliumfront között kialakuló intenzív fehérjele bomlás a felelős. Az érintkező hifák lebomlanak, és pigment anyagok áramlanak ki belőlük, ezért mind a felgyűrődés, mind pedig az elszíneződés jól láthatóvá teszi a folyamatot. A második esetben a hifák érintkezését gyors sejthalál követi. Ebben a reakcióban nincsenek olyan szembetűnő jelek, mint az első esetben. A vegetatív inkompatibilitás feladata többszörös jelentőséggel bír. Ez a mechanizmus képes megakadályozni a mikovírusok horizontális terjedését. Megóvhatja továbbá a klónként szaporodó vonalak genetikai állományát a felhígulástól, amely főleg a növénypatogén gombák esetében különösen fontos önvédelmi reakció. Bár a vegetatív kompatibilitást determináló gének, és a fertőzőképességért felelős gének egymástól függetlenül öröklődnek, de az előbbieket az idegen partnerekkel való rekombináció kizárásával csoporton belül tarthatják a populáció túlélése és a szaporodás szempontjából oly fontos patogenitási tulajdonságokat. A patogenitás és a vegetatív kompatibilitás kapcsolata sok esetben olyan szoros kapcsolatban van, hogy ismert tulajdonságú törzsekkel végzett vegetatív kompatibilitási próbát lehet használni a patogén rasszok azonosítására. A vegetatív kompatibilitás sejtmagi kontroll alatt áll, a kompatibilitási gének olyan sejtfalkomponenseket vagy egyéb azonosításra alkalmas polipeptideket kódolnak, amelyek jellemzőek egy adott csoportra, s a csoport tagjai ennek alapján képesek felismerni egymást (Chen és Nuss; 1999). Két egymással nem kompatibilis gombatorzs esetében a párosításkor a hifa-anasztomózisok már azelőtt elhalnak, mielőtt a hipovirulenciáért felelős kettősszálú RNS (hipovírus) részecske átadódna. Fontos felfedezés viszont az, hogy a kettősszálú RNS (dsRNA) átadása bizonyos esetekben még inkompatibilis (különböző VCG-be tartozó) egyedek között is lehetséges, igaz nagyon kis valószínűséggel. Ennek magyarázata az, hogy az inkompatibilitási reakció által indukálódott sejthalál megelőzően az ideiglenesen képződő anasztomózisokon keresztül megtörténhet a transzmisszió, mert a citoplazmatikus dsRNA mozgása meglehetősen gyors (Chen és Nuss, 1999).

A hipovirulens törzsek hatékony felhasználásnak alapja az volt, hogy minél részletesebben feltérképezzék a kórokozó lehetséges VC csoportjait. Európában egy átfogó nemzetközi kutatás kezdődött az azonosított vegetatív kompatibilitási típusok egységes rendszerbe foglalása céljából. Ennek eredményeként 31 EU-teszter törzset identifikáltak a kórokozó Svájcban és Olaszországban izolált törzseiből. Megállapításuk szerint hat locus-

t és két-két allél-t számítva potenciálisan 64 ilyen VCG létezik (Prospero *et al.*, 2012). A magyarországi szelídgesztenye állományok felmérésekor megállapították, hogy az egyes termőhelyeken azonos VC csoportokba tartozó kórokozó törzsek vannak jelen. Ennek oka azzal magyarázható, hogy a gomba viszonylag rövid ideje van jelen hazánkban. A legújabb kutatások szerint viszont már elmondható az, hogy vannak olyan termőhelyek is, ahol már több VCG-be tartozó törzset azonosítottak egy populáción belül, amelyek a kórokozó genetikai elkülönülésére, vagy egy másik genotípussal történő hibridizációjára utalnak. Ezek a helyeken már megtalálták az ivaros szaporodásra utaló peritéciumokat, s ez a tény a biológiai védekezés lehetőségét nehezíti. Nemzetközi azonosító törzsek segítségével hazánkban eddig 18-féle VCG-t sikerült azonosítani. Ezek nagy részének kiterjedt hálózata van, amely valószínűsíti azt, hogy a kromoszómáik VC-lókuszaiban csak egy-két allél eltérés van (Radócz *et al.*, 2014).

## KÖVETKEZTETÉSEK

A szelídgesztenye kéregrák gomba *Cryphonectria parasitica* őshonos Kelet-Ázsiában, viszont Észak-Amerikába és Európába is behurcolásra került a múlt században. Az említett két kontinensen a kórokozó súlyos járványokat okozott a fogékony amerikai (*Castanea dentata*) és az európai (*C. sativa*) gesztenye fajokon. Történelmi feljegyzések alapján, valamint a kórokozó gomba populáció genetikai vizsgálatai segítségével kimutatható, hogy minimum három fő behurcolás történt Ázsiából Európába: Az egyik az USA-n keresztül Észak-Olaszországban, és további kettő, amelyek közül az egyik nyugat-franciaországi, a másik pedig kaukázusi (Grúzia) megjelenéssel járt. Mindegyik behurcolás napjainkban is nyomon követhető, az adott területeken megjelenő, szoros rokonságban lévő *C. parasitica* genotípusok (genepools) vizsgálatával. Manapság a gesztenye kéregrák gomba jelen van szinte Európa összes gesztenyetermő területén az Ibériai-félszigettől a Kaukázusig. A lokális *C. parasitica* populációkat a legtöbb országban az eltérő vegetatív kompatibilitási (VC) csoportok és hipovirulencia előfordulása tekintetében tanulmányozták. Az adott területen jelen lévő VC csoportok számában az egyes gomba szubpopulációk jelentős mértékben különböztek. Általában a nagy VC diverzitás olyan területeken jellemző, ahol régóta jelen van gesztenye kéregrák gomba és ahol szexuális rekombináció eltérő gomba genotípusok között történt. Ezzel ellentétben, az újonnan kialakuló helyi kórokozó populációk általában alacsony mértékű VC diverzitást mutatnak, amely 1 vagy csak néhány VC csoport jelenlétében nyilvánul meg (klonális jelleg) (Tattar *et al.*, 1996).

A hipovirulencia, vagyis *Cryphonectria hypovirus 1*-el (CHV-1) fertőzött *C. parasitica* izolátumok jelenléte széles körben jellemző Európába sok gesztenye termőterületén (Hillman *et al.*, 2006). Az aktív biológiai védekezési beavatkozások, valamint a CHV 1 gyors természetes szétterjedése a hipovirulens törzsek nagyarányú jelenlétét és jelentős számú európai gesztenye állomány revitalizációját eredményezték az elmúlt évtizedek során (Akilli *et al.*, 2011). A több évtizedes biológiai védekezési tapasztalatok alapján az alábbi tényezők járultak hozzá a szabadföldi alkalmazások európai sikereihez: (1) A hipovírust hordozó gomba izolátumok fennmaradása és gyors terjedése a természetben (Bissegger *et al.*, 1997); (2) alacsony vegetatív kompatibilitási diverzitás az európai termőhelyeken (McCarroll *et al.*, 1978); (3) az elhalt fás részek jelenléte, amelyeken a hipovirulens izolátumok újratermelődése folyamatosan biztosított; (4) a fő biológiai ágens CHV-1 hipovírus olasz altípusának igen jó ökológiai alkalmazkodó képessége az európai termőhelyeken (Prospero *et al.*, 2012), és (5) az európai szelídgesztenyének az amerikaiénál alacsonyabb mértékű fogékonysága a kéregrák gombával szemben. A virulens gombatorzsek által okozott nekrotizisok hipovirulens izolátumokkal történő felülfertőződése általában gyorsan megtörténik. A hipovírus-mentes törzsek hipovírus-hordozókká válnak és a nekrotizisok növekedése hamar leáll (Jones, 2008).

A *C. parasitica* elleni biológiai védekezési rendszer európai fenntarthatósága egyre kevésbé kérdéses. Aggodalomra adhat okot, hogy az eltérő vegetatív kompatibilitási típusok száma nőhet Európában a különféle eredetű *C. parasitica* genotípusok között kialakuló ivaros szaporodás (szexuális reprodukciók) miatt (Chen és Nuss, 1999). A magasabb szintű vegetatív inkompatibilitás nemcsak akadályozza a hipovírus gombapopuláción belüli terjedését, hanem a kisebb virulenciájú CHV-1 hipovírus szelekciójához is vezethet. A legújabb vizsgálatok azonban azt mutatják, hogy a VC csoportok számának növekedése a kórokozó gombapopuláción belül közel sem olyan jelentős akadály a CHV1 terjedésében, mint az korábban feltételeztük, és eddig nincs bizonyíték a biológiai védekezési rendszer eróziójára a nagy genetikai változatosságot mutató *C. parasitica* populációk esetében sem (Double *et al.*, 2013).

## KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A fenti tématanulmány összeállítását részben a Magyar-Kínai Tét program Tét\_12\_CN-1-201-0029 számú program támogatta.

## IRODALOM

- Akilli, S., Katircioğlu, Y.Z. and Maden, S. (2011): Biological control of chestnut canker, caused by *Cryphonectria parasitica*, by antagonistic organisms and hypovirulent isolates. *Turk. J. Agric. For.* 35: 515-523.
- Bissegger, M., Rigling, D. and Heiniger, U. (1997): Population structure and disease development of *Cryphonectria parasitica* in European chestnut forests in the presence of natural hypovirulence. *Phytopathology* 87: 50-59.

- Bounous, G. (2014): Perspectives and future of the chestnut industry in Europe and all over the World. *Acta Horticulturae* 1043: 19-23.
- Chen, B. and Nuss, D.L. (1999): Infectious cDNA clone of hypovirus CHV1-Euro7: a comparative virology approach to investigate virus-mediated hypovirulence of the chestnut blight fungus *Cryphonectria parasitica*. *J. Virol.* 73: 985-992.
- Double, M., MacDonald, W., Jarosz, A., Fulbright, D., Cummings Carlson, J., Dahir, S. and Davelos Baines, A. (2013): Recapping twenty years of biological control efforts in a stand of American chestnut in Wisconsin. *J. Amer. Chest. Found.* 27: 19-23.
- Hillman, B.I., Fulbright, D.W., Nuss, D.L. and Van Alfen, N.K. (2006): Hypoviridae. 261-264. in: Sixth Report of the International Committee for the Taxonomy of Viruses. Murphy, F.A., Fauquet, C.M., Bishop, D.H.L., Ghabrial, S.A., Jarvis, A.W., Martelli, G.P., Mayo, M.P. and Summers, M.D. (eds.) Springer-Verlag, NY.
- Jones, William E. (2008): Comparing virulence of *Cryphonectria parasitica* isolates recovered from portions of cultures or cankers established before versus those after hypovirus inoculations. M.S. Thesis, West Virginia University, Morgantown, WV. 80 p.
- McCarroll, D.R. and Thor, E. (1978): Death of chestnut: the host pathogen interaction. Proceeding of the American Chestnut Symposium, 4-5 Jan 1978, Morgantown, WV 25-26.
- Prospero, S., Conedera, M., Heiniger, U. and Rigling, D. (2012): Saprophytic activity and sporulation of *Cryphonectria parasitica* on dead chestnut wood in forests with naturally occurring established hypovirulence. *Phytopathology* 96: 1337-1344.
- Radócz, L., Tarcali, G., Irinyi, L., Görcsös, G. (2014): New data of *Cryphonectria parasitica* (Murr.) Barr population in the Carpathian-basin. *Acta Horticulturae* 1043. 43-51.
- Tattar, T.A., Berman, P.M., Gonzalez, E.Y., Mount, M.S. and Dollof, A.J. (1996): Biocontrol of the chestnut blight fungus *Cryphonectria parasitica*. *Arboricult. J.* 20: 449-469.