

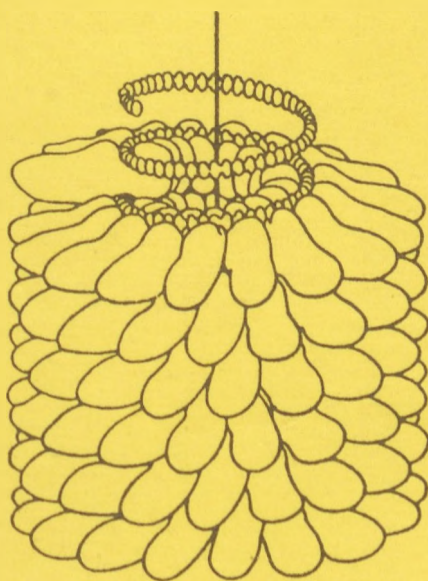
PANNON AGRÁRTUDOMÁNYI EGYETEM
GEORGIKON MEZŐGAZDASÁGTUDOMÁNYI KAR
KESZTHELY

NÖVÉNYVÉDELMI INTÉZET
NÖVÉNYKÓRTANI ÉS NÖVÉNYVIROLÓGIAI TANSZÉK

NÖVÉNYVIROLÓGIA

EGYETEMI JEGYZET

Írta:
Horváth József
intézetigazgató egyetemi tanár
az MTA lev. tagja



Keszthely, 1999

**PANNON AGRÁRTUDOMÁNYI EGYETEM
GEORGIKON MEZŐGAZDASÁGTUDOMÁNYI KAR
KESZTHELY**

**NÖVÉNYVÉDELMI INTÉZET
NÖVÉNYKÓRTANI ÉS NÖVÉNYVIROLÓGIAI TANSZÉK**

NÖVÉNYVIROLÓGIA

EGYETEMI JEGYZET

Írta:

**Horváth József
intézetigazgató egyetemi tanár
az MTA lev. tagja**

Keszthely, 1999.

Dr. Szirmai János Tanítómesteremnek, a magyarországi
növényvirológia megteremtőjének ajánlom 90.
születésnapjára.

Címlap: A dohány mozaik vírus (300 x 18 nm) szerkezeti modellje a
központi ribonukleinsav (RNS) szállal, és az azt körülvevő
fehérje-alegységekkel.

Lektorok:

Dr. Gáborjányi Richard
egyetemi magántanár
az MTA doktora

Dr. Kazinczi Gabriella
tudományos főmunkatárs
a mezőgazdaságtudomány kandidátusa

Tartalom

Előszó	9
1. A növénybetegségeket előidéző tényezők és kórokozók.....	11
1.1. Viroidok	13
1.2. Vírusok	13
1.3. Fitoplazmák	14
1.4. Spiroplazmák	14
1.5. Rickettsiák	15
1.6. Baktériumok	16
1.7. Gombák	16
1.8. Virágos élősködők	16
2. A növénypatogén vírusokkal kapcsolatos ismeretek kronológiai története	20
3. A vírusok általános jelentősége	26
4. A vírusok kémiai tulajdonságai	28
4.1. Nukleinsavak	28
4.2. Fehérjék	31
4.3. Lipidek és szénhidrátok	33
5. A vírusok morfológiája	34
5.1. A vírusok szimmetriája	34
5.1.1. Helikális virionok	34
5.1.2. Izometrikus virionok	35
5.2. A vírusok alakja és nagysága	40
6. A vírusok replikációja	42
6.1. Adszorpció (kötődés)	44
6.2. Penetráció (behatolás)	44
6.3. Dekapszidáció (köpenyfehérje eltávolítása)	44
6.4. Transzkripció (nukleinsav átíródása)	44
6.5. Hírvivő RNS (mRNS) transzláció (fehérjeszintézis).....	45
6.6. Nukleinsav replikáció	46
6.7. A virionok összeépülése és kiszabadulása	46
7. Vírusokkal kapcsolatos definíciók	50
7.1. A vírusok definíciója	50
7.2. Szakkifejezések definíciója.....	50

8.	Növény-vírus kapcsolatok	52
8.1.	Tünetek (szimptómák)	55
8.1.1.	Külső tünetek (makroszimptómák)	55
8.1.2.	Belső tünetek (mikroszimptómák)	60
9.	A növények szerepe a vírushatározásban és a vírusok fenntartásában	66
10.	A vírusok átvitele és terjedése	69
10.1.	Állatvektorok nélküli vírusátvitel	69
10.1.1.	Vírusátvitel oltással	69
10.1.2.	Mechanikai vírusátvitel	70
10.1.3.	Vírusátvitel vegetatív szaporítószervekkel	72
10.1.4.	Vírusátvitel maggal	73
10.1.5.	Vírusátvitel pollennel	73
10.1.6.	Vírusátvitel gyökérrel	73
10.1.7.	Vírusátvitel alacsonyabb rendű gombákkal	73
10.1.8.	Vírusátvitel <i>Cuscuta</i> -fajokkal	74
10.1.9.	Vírusátvitel vízzel	74
10.2.	Állatvektorokkal történő vírusátvitel	74
10.2.1.	Levéltetvek	76
10.2.2.	Kabócák	77
10.2.3.	Fonálférgek	77
10.2.4.	Tripszek	92
10.2.5.	Molytetvek (fehérlegyek, liszteskék).....	92
10.2.6.	Atkák	97
10.3.	Nem perzisztens (stylet-borne) vírusok és terjedésük	97
10.4.	Perzisztens (persistent) vagy cirkulatív (circulative) vírusok és terjedésük	99
10.5.	Szemiperzisztens (semipersistent) vírusok és terjedésük	102
10.6.	Kettős (bimodal) átvitel és terjedés	102
11.	A vírusok izolálása	103
12.	A vírusok tisztítása	105
13.	A vírusok diagnosztikája	107
13.1.	Biológiai módszerek	107
13.2.	Fizikai módszerek	107
13.3.	Fehérje vizsgálati módszerek	109
13.4.	Vírusnukleinsav vizsgálati módszerek	110
14.	A vírusok ökológiája és epidemiológiája	115

14.1.	Egymásra ható tényezők	115
14.1.1.	Vírusok	115
14.1.2.	Gazdanövények	120
14.1.3.	Vektorok	124
14.1.4.	Környezet	127
15.	A növényvírusok elleni védekezés lehetőségei	133
15.1.	Preventív, vagy megelőző védekezés.....	133
15.1.1.	Infekciós profilaxis	133
15.1.2.	Diszpozíciós profilaxis	136
15.1.2.1.	Vírusrezisztenciára nemesítés	138
15.2.	Biológiai és biotechnológiai védekezés	147
15.2.1.	Keresztvédetség (cross protection)	147
15.2.2.	Indukált rezisztencia	149
15.2.2.1.	Köpenyfehérje-gén	149
15.2.2.2.	Szatellit RNS és DNS	153
15.2.2.3.	Értelmetlen (antiszenz) nukleinsavak	155
15.2.2.4.	Defektív interferáló molekulák	155
15.3.	Terápia (gyógyítás).....	155
15.3.1.	Hőterápia	155
15.3.2.	Kemoterápia	156
15.3.2.1.	Természetes inhibitorok	156
15.3.2.2.	Mesterséges vagy szintetikus inhibitorok	158
16.	A vírusok eredete	165
17.	A vírusok osztályozása és rendszerezése	167
Függelék		
1.	Karantén és veszélyes vírusok, vírusszerű organizmusok és viroidok Európában	182
2.	A vírusok, vírusszerű organizmusok és viroidok nemzetközi forgalmának (terjedésének) ellenőrzése és megakadályozása	187
2.1.	Vírus és vírusszerű kórokozókra vonatkozó növény-egészségügyi határozatok	187
2.1.1.	Az Erópai Közösségben (EU) elő nem forduló, és az EU-ra nézve fontos vírusok, vírusszerű kórokozók és viroidok	189
2.1.2.	Az Európai Közösségben (EU) előforduló és az EU-ra nézve fontos fitoplazma kórokozók	192

2.1.3.	Kórokozók, amelyeknek a behurcolása és terjedése a meghatározott védett zónákban tilos	192
2.1.4.	Kórokozók, amelyeknek behurcolása és terjedése valamennyi tagországban tilos, ha azok egyes növényeken és növényi termékeken előfordulnak	192
2.1.5.	Az Európai Közösségben (EU) előforduló, és az EU-ra nézve fontos vírus, vírusszerű, viroid és spiroplazma kórokozók	192
2.2.	Egyéb határozatok	197
3.	A vírusok magyar, angol nevei és akronimjai.....	198
	Ajánlott irodalom	219

Előszó

A mezőgazdasági, a kertészeti és erdészeti kultúrákban az utóbbi két évtizedben igen jelentős mennyiségi és minőségi veszteségeket idéztek elő a különböző viroid-, vírus- és fitoplazma fertőzések. Epidémia-szerű kártétel jelentkezett a gabonafélékben, az üvegházakban és a fólia alatt termesztett zöldségnövényekben, a burgonya- és a cukorrépa-kultúrákban, valamint az erdei fás- és lágyszárú növényekben is. Különösen súlyos kártételek alakultak ki gabonafélékben az árpa sárga törpülés vírus, burgonyában a burgonya Y-vírus és a burgonya levélsodródás vírus, cukorrépában a répa nekrotikus sárgaerűség vírus, paradicsomban és paprikában a paradicsom bronzfoltosság vírus és a sztolbur fitoplazma, valamint erdei növények esetében az uborka mozaik vírus, a cseresznye levélsodródás vírus, a lucerna mozaik vírus, az arabis mozaik vírus, a dohány rattle vírus, a cseresznye nekrotikus gyűrűsfoltosság vírus, és a különböző fitoplazma fertőzések következtében. Nevezett kórokozókkal szemben – amelyek részben levéltetvekkel (*Myzus persicae*), kabócákkal (*Hyalestes* spp., *Euscelis* spp.), fonálférgekkel (*Trichodorus* spp., *Xiphinema* spp.), tripszekkel (*Frankliniella occidentalis*, *Thrips tabaci*) és molytetvekkel (*Bemisia* spp., *Trialeurodes* spp.), részben talajban élő alacsonyabb rendű gombákkal (*Polymyxa betae*) terjednek – az ismert kémiai növényvédő szerekkel nem, vagy alig lehet védekezni. A növényvédelmi szakemberek számára azért feltétlenül szükséges, hogy az információk jelentős megnövekedése miatt megismerjék a viroidok, a vírusok és a fitoplazmák alapvető tulajdonságait, az általuk előidézett tüneteket és a védekezés lehetséges módszereit.

Ez az Egyetemi jegyzet a növényvírusokkal kapcsolatos ismereteket foglalja össze röviden, a teljességre törekvés igénye nélkül. Mindenek előtt azt a célt szolgálja, hogy a graduális és posztgraduális egyetemi előadásokon elhangzottakat a megadott irodalmi forrásmunkákkal (Ajánlott irodalom) együtt kiegészítse, és segítse az ismeretek elsajátítását.

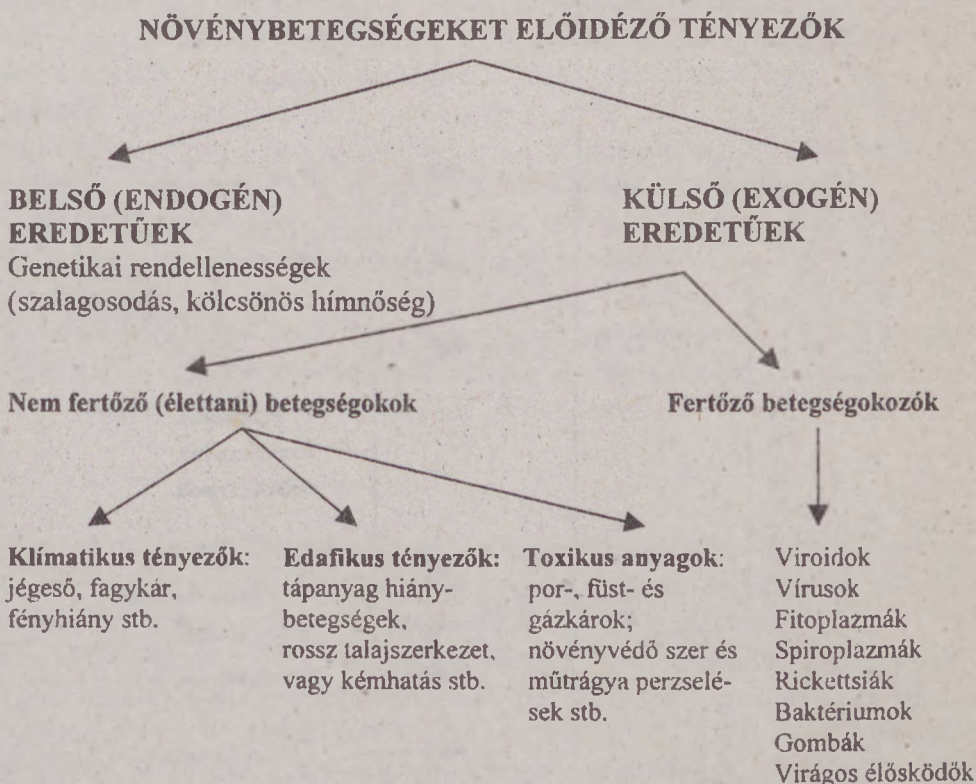
Az Egyetemi Jegyzet nem eltitkolt célja az is, hogy az egyetemi és a Ph.D. hallgatókban segítse felkelteni a Növényvirológia iránti érdeklődést, azért, hogy a tudomány legújabb eredményeit elsajátítva legyenek képesek a „fermentum cognitionis”-t majdan továbbadni.

Keszthely, 1999. január 26.

Horváth József
intézetigazgató egyetemi tanár
az MTA lev. tagja

1. A NÖVÉNYBETEGSÉGEKET ELŐIDÉZŐ TÉNYEZŐK ÉS KÓROKOZÓK

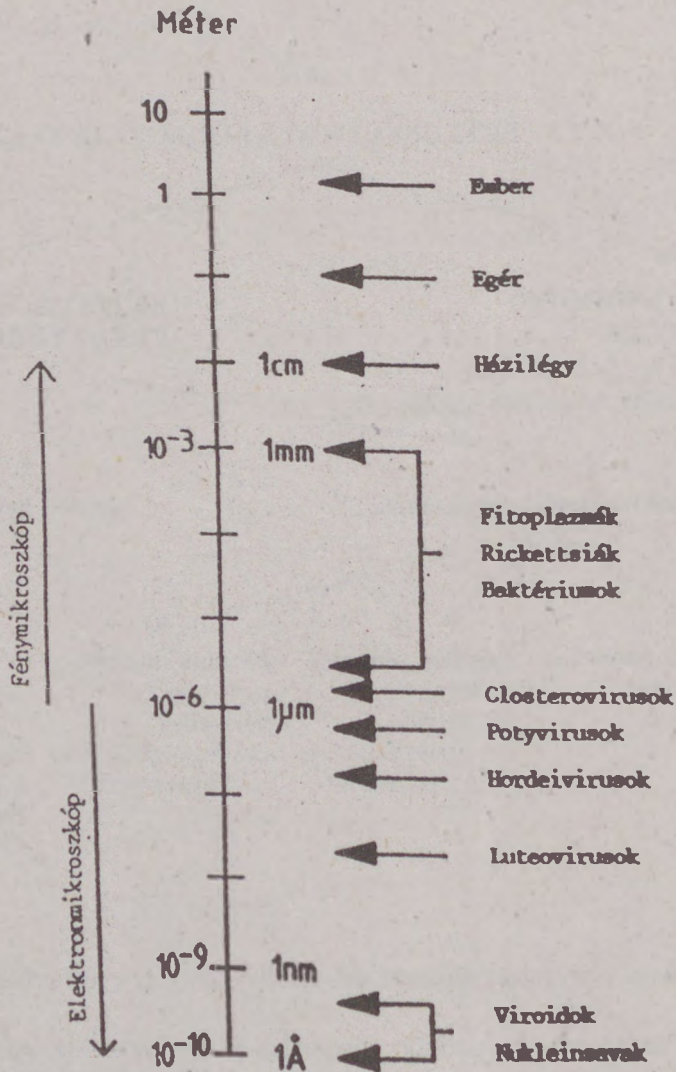
A növények betegségeit számos belső (endogén) és külső (exogén) tényező idézi elő (1. ábra).



1. ábra. A növénybetegségeket előidéző tényezők csoportosítása.

A belső (endogén) tényezőkön (genetikai rendellenességek, szalagosodás, hímnőség stb.) kívül a külső (exogén) eredetű tényezők két csoportba sorolhatók: nem fertőző, ún. élettani betegségek és fertőző betegségek. A fertőző betegségeket alapvetően viroidok, vírusok, fitoplazmák, spiroplazmák, rickettsiák, baktériumok, gombák és virágos élősködők idézik elő. Tekintettel arra, hogy a különböző szubmikroszkopikus kórokozók kapcsolatban még mindig sok félreértés van, ezért

alapvetően fontos, hogy a vírusokat és a különböző szubmikroszkopikus kórokozók alapvető nagyságának összehasonlítását (2. ábra) és jellemző tulajdonságait megismerjük.



2. ábra. Egyes élőlények és a növénypatogén kórokozók nagyságának összehasonlítása (viszonylagos méretek). [Meyer-Kahsnitz, 1993 után].

1.1. Viroidok

Egyszálú, gyűrű alakú, köpenyfehérje nélküli, vírusoknál kisebb (szubvirális) ribonukleinsav (RNS) tartalmú kórokozók. Részben kettősszálúak, amelyek csavart struktúrát mutatnak, 240-380 nukleotidából állnak. Bioszintézisük során – mivel RNS-ük nem kódol funkcióképes fehérjét – a gazdanövény sejtmagjában lévő RNS-polimeráz enzimet használják fel. Struktúrájuk, funkcionális tulajdonságaik, és eredetük alapján különböznek a vírusoktól, ezért osztályozásuknál azok az alapvető tulajdonságok, amelyek a vírusoknál lényegesek (morfológia, fehérje és antigén tulajdonságok stb.) nem használhatók fel. A jelenleg ismert 27 viroid és mintegy 100 szekvencia-variáns alapvetően a centrális konzervált régió (central conserved region, CCR) megléte, ill. hiánya alapján két családba (Pospiviroidae, Avsunviroidae), három alcsaládba (Pospiviroidae, Apscaviroidae, Coleviroidae) és hét nemzetségbe (*Pospiviroid*, *Hostuviroid*, *Cocadviroid*, *Apscaviroid*, *Coleviroid*, *Avsunviroid*, *Pelamoviroid*) sorolható. Az egyes viroid nemzetségeket ún. típus-tagok jellemzik. Jellemző kórokozó: Burgonya orsósgumójúság viroid [Diener, 1979; Balázs, 1981a; Semancik, 1987; Flores et al., 1998].

1.2. Vírusok

A vírusok olyan betegségkórokozók, amelyek más mikroorganizmusokkal ellentétben saját anyagcserével nem rendelkeznek. A megfelelő gazdában reprodukálódnak és elterjednek. Makromolekulák, amelyek ribonukleinsavat (RNS), vagy dezoxiribonukleinsavat (DNS) tartalmaznak, és amelyeket köpenyfehérje (burok) vesz körül. A nukleinsav fertőző, a köpenyfehérje a nukleinsav védelmi funkcióját látja el. Terjedésük általában vegetatív szaporítószervekkel és állatvektorokkal történik. Az állat- (rovar-) vektorok közül legjelentősebbek a levéltetvek, kabócák, molytetvek (fehérlegyek), tripszek és a fonálférgek. Egyes növénypatogén vírusok [Mononegavirales rend, Rhabdoviridae család, *Cytorhabdovirus* nemzetség (saláta nekrotikus sárgaság vírus), Bunyaviridae család, *Tospovirus* nemzetség (paradicsom bronzfoltosság vírus), *Nucleorhabdovirus* nemzetség (burgonya sárga törpülés vírus), Nidovirales rend, Barnaviridae család, *Luteovirus* nemzetség (árpa sárga törpülés vírus)] állatvektoraikban is replikálódnak. Obligát sejtparaziták, replikációjuk során a gazda sejtjeire vannak utalva. A vírusok elleni védekezés alapvetően a fertőzés megelőzésére, a rezisztencia-nemesítésre és az egyes biotechnológiai módszerek alkalmazására terjed ki. A jelenleg ismert

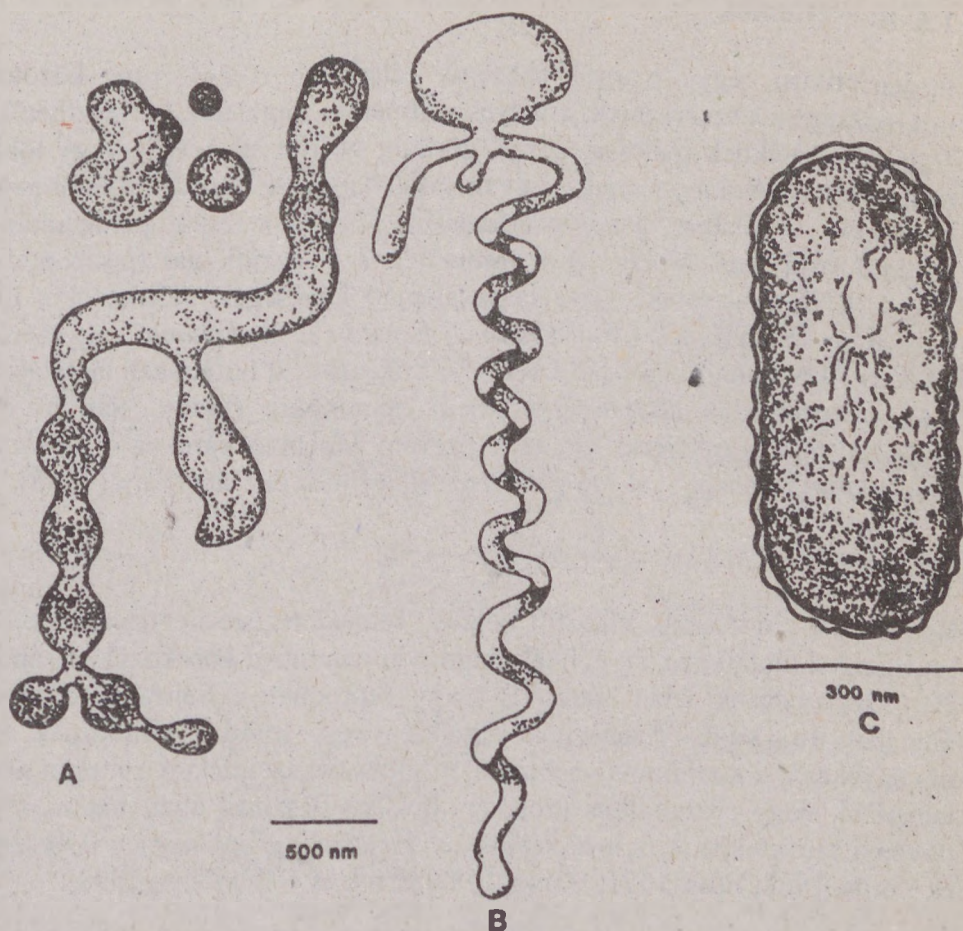
növénypatogén vírusok két rendbe (Mononegavirales, Nidovirales), 14 családba (Geminiviridae, Caulimoviridae, Reoviridae, Partitiviridae, Rhabdoviridae, Arenaviridae, Bunyaviridae, Barnaviridae, Bromoviridae, Closteroviridae, Comoviridae, Potyviridae, Sequiviridae, Tombusviridae) és mintegy 60 nemzetségbe tartoznak. A legnagyobb, *Potyvirus* nemzetségbe csaknem 200 vírusfaj tartozik. A nemzetség típus tagja a burgonya Y-vírus (*Potato Y virus* = *Potyvirus*). Jellemző kórokozó: Dohány mozaik vírus [Horváth, 1972; Matthews, 1991, 1992; Horváth és Gáborjányi, 1999].

1.3. Fitoplazmák

Prokariotikus, 2-rétegű membránnal határolt, sejtfal nélküli pleomorf mikroorganizmusok (3. ábra A), amelyek emberre, növényre és állatra is patogének. Természetes táptalajon tenyészthetők. A növénypatogén fitoplazmák a floem-szövetekben fordulnak elő, kabócákkal (pl. *Euscelis* spp.) terjednek, RNS-t és DNS-t együtt tartalmaznak. Gazdanövényeiken általában virágelzöldülést, virágelleveledést, törpülést, boszorkányseprűsödést és sárgulást okoznak. Tetraciklinekkel szemben érzékenyek. Az egyes fitoplazmák közötti rokonság DNS-hibridizációval, PCR-technikával (polimeráz láncreakció), RFLP-analízissel (DNS feldarabolás restriktációs endonukleázokkal), és szerológiai összehasonlító módszerrel állapítható meg. A jelenleg ismert 75 fitoplazma 20 nagyobb filogenetikai csoportba és alcsoportba tartozik. Jellemző kórokozó: Őszirózsa sárgaság fitoplazma [Horváth, 1970, 1972, 1974; Seemüller et al., 1998].

1.4. Spiroplazmák

Sejtmentes táptalajon tenyészthetők, növekedésükhöz szterolokat igényelnek. Speciális elemi szálakból álló, sejtfal nélküli, önálló mozgásra képes instabil kórokozók, amelyeket membrán (10 Å) határol (3. ábra B). Riboszómát és nukleinsavat tartalmaznak. Kabócákkal (pl. *Dalbulus* spp.) terjednek. Penicillinekkel szemben rezisztensek, de a tetraciklinekre érzékenyek. Jellemző kórokozó: Kukorica satnyaság spiroplazma [Horváth, 1973].



3. ábra. Fitoplazma (A), spiroplazma (B) és rickettsia (C) sematikus ábrázolása. [Nienhaus, 1985 után].

1.5. Rickettsiák

Gram-negatív, pálcika alakú, kokkoid, vagy pleomorf prokariotikus mikroorganizmusok (3. ábra C), amelyek baktériumokra jellemző sejtfallal rendelkeznek. Intracelluláris megkettőződéssel szaporodnak. A xylemben és a floemben is előfordulnak. Sejtfal helyett membrán határolja őket. Kabócákkal és levélpoloskákkal (pl. *Piesma quadratum*) terjednek. Jellemző kórokozó: Here bunkóslevelűség rickettsia [Horváth, 1975; Németh, 1979; Nienhaus, 1985].

1.6. Baktériumok

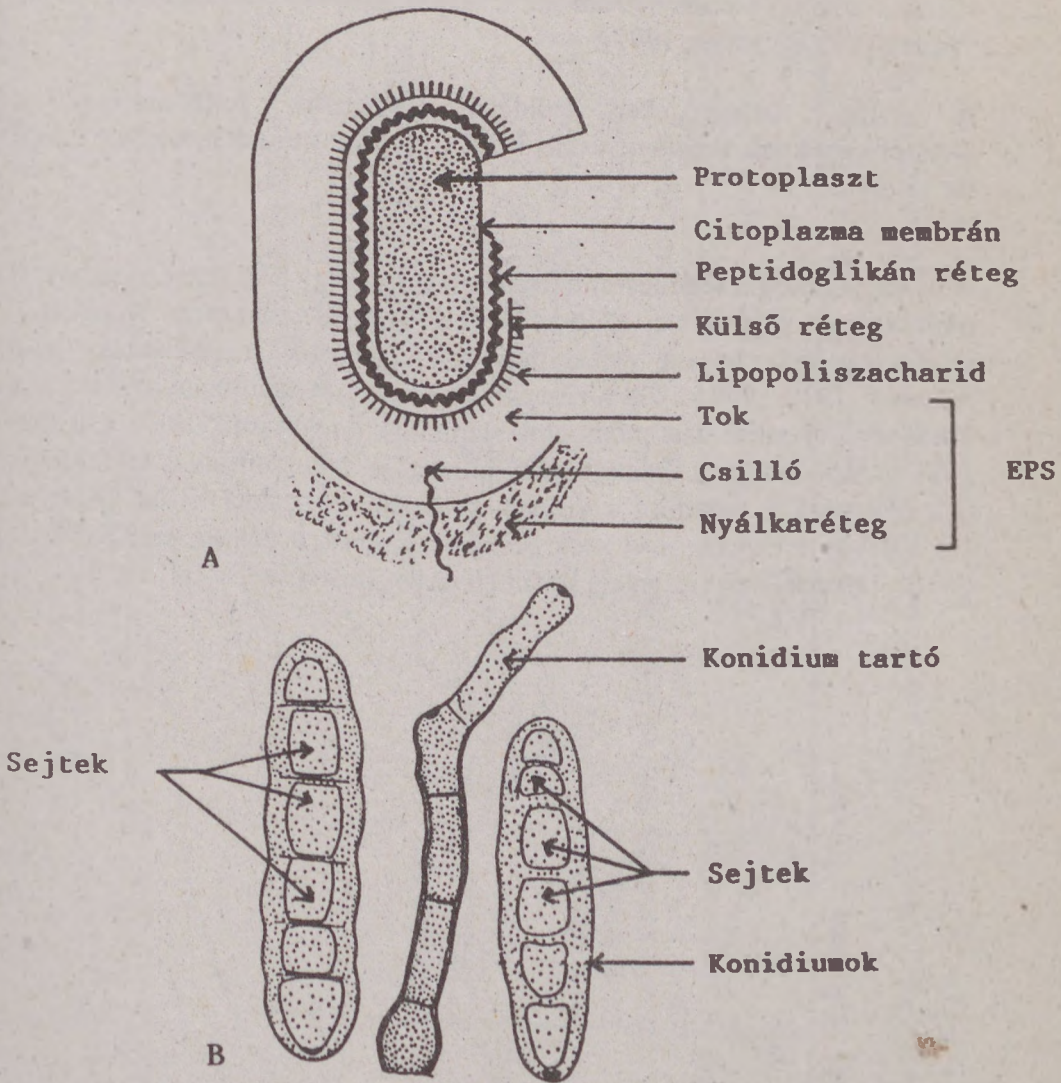
Prokariotikus, egy- vagy többsejtű, általában 0,5-2 μm közötti, mikroszkopikus szervezetek, amelyek sejtmentes táptalajon tenyésztethetők. Változatos alakúak (pálcika, gömb, görbült, sodrott stb.), egy, vagy több csilló segítségével mozognak, vagy mozdulatlanok (4. ábra A). Spórát nem képeznek. Általában gazdaspecifikusak. Rendszerezésük patogenitási, fénymikroszkópos, biokémiai és molekuláris bakteriológiai (polipeptid-, DNS-, RNS-módszerek) vizsgálatok alapján lehetséges. Jelentősebb, ill. ismertebb nemzetségek (*Xanthomonas*, *Erwinia*, *Pseudomonas*) egyszerű, szerves vagy szintetikus, és szervesetlen nitrogénforrást tartalmazó táptalajon tenyésztethetők, de ehhez sok esetben vitaminokra (biotin, tiamin) és aminosavakra (L-metionin) is szükség van. Jellemző kórokozó: *Erwinia amylovora* [Klement et al., 1990; Sige, 1993; Érsek és Gáborjányi, 1998].

1.7. Gombák

Sejtmaggal rendelkező, klorofill nélküli, fotoszintézisre képtelen szerves anyagokkal táplálkozó, spórákkal szaporodó heterotróf kórokozók (4. ábra B). Szaporodásuk lehet vegetatív vagy reprodukzív. Sejtfaluk anyaga általában a kitin. Szaporítóképleteik, vagy hifáik érintkeznek a növényekkel. A konídiumok csíratömlőt fejlesztve sztómákon, sebeken stb. keresztül, vagy enzimatikus úton, toxinok kiválasztása útján hatolnak a növényi szövetekbe. Jellemző kórokozó: *Fusarium graminearum* [Ubrizsy és Vörös, 1968; Ellis, 1971; Vajna, 1987; Érsek és Gáborjányi, 1998].

1.8. Virágos élősködők

A virágos élősködők közül egyesek klorofillt nem tartalmaznak, mások leveleiben zöld színtestecskék vannak, és ezáltal fotoszintézist folytatnak. Az arankafélék (*Cuscuta* spp.) és egyéb virágos élősködők (*Viscum album*) szaporodása elsősorban ivaros úton, magvakkal történik, de néhány faj (*C. trifolii*) vegetatív úton is áttelelhet. Egyéb virágos élősködők (*Viscum album*) szaporodása ivaros úton, magvakkal történik. Az élősködő virágos növények szívószervet (hausztórium) fejlesztenek. Ezek behatolnak a gazdanövények föld feletti, vagy föld alatti szerveinek szöveteibe. A megfertőződött növényekben szerteágazó szívórendszert fejlesztenek ki; ezzel elszívják a növényekből a tápanyagokat. Egyes virágos élősködő növényfajok (*Cuscuta* spp.) nemcsak azáltal okoznak jelentős károkat, hogy parazita életmódot folytatva a gazdasági növényekből elszívják a

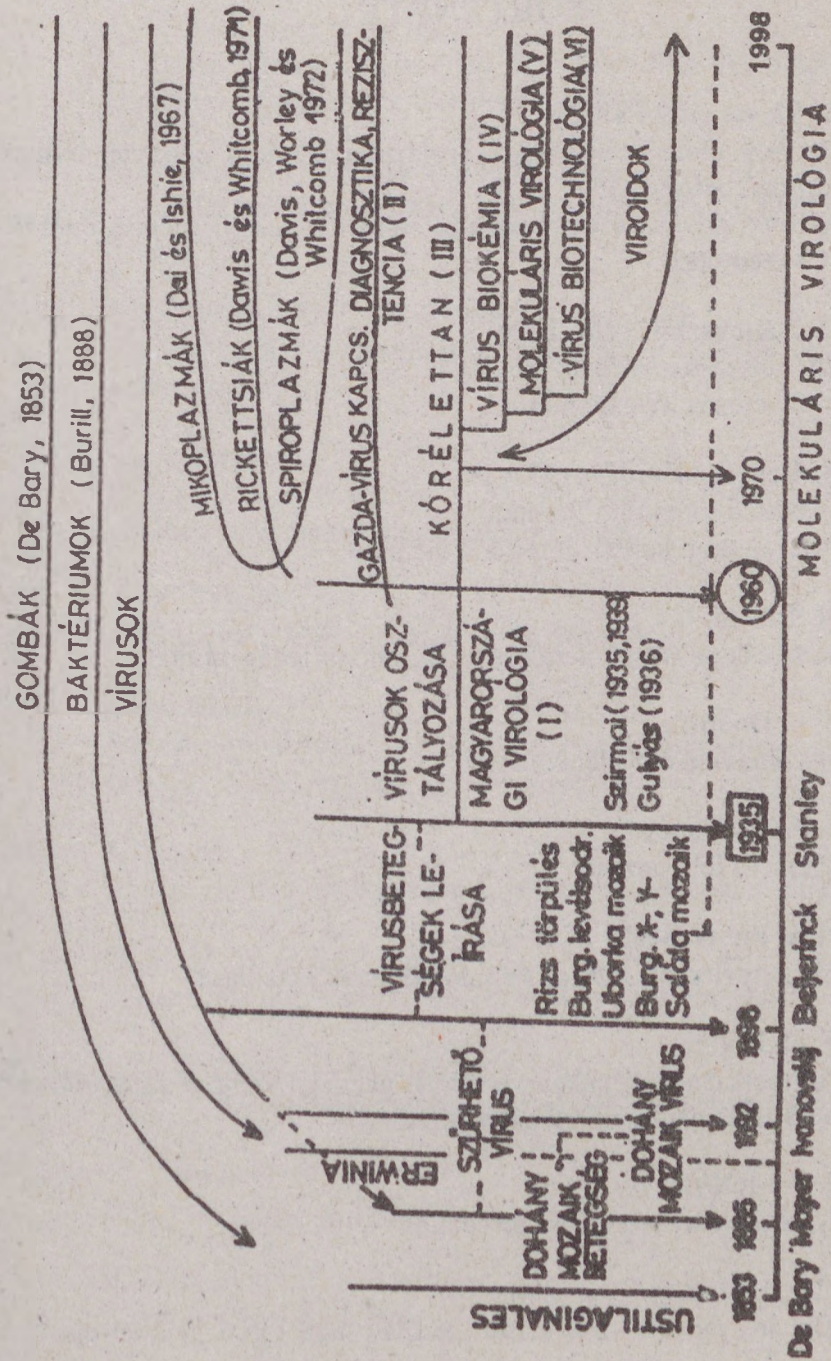


4. ábra. A: Gram-negatív baktériumsejt. B: Az árpa hálózatos levélfoltosságát előidéző *Drechslera teres* gomba konídiumai és konídiumtartója. A: EPS (Extracelluláris poliszacharid). B: 600 x-os nagyítás. Hosszúság = 90-120 μm , szélesség = 19-21 μm ; 4-6 sejt. [A: Klement et al., 1990; B: Ellis, 1971 után].

tápanyagokat, hanem azáltal is, hogy fontos szerepet játszanak egyes vírusok átvitelében és elterjesztésében. Jellemző virágos élősködők: *Viscum album*, *Orobancha ramosa*, *Cuscuta campestris* [Schmelzer, 1956; Szepessy, 1977; Jones, 1993].

A fertőző betegségeket előidéző kórokozók felfedezésére és tulajdonságaiknak megismerésére a XIX. század második felében került sor (5. ábra).

A növényvirológia fejlődéstörténete alapvetően négy szakaszra osztható. A múlt század végétől az 1930-as évekig elterjedt időszakra a növényi vírusbetegségek leírása és átviteli tulajdonságaik megállapítása volt jellemző. 1930-1960 között a vírusok természetének tanulmányozására és a különböző vírustisztítási módszerek alapjainak lerakására került sor. 1960-1980 között a vírusok fiziko-kémiai jellemzése, a nukleinsavak és fehérjék tanulmányozása, valamint a vírusok genetikai vizsgálata került előtérbe. Az 1980-as évek után a vírusok génszerveződése, a génexpresszálas és a gének funkciójának vizsgálata került előtérbe [Foster és Taylor, 1998].



5. ábra. A növények fertőző betegségeit előidéző kórokozók felfedezése (időrendi áttekintés). [Horváth és Gáborjányi, 1990 után].

2. A NÖVÉNYPATOGÉN VÍRUSOKKAL KAPCSOLATOS ISMERETEK KRONOLÓGIAI TÖRTÉNETE

1886. A. Mayer (1843-1942)
Dohány mozaik betegség kórokozója növényi nedvvel átvihető (fertőző betegség).
A beteg növény szövetnedve toleráns a magas hőmérséklettel (90 °C) szemben.
1892. D. Ivanovszkij (1864-1920)
Zárványtestek felfedezése.
Szűrhetőség megállapítása.
1898. A. Beijerinck (1851-1931)
„Contagium vivum fluidum”.
Agar-agaron keresztül történő diffúzió.
1901. N. Takami
Kabócákkal (*Nephotettix* spp.) történő terjedés (átvitel).
1916. S. P. Doolittle
Levéltetvekkel történő átvitel.
1926. J. P. McKinney
Mutáció felfedezése.
1928. H.A. Purdy-Beale
Növényvírusok antigén tulajdonságának igazolása.
1929. F. O. Holmes
A hiperszenzitiv reakció, a lokális gazdák (*Nicotiana glutinosa*) és a víruskoncentráció megállapítása.
1929. J. P. McKinney
Keresztvédettség (cross protection) felfedezése.
1935. W. M. Stanley
Dohány mozaik vírus kristályosíthatósága. Orvosi Nobel-díj.

1936. L. O. Kunkel
Höterápia felfedezése.
1937. F. C. Bawden és N. W. Pirie
A dohány mozaik vírus 95% fehérje mellett 5% nukleinsavat is tartalmaz. Nukleoproteid jelleg megállapítása.
1939. G. A. Kausche, E. Pfankuch és H. Ruska
Első elektronmikroszkópos felvétel elkészítése a dohány mozaik vírusról.
1939. M. A. Watson és F. M. Roberts
Perzisztencia és a nem perzisztencia fogalmának bevezetése a vektorológiába.
1939. Szirmai János
Kapcsolat megállapítása a *Thielaviopsis basicola* talajban élő gomba és a dohány nekrosis vírus között.
1940. C. W. Bennett
A vírusok *Cuscuta*-fajokkal átvihetők.
1941. L. M. Black
Őszirozsa sárgaság vírus (újabban fitoplazma) szaporodik kabócavektorában (*Macrostes fascifrons*).
1947. J. Freund
Az aktív immunizálás és a növényi vírusszerológia kezdete.
1952. G. M. Morel és Q.C. Martin
Vírusmentesítés merisztémakultúrákkal (*Dahlia* spp.).
1953. J. D. Watson és F. H. C. Crick
DNS molekula modeljének megalkotása. „A kettős spirál”.
1955. K. Maramorosch
Propagatív vírusok felfedezése.
1955. R. J. Best és H. P. C. Gallus
Rekombináció felfedezése.

1956. F. H. C. Crick és J. D. Watson
A dohány mozaik vírus RNS szerkezeti modelljének megalkotása.
1956. H. Fraenkel-Conrat
Vírus-RNS és a köpenyfehérje *in vitro* összekapcsolása.
1956. A. Gierer és K. V. Mundry
A genetikai kód alapjainak felderítése.
1956. A. Gierer és G. Schramm
Ribonukleinsav (RNS) fertőzőképessége és a fehérje védelmi funkciója.
1958. W. B. Hewitt
Fonálférgek szerepének megállapítása a vírusok átvitelében.
1958. R. G. Grogan
Gombavektorok (*Olpidium* sp.) szerepe a vírusátvitelben.
1959. J. Brandes és C. Wetter
Morfológiai és szerológiai tulajdonságok közötti kapcsolat. Osztályozás, víruscsoportok.
1960. B. Kassanis és H. L. Nixon
Szatellitvírusok kimutatása és a szatellit jelenség értelmezése.
1962. B. Kassanis
A „szatellit vírus” fogalom bevezetése.
1964. F. C. Bawden
Növényvírusok és vírusbetegségek modern kézikönyvének kiadása.
1964. J. Brandes
Vírusok osztályozása (morfológia, szerológia).
1966. H. G. Pereira
Vírusrendszertan alapelveinek kidolgozása.
1967. Y. Doi, M. Teranaka, K. Yora és H. Asuyama
Mikoplazmák (=fitoplazmák) felfedezése.

1967. K. Maramorosch és H. Koprowski
Vírusmódszertani kézikönyv-sorozat (1967-1984) megjelentetése.
1967. T. O. Diener
Viroidok felfedezése.
1967. A. J. Gibbs
Kriptogramok bevezetése a vírusok *in vitro* fizikai-kémiai-biológiai tulajdonságainak kifejezésére.
1968. R. J. Shepherd, G. E. Bruening és R. J. Wakeman
Első DNS-tartalmú növényvírus (karfiol mozaik vírus) felfedezése.
1970. A. F. Murrant és B. D. Harrison
Individuális vírusok deskriptív sorozatának kezdete (1970-1988).
1972. K. M. Smith
A növényvírus betegségek és víruskórokozók részletes angol nyelvű ismertetése.
1973. R. E. Davis és J. F. Worley
Spiroplazmák felfedezése a növényekben.
1973. J. Giannotti, C. Vago, G. Marchoux, G. Devauchelle és J. L. Duthoit
Rickettsiák felfedezése a növényekben.
1976. M. F. Clark, A. N. Adams és D. J. Barbara
ELISA szerológiai módszer kidolgozása.
1976. J. M. Kaper és H. E. Waterworth
Uborka mozaik vírus szatellit-RNS (sat-RNS; CARNA-5) felfedezése.
1976. M. Klinkowski
Az Európában előforduló vírusbetegségek és vírusok részletes német nyelvű ismertetése.
1982. P. Goelet, G. P. Lomonosoff, P. J. G. Akam, M. E. Gait és J. Karn
Dohány mozaik vírus-RNS elsődleges szerkezetének feltárása.

1982. A. F. Murrant és M. A. Mayo
A szatellit vírusok és a szatellit RNS-ek molekuláris biológiai ismertetése és interakciója a segítő (helper) vírusokkal.
1983. A. Rosner, M. Bar-Joseph, M. Moskovitz és M. Mevarech
Satellit RNS-ek (sat-RNS) direkt kimutatása szabadföldi növényekből.
1983. T. J. Morris, J. A. Dodds, B. Hillmann, R. L. Jordan, S. A. Lommel és S. J. Tamaki
A kétszálú-RNS analízis adaptációja az RNS vírusok kimutatásában és diagnosztikájában.
1985. R. I. B. Francki, R. C. Milne és T. Hatta
A növényvírusokról készített első morfológiai, elektronmikroszkópiai atlasz.
1986. P. A. Powell-Abel, R. S. Nelson, B. De, N. Hoffmann és S. G. Rogers
Dohány mozaik vírus köpenyfehérje gén klónozása és átültetése magasabb rendű növényekbe; rezisztens növények előállítása (genetically engineered cross protection, coat protein mediated resistance).
1987. R. N. Nelson, S. M. McCormick, X. Delannay, P. Dubé és J. Layton
Első szabadföldön végzett kísérlet a köpenyfehérje génnel transzformált dohány mozaik vírus rezisztens paradicsom növényvel kapcsolatban.
1990. A. Brunt, K. Crabtree és A. Gibbs
A trópusokon előforduló vírusbetegségek és vírusok részletes ismertetése.
1991. T. Wetzel, T. Candress, M. Ravelonandro, J. Dunez, L. Levy és A. Hadidi
Polimeráz láncreakció vírusdiagnosztikai szerepe (pl. szilva himlő vírus).

1992. R. Hull
Standard akronimok bevezetése a vírusok (és viroidok) elnevezésére.
1995. F. A. Murphy, C. M. Fauquet, D. H. L. Bishop, S. A. Ghabrial, A. W. Jarvis, G-P. Martelli, M. A. Mayo és H. D. Summer
Modern, átfogó vírustaxonomia (vírusosztályozás) megjelentetése.
1995. G. Loebenstein, R. H. Lawson és A. A. Brunt
A hagymás és virágos (dísz-) növények vírusbetegségeinek ismertetése.
1995. F. A. Murphy, C. M. Fauquet, D. H. L. Bishop, S. A. Ghabrial, A. W. Jarvis, G. P. Martelli, M. A. Mayo és M. D. Summers
Harminchárom szatellit RNS és 29 segítő (helper) vírus jellemzése.
1996. A. A. Brunt, K. Crabtree, M. J. Dallwitz, A. J. Gibbs és L. Watson
A vírusok adatbankjának összeállítása.
1997. M. J. Roossinck
A növényvírusok evolúciójának kritikai tárgyalása.
1997. I. B. Dry, L. R. Krake, J. E. Rigden és M. A. Rezaian
Szatellit DNS (sat-DNS; 682-nt cirkuláris DNS) első kimutatása (paradicsom levélgöndörödés vírus).
1998. G. D. Foster és S. C. Taylor
Molekuláris vírusdiagnosztikai kézikönyv megjelentetése.
1998. J. Dijkstra és C. P. De Jager
Vírusmódszertani (protokoll) kézikönyv megjelentetése.
1998. C. R. Pringle
Az aktuális vírusrendszertan összefoglalása.

A növényvíriológiát az utóbbi 10 évben a molekuláris irányzatok jellemzik.

3. A VÍRUSOK ÁLTALÁNOS JELENTŐSÉGE

A vírusok az élővilág olyan parazitái, amelyek növényekben, emberekben, állatokban, rovarokban és különböző mikroorganizmusokban többnyire súlyos megbetegedéseket idéznek elő. A vírusbetegségek hosszú idők óta ismertek, bár etiológiai kutatásuk és fertőzőképességük bizonyítása csak a XIX. század végén kezdődött el. Jelenlegi ismereteink szerint a vírusok a Földön mindenütt előfordulnak. Csupán Európában mintegy ezer növényi vírusbetegség ismert. A szilva himlő vírus, pl. a volt Jugoszlávia területén mintegy 16 millió szilvafát betegített meg és pusztított el.

A növényvírusok által okozott termésveszteségek közül érdemes megemlíteni, hogy pl. Kínában a rizs tungro szferikus vírus 1,5 t/ha, az árpa sárga törpülés vírus az Amerikai Egyesült Államokban és Kanadában 1,5 t/ha, egyes ázsiai országokban a szójabab mozaik vírus 1 t/ha, Chilében a burgonya levélsodródás vírus 20 t/ha, és néhány afrikai államban a kukorica csíkos vírus (*geminivirus*) 100%-os termésveszteséget idézett elő rizs, búza, szójabab, burgonya és kukorica növényekben. Az 1. táblázatban néhány olyan fontosabb növény felsorolása található, amelynél igen jelentős, vírusok által előidézett termésveszteségeket figyeltek meg.

1. táblázat. Vírusok által előidézett és megfigyelt legnagyobb termésveszteségek egyes gazdaságilag fontosabb növényeknél.

Növény	Vírus	Termésveszteség %-ban
Búza	Rozsnok mozaik	60
	Búza csíkos mozaik	95
Rizs	Rizs csíkosság	100
	Rizs sárga mozaik	82
Árpa	Árpa sárga törpülés	51
	Rozsnok mozaik	40
Kukorica	Kukorica csíkos mozaik	82
Burgonya	Burgonya levélsodródás	70
Cukorrépa	Répa nekrotikus sárgaerűség	60
	Répa sárgaság	56

Bab	Bab közönséges mozaik	65
Paradicsom	Uborka mozaik	90
	Paradicsom bronzfoltosság	90
Saláta	Répa nyugati sárgaság	63
	Paradicsom bronzfoltosság	90
Uborka	Paradicsom bronzfoltosság	40
Paprika	Paradicsom bronzfoltosság	20
Szőlő	Szőlő páfránylevelűség	70
Dohány	Uborka mozaik	57

Waterworth és Hadidi (1998) legújabb összefoglaló munkájában mintegy 50 vírus termés csökkentő hatásáról ad tájékoztatást 25 kultúrnövény esetében. Az adatok alapján megállapítható, hogy pl. a paradicsom bronzfoltosság vírus paradicsomban 75-100%-os, a rizs tungro szferikus vírus pedig rizskultúrákban 100%-os termésvesztést idéz elő.

A jelentős termésvesztések alapvetően a következő okokra vezethetők vissza: (a) fogékony fajta, (b) vírusfertőzött növények szaporítása, (c) vektortevékenység, (d) kedvező környezeti tényezők, (e) rossz agrotechnika, (f) rossz tápanyagellátás és (g) szakszerűtlen növényvédelem.

4. A VÍRUSOK KÉMIAI TULAJDONSÁGAI

A vírusok a genetikai információt hordozó egyszálú vagy kétszálú, lineáris, vagy cirkuláris ribonukleinsavból (RNS), vagy dezoxiribonukleinsavból (DNS) és a nukleinsav védelmi funkcióját ellátó köpenyfehérjéből (kapszid) állnak. A köpenyfehérje szabályos építőkövekből, ún. morfológiai, ill. fehérjealegységekből épül fel. A nukleinsav és a kapszid együttesen alkotja a nukleokapszidot. Az ilyen összetételű vírusokat burok nélküli vírusoknak nevezzük (pl. dohány mozaik vírus). A vírusok egy másik részénél a nukleokapszidot még egy külső glükoproteid burok (peplon) veszi körül (pl. paradicsom bronzfoltosság vírus). A burkon apró felületi képletek (nyúlványok) is lehetnek, ezek az ún. peplomerek. A burokkal rendelkező vírusok még lipideket és szénhidrátokat is tartalmaznak.

4.1. Nukleinsavak

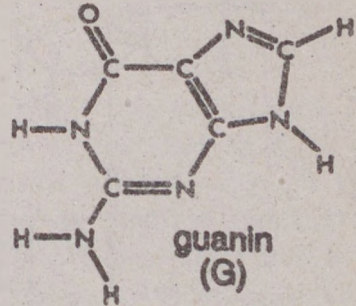
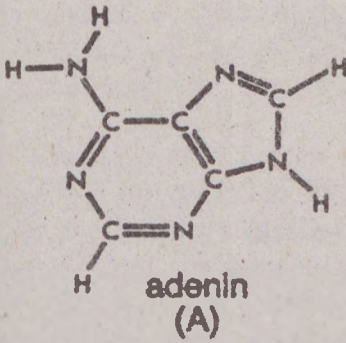
A nukleinsav felépítésében viszonylag egyszerű molekulák vesznek részt. Építőkövei a heterociklikus bázisok, a pentóz és a foszforsav. A heterociklikus bázisok pirimidin- (citozin, timin, uracil), vagy purinbázisok (adenin, guanin) lehetnek. Ha a nukleinsavban, az ötszénatomos cukor, a ribóz fordul elő, akkor ribonukleinsavnak (RNS), ha dezoxiribóz fordul elő, akkor dezoxiribonukleinsavnak (DNS) nevezzük. Az RNS és a DNS építőkövei az alábbiak (2. táblázat).

2. táblázat. Az RNS és a DNS építőkövei.

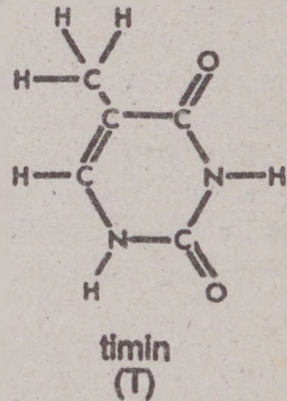
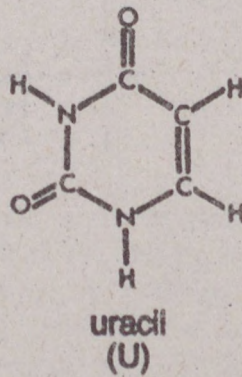
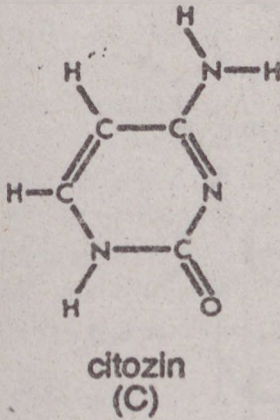
Nukleinsav típusa	Cukor (Pentóz)	Purin- bázis	Pirimidin- bázis
RNS	Ribóz	Adenin, Guanin	Citozin, Uracil
DNS	Dezoxiribóz	Adenin, Guanin	Citozin, Timin

A nukleinsavak (purin- és pirimidinbázisok) szerkezeti képletét a 6. ábra szemlélteti.

purinbázisok

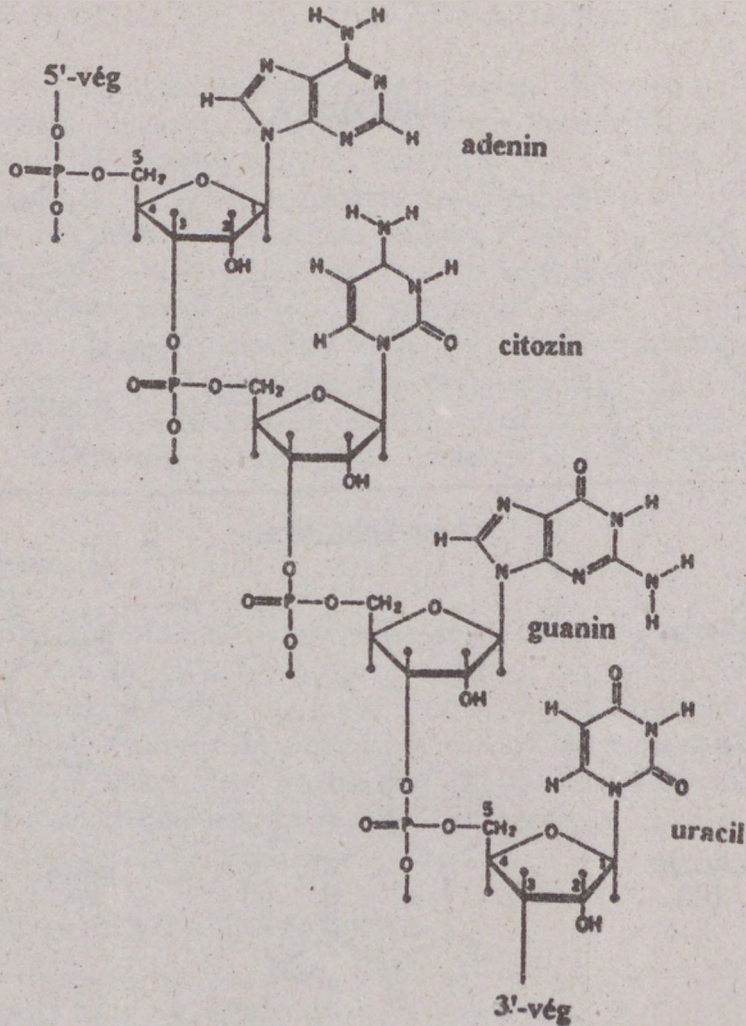


pirimidinbázisok



6. ábra. A nukleinsavak bázisai: adenin, guanin (purinbázisok); citozin, uracil, timin (pirimidinbázisok).

A legtöbb növénypatogén vírus RNS-t tartalmaz, de 1968 óta DNS-tartalmú növényvírusok is ismertek (pl. karfiol mozaik vírus). Az RNS egy kis darabjának (4 nukleotid) kémiai struktúráját a négy bázissal, a cukorral (ribóz) és a foszfátcsoporttal a 7. ábra szemlélteti.



7. ábra. A ribonukleinsav (RNS) kémiai struktúrája.

Az RNS elsődleges szerkezetét a nukleotidok sorrendje (egymásutánisága) határozza meg. A dohány mozaik vírus-RNS polinukleotid-szála mintegy 7900 ($\pm 2\%$) nukleotidból áll. A nukleinsav-szál elvileg végtelen hosszú lehet. De akármilyen hosszú is a szál, az egyik végén mindig foszforsavval végződik, amely az 5' szénatomhoz (5'-vég) kötődik, a másik végén pedig a ribóz 3'-vég $-\text{OH}$ gyöke marad szabadon (lásd 7. ábra). A szálnak

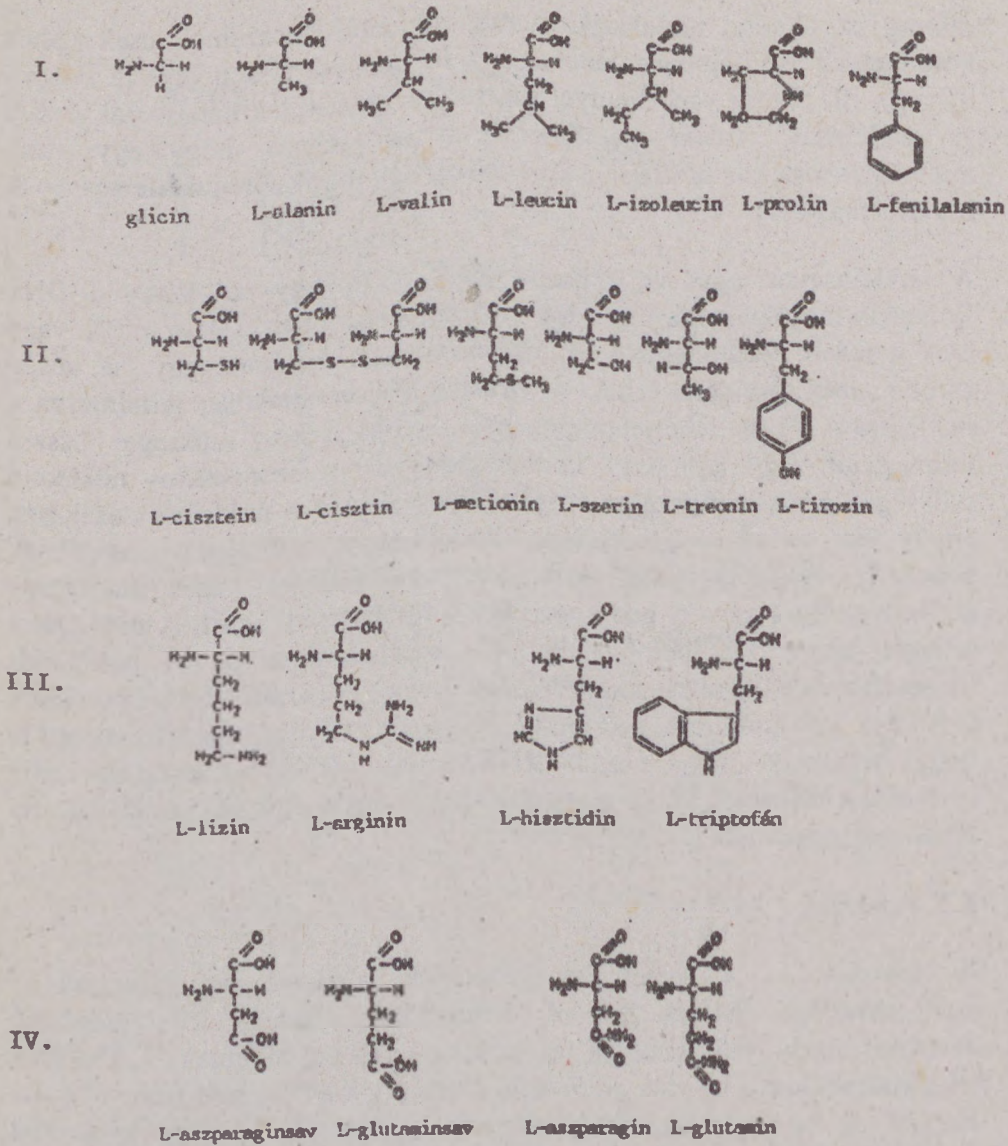
mindig ez a vége növekszik, újabb nukleotid-láncszemek csak ehhez kötődhetnek. A nukleinsav-láncnak két, fel nem cserélhető vége (5'-vég és 3'-vég), ill. pólusa van, amelyet foszfodiészter-kötések kapcsolnak össze. A nukleinsav vírusfaj-specifikus, ami azt jelenti, hogy egy vírus nukleinsavának bázissorrendje különbözik egy másik vírus nukleinsavának bázissorrendjétől.

A nukleinsavak egy- és kétszálú RNS, vagy egy- és kétszálú DNS formában fordulnak elő. Egy adott vírusfajban azonban csak az egyik, vagy csak a másik fordulhat elő. A nukleinsav-szál lineáris, vagy két végén záródó, azaz cirkuláris lehet. A vírusnukleinsav általában tartalmazza a nukleinsav- és a fehérjekomponensek szintéziséhez szükséges összes információt. Egy aminosav kódolásához három szomszédos nukleotid szükséges a nukleotidszálon (triplet, kodon). Azt a nukleinsav-szakaszt, amely az egész polipeptidlánc kódolásához szükséges cisztronnak nevezzük. A biológiailag aktív fehérje kódolására képes nukleinsav szakasz pedig a gén. A gén egy, vagy több cisztronból áll. A nukleinsav jellegét alapvetően befolyásolja, ill. meghatározza a (a) nukleotid-összetétele és a (b) nukleotid sorrendje. A "pozitív szálú" RNS-vírusoknak (+RNS) olyan a nukleotid sorrendje, hogy azt a riboszómák közvetlenül le tudják olvasni. A „negatív szálú” RNS-vírusok (–RNS) nukleotid sorrendje csak akkor olvasható le, ha a negatív szálról egy megfelelő komplementer RNS-szál termelődik.

4.2. Fehérjék

A fehérjék – a virion szerkezetének alapvető komponensei – aminosavakból épülnek fel. A fehérjékben mintegy 20 különböző aminosav fordul elő, amelyek ún. polipeptid láncot alkotnak. A közöttük lévő különbséget a bennük előforduló szerves gyök (R-) határozza meg. Ez alapján az egyes aminosavak eltérnek egymástól, és négy csoportba sorolhatók (8. ábra).

Az első csoportba azok az aminosavak tartoznak, amelyeknek szerves R-gyöke egy hidrofob szénhidrogénláncból és/vagy egy szénhidrogén gyűrűből áll (glicin, L-alanin, L-valin, L-leucin, L-izoleucin, L-prolin, L-fenilalanin). A második csoportba azok tartoznak, amelyeknek szerves R-gyöke nem ionizált polárisan ható csoportokból áll (szulfur vagy szulfhidril) a cisztinben és metioninben, vagy egy hidroxil (–OH) csoportból áll a szerinben, a treoninban és a tirozinban. A harmadik



8. ábra. A fontosabb aminosavak szerkezeti képlete. I. csoport (glicin, L-alanin, , L-leucin, L-izoleucin, L-prolin, L-fenilalanin), II. csoport (L-cisztein, L-cisztin, L-metionin, L-szerin, L-treonin, L-tirozin), III. csoport (L-lizin, L-arginin, L-hisztidin, L-triptofán), IV. csoport (L-aszparaginsav, L-glutaminsav, L-aszparagin, L-glutamin).

csoportba azok az aminosavak tartoznak, amelyeknek szerves gyöke bázisos csoportot tartalmaz: lizin, arginin, hisztidin és triptofán. A negyedik csoportba azok tartoznak, amelyeknek szerves gyöke savas csoportot (amino-dikarbonát) tartalmaz: glutamin, aszparagin. A fehérjék aminosav sorrendje (elsődleges szerkezet) fontos szerepet játszik a vírusok osztályozásában. A polipeptid lánc két végén egy szabad amid ($-\text{NH}_2$), ill. karboxil ($-\text{COOH}$) csoport van. A végcsoportok meghatározására az N-terminális, ill. a C-terminális kifejezéseket használjuk. A vírusfehérjéknek fontos szerepük van a virion szerkezetének és természetének (szimmetriájának) kialakításában, a vírus antigén meghatározásában és a vírusgenom védelmében. A vírusfehérjéket két csoportba lehet sorolni: (a) strukturális fehérjékre és (b) nem strukturális fehérjékre. A strukturális fehérjék a replikáció során beépülnek a virionokba. A nem strukturális fehérjék nem részei a virionoknak, hanem a szaporodás során keletkező ún. melléktermékek (korai fehérjék), amelyek főleg gátolják a sejt anyagcseréjét és – enzimtermészetű anyagok lévén – segítik a vírusreplikációt. A virionba beépülő fehérjék enzim természetűek is lehetnek. A nukleáz enzimek (DNáz, RNáz) pl. a kétszálú nukleinsavakat bontják egyszálú nukleinsavra, és ezzel megteremtik a transzkripció lehetőségét.

4.3. Lipidek és szénhidrátok

A burokkal (envelope) rendelkező vírusok (pl. paradicsom bronzfoltosság vírus) burka lipideket és szénhidrátot is tartalmaz. A *rhodovirus*oknál a lipidek részaránya az 50%-ot is meghaladhatja. A lipidek a különböző származási helyekről (gazdanövényekből) izolált ugyanazon vírusokban eltérőek, ezért a lipidek sejt eredetűek (sejtspecifikusak) és nem vírusspecifikusak. A burok a lipideken kívül glükoproteid formájában szénhidrátot is tartalmazhat, amely a vírus antigén tulajdonságát befolyásolhatja. A szénhidráttartalom – ellentétben a lipidtartalommal – alacsony, a *rhodovirus*oké max. 10%, a paradicsom bronzfoltosság vírusé 20%.

5. A VÍRUSOK MORFOLÓGIÁJA

5.1. A vírusok szimmetriája

A vírusok igen változatos formákat mutatnak. Az eltérő alakok esetében a virion szimmetria viszonyai is különböznek, amelyet a nukleokapszid (nukleinsav- és fehérjeburok), ill. a fehérjeburok külső rétege határoz meg. Ennek alapján két fő szimmetria csoportot (alapformát) lehet megkülönböztetni: (a) helikális szimmetriát és (b) izometrikus szimmetriát (9. ábra).

5.1.1. Helikális virionok

A helikális, burok (envelop) nélküli virionok elnevezése onnan származik, hogy a fehérjeburok egy olyan hengerpalástra hasonlít, amelyet „helix”, azaz spirális vonal mentén rendeződő szerkezeti egységek alkotnak (10. ábra). Ha a szerkezeti egységek közötti kötések azonos erősségűek, akkor a kapszidcső merev. Az ilyen vírusokat pálcika alakú vírusoknak nevezzük. Pálcika alakú vírus pl. a dohány mozaik vírus, amely 300 nm hosszú, 18 nm átmérőjű, és mintegy 2130 azonos fehérjealegységből épül fel (lásd 9. ábra A). Egy spirális fordulat 16 egységet foglal magába. A vírus-RNS spirális alakban fut körbe a fehérjealegységekben. A pálcika alakú vírusok max. hosszúsága 300 nm. Ha a szerkezeti egységek közötti kötések erőssége eltérő, akkor a kapszidcső hajlott. Az ilyen vírusokat fonál alakú, ill. flexibilis vírusoknak nevezzük. Ilyen vírus pl. a burgonya Y-vírus, amely 730 nm hosszúságú és 11 nm átmérőjű. Ismert azonban olyan fonál alakú vírus is, amelynek max. hosszúsága 2000-2200 nm (répa sárgaság vírus).

Figyelmet érdemelnek még a helikális struktúrájú burokkal (envelop) rendelkező *rhabdovirusok*, amelyek között nemcsak növény-, hanem állatpatogén vírusok is előfordulnak. A bacilus vagy lövedék alakú vírusok általában 160-380 nm hosszúak és 50-95 nm átmérőjűek. A virion 1-2,25% lineáris, egyszálú RNS-t, 68-76,5% fehérjét és 15-25% lipidet tartalmaz. A nukleokapszidot burkoló burok kétrétegű lipidből (zsír- és fehérjetartalmú, ún. lipoproteid réteg), membrán proteinből (M-protein) és kitüremkedésből (projekcióból) (peplomerek, G-proteinek) áll (lásd 9. ábra B,C).

5.1.2. Izometrikus virionok

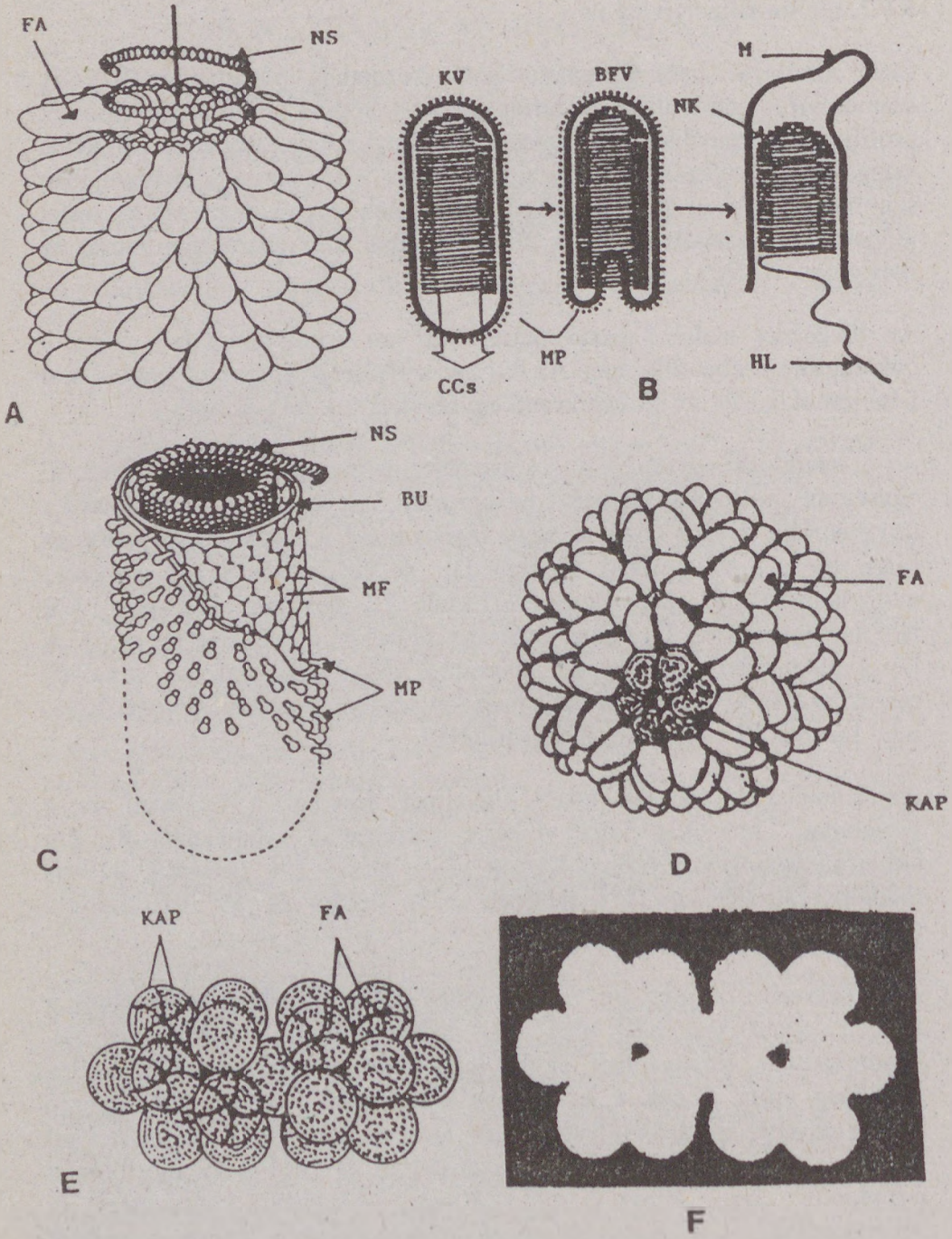
Elektronmikroszkópos vizsgálatok során kezdetben megállapították, hogy számos vírus gömb alakú. Kiderült azonban, hogy a gömb alakú virionok profilja nem szabályos kör, hanem gyakran hatszög. Röntgendiffrakciós vizsgálatokkal igazolták, hogy a részecskék a tér három dimenziójában szimmetrikusak, ezért a hatszögű profil csak egyetlen szabályos testet fedhet. Ilyen szabályos test a 20 oldalabból álló geometriai idom, az ikozaéder (11. ábra).

Az ikozaéder alakú kapszid belsejében van a nukleinsavból, vagy a nukleoproteidekből álló mag. Az ikozaéder felületét polipeptid láncból álló fehérjemolekulák, az ún. szerkezeti egységek építik fel (12. ábra).

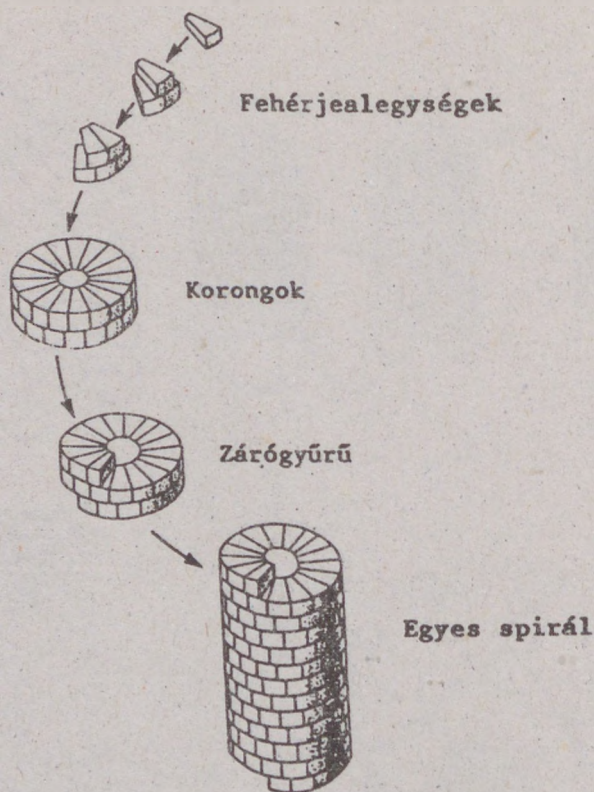
Az öt szerkezeti egységből álló kapszomert pentamernek, a hat szerkezeti egységből álló kapszomert hexamernek nevezzük. Az ikozaéder szimmetriájú vírusok közül az egyik legismertebb a burok nélküli tarlórépa sárga mozaik vírus (lásd 9. ábra D). A virion 25-28 nm átmérőjű nukleokapszid 32 kapszomerrel. Ebből 20 hexamer ($20 \times 6 = 120$ fehérjealegység) és 12 pedig pentamer ($12 \times 5 = 60$ fehérjealegység). A központi üregből lép be az egyszálú-RNS a kapszomerbe, amelyek részaránya 34%. Ehhez tartozik még kis részben egy szubgenomi RNS, mint hírvivő, ill. messenger RNS (m-RNS).

Az izometrikus vírusok közül figyelmet érdemel a burokkal és a viszonylag komplikált köpenyfehérje szerkezettel rendelkező, 85 nm átmérőjű paradicsom bronzfoltosság vírus, amely 5% egyszálú, lineáris nukleinsavat (RNS), 70% fehérjét, 20% lipidet és 5% szénhidrátot tartalmaz.

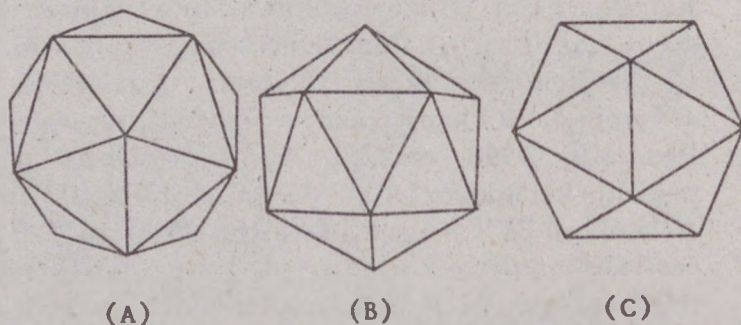
Az ikozaéder szimmetriájú vírusok közül külön figyelmet érdemelnek a szintén gömb alakúnak tűnő ún. ikerpartikulumú vírusok, az ún. *geminivírusok*, amelyeknek egyik legjobban ismert tagja a kukorica csikosság vírus. Ennek a valóságban hatszögletű vírusnak (20 egyenlő oldalú háromszög lap által határolt test, amelynek 30 éle és 12 csúcsa van) az ikerpartikulumai (gemini) két ikozaéderből és $2 \times 11 = 22$ morfológiai egységből, ún. kapszomerből állnak. Minden kapszomer öt fehérjealegységet tartalmaz, és ennek következtében a fehérjealegységek száma $5 \times 22 = 110$. Az egyes partikulumok 16-18 nm átmérőjűek, a párokba rendeződött ikerpartikulumok mérete 15-20 x 25-35 nm (lásd 9. ábra E,F).



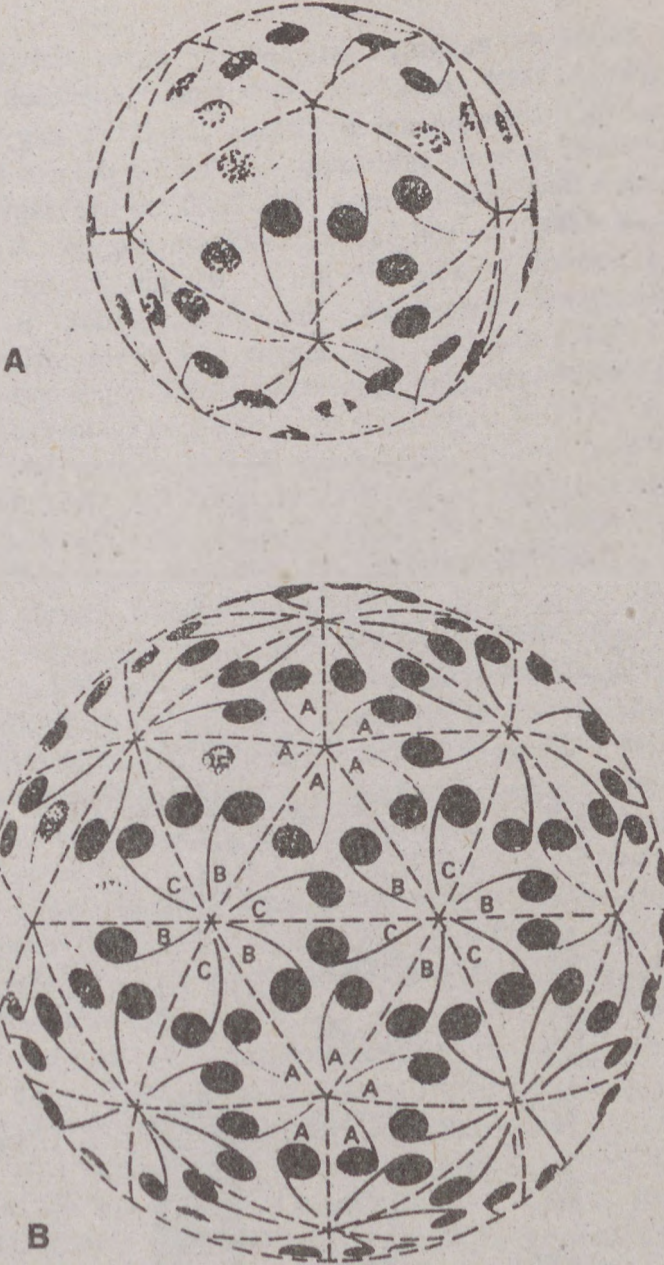
9. ábra. A: Helikális szimmetriájú dohány mozaik vírus. [Maramorosch és Koprowski, 1967 után], B-C: Helikális szimmetriájú, burokkal rendelkező *rhabdovirus*. [Francki és Randles, 1980], D: Izometrikus szimmetriájú vírus (tarlórépa sárga mozaik vírus). [Maramorosch és Koprowski, 1967 után], E: Ikozaéderes, ikerpartikulumú *geminivirus* sematikus ábrázolása; a kapszomer 5 fehérjealegységből épül fel. [Horváth, 1998 eredeti], F: *Geminivirus* partikulumok modellje két inkomplett (T=1) ikozaéderrel. [Hatta és Francki, 1979 után]. BFV = bacilus formájú virion, BU = burok, CCs = centrális csatorna, FA (fehérjealegységek), HL = helikális lánc (RNS-fehérje), KAP = kapszomer, KV = komplett virion, M = membrán, MF = membránfehérjék, MP = membrán kitüremkedés (projekció), NK = nukleokapszid, NS = nukleinsavlánc.



10. ábra. A dohány mozaik vírus fehérjeburka az RNS nélkül. Köpenyfehérje-monomérek egyesülése stabil 2-rétegű korongokba. Egy réteg 17 alegységből áll. [Klug, 1979 után].



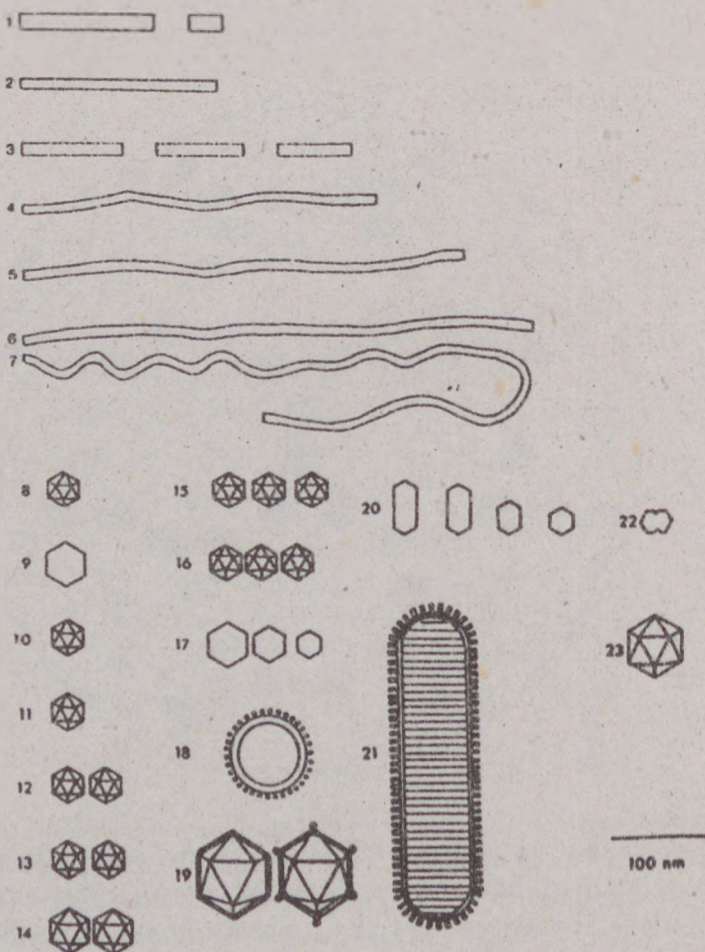
11. ábra. Az ikozaéder 5:3:2-szeres forgatási szimmetriája. A = Ötszörös szimmetria-tengely a szemben lévő csúcsokkal, B = Háromszoros szimmetria-tengely a szemben lévő lapok középpontjaival, C = A szemben lévő élek középpontjain áthaladó kétszeres szimmetria-tengely felőli kép.



12. ábra. Ikozaéderes vírusok felületi struktúrájának diagramja. A: A szatellit dohány nekrozis vírus szimmetrikus struktúrája 60 identikus alegységgel. B: A paradicsom bokros törpülés vírus struktúrája 180 alegységgel. [Darnell et al., 1986 után].

5.2. A vírusok alakja és nagysága

A vírusok alakja és nagysága jellemző az egyes víruscsaládokra és -nemzetségekre, ezért ezek az ismeretek jelentősek a vírusok osztályozásában. Mindazonáltal a vírusok alakja és nagysága jelentős eltéréseket mutat, és igen változatos. A helikális pálcika alakú vírusok max. 300 nm, a fonál alakú vírusok max. 2200 nm nagyságúak. A bacillus alakú vírusok átlagosan 160-380 x 50-95 nm nagyok. A gömb alakú, izometrikus vírusok mérete 17 nm – 85 nm között változik. Az ikerpartikulumokkal rendelkező, ún. *geminivírusok* a legkisebbek, átlagosan 15-20 nm (25-30 nm) nagyok. Az egyes vírusok alakját és méretét a 13. ábrán szemléltetjük.



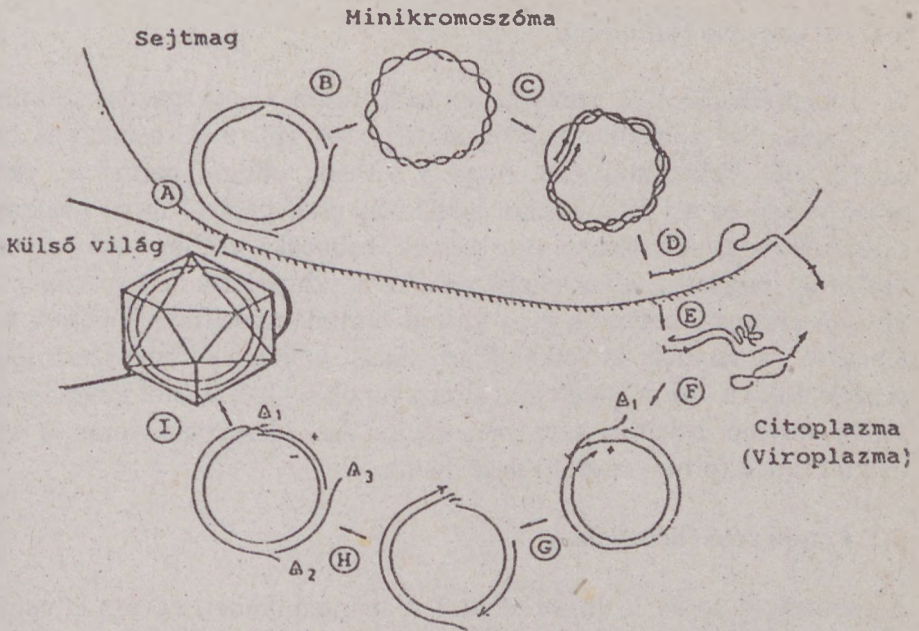
13. ábra. Növénypatogén vírusnemzetségek és típus vírusok morfológiai ábrázolása és mérete. 1 = *Tobravirus*: Dohány rattle vírus (180-197 nm és 46-114 nm hosszú, 22 nm átmérő), 2 = *Tobamovirus*: Dohány mozaik vírus (300x18 nm), 3 = *Hordeivirus*: Árpa csikos mozaik vírus (112-150x18-24 nm), 4 = *Potexvirus*: Burgonya X-vírus (515x13 nm), 5 = *Carla-virus*: Szegfű látens vírus (650x12 nm), 6 = *Potyvirus*: Burgonya Y-vírus (730x11 nm), 7 = *Closterovirus*: Répa sárgaság vírus (1250-2200 x 10 nm), 8 = *Tymovirus*: Tarlórépa sárga mozaik vírus (28 nm), 9 = *Tombusvirus*: Paradicsom bokros törpülés vírus (30 nm), 10 = *Sobemovirus*: Bab déli mozaik vírus (28 nm) és *Necrovirus*: Dohány nekrozis vírus (26 nm), 11 = *Luteovirus*: Árpa sárga törpülés vírus (25-30 nm), 12 = *Comovirus*: Lóbab mozaik vírus (28 nm), 13 = *Nepovirus*: Dohány gyűrűsfoltosság vírus (25-29 nm) és *Enamovirus*: Borsó enációs mozaik vírus (25-28 nm), 14 = *Dianthovirus*: Szegfű gyűrűsfoltosság vírus (34 nm), 15 = *Cucumovirus*: Uborka mozaik vírus (29-30 nm), 16 = *Bromovirus*: Rozsnok mozaik vírus (26 nm), 17 = *Ilarvirus*: Dohány csikosság vírus (27-35 nm), 18 = *Tospovirus*: Paradicsom bronzfoltosság vírus (85 nm), 19 = *Phytoreovirus*: Here sebtumor vírus (73 nm, 59-63 nm), 20 = *Alfamovirus*: Lucerna mozaik vírus (56, 43, 35, 30 nm x 18 nm), 21 = *Cytorhabdovirus*: Saláta nekrotikus sárgaság vírus (227-360 nm x 52 nm) és *Nucleorhabdovirus*: Burgonya sárga törpülés vírus (380 x 75 nm), 22 = *Begomovirus*: Bab arany-sárga mozaik vírus (38 nm x 18-20 nm), *Curtovirus*: Répa levélgöndörödés vírus (18-22 nm) és *Mastrevirus*: Kukorica csikosság vírus (30 x 18 nm), 23 = *Caulimovirus*: Karfiol mozaik vírus (50 nm). Méretjelző = 100 nm.

6. A VÍRUSOK REPLIKÁCIÓJA

A vírusok replikációja vagy multiplikációja (megsokszorozódás) – amelyet sokszor helytelenül vírusszaporodásnak is neveznek – egy olyan gazdasejtre utalt folyamat, amelynek során a nukleinsav- és a fehérjeszintézis a sejt (gazda) anyagain (aminosavak, nukleotidok) és organelumait (pl. riboszómák) használja fel. Ennek következtében a gazdasejt a nukleinsavban tárolt genetikai információ következtében átprogramozódik és létrejön a vírushatózott sejt.

A replikáció szigorú törvényszerűségek szerint történik. Ennek ellenére jelentős eltérések mutatkozhatnak az egyes víruscsaládok (nemzetségek) vírus-bioszintézise között (Foster és Taylor, 1998; Gáborjányi, 1999b). A vírusreplikáció ezért nem egységes folyamat. Ennek ellenére a vírusreplikáció folyamata több általános szakaszra osztható, noha ezek a szakaszok élesen nem különíthetők el: (a) adszorpció, (b) penetráció, (c) dekapzidáció, (d) transzkripció, (e) hírvívó (messenger) RNS (mRNS) transzláció, (f) nukleinsav replikáció, (g) virionok összeépülése és kiszabadulása. A vírus-bioszintézis egyszerűsített menetét – a karfiol mozaik vírus példáján keresztül – a 14. ábra szemlélteti.

Gáborjányi (1991) tanulmánya alapján a karfiol mozaik vírus replikációjának folyamatát az alábbiakban ismertetjük. A vírus köpenyfehérje leválását követően a sejtbe jutott virionokkal megkezdődik a vírus replikáció. A DNS a sejtmagban minikromoszómaként viselkedik. A kettős DNS szál fellazul, és a DNS információja egy RNS formájában íródik át. Ez a teljes értékű, hosszú RNS szál a 35S RNS messengerként viselkedik (m-RNS), és minden információt magában hordoz. A m-RNS mellett a fertőzött növényekből még rövidebb szálú RNS-eket is kimutattak (8 és 19S RNS), ezek azonban az információnak csak egy részét tartalmazzák. A m-RNS (35S RNS) alkalmas egyrészt a különböző fehérjék szintézisének irányítására, másrészt a vírus nukleinsav replikációjára. A replikáció helye a citoplazmában található. A vírusgenom hat fehérje szintézisét teszi lehetővé. Ezek közül az első (I) fehérje a sejt-sejt transzlokációért felelős. Molekulatömege 38 kd. Ez meglepő módon, a legújabb adatok szerint szekvencia homológiát mutat a dohány mozaik vírus 30 kd-os fehérjével. A második (II) fehérje molekulatömege 18 kd. Ez a fehérje felelős a vírus levéltetűvel történő átvihetőségéért. A csak mechanikailag terjedő vírustörzsek genomjából ez a fehérjét kódoló gén



14. ábra. A karfiol mozaik vírus bioszintézis menete. A = A fertőzés utáni dekapszidáció, B = Minikromoszóma képzése a sejtmagban, C = A 35S RNS képződése, D = A 35S RNS elhagyja a sejtmagot, E = Új pozitív szálú DNS képződése a 35S RNS-ről reverz transzkripcióval, F = Az új pozitív szálú DNS és a 35S RNS komplexe, G = Új negatív szálú DNS képzése a pozitív szálról, H = A kettősszálú DNS forma kialakulása, I = Az új virionok elhagyják a sejtet. [Pfeifer és Hohn, 1983 alapján].

hiányzik. A harmadik (III) fehérje szerepe még ismeretlen. A negyedik (IV) fehérje a köpenyfehérje (42 kd). A vírus által kódolt ötödik (V) fehérje biológiai funkciója is ismert, feltételezhetően ez a fehérje (79 kd) a reverz transzkriptáz enzim, amely egy szubgenomikus RNS-ből képződik. A hatodik (VI) víruskódolt fehérje a viroplazma 60-62 kd-os polipeptidje. A fehérjék között a legnevezetesebb a reverz transzkriptáz enzim. Ennek segítségével íródik át a hosszú 35S RNS információja egyetlen DNS szállá, amely később alkalmas arra, hogy a saját templátját szintetizálja. A képződött új, kettősszálú DNS köpenyfehérjével burkolódik, és kialakul a karfiol mozaik vírus.

6.1. Adszorpció (kötődés)

A vírusreplikáció első szakasza során a virion a sejt (gazda) felszínével találkozik. Ezt a találkozást fizikai tényezők (pl. elektrosztatikus hatás) segítik elő. Tekintettel arra, hogy a vírusok obligát paraziták, ezért a növényi sejt és a virion közötti találkozás csak passzív úton, mechanikai sérülések, vagy szűrő-szívó (levéltetvek, kabócák), esetleg rágó szájszervű vektorok (bogarak) útján lehetséges. Az adszorpciót a sejt felszínén lévő vírusspecifikus receptorok és a viriont burkoló specifikus fehérjék teszik lehetővé, amelynek következtében stabil kémiai kötődés jön létre a sejtfelszín és a virion között. Ezt az irreverzibilis folyamatot követi a virion sejtbe történő behatolása, a penetráció. Az adszorpció során a sejtfal nélküli sejtek (protoplasztok) fertőzhetők.

6.2. Penetráció (behatolás)

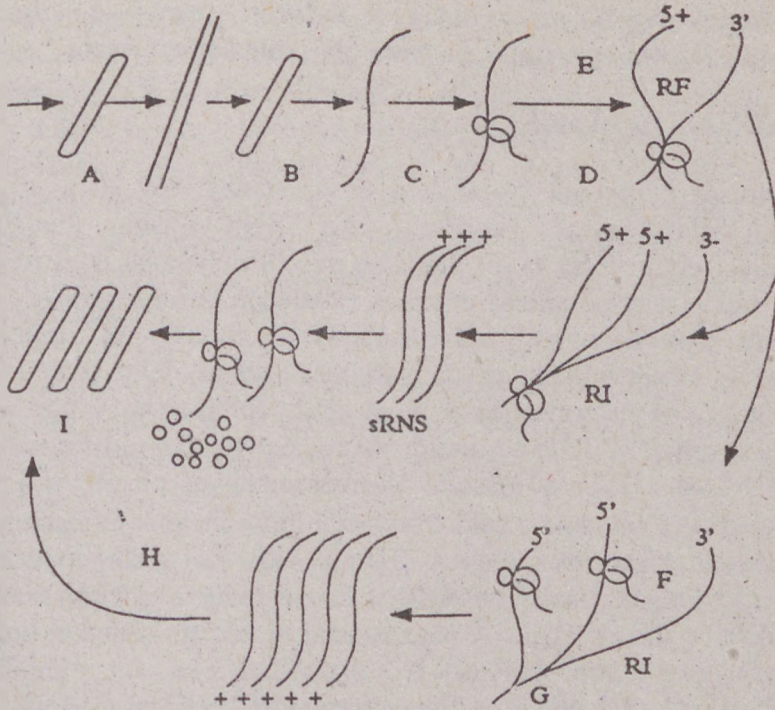
A penetráció során a virion áthatol a sejtmembránon és ezt követően a genom-RNS és a köpenyfehérje szétválik. Ez a szakasz a dekapszidációhoz vezet.

6.3. Dekapszidáció (köpenyfehérje eltávolítása)

Feltételezhető, hogy az egész víruspartikulum bejut a sejtbe, és csak ott történik meg a nukleinsav és a köpenyfehérje szétválása. Ennek során, az információátadás miatt, a virion komponensei leválnak a nukleinsavról. Ennek a struktúrájának a felbomlása a különböző rendszertani egységekbe tartozó vírusoktól függően eltérő lehet. A dekapszidáció következtében virionok nem mutathatók ki a sejtekben. Ezt a szakaszt korábban „eklipszis” fázisnak is hívták. A sejttel egybeolvadt vírust vegetatív vírusnak nevezzük.

6.4. Transzkripció (nukleinsav átíródása)

Ebben a szakaszban, amikor a vírusgenom szabaddá válik a sejtben, messenger RNS-ként (mRNS) működik, és információátadással kapcsolódik a sejt riboszómáival, ezáltal hozzájárul a replikáz enzim komplex szintéziséhez (15. ábra). Ha a riboszómák elfogadják a nukleinsav információját (ez megegyezik a mRNS irányítottságával), akkor a nukleinsavat pozitívnak (+RNS) nevezzük. Ellenkező esetben kiegészítő, vagy komplementer, ill. negatív szálú nukleinsavnak (-RNS) nevezzük.



15. ábra. A dohány mozaik vírus replikáció szakaszai a növényi sejtben. A = Fertőzés, B = RNS kiszabadulása, C = Kötődés a riboszómákhoz, D = Virusreplikáz (vagy egy része) szintézise, E = Replikatív forma keletkezése, F = Replikatív intermedierek keletkezése, G = Replikatív komplex, H = Összeépülés, I = Kész virionok, RF = Replikatív forma, RI = Replikatív intermedier. [Gáborjányi, 1988 után].

Ezeknek a vírusoknak a nukleinsava fertőző, mRNS-ként viselkedik a sejtben.

6.5. Hírvivő RNS (mRNS) transzláció (fehérjeszintézis)

A mRNS-molekulák közvetítésére a riboszómák ún. korai fehérjéket termelnek, amelyek nagyrészt enzimek és az a feladatuk, hogy segítsék a virionok kialakulását. A dohány mozaik vírussal fertőzött sejtben először egy 130 ezer dalton molekulatömegű fehérje szintetizálódik. Ezt nevezzük „korai” fehérjének. Ez a korai fehérje a replikáz, vagy annak egy része. A

korai fehérjék másik része pedig a fertőzött sejtnek a vírusképzés szempontjából felesleges funkciók gátlására szolgáló represszor.

6.6. Nukleinsav replikáció

Az új víruspartikulumok kialakulása a vírusnukleinsav és a szerkezeti fehérjék kialakulásával kezdődik. Az RNS-vírusok általában a citoplazmába épülnek be, és ott ellátják a mRNS funkcióját is. A replikáció helyén a nukleinsav-polimeráz enzimek (általában korai fehérjék) és a sejt nukleinsav építőköveinek felhasználásával, esetleg új nukleotidák szintézisével megkezdődik az új nukleinsav-szálak felépítése. Eközben nagy mennyiségben termelődik a vírus saját replikációját végző replikáz enzim (RNS-mintáról RNS-t másoló enzim). Az enzim a vírus pozitív RNS szálairól másol, de ez a másolás a riboszómákkal ellentétes irányban (3'-vég $\rightarrow$ 5'-vég) olvassa a nukleinsav-szál információját és szintetizálja a komplementer szálát. Így a negatív szál a pozitív szál tükörképeként, azaz templákként szolgál. Bázispárosodással kapcsolódik a pozitív szálhoz és ún. replikációs formát alkot. A negatív szál új pozitív szálakat hoz létre, ezek szintézise több helyen is elkezdődik és ún. „replikációs intermedjereket” (RI) alakít ki. Ezek nagyrészt kettősszálú RNS-ből, de helyenként egyszálú RNS-ből állnak. Ez a folyamat ismétlődik, és az enzim a negatív RNS 3' végéről kiindulva újra és újra létrehozza a RI formát; ennek következtében több pozitív nukleinsav-szál képződik. E gyors nukleinsav épüléssel párhuzamosan történik a fehérjeszintézis is, és kialakulnak azok a fehérjék, amelyek a virion felépítésében vesznek részt. Ezeket a fehérjéket szerkezeti fehérjéknek nevezzük.

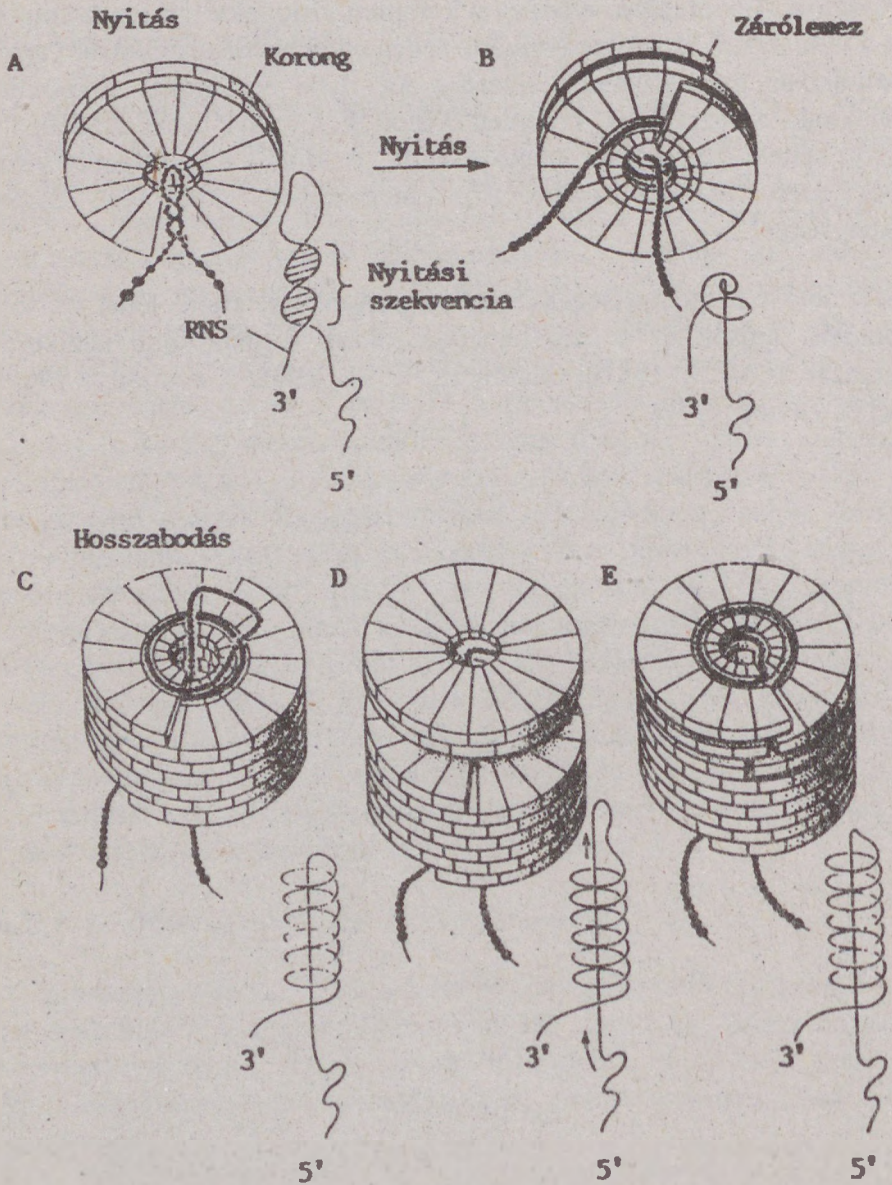
6.7. A virionok összeépülése és kiszabadulása

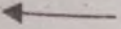
A nukleinsav és a fehérje-alkotórészek elkészültével elkezdődik a víruspartikulumok összeépülése (lásd 15. ábra); ill. összekapcsolódása komplett virionná. Ennek során megörténik a nukleinsavak és a fehérjealegységek térbeli elrendeződése, amely taxonomiai szempontból igen fontos.

A nukleinsav beburkolása – ismereteink szerint – nem alegységenként történik, hanem először a fehérjealegységek korongokat képeznek, és ezek mint egy „gyöngysor szemel” fűződnek fel az RNS-láncra, s ezzel létrejön a komplett virion (16. ábra).

E helyen megemlítjük, hogy a replikáció eredménye egyes esetekben nem tökéletes, amely alatt azt értjük, hogy a kialakuló virionok valamilyen szempont(ok) tekintetében eltérnek a komplett virionoktól. Ilyen szempont lehet a nukleinsav és a köpenyfehérje teljes vagy részleges hiánya, vagy a struktúrákban megnyilvánuló eltérés. Az ilyen virionokat inkomplett virionoknak nevezzük. A komplett virionok kiszabadulása általában a fertőzött sejtek szétesésével lehetővé válik. A kijutás megtörténhet vírust átvivő szervezetekkel (vektorok), mechanikai úton és emberi tevékenységgel.

A replikáció vírusnemzetségenként (-csoportonként) eltérő lehet. A főbb replikációs típusok és a génkifejeződés eltérő formáit több kézikönyv tartalmazza (Balázs, 1981b; Matthews, 1991, 1992; Gáborjányi 1999b; Foster és Taylor, 1999).





16. ábra. A dohány mozaik vírus összeépülése. A folyamat kezdetén (A) a köpenyfehérje felismeri az RNS-t és köréje polimerizálódik. A felismerési hely a nukleinsav 3' végétől számítva kb. 1000 nukleotid távolságra van, innen kezdődik a beburkolás, amely két ellentétes irányban egyszerre indul. A beburkolás nem alegységenként történik, hanem először a fehérjealegységek korongokat képeznek, és ezek, mint a gyöngysor szemei fűződnek fel az RNS-láncra. Amikor a köpenyfehérje összekapcsolódik, az RNS hurok a korongokat zárógyűrűbe húzza (B). C-E: A spirál (helix) növekedése az alegységek hat rétegétől a 8-rétegig egyéb korongok hozzáadásával. [Klug, 1979 után].

7. VÍRUSOKKAL KAPCSOLATOS DEFINÍCIÓK

7.1. A vírusok definíciója

A vírusok definíciójával kapcsolatban az elmúlt évtizedekben számos közlemény jelent meg. Az ismert definíciók, az egyes növényvirologusok beállítottságától függően kisebb-nagyobb mértékben eltértek egymástól. Az általunk megfogalmazott definíció az alábbi: A vírusok olyan obligát sejtparaziták, többnyire súlyos betegségeket kiváltó kórokozók, amelyek egy központi ribonukleinsavból (RNS), vagy dezoxiribonukleinsavból (DNS) és az azt körülvevő köpenyfehérjéből (egyes vírusok esetében még lipideket és szénhidrátokat is tartalmazó burokból) állnak, és amelyek saját anyagcserével nem rendelkeznek. A nukleinsav(ak) replikációja csak egy megfelelő, külső sejttrendszerben lehetséges. A nukleinsav fertőző, a genetikai információ hordozója és továbbítója. A köpenyfehérje (és burok) elsősorban a nukleinsav védelmi funkcióját látja el. A vírusok az antibiotikumokkal szemben rezisztensek. A vírusok további definíciói megtalálhatók Klinkowski (1980), Walkey (1985) és Matthews (1991, 1992) munkáiban.

7.2. Szakkifejezések definíciója

Defektív interferáló RNS. A gazda vagy szülő vírus deléciós mutánsa, amely általában a replikáz enzim hibás működésének eredménye. Csak a gazda, vagy a szülői vírus jelenlétében, annak segítségével képes replikálódni.

Helper vírus. Önmagában szaporodásra képtelen vírus replikációját elősegítő másik vírus.

Inkomplett vírus. Fehérje (protein) nélküli vírus, azaz fertőzőképes nukleinsav (RNS vagy DNS).

Kapszid. A vírusok nukleinsavát körülvevő köpenyfehérje, amely szabályos szerkezeti egységekből épül fel.

Kapszomer. A víruskapszidot (fehérjeburkot) felépítő, további alegységekre bontható fehérjekomplex.

Komplett vírus. Nukleinsavból (RNS vagy DNS) és fehérjéből álló vírus.

Multikomponensű (osztott genomú) vírus. Eltérő méretű és esetleg eltérő szerológiai tulajdonságokkal rendelkező vírusrészecskék. A genom több részből áll. Csak a különböző komponensek keveréke fertőzőképes.

Nukleokapszid. Nukleinsavból (RNS vagy DNS) és polipeptid szerkezetű egységekből felépülő, és morfológiai egységeket, ún. kapszomereket alkotó virion szabályos szerkezetű burka.

Peplon. A köpenyfehérjét beburkoló külső burok.

Primer struktúra. A vírus fehérje vagy nukleinsav alegységeinek aminosavakkal ill. nukleotidokkal történő felépítettsége.

Protein alegység (pl. dohány mozaik vírus). A köpenyfehérje azonos aminosav sorrendű önálló szakasza. A vírusprotein egy központi tengely körül spirálisan elhelyezkedő, 17-18 ezer molekulatömegű alegységekből áll. A protein alegységek csúcsai egymástól mintegy 23 Å távolságra vannak. A struktúra 69 Å, tehát három fordulat után ismétlődik. A három fordulatban 49 protein alegység, az egész vírusrészecskében pedig összesen 2130 protein alegység van.

Szatellit RNS (DNS). Kis molekulatömegű önálló replikációra képtelen RNS vagy DNS molekula, amely nem mutat szekvencia homológiát az őt replikáló gazda (helper ill. segítő) vírus genomjával. Gyakran befolyásolják a vírusreplikációt, és a vírus okozta tünetek erősségét.

Szatellit vírus. Olyan RNS vagy DNS vírus, amely csak egy másik vírus (helper vírus) jelenlétében képes replikálódni.

Vegetatív vírus. A gazdasejttel egyesülő, a vírussal fertőzött sejtet alkotó, replikálódó vírus.

Virion. A sejtből kiszabadult vagy a sejtekben inaktív zárványként előforduló vírusrészecske, amely meghatározott kémiai és fizikai tulajdonságokkal (struktúrával) rendelkezik, fertőzőképes, de nem replikálódó vírus.

A szakkifejezések részletesebb ismertetése megtalálható Horváth (1972), Lomniczi (1978) és Walkey (1985) munkáiban.

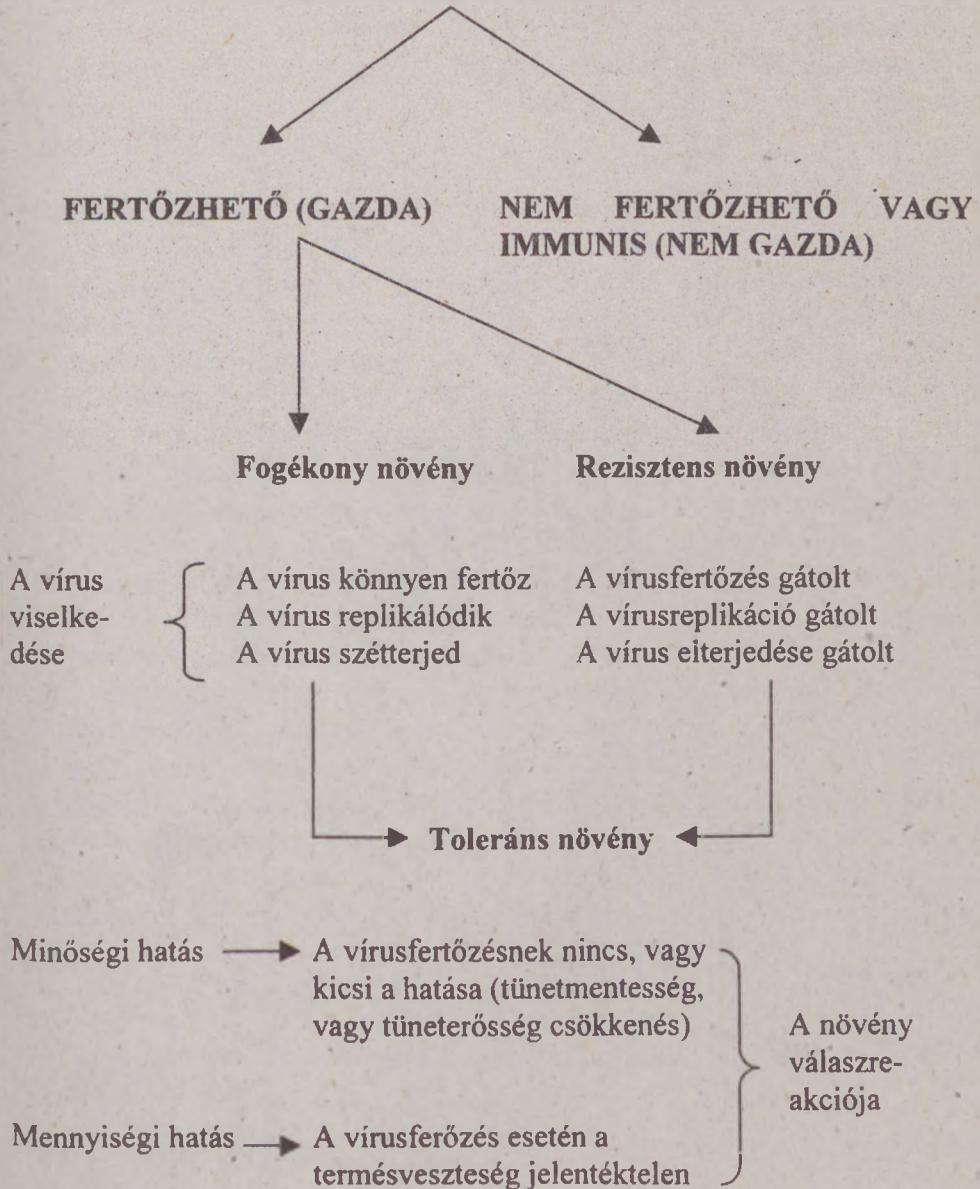
8. NÖVÉNY-VÍRUS KAPCSOLATOK

Ha egy növényt vírussal inokulálunk, akkor a növény-vírus kapcsolat eredménye kétféle lehet. Az inokulált növény, a növény-vírus kapcsolat genetikai adottságaitól függően (a) fertőzhető, vagy (b) nem fertőzhető (17. ábra) (Cooper és Jones, 1983).

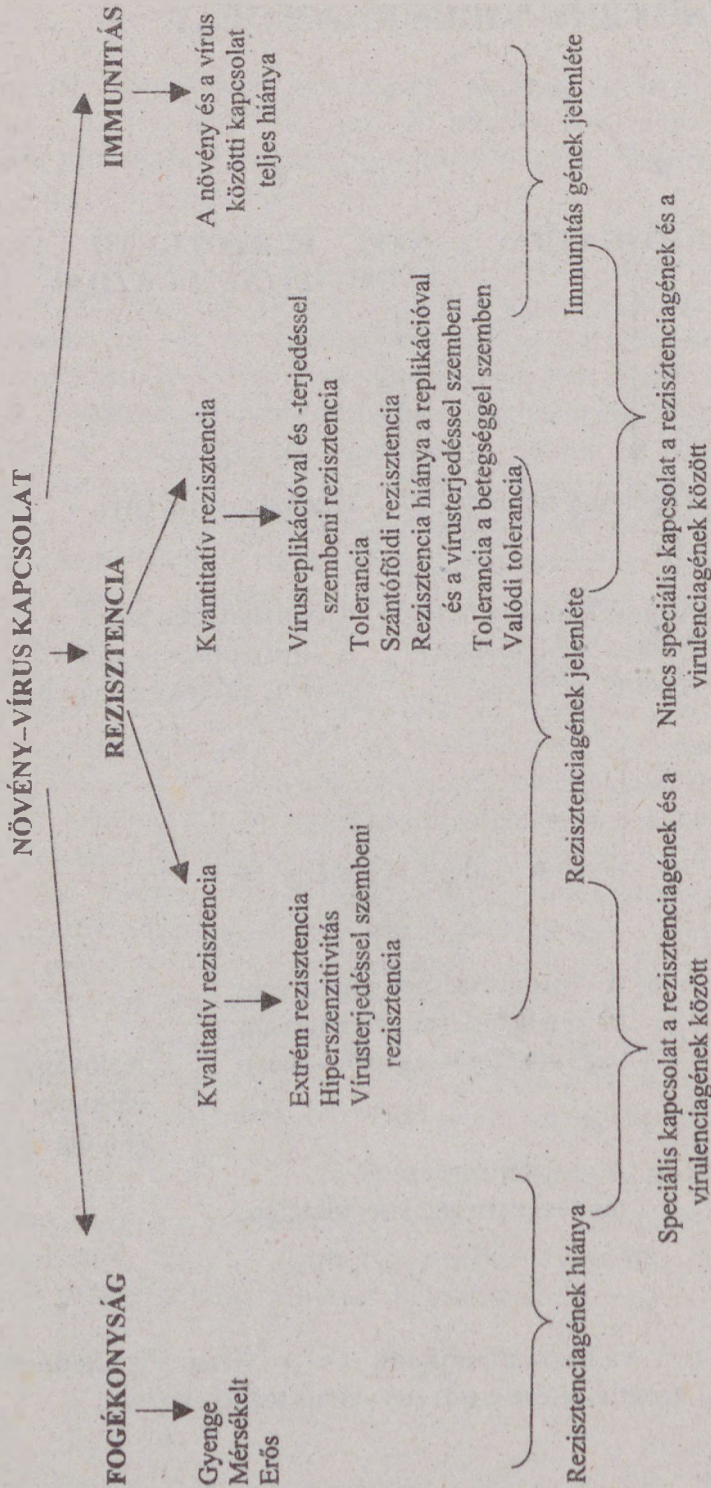
A vírussal fertőzhető növény gazdája a vírusnak, a vírussal nem fertőzhető extrém rezisztens, vagy immúnis növény pedig nem gazdája a vírusnak. A rezisztens növény-vírus kapcsolatban a vírusfertőzés (megbetegítés) gátolt, a vírusreplikáció és a vírus elterjedése a növényben egyaránt nehézségekbe ütközik. A rezisztens növény-vírus kapcsolatban a növény válaszreakciója minőségi és mennyiségi szempontból fejeződik ki. Mindkét esetben toleráns növényekről, vagy toleranciáról (türés) van szó. A minőségi válaszreakció esetén a vírus által előidézett tünetek (szimptómák) gyengék, esetleg ki sem alakulnak (látencia). A mennyiségi válaszreakció esetében a fertőzött növény termésvesztesége (ha egyáltalán van) kicsi, vagy elhanyagolható. A növény-vírus kapcsolatok egy másik csoportosítása szerint a fogékonyság és immunitás között kétféle rezisztenciacsoporthoz lehet megkülönböztetni: (a) kvalitatív és (b) kvantitatív rezisztenciát (18. ábra) (Kegler és Meyer, 1987). A kvalitatív vírusrezisztencia esetében speciális kölcsönhatás van a növény rezisztenciáért felelős génjei és a vírus virulenciagénjei között. A speciális kölcsönhatás a kvalitatív rezisztencia három típusában jut kifejezésre: (a) extrém rezisztencia, (b) hiperszenzitív rezisztencia (HR rezisztencia) és (c) vírusterjedéssel szembeni rezisztencia. A kvantitatív vírusrezisztencia esetében a növény vírusrezisztenciáért felelős génjei és a vírus virulenciagénjei között nincs speciális kölcsönhatás. A kvantitatív rezisztencia lehetőségei az alábbiak: (a) rezisztencia a vírusreplikációval és a vírus terjedésével szemben, (b) szántóföldi rezisztencia, (c) nincs rezisztencia a vírusreplikációval és a vírus terjedésével szemben, (d) tolerancia a betegséggel szemben és (e) valódi tolerancia.

A növény-vírus kapcsolatok fenti két interpretációja alapján megállapítható, hogy a vírusrezisztencia bonyolult mechanizmusok egymásra hatása (kölcsönhatása) során alakul ki.

NÖVÉNY-VÍRUS KAPCSOLAT



17. ábra. A növény válaszreakciójának és a vírus viselkedésének vázlatos szemléltetése a növény-vírus kapcsolatban.



18. ábra. A növény-vírus kapcsolat lehetőségei.

A fogékony növény-vírus kapcsolatban (lásd 17. és 18. ábra) a rezisztencia-, ill. immunitás gének hiánya miatt a vírus könnyen megbetegíti a növényt, amely gyenge, mérsékelt vagy súlyos tünetekben nyilvánul meg, a vírus jól replikálódik, és könnyen szétterjed (generalizálódik) a növényben.

A vírussal fertőzött gazdaszervezetben morfológiai, citológiai, fiziológiai stb. elváltozások figyelhetők meg, amelyek tünetekben nyilvánulnak meg. A növényvírusok a fertőzött sejtek plazmahidjain (plazmodezma) keresztül hatolva fertőzik meg a szomszédos sejteket (4-80 μm /óra terjedési sebesség), majd a szállítószövetekben, a floemben és a xylemben 0,1-1,8 cm/óra sebességgel képesek terjedni. Ma már tudjuk, hogy a sejtről sejtre történő vírusterjedés nem passzív folyamat, hanem a vírus által kódolt ún. mozgásfehérjék segítségével történik. A mozgásfehérjék a növények sejtfal-fehérjeihez kötődnek és szerepük van a plazmahidak kitágításában. Ugyanakkor kötődnek a vírus RNS-hez is, és segítik a nukleinsav-szál kitekeredését, ami az átfűződés szempontjából fontos és a helyes struktúra kialakulását eredményezi. A hiperszenzitíven reagáló növényi szövetekben a vírusok terjedése a nekrotizálódó sejteket körülvevő aktív zóna működése miatt megáll. A tünetek a fertőzést követő néhány nap múlva megjelenhetnek. Ismeretesek ún. „lassú” vírusok is (fás szárú növények vírusai), amelyek tünetei 1-2 év alatt manifesztálódnak. A növény-vírus kapcsolatot számos tényező befolyásolja: a gazdanövény fogékonysága, a vírus patogenitása, virulenciája, a növény fejlettségi állapota, a levélemeletek szekvenciája, a plazmodezmák száma, a növények fotoperiódusa, a hőmérséklet, a fény stb.

8.1. Tünetek (szimptómák)

A növény-vírus kapcsolatban a tünetek lehetnek (a) külső és (b) belső tünetek.

8.1.1. Külső tünetek (makroszimptómák)

A fertőzés következtében fellépő külső tünetek (makroszimptómák) a növény számos szervén megjelenhetnek, és igen változatosak lehetnek. Az egyes növényi szerveken fellépő és gyakrabban előforduló tüneteket a 3. táblázat tartalmazza.

3. táblázat. A növényeken megjelenő és gyakrabban előforduló tünetek (szimptomák).

Növény, növényi rész	Tünetek ¹	Gazda/vírus (fitoplazma) kapcsolat ²
Egész növény	Növekedésgátlás	Burgonya/burgonya levélsodródás vírus
	Sárgulás	Burgonya/lucerna mozaik vírus
	Általános nekrózis Torzulás	Dohány/dohány rattle vírus Krizantém/paradicsom magtalanság vírus Burgonya/sztołbur fitoplazma
Levél	Érkivilágosodás	Burgonya/burgonya Y-vírus
	Világos- és sötétzöld mozaik	Dohány/dohány mozaik vírus
	Érszalagosodás	Burgonya/burgonya Y-vírus
	Érsárgulás	Bodza/cseresznye levélsodródás vírus
	Általános sárgulás Páfránylevelűség*	Répa/répa sárgaság vírus Paradicsom/dohány mozaik vírus
	Enáció	Borsó/borsó enációs mozaik vírus
	Gyűrűsfoltosság	Dohány/dohány gyűrűsfoltosság vírus
	Hálózatos sárgulás	<i>Forsythia</i> spp./ <i>Arabis</i> mozaik vírus
	Vörösödés	Árpa/árpa sárga törpülés vírus
	Fonnyadás	Uborka/uborka mozaik vírus*
	Nekrózis	<i>Nicotiana</i> spp./dohány mozaik vírus
	Érnekrózis	Dohány/burgonya Y-vírus**

Virág	Epinasztia**	Dohány/burgonya Y-vírus
	Levélsodródás	Burgonya/burgonya levélsodródás vírus
	Szintörés	Tulipán/tulipán szintörés vírus <i>Petunia</i> spp./dohány mozaik vírus <i>Matthiola</i> spp./uborka mozaik vírus
	Foltosodás	Krizantém/paradicsom magtalanság vírus
	Nekrózis	Tulipán/dohány nekrózis vírus <i>Petunia</i> /paradicsom fekete gyűrűsfoltos-ság vírus <i>Petunia</i> spp./ <i>Arabis</i> mozaik vírus
Termés	Deformáció	<i>Freesia</i> spp./bab sárga mozaik vírus
	Torzulás	Krizantém/paradicsom magtalanság vírus
	Elszíneződés	Uborka/uborka zöldfoltosság mozaik vírus Mák/bab sárga mozaik vírus
	Nekrózis	Paradicsom/dohány mozaik vírus Paprika/dohány mozaik vírus Bab/dohány nekrózis vírus
	Növekedésgátlás	Szőlő/szőlő fertőző leromlás vírus Uborka/uborka mozaik vírus Burgonya/burgonya levélsodródás vírus
Szár	Nekrózis	Dohány/burgonya Y- vírus**
	Internódium megrövi-	<i>Dahlia</i> spp./ <i>Dahlia</i> mozaik

Gyökér	dülés	vírus
	Deformáció	Alma/alma áglaposodás fitoplazma***
	Daganat	<i>Trifolium</i> spp./here sebtumor vírus
	Nekrózis	Bab/dohány nekrózis vírus Dohány/burgonya Y-vírus Dohány/dohány nekrózis vírus
	Burjánzás	Cukorépa/répa nekrotikus sárgaerűség vírus
	Daganat	<i>Trifolium</i> spp./here sebtumor vírus

¹* = Páfránylevelűség vagy cérnalevelűség, ** = Epinasztia (a levelek alulról, a levélalapi résztől kezdődően, a főér közepén keresztben begömbülnek).

²* = Gyakran vízhiánnyal együtt lép fel. ** = A vírus N- és NTN-törzsei idézik elő. *** = Alma áglaposodás fitoplazma [Apple flat limb *phytoplasma* (syn.: apple rubbery wood *phytoplasma*)].

A külső tünetek lokálisak és szisztemikusak lehetnek. A lokális tünetek az inokuláció helyén keletkeznek (4. táblázat).

4. táblázat. Lokális növény–vírus kapcsolatok. [Horváth, 1998].

Gazda–vírus kapcsolat	Tünettípus
<i>Chenopodium amaranticolor</i> – dohány mozaik vírus	nekrotikus léziók
<i>Chenopodium quinoa</i> – burgonya Y-vírus	klorotikus léziók
<i>Chenopodium quinoa</i> – tarlórépa mozaik vírus	klorotikus léziók
<i>Datura stramonium</i> – dohány gyűrűsfoltosság vírus	klorotikus–nekrotikus léziók
<i>Gomphrena globosa</i> – burgonya X-vírus	vörös, gyűrű alakú léziók
<i>Nicotiana glutinosa</i> – paradicsom mozaik vírus	nekrotikus léziók
<i>Phaseolus vulgaris</i> – dohány nekrózis vírus	érnekroízis

<i>Phaseolus vulgaris</i> – lucerna mozaik vírus	nekrotikus léziók
<i>Solanum rostratum</i> – burgonya M-vírus	nekrotikus léziók

A lokális léziók megjelenése szoros kapcsolatban van a növény hiperszenzitív rezisztenciájával, amely a sejtek, szövetek elhalását idézi elő. A sejtelhalásban a növény aktív védekezési reakciójának van fő szerepe.

A szisztemikus tünetek az inokuláció után képződött növényi részen jelennek meg (5. táblázat).

5. táblázat. Szisztemikus növény–vírus kapcsolatok. [Horváth, 1998].

Gazda–vírus kapcsolat	Szisztemikus tünettípus
<i>Chenopodium amaranticolor</i> – Arabis mozaik vírus	törpülés, csúcsnekrózis
<i>Cucurbita maxima</i> – tök mozaik vírus	kinövések (enációk)
<i>Datura stramonium</i> – beléndek mozaik vírus	levéldeformáció
<i>Lycopersicon esculentum</i> – dohány mozaik vírus	páfránylevelűség
<i>Matthiola incana</i> – uborka mozaik vírus	virág színtörés
<i>Nicotiana glutinosa</i> – uborka mozaik vírus	márványozottság, mozaik, növekedésgátlás
<i>Nicotiana tabacum</i> cv. Samsun – burgonya Y-vírus	érkivilágosodás, érszalagosodás, mozaik
<i>Nicotiana tabacum</i> cv. Samsun – dohány mozaik vírus	mozaik
<i>Nicotiana tabacum</i> cv. Xanthi – burgonya Y-vírus N-, NTN-törzsek	érnekrózis és szárnekrózis
<i>Petunia hybrida</i> – uborka mozaik vírus	virág színtörés
<i>Phaseolus vulgaris</i> – bab közönséges mozaik vírus	hólyagosodás, mozaik, levéldeformálódás
<i>Tulipa</i> spp. – tulipán színtörés vírus	virág színtörés

Vitis vinifera – szőlő páfránylevelűség
vírus (syn.: szőlő fertőző leromlás vírus)

páfránylevelűség

A lokális és szisztemikus tünetek kialakulását számos tényező befolyásolja. Mindenek előtt a növényfaj és –fajta, valamint a vírusfaj és –törzs genetikai adottságai a meghatározóak. A genetikailag determinált adottságok tünettani kifejeződését befolyásolhatja a gazdanövény fejlettségi állapota (a túlságosan korai fejlettségi stádiumban lévő növények vírusfertőzés hatására általában nekrózisban elpusztulnak, míg ugyanazon növényfaj kifejllett egyedei, a gazda–vírus kapcsolatra jellemző tüneteket – pl. mozaikfoltosság – mutatnak), a környezeti tényezők (fény, hőmérséklet, páratartalom) és a tápanyag-ellátottság, de jelentős szerepet játszik a vírustörzs is, amelyek között jelentős differenciák vannak a tünetek, ill. a tünettípusok előidézésében.

A gazda–vírus kapcsolatokat tünettani értelemben jelentősen módosíthatják a különböző vírusok általi együttes ún. komplex fertőzések. Ennek során a tünetek általában (burgonya X-vírus és a paradicsom mozaik vírus, vagy a burgonya Y-vírus és a paradicsom mozaik vírus) súlyosabbá válnak (szinergista hatás). Ismert azonban olyan egyidejű és különböző idejű komplex vírusfertőzés is, amelynek során a tünetek enyhébb megjelenési formát mutatnak (antagonista hatás), esetleg meg sem jelennek. Ez utóbbi jelenséget antagonista interferenciának nevezzük. Az antagonista interferencia és a keresztvédettség (premunitás) között az a különbség, hogy az antagonista interferencia esetében egy időben, a keresztvédettség esetében pedig különböző időben történő inokulációról (fertőzésről) van szó.

A gazda–vírus kapcsolatokat a fentieken kívül szinergista és antagonista értelemben is befolyásolhatják egyéb növénypatogén kórokozók (pl. gombák). Ismert például, hogy a lóbab levélsodródás vírus és a *Fusarium*-fajok – amelyek gyakran együtt lépnek fel – a lóbab teljes pusztulását idézik elő.

8.1.2. Belső tünetek (mikroszimptómák)

A fertőzött növények nemcsak külső tünetekkel, hanem szabad szemmel nem látható, ún. belső tünetekkel, azaz anatómiai és citológiai elváltozásokkal is reagálnak. Ez a reakció belső tünetekben, ún. mikroszimptómákban nyilvánul meg. Ezek a mikroszimptómák

fénymikroszkóppal megfigyelhetők, amelynek során általában festékes módszereket alkalmaznak. Az egyes festékek azonban nem egyformán alkalmasak a sejtalkotó részek és zárványok minden típusának a kimutatására. A triphan-kék pl. a fehérjetermészetű anyagok, a metilzöld-pironin pedig a nukleinsavak megfestésére alkalmas [(Dijkstra és De Jager, 1998) (6. táblázat)].

A fogékony gazda-vírus kapcsolatban igen jellemző a kloroplasztiszok károsodása (Matthews, 1981; Gáborjányi, 1998; Almási, 1999). A fertőzés következtében a kloroplasztiszok száma csökken, deformált és duzzadt kloroplasztiszok figyelhetők meg. A fotoszintetikus aktivitás csökkenés következtében a lamelláris szerkezet fellazul. Almási et al. (1996) vizsgálatai szerint olyan gazda-vírus kapcsolatban, mint a *Nicotiana benthamiana* – paradicsom bronzfoltosság vírus, amelyben a vírus nem a kloroplasztiszban replikálódik, a fertőzési folyamat végére a plasztiszok szerkezete teljesen felbomlik. A dohány nekrózis vírus esetében a hiperszenzitív reakció során a sejt szerkezete összeomlik, és a kloroplasztiszok felbomlanak. A szilva himlő vírus – amely *Nicotiana benthamiana* növényen gyenge mozaiktüneteket okoz – a kloroplasztiszok szerkezetében lényeges változásokat nem okoz (Almási et al., 1996).

A patológiai elváltozások általában két csoportba sorolhatók: (a) nekrózisok, (b) fejlődésben megnyilvánuló abnormitások. A nekrózisok a sejtek vagy sejtkomplexumok zavart funkcióját, és általában pusztulást (elhalást) idéznek elő. A floemszövetek rostacsöveiben fellépő nekrózisok – amelyet pl. a burgonya levélsodródás vírus idéz elő – kimutatása vírusdiagnosztikai célokra is alkalmas. A fejlődésben megnyilvánuló abnormitások hipopláziában, hipertrófiában és hiperpláziában jutnak kifejezésre. A sejt differenciálódás gátlását hipopláziának, egyes sejtek abnormális növekedését hipertrófiának, a sejtek túlbujánzását pedig hiperpláziának nevezzük. Ezek a jelenségek együtt is felléphetnek a beteg növényekben.

A belső, ún. mikroszimptómák közül a legnagyobb figyelem a vírusfertőzés következtében fellépő zárványtesteket (inklúziók) kísérté. A zárványok vagy a citoplazmában, vagy a sejtalkotókban (sejtmag, mitokondrium) fordulnak elő. A víruszárványokat fénymikroszkópos vizsgálatok alapján általában négy csoportba lehet sorolni: (a) amorf

6. táblázat. A citoplazmatikus és a normális sejtalkotórészek elszíneződése különböző festések alkalmazásakor. [Dijkstra és De Jager, 1998 után].

Festék	Sejtmag	Sejtmagvacska	Plasztidák	Citoplazma	Zárványok
Triphan-kék	Világoskék	Kékes-fekete	Színmentes (a kloroplasztiszok zöldék)	Színmentes	Kékes-fekete
Floxin-metil-kék	Rózsaszín	Rózsaszín-viola	Rózsaszín	Színmentes	Rózsaszín-viola
Metilzöld-pironin	Kék	Világos-vörös	Világos-vörös	Színmentes	Rózsaszíntól sötétvörös
Azúr-A	Kék	Vörös-viola	Színmentes	Színmentes	Rózsaszíntól és vörös-violától színmentesig (proteinszerű zárvány esetén)
Narancs-zöld (O-G)	Narancs	Zöld	Sárgás-zöld	Sárgás-zöld	Zöldes-barna

zárványok kristályképződés nélkül, (b) amorf és kristályos zárványok a citoplazmában, (c) amorf és kristályos zárványok a citoplazmában és a sejtmagban, (d) szokatlan, nem kellőképpen ismert struktúrájú zárványok.

A fénymikroszkópos, az ultramikrotomos, fixálásos és elektronmikroszkópos vizsgálatok rohamos fejlődése következtében sikerült az egyes vírusnemzetségekre és az egyes nemzetségekbe tartozó vírusfajokra jellemző zárványtípusok megállapítása. Az aggregálódott víruspartikulumok, vírus indukálta anyagok, vagy sejtkomponensek és ezeknek komplexeiként megnyilvánuló zárványok vagy zárványtestek ma már taxonómiai szempontból is figyelemre méltóak (7. táblázat).

7. táblázat. Az egyes vírusnemzetségekbe tartozó vírusfajokra jellemző zárványtípusok.

Vírusnemzetségek	Zárványtípusok
<i>Bromovirus</i>	Citoplazmatikus, kristályos zárványok a sejtmagban Citoplazmatikus, kristályos zárványok a rostos szálakat tartalmazó hólyagocskákban
<i>Caulimovirus</i>	A viroplazma elektronáttetsző részében víruspartikulumok előfordulása és hiányuk a tiszta viroplazmában
<i>Closterovirus</i>	Aggregálódott, a floemsejtekben keresztkötegekbe rendeződő vírusrészecskék
<i>Potexvirus</i>	Aggregálódott, kötegekbe csoportosuló vírusok az epidermiszben, a mezofillumban és a csúcsi merisztéma-sejtekben Laminális (lemezes) zárványok a riboszómákhoz kapcsolódó membránokban
<i>Potyvirus</i>	X-testek, vagy amorf zárványok Hengeres zárványok
<i>Rhabdovirus</i>	Aggregálódott víruspartikulumok a citoplazmában és a sejtmagban
<i>Tobamovirus</i>	Hexagonális kristályok Lekerekített lemezes zárványok

	Citoplazmatikus parakristályok X-testek (felhalmozódó membránok, riboszómák, víruspartikulumok)
<i>Tobravirus</i>	Sorokba rendeződött kristályos víruspartikulumok Hólyagos mitokondriumok

Talán legnagyobb figyelem kísért a *potyvirus*ok citoplazmatikus, hengeres zárványait. Ezeknek a zárványoknak háromdimenziós vizsgálata során kiderült, hogy keresztmetszetben ún. forgó-kerékszerű (pinwheel), hosszirányban pedig nyaláb- (köteg)-szerű formát mutatnak, amelyek lemezes aggregátumokkal kapcsolódnak. A forgókerékszerű zárványok nem aggregálódtak víruspartikulumok, hanem egy központi üreg köré csoportosuló olyan képződmények, amelyek 5-15 visszahajló lemezből állnak (19. ábra A és B). A hengeres zárványok a fertőzés kezdeti stádiumában a plazmalemma közelében alakulnak ki, majd eltávolodva a plazmalemmától a citoplazmában gyűlnek össze. Feltehetően szerepük van a vírusok sejtről sejtre történő terjedésében. Részt vesznek a vírusok replikációjában, az összeépülésében, mivel a zárványfehérjék aminosavszakaszai nukleotidkötő tulajdonsággal rendelkeznek. A különböző vírusok által előidézett hengeres zárványok szerológiaiailag hasonlóak, de immunokémiaiailag különböznek. Ez a tény lehetővé teszi, hogy a *Potyvirus* nemzetségen belül négy alcsoportot (I-IV) lehessen megkülönböztetni, és az egyes alcsoportokba hasonló vírusokat csoportosítani. Az I. csoportba azok a vírusok tartoznak, amelyek lemezes zárványokat, a II. csoportba azok a vírusok tartoznak, amelyek csak tekercseket, a III. csoportba tartozó vírusok tekercsek mellett rövid, lemezes aggregátumokat, a IV. csoportba tartozó vírusok pedig hosszú lemezekkel együtt járó tekercseket is képeznek.



19. ábra. A: Hengeres és kúpos forgó-kerékszerű zárványok (*potyvirus*) sematikus ábrázolása. [Hollings és Brunt, 1981 után]. B: *Potyvirus* (Malva érkivilágosodás vírus) okozta forgó-kerékszerű zárványok (FKZ) és lemezes aggregátumok (LA). 80 x-es nagyítás. [Horváth et al., 1979 után].

9. A NÖVÉNYEK SZEREPE A VÍRUSDIFFERENCIÁLÁSBAN ÉS A VÍRUSOK FENNTARTÁSÁBAN

A növényvírusok a természetben leggyakrabban együttesen, komplex formában fordulnak elő. Ezért szükséges olyan növények kiválasztása, amelyek egyes vírusokra fogékonyak, más vírusokkal szemben ellenállóak, vagy egyes vírusokkal szemben lokálisan, más vírusokkal szemben szisztemikusan fogékonyak. Az ilyen növényeket vírusdifferenciáló növényeknek nevezzük. A vírusdifferenciáló növényekkel különböző vírusok elválaszthatók egymástól (8. táblázat).

8. táblázat. A dohány mozaik vírus és a paradicsom mozaik vírus szétválasztása differenciáló tesztnövényekkel. [Mamula et al., 1974; Horváth, 1993a után].

Tesztnövények	Vírusok	
	Dohány mozaik vírus	Paradicsom mozaik vírus
<i>Nicotiana sylvestris</i>	LS ¹	L
<i>Chenopodium amaranticolor</i>	L	LS
<i>Chenopodium quinoa</i>	L	LS
<i>Lycopersicon esculentum</i>	S	S
<i>Plantago major</i>	L	LS

¹L, lokális tünetek; S, szisztemikus tünetek; LS, lokális és szisztemikus tünetek.

A növények másik kiemelkedő virológiai fontossága abban van, hogy a vírusok tanulmányozása – mivel obligát sejtparaziták, és csak élő növényekben képesek szaporodni – növények nélkül nem lehetséges. Ezért igen fontos tudni, hogy milyen vírusok, milyen növényekben replikálódnak

a legjobban, és milyen növényekben tarthatók fenn hosszabb ideig *in vivo* és *in vitro* (9. táblázat).

9. táblázat. A vírusok fenntarthatósága propagatív gazdanövényekben.

Vírus neve	Gazdanövény
Árpa sárga törpülés vírus	<i>Avena byzantina</i> cv. Coast Black
Bab közönséges mozaik vírus	<i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Nicotiana clevelandii</i>
Bab sárga mozaik vírus	<i>Nicotiana clevelandii</i> , <i>Pisum sativum</i> , <i>Phaseolus vulgaris</i>
Belladonna foltosság vírus	<i>Nicotiana benthamiana</i> , <i>Datura stramonium</i>
Burgonya X-vírus	<i>Datura stramonium</i> , <i>Gomphrena globosa</i>
Burgonya Y-vírus	<i>Chenopodium amaranticolor</i> , <i>Chenopodium quinoa</i> , <i>Nicotiana tabacum</i> cv. Xanthi -nc
Dohány mozaik vírus	<i>Nicotiana sylvestris</i> , <i>Nicotiana tabacum</i> cv. Samsun
Féherhere mozaik vírus	<i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Pisum sativum</i>
Here sárga mozaik vírus	<i>Vicia faba</i> , <i>Pisum sativum</i>
Kukorica csikos mozaik vírus	<i>Zea mays</i>
Lucerna mozaik vírus	<i>Chenopodium quinoa</i> , <i>Nicotiana benthamiana</i> , <i>Nicotiana tabacum</i> cv. Xanthi-nc
Melandrium sárga foltosság vírus	<i>Gomphrena globosa</i> , <i>Caryophyllus</i> spp.
Paradicsom gyűrűsfoltosság vírus	<i>Nicotiana clevelandii</i> , <i>Nicotiana tabacum</i> cv. White Burley
Paradicsom mozaik vírus	<i>Chenopodium quinoa</i> , <i>Nicotiana tabacum</i> cv. Samsun

Répa mozaik vírus	<i>Beta vulgaris, Spinacia oleracea</i>
Saláta mozaik vírus	<i>Lactuca sativa, Chenopodium quinoa</i>
Szegfű gyűrűsfoltosság vírus	<i>Dianthus barbatus, Nicotiana clevelandii, Phaseolus vulgaris</i>
Szilva himlő vírus	<i>Nicotiana benthamiana, Nicotiana clevelandii</i>
Tarlórépa sárga mozaik vírus	<i>Brassica pekinensis</i>
Uborka levélfoltosság vírus	<i>Cucumis sativus, Nicotiana megalosiphon</i>
Uborka mozaik vírus	<i>Nicotiana clevelandii, Nicotiana megalosiphon</i>
Zeller mozaik vírus	<i>Ammi majus, Chenopodium quinoa</i>

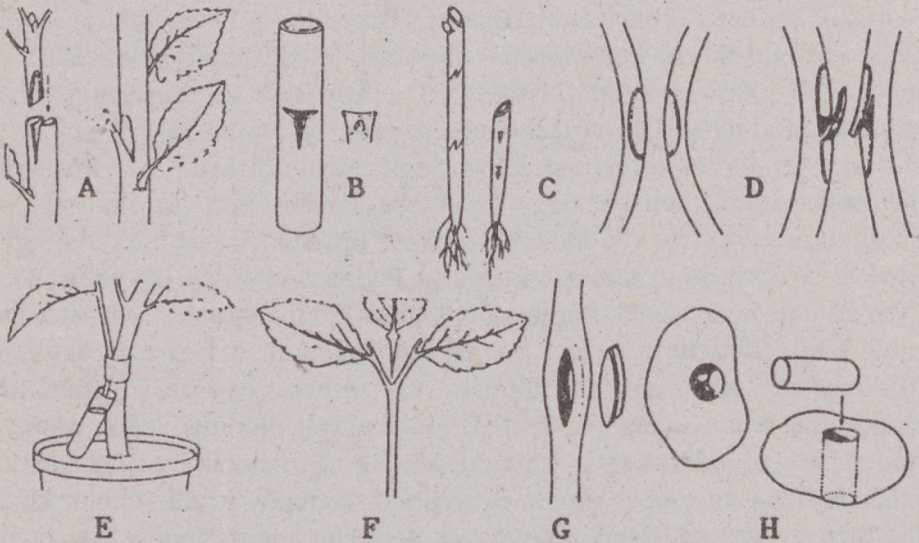
10. A VÍRUSOK ÁTVITELE ÉS TERJEDÉSE

A vírusok átvihetőségének (terjedésének) ismerete - a betegségeket kiváltó egyéb kórokozókhoz hasonlóan - alapvető jelentőségű. A vírusok élő szervezetbe jutása passzív folyamat. A vírusoknak ui. nincsenek olyan enzimeik, amelyek lehetővé tehetnék a növényi sejtekbe történő aktív hatolást. Az átvitel többnyire külső segítséggel történik. A vírusátvitel lehetőségei alapvetően két nagy csoportba sorolhatóak: (a) állatvektorok nélküli vírusátvitel és (b) állatvektorokkal történő vírusátvitel. Az egyes terjedési, vírusátviteli módok vírusoktól függően eltérőek lehetnek, de az egyes átviteli lehetőségek kombinálódhatnak is egymással. A vírusok igen széles körű elterjedése, széles gazdaköre, valamint a kedvező ökológiai körülmények sok esetben időben és térben egybeeső epidémiák kialakulását, vagy olyan pandémiák kialakulását eredményezik, amelyek kiterjedése és időtartama határtalan. Az epidémiák és pandémiák kialakulásában az ember direkt és indirekt szerepén kívül többek között igen fontos szerepet játszik a növények esetében a rezisztencia hiánya és a megnövekedett nemzetközi forgalom.

10.1. Állatvektorok nélküli vírusátvitel

10.1.1. Vírusátvitel oltással

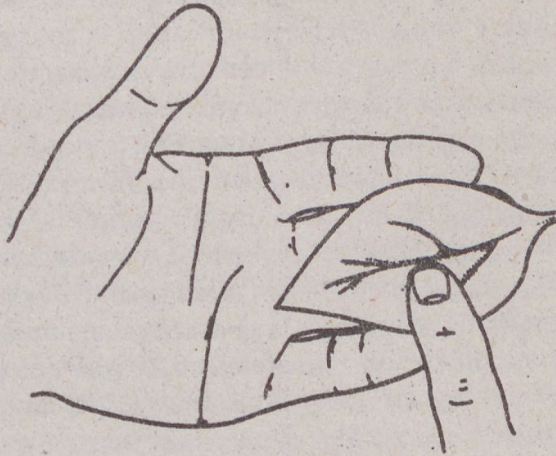
Elvileg minden növényvírus oltással (kertészeti oltás) átvihető fogékony gazdanövényére, ha a növény és a vírus között szöveti kompatibilitás van. Ismertek olyan növényvírusok (alma levélfoltosság vírus), amelyek kizárólagosan oltással vihetők át. A vírusok oltással történő átvitelének elsősorban a fás szárú növények vírusainak tanulmányozásában, valamint a rezisztenciakutatásban van (az immunitás megállapításának elengedhetetlen kritériuma) jelentősége. Az oltással történő vírusátvitelnek több módszere ismert (20. ábra).



20. ábra. Az oltással történő vírusátvitel fontosabb módszerei. A: Ékoltás, B: Héjoltás, C: Kettős oltás, kettős szemzés, D: Átoltás, vagy párosító oltás, E: Palackoltás, F: Levéloltás, G: Szövetátültetés szárba vagy levélnyelbe, H: Gumóoltás dugófúróval. [Bos, 1983 után].

10.1.2. Mechanikai vírusátvitel

A növénypatogén vírusok legnagyobb része azzal a tulajdonsággal rendelkezik, hogy a beteg növény szövetnedvével egészséges növénybe átvihető. A mechanikai átviteli módszerek eltérhetnek egymástól, de abban mind megegyeznek, hogy a vírustartalmú szövetnedv átvitele művi úton ejtett sebzéseken keresztül abrazívum felhasználásával (pl. karborundum, cellit) történik. A legegyszerűbb és legjobban ismert módszer az, amikor az előzőleg abrazívummal beszórt kísérleti növény inokulálандó leveleire a vírustartalmú szövetnedvet üvegspatulával, ujjheggyel vagy ecsettel körkörös mozdulatokkal felvisszük. Az azonos levélemeleten (levélszekvencia) átellenben lévő leveleket célszerű inokulálni, és azokat inokulálás előtt steril műanyag szívószállal átlukasztani (21. ábra A és B). Ez egyrészt azt a célt szolgálja, hogy az inokulálás megtörténtét jelezze,



A



B

21. ábra. A mechanikai vírusátvitel (inokuláció) ábrázolása. A: Ujjheggyel történő inokuláció, B: A növény inokulált leveleinek megjelölése. [Noordam, 1973 után].

másrészt pedig az inokulált levélen (leveleken) megjelenő tüneteket, mint lokális tüneteket, a szisztemikus tünetektől megkülönböztesse. Egyes növényekben jelenlévő gátló anyagok (ún. inhibitorok, amelyek többnyire poliszacharidok, vagy fehérjetermészetű anyagok) sok esetben megakadályozzák a vírusok átvitelét. Ezért célszerű az inhibitorok gátló hatását megakadályozni. Legegyszerűbb, ha a vírustartalmú szövetnedvet desztillált vízzel hígítjuk (a hígítás mértékét a víruskoncentráció határozza meg), vagy a vírustartalmú szövetnedvet pufferekkel (összetételük gazda-vírus kapcsolatok szerint eltérő) semlegesítjük (Dijkstra és De Jager, 1998). Ismert, hogy a különösen labilis vírusok kedvezőtlen pH-értékű szövetnedvben már az inokuláció előtt inaktiválódhatnak. A Rosaceae családba tartozó növényekben lévő tanninok – mint erős inhibitorok – semlegesítésére, pl. kiválóan megfelel a 0,01 M/liter, pH 7,0 foszfát puffer, amelyet 1:10 arányban (v/v) kell a vírustartalmú szövetnedvvel az inokuláció előtt összekeverni.

A vírusok mechanikai átvitelénél – mint általában minden virológiai tevékenységnél – feltétlen hangsúlyozni kell a higiéniai rendszabályok abszolút betartását, a steril munkaeszközöket, a megfelelő izolációt, amely biztosítja a nem kívánatos kontaminációk elkerülését, és a tiszta víruskultúrák fenntartását. A donor- és akceptor növények genotípusa (faj, fajta) és fenotípusa (fejlettségi állapot, levélszekvencia), valamint a környezeti tényezők (fény, hőmérséklet, nappalhosszúság) alapvetően befolyásolják a gazda-vírus kapcsolatok kialakulását, és a betegség lefolyását.

10.1.3. Vírusátvitel vegetatív szaporítószervekkel

A vegetatív szaporítószervekkel (gumó, hagyma stb.) történő vírusátvitel gyakorlati szempontból is igen jelentős. Különösen a dísznövény- és burgonyatermesztésben okoz felbecsülhetetlen károkat. A tulipán számos vírusbetegsége az egyéb átviteli lehetőségeken (levéltetvek) kívül hagymával történik. A burgonya levéltetvekkel nem terjedő vírusa, a dohány mozaik vírus – valamennyi egyéb burgonyapatogén vírussal együtt – a beteg burgonyanövények gumójával terjed. A vegetatív szaporítószervekkel évről évre történő vírusátvitel a növények teljes degenerációját (leromlását) idézi elő.

10.1.4. Vírusátvitel maggal

Nyolc évtizede állapították meg először, hogy egyes vírusok (pl. bab közönséges mozaik vírus) a beteg növények magjával terjednek. Eddig több mint 100 vírus maggal történő átvihetőségét állapították meg (Johansen et al., 1994; Schmidt, 1994). A maggal történő vírusátvitelnek két lehetősége van: (a) a mag felületén lévő vírus átvitele, (b) a mag belsejéből (endospermium) történő vírusátvitel; azaz külső, ill. belső magátvitel. A külső magátvitel csak igen stabil vírusoknál (dohány mozaik vírus, paradicsom mozaik vírus) lehetséges. A belső magátvitelnek az a feltétele, hogy a generatív folyamatok valamelyik szakaszában a vírus bejuthasson a csírakezdeménybe, vagy az endospermiumba. Egyes vírusoknál (paradicsom magtalanság vírus) a fertőzés sterilitást is eredményezhet. Az egyik legjobban ismert, ún. belső magátvitellel terjedő vírus a bab közönséges mozaik vírus. A maggal terjedő vírusok általában pollennel is terjednek. Ez esetben az endospermium fertőződik, a magátvitel belső típusú.

10.1.5. Vírusátvitel pollennel

A pollennel (virágporral) történő vírusterjedés főleg a gyümölcsfák, egyes vírusdiagnosztikai növények (*Chenopodium* spp.) és genetikai alapanyagok (*Solanum* fajok) esetében is igen jelentős és veszélyes. A pollennel átvihető vírusok általában maggal is terjednek. A pollennel történő vírusterjedés gyorsaságára mutat, hogy pl. vírusmentesített gyümölcsfa állományban 6 év alatt 40%-os vírushordozósság is kialakulhat. A cseresznye nekrotikus gyűrűsfoltosság vírus, a szilva törpülés vírus és a málna gyűrűsfoltosság vírus terjedése főleg pollennel történik.

10.1.6. Vírusátvitel gyökérrel

Vírusfertőzött növények gyökerei alkalmasak egészséges szomszédos növények hajtásgyökereinek megfertőzésére a talajban. A vírusátvitelben jelentős szerepet játszanak az elkorhadt gyökérmaradványok is. A gyökérrel történő vírusátvitelnek a kertészeti kultúráknál és a fás szárú növényeknél (gyümölcsfák) van kiemelkedő jelentősége.

10.1.7. Vírusátvitel alacsonyabb rendű gombákkal

A talajban élő gombák igen jelentős szerepet játszanak a vírusok átvitelében. Főképpen az *Olpidium*, *Polymyxa* és *Pythium* nemzetségekbe

tartozó gombák alkalmasak vírusok terjesztésére. Egyes vírusok, pl. a répa nekrotikus sárgaerűség vírus – amely a cukorrépa rizománia betegséget idézi elő – csaknem kizárólagosan egy talajban élő nyálkagombával (*Polymyxa betae*) terjed. A zöldségtermesztésben fontos szerepet játszik az *Oplidium brassicae*, amely a dohány nekrosis vírusot terjeszti.

10.1.8. Vírusátvitel *Cuscuta*-fajokkal

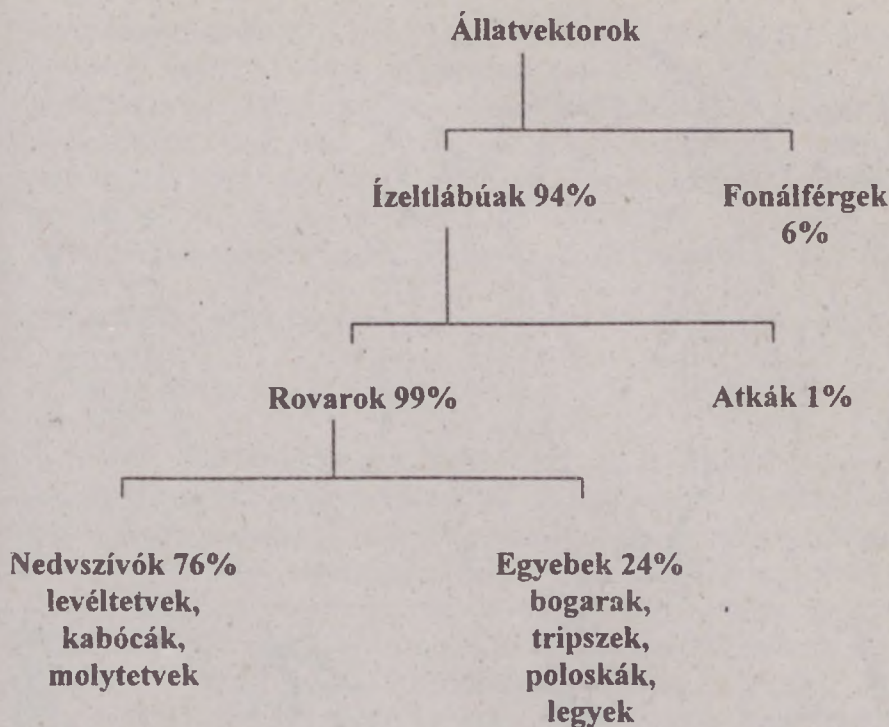
A *Cuscuta*-fajok, mint ún. „biológiai vektorok” játszanak szerepet egyes vírusok és fitoplazmák átvitelében. Az átvitelben legfontosabb a *Cuscuta subinclusa* és a *C. campestris*. Nemcsak a lágy szárú, hanem a fás szárú növények vírusai is terjednek aranka fajokkal. A *Cuscuta*-fajokkal átvihető vírusok (uborka mozaik vírus, borsó foltosság vírus) eltérő rendszertani csoportokba tartoznak. Jelenlegi ismereteink alapján csaknem százra tehető azoknak a vírusoknak a száma, amelyek *Cuscuta*-fajokkal átvihetők. A *Cuscuta*-fajokkal – mint klorofillmentes parazita növényekkel – történő vírusátvitel feltétele az, hogy a vírusdonor és –akceptor növény között vaszkuláris kapcsolat legyen. Az átvitel különösen hatékony akkor, ha a *Cuscuta*-faj gazdája a vírusnak.

10.1.9. Vírusátvitel vízzel

Az utóbbi évek kutatási eredményei hívták fel a figyelmet arra, hogy szárazföldi, ún. teresztrisz vírusok természetes vizekben is előfordulnak, és ezek a vizek – mint vektorok – alkalmasak további vírusfertőzések előidézésére. Igen jelentős mértékben terjed (átvihető) vízzel az uborka zöldfoltosság mozaik vírus, és minden olyan stabil vírus (pl. dohány mozaik vírus), amely hosszú ideig megőrzi fertőzőképességét. A vízzel történő vírusátvitelnek különösen a természetes vizekkel öntözött kertészeti kultúrákban van jelentősége.

10.2. Állatvektorokkal történő vírusátvitel

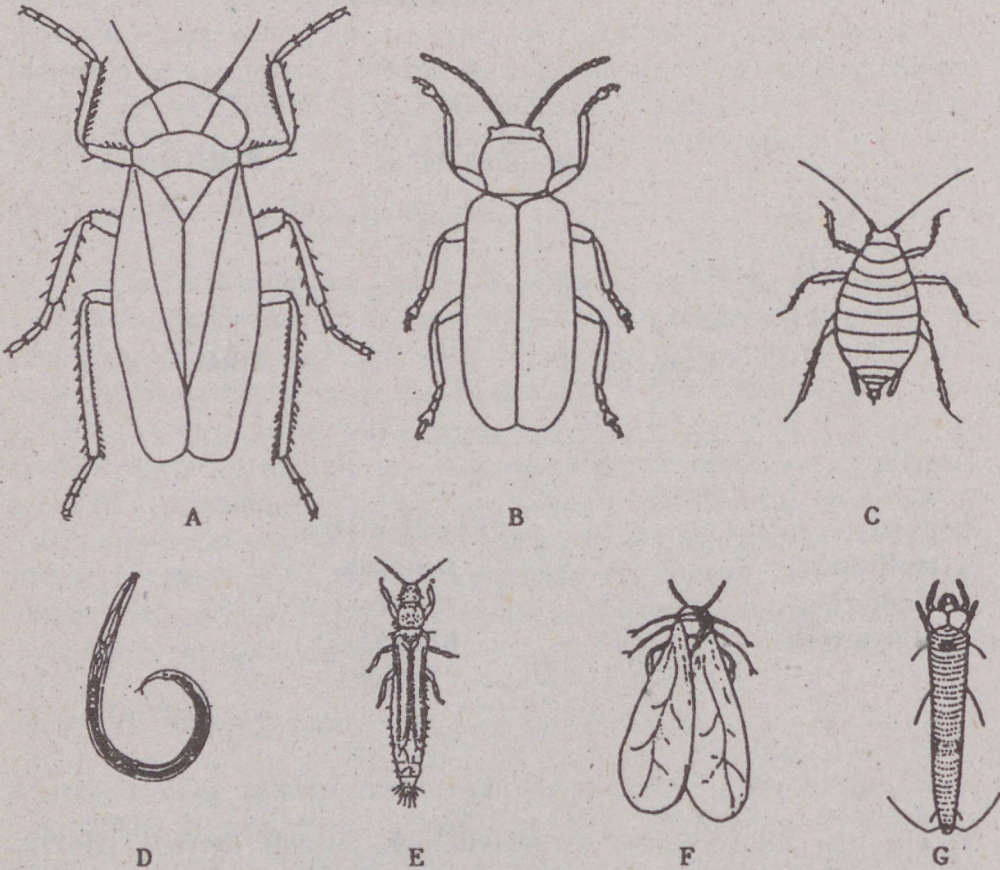
A vírusok terjedésének legáltalánosabb és legveszélyesebb formája. A vírusok átvitelében az alábbi állatok játszanak szerepet: levéltetvek, kabócák, fonálférgek, atkák, tripszek, poloskák, molytetvek (fehérlegyek), pajzstetvek, levélbolhák, aknázólegyek, bogarak, sáskák, lepkék, ászkák, fülbemászók és csigák. A vírusátvitelben játszott szerepüket a 22. ábra szemlélteti.



22. ábra. Az állatvektorok vírusátvitelben játszott szerepe [Harris, 1981 után].

Tekintettel arra, hogy a legismertebb és legnagyobb jelentőségű vírusvektorok a levéltetvek, a kabócák, a fonálférgek, a tripszek, a molytetvek és az atkák, ezért röviden ezeket tárgyaljuk (23. ábra).

Megemlítjük, hogy a vektorok szerepe és jelentősége az egyes növényi kultúrák esetében eltérő. A babot (*Phaseolus vulgaris*) fertőző vírusok átvitelében a vektorok fontossági sorrendje a következő (zárójelben a vektorral átvihető vírusok száma van feltüntetve): levéltetvek (14), bogarak (7), molytetvek (4), kabócák és fonálférgek (2-2), tripszek (1). Az uborkát (*Cucumis sativus*) fertőző vírusok átvitelében a vektorok fontossági sorrendje pedig a következő: levéltetvek (10), molytetvek (7), bogarak (3), fonálférgek (2), kabócák és tripszek (1).



23. ábra. Néhány állatvektor sematikus ábrázolása. A: Kabóca (*Nephotettix* sp., 5 mm hosszú), B: Bogár (*Oulema melanopus*, 4 mm hosszú), C: levéltetű (*Aphis fabae*, 2 mm hosszú), D: Fonálféreg (*Xiphinema* sp., 3-10 mm hosszú), E: Tripsz (*Thrips tabaci*, 1mm hosszú), F: Molytetű (*Bemisia tabaci*, 1 mm hosszú), G: Atka (*Aceria tulipae*, 0,2-0,3 mm hosszú).

10.2.1. Levéltetvek

A rovarvektorok több mint 70%-a a Homoptera rend Aphididae (levéltetvek) családjába tartozik. A levéltetvek játsszák a legnagyobb szerepet a vírusok átvitelében. A levéltetvek, mint szűrő-szívó szájszervű rovarok magas fokú specializáltságot mutatnak a növény-vírus-vektor kapcsolatokban. A levéltetvek szájszerve (styletum) veszi fel a vírust a

beteg növény szöveteiből, és adja le a növény szövetébe (24. ábra). Attól függően, hogy a virionok megtapadnak-e a styletumon, vagy az emésztőszerv rendszerbe jutva transzlokálódnak a nyálmirigyekben, megkülönböztetünk nem perzisztens vagy stylet-borne vírusokat, ill. perzisztens vagy cirkulatív vírusokat. Ismertek ún. szemiperzisztens vírusok, és ún. „kettős átvitelrel” terjedő vírusok is. Néhány fontosabb vírus levéltetű vektorát az 10. táblázatban foglaltuk össze.

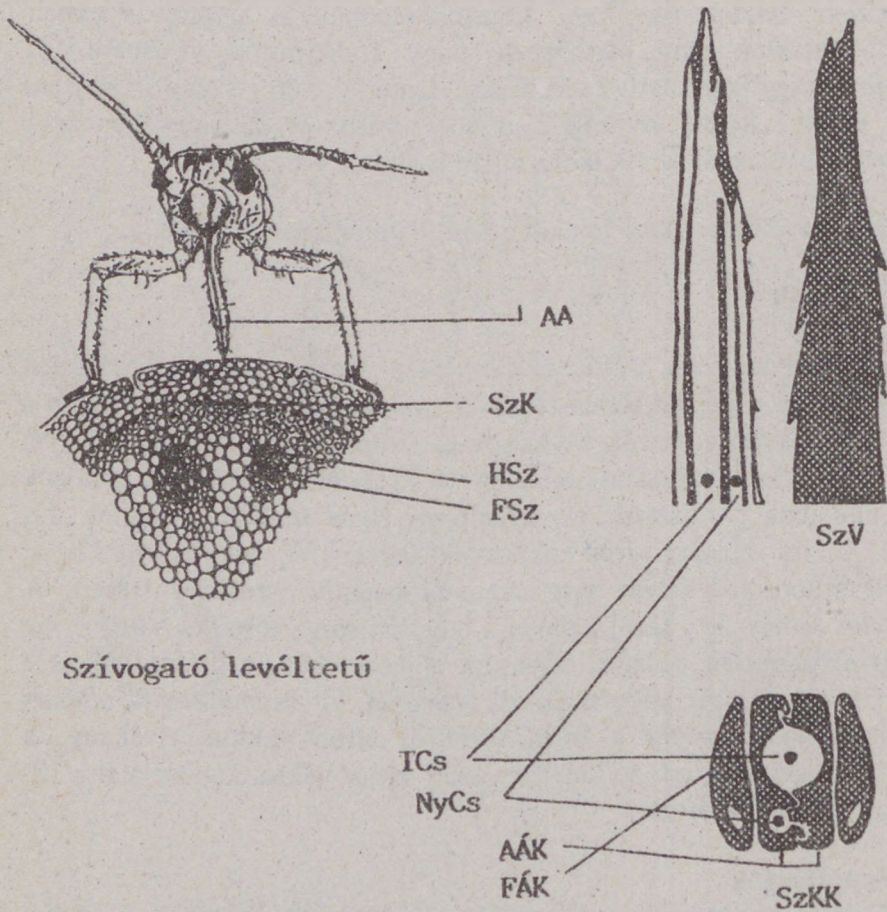
A fontosabb levéltetű-vektor fajokat a 25-29. ábrán szemléltetjük.

10.2.2. Kabócák

A mezei kabóca-félék (Cicadellidae), a sarkantyús kabóca-félék (Delphacidae) és a púposkabóca-félék (Membracidae) a levéltetvek után a legfontosabb szerepet játszik a vírusok és fitoplazmák átvitelében. Több mint 50 kabócafaj vektorszerepe ismert. A kabócákkal terjedő kórokozók átvitele általában perzisztens és szemiperzisztens módon történhet (11. táblázat). A rizs törpülés vírus kabócavektorában (*Nephotettix cincticeps*, 30. ábra) szaporodik, ezért perzisztens-propagatív vírusként ismert. A *Macrostelus laevis* (31. ábra) kabóca a hagyma sárga törpülés vírus és az öszirózsa sárgaság fitoplazma, valamint a hazánkban is előforduló here törpülés fitoplazma átvitelében játszik szerepet. A *Psammotettix alienus* (32. ábra) kabóca pedig a búza törpülés vírus vektora. Néhány, a Delphacidae családba tartozó kabóca gazda-vírus-vektor kapcsolatát a 12. táblázatban foglaltuk össze.

10.2.3. Fonálférgék

A talajban élő fonálférgék vírusvektor szerepének bizonyítása több mint négy évtizedre nyúlik vissza. Először 1958-ban a *Xiphinema index* fonálféregről állapították meg, hogy szerepet játszik a szőlő páfránylevelűség vírus (syn.: szőlő fertőző leromlás vírus) átvitelében. Nem sokkal később 1961-ben igazolták a *Trichodorus pachidermus* vektorszerepét a dohány rattle vírus terjesztésében. A fonálférgékkel átvihető vírusok két csoportba tartoznak: (a) NEPO-vírusok (azok a fonálférgékkel átvihető vírusok, amelyek izometrikus partikulumokkal rendelkeznek), és (b) NETU-vírusok (azok a fonálférgékkel átvihető vírusok, amelyek pálcika alakú partikulumokkal rendelkeznek). A NEPO-vírusok a *Xiphinema*, *Longidorus* és *Paralongidorus* nemzetségbe, a NETU-vírusok a *Trichodorus* és a *Paratrachodorus* nemzetségbe tartozó fonálféreg fajokkal vihetők át (13. táblázat).

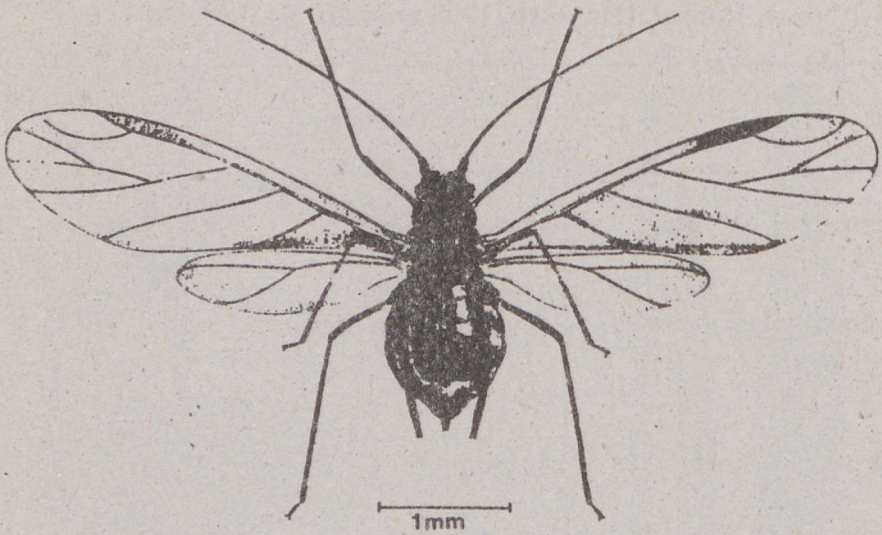


24. ábra. A levéltetű szájszervének és táplálkozásának sematikus ábrázolása. AA = Alsó ajak, SzK = Szipóka köteg, HSz = Háncsszövet, FSz = Faszövet, TCs = Tápcsatorna, NyCs = Nyálcsatorna, AÁK = Alsó állkapocs, FÁC = Felső állkapocs, SzKK = Szipóka keresztmetszetben, SzV = Szipóka. [Bos, 1976 után].

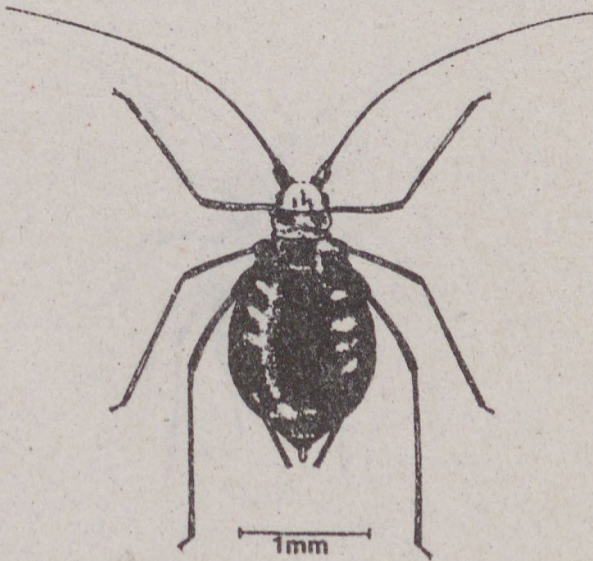
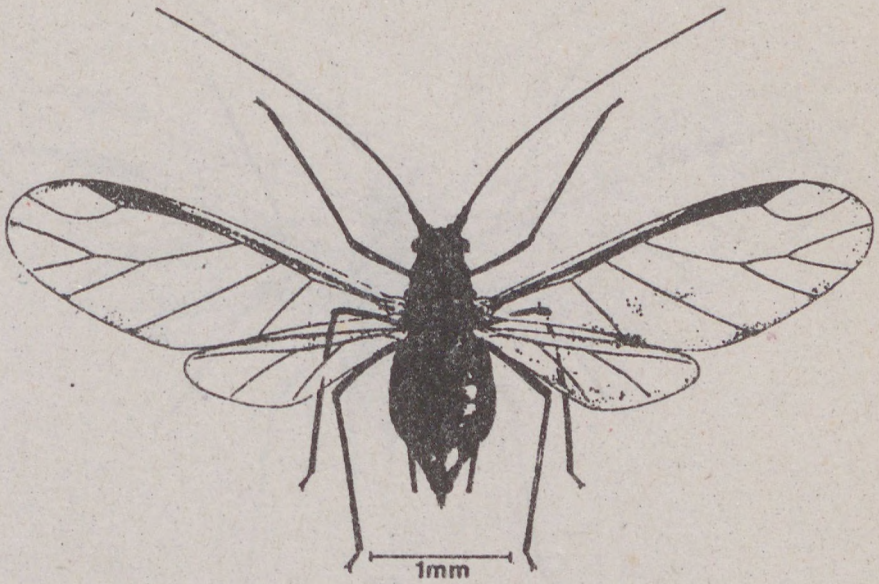
10. táblázat. Néhány vírus–levéltetű vektor kapcsolat és a vírusátvitel típusai. [Horváth, 1998 eredeti].

Vírus	Vektor	Átvitel típusa ¹
Lucerna mozaik vírus	<i>Myzus persicae</i>	NP
Bab közönséges mozaik vírus	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	NP
Répa mozaik vírus	<i>Aphis fabae</i>	NP
Uborka mozaik vírus	<i>Aphis craccivora</i>	NP
Árpa sárga törpülés vírus	<i>Acyrtosiphon dirhodum</i>	P
Borsó enációs mozaik vírus	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	P
Burgonya levélsodródás vírus	<i>Rhopalosiphoninus latysiphon</i>	P
Csorbóka sárgaerűség vírus	<i>Hyperomyzus lactucae</i>	P
Répa sárgaság vírus	<i>Myzus persicae</i>	SP
Pasztinák sárgafoltosság vírus	<i>Cavariella aegopodii</i>	SP

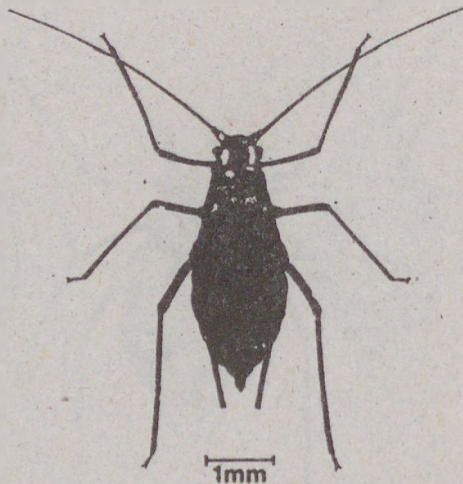
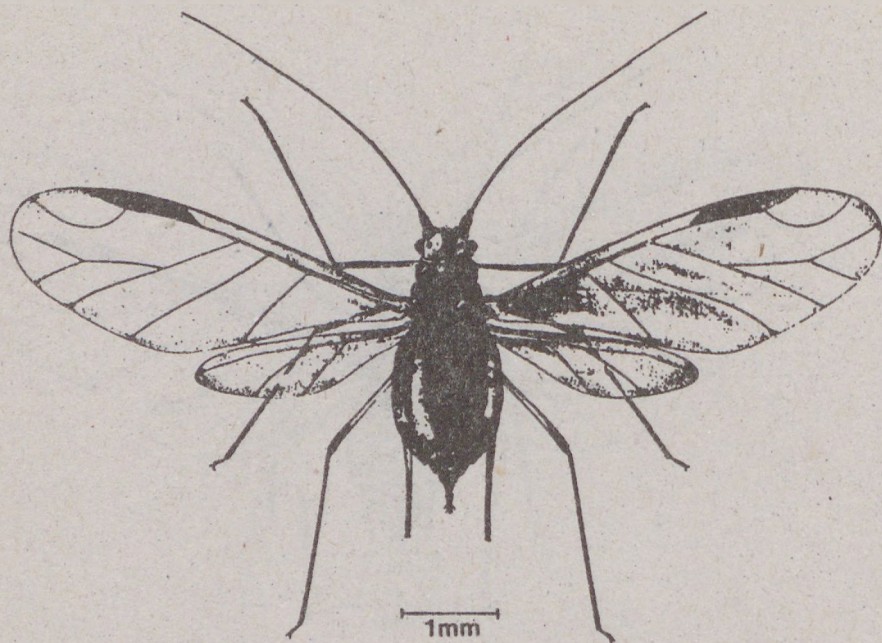
¹NP = Nem perzisztens, P = Perzisztens, SP = Szemiperzisztens.



25. ábra. *Myzus persicae* az egyik legaktívabb levéltetű vírusvektor. Szárnyas és szárnyatlan alakjai. [De Bokx és Van der Want, 1987 után].



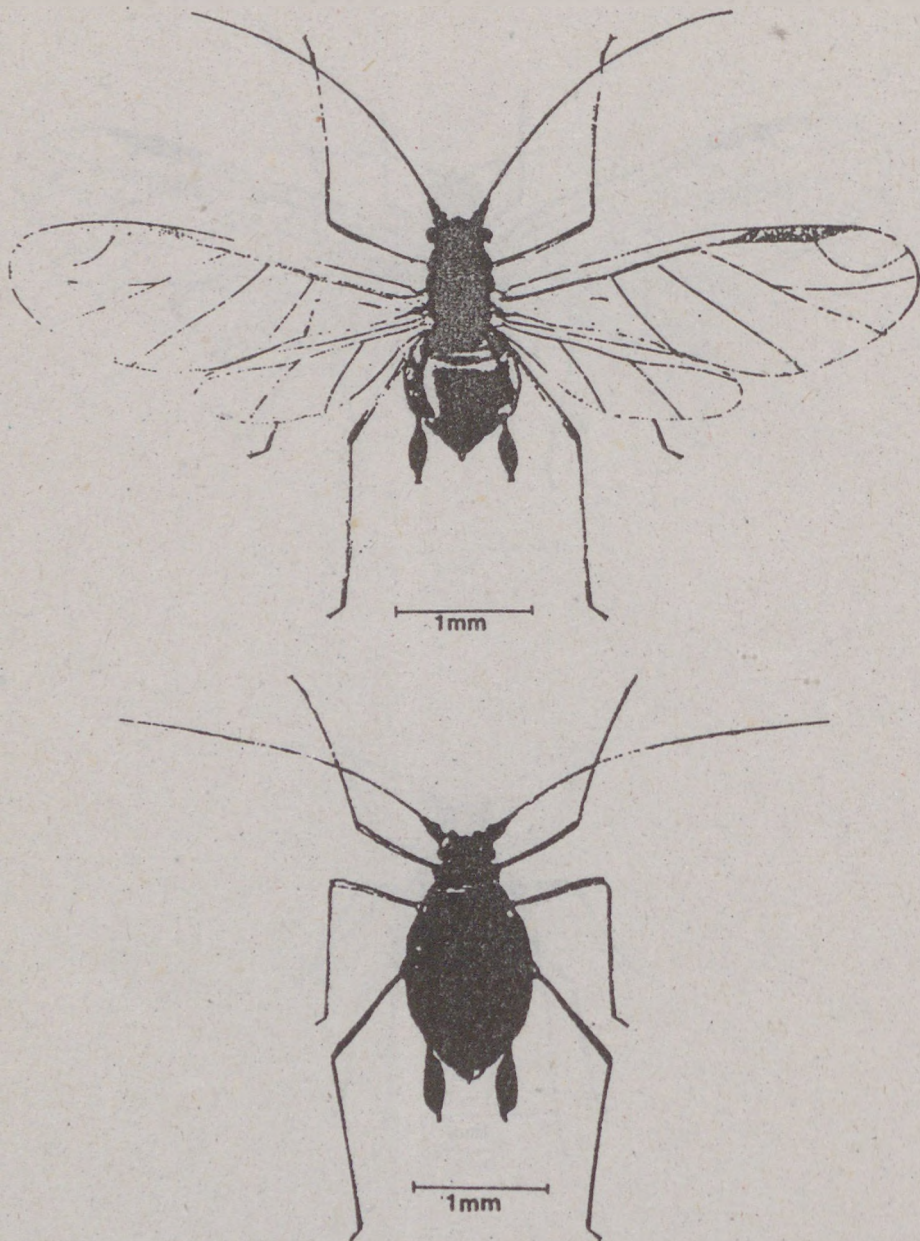
26. ábra. *Aulacorthum solani* polifág levéltetű, az egyik legjobban elterjedt vírusvektor a mezőgazdasági kultúrákban. [De Bokx és Van der Want, 1987 után].



27. ábra. *Macrosiphum euphorbiae* polifág levéltetű, a perzisztens és nem perzisztens burgonyavírusok átvitelében játszik fontos szerepet. [De Bokx és Van der Want, 1987 után].



28. ábra. *Aphis nasturtii* igen nagy populációkban fordul elő. A burgonya és a paradicsom jelentős migrációs gazdája. [De Bokx és Van der Want, 1987 után].

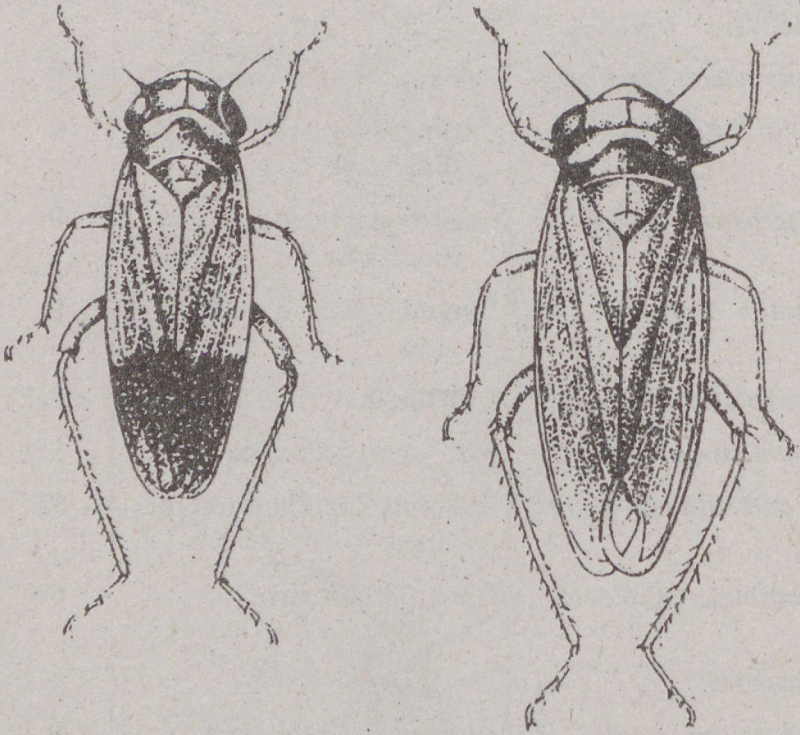


29. ábra. *Rhopalosiphoninus latysiphon* tavasszal igen nagy populációban migrál, főképpen burgonyán és tulipánon. A burgonya levélsodródás vírus jelentős vektora. [De Bokx és Van der Want, 1987 után].

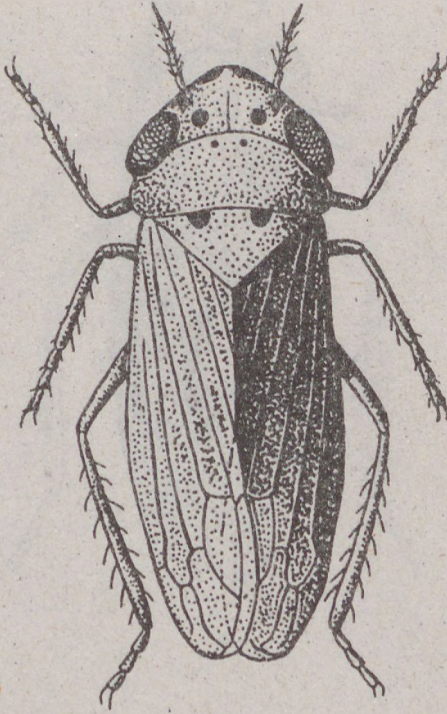
11. táblázat. Vírusok és fitoplazmák kabócavektorai. [Horváth, 1998 eredeti].

Kabócavektorok Család:	Kórokozó	Átvitel típusa ¹
Cicadellidae:		
<i>Macrostes fascifrons</i>	Zab kék törpülés vírus	P
<i>Dalbulus maidis</i>	Őszirózsa sárgaság fitoplazma	P
<i>Macrostes fascifrons</i>	Őszirózsa sárgaság fitoplazma	P
<i>Agallia constricta</i>	Burgonya sárga törpülés vírus	P
<i>Nephotettix cincticeps</i>	Rizs törpülés vírus	P-P
<i>N. cincticeps</i>	Rizs tungro szferikus vírus	SP
<i>Graminella nigrifrons</i>	Kukorica klorotikus törpülés vírus	SP
<i>Psammotettix alienus</i>	Búza törpülés vírus	SP
Delphacidae:		
<i>Peregrinus maidis</i>	Kukorica mozaik vírus	P
<i>Laodelphax striatellus</i>	Kukorica érdes törpülés vírus	P
Membracidae:		
<i>Micrutalis malleifera</i>	Paradicsom ál- levélgöndörödés vírus	P

¹P = Perzisztens, P-P = Perzisztens-propagatív, SP = Szemiperzisztens.



30. ábra *Nephotettix cincticeps* kabóca, a rizs törpülés vírus vektora. Jobbról a him, balról a nőstény kabóca látható. [Fukushi, 1969 után].



31. ábra. *Macrosteles laevis* kabóca jelentős vírus és fitoplazma vektor.
[Bíró Krisztina szívessége folytán].



32. ábra. A *Psammotettix alienus* kabóca a búza törpülés vírus vektora. [Bíró Krisztina szívesége folytán].

12. táblázat. A Delphacidae családba tartozó kabócák perzisztens-propagatív *tenuivirus* átvitele és a vírus-gazda-vektor kapcsolatok néhány tulajdonsága. [Falk et al., 1998 után].

Vírus	Kabócafaj	Vírus-felvételi idő (óra)	Inkubációs idő (nap)	Vírus megőrzés ideje	Tojással történő átvitel (%)	Gazdanövény
Európai búza csíkos mozaik vírus	<i>Javaella pellucida</i>	1,0	8-21	Élethosszan	88	<i>Triticum aestivum</i> ,
	<i>J. dubia</i>	1,0	8-21	Élethosszan	88	<i>Hordeum vulgare</i>
	<i>J. obscurella</i>	1,0	8-21	Élethosszan	88	
	<i>Peregrinus maidis</i>	4,0	4-5	Élethosszan	21-58	<i>Zea mays</i> , <i>Hordeum vulgare</i> , <i>Avena sativa</i> , <i>Secale cereale</i>
Rizs csíkoság vírus	<i>Laodelphax striatellus</i>	0,25	5-10	Élethosszan	60-100	<i>Oryza sativa</i> ,
	<i>Tethron albivittatus</i>	0,25	5-10	Élethosszan	20-40	<i>Triticum aestivum</i> ,
					generációon át	<i>Hordeum vulgare</i> ,
	<i>Unkanodes sapporona</i>	0,25	5-10	Élethosszan	90	<i>Avena sativa</i> , <i>Setaria italica</i> , <i>Sorghum bicolor</i>

13. táblázat. Fonálférgekkel átvihető vírusok és fontosabb vírusgazdáik. [Horváth, 1998 eredeti].

Fonálféreg neve	Vírus neve	Gazdanövény
<i>Longidorus apulus</i>	Articsóka látens vírus	Articsóka, szőlő
<i>L. arthensis</i>	Cseresznye rozettásodás vírus	Cseresznye
<i>L. attenuatus</i>	Paradicsom fekete gyűrűsfoltosság vírus	Saláta, répa, zeller
<i>L. elongatus</i>	Málna gyűrűsfoltosság vírus	Málna
	Paradicsom fekete gyűrűsfoltosság vírus	Burgonya, málna
<i>L. fasciatus</i>	Articsóka látens vírus	Articsóka
<i>L. macrosoma</i>	Málna gyűrűsfoltosság vírus	Málna, szőlő, cseresznye
	Cseresznye rozettásodás vírus	Cseresznye
<i>L. martini</i>	Eperfa gyűrűsfoltosság vírus	Eperfa
<i>Paralongidorus maximus</i>	Málna gyűrűsfoltosság vírus	Szőlő
<i>Paratrachodoros anemones</i>	Borsó korai barnulás vírus	Borsó
	Dohány rattle vírus	Burgonya
<i>P. hispanicus</i>	Dohány rattle vírus	Burgonya
<i>P. minor</i>	Dohány rattle vírus	Burgonya
<i>P. pachydermus</i>	Dohány rattle vírus	Burgonya
	Borsó korai barnulás vírus	Borsó
<i>P. teres</i>	Dohány rattle vírus	Burgonya
	Borsó korai barnulás vírus	Borsó
<i>P. tunisiensis</i>	Dohány rattle vírus	Burgonya
<i>Trichodoros cylindricus</i>	Borsó korai barnulás vírus	Borsó
	Dohány rattle vírus	Burgonya
<i>T. primitivus</i>	Borsó korai barnulás vírus	Borsó

<i>T. similis</i>	Dohány rattle vírus	Burgonya
<i>T. viruliferus</i>	Dohány rattle vírus	Burgonya
	Borsó korai barnulás vírus	Borsó
<i>Xiphinema americanum</i>	Dohány rattle vírus	Burgonya
	Dohány gyűrűsfoltosság vírus	Cseresznye, szőlő, szója
	Paradicsom gyűrűsfoltosság vírus	Szőlő, alma, <i>Prunus</i> spp.
	Cseresznye érdeslevelűség vírus	Alma, cseresznye
	Őszibarack rozettásodás vírus	Őszibarack
<i>X. bricolense</i>	Paradicsom gyűrűsfoltosság vírus	Alma, cseresznye
<i>X. californium</i>	Cseresznye érdeslevelűség vírus	Alma, cseresznye
<i>X. diversicaudatum</i>	Földieper látens gyűrűsfoltosság vírus	Szőlő, őszibarack, földieper
	Arabis mozaik vírus	Földieper
<i>X. index</i>	Szőlő páfránylevelűség vírus (syn.: szőlő fertőző leromlás vírus)	Szőlő
<i>X. intermedium</i>	Dohány gyűrűsfoltosság vírus	Szőlő, alma
	Paradicsom gyűrűsfoltosság vírus	Szőlő, alma
<i>X. rivesi</i>	Cseresznye érdeslevelűség vírus	Cseresznye, alma, őszibarack
	Dohány gyűrűsfoltosság vírus	Szőlő, cseresznye
	Paradicsom gyűrűsfoltosság vírus	Szőlő, alma, cseresznye
<i>X. tarjanense</i>	Dohány gyűrűsfoltosság vírus	Szőlő, alma
	Paradicsom gyűrűsfoltosság vírus	Szőlő, alma, cseresznye

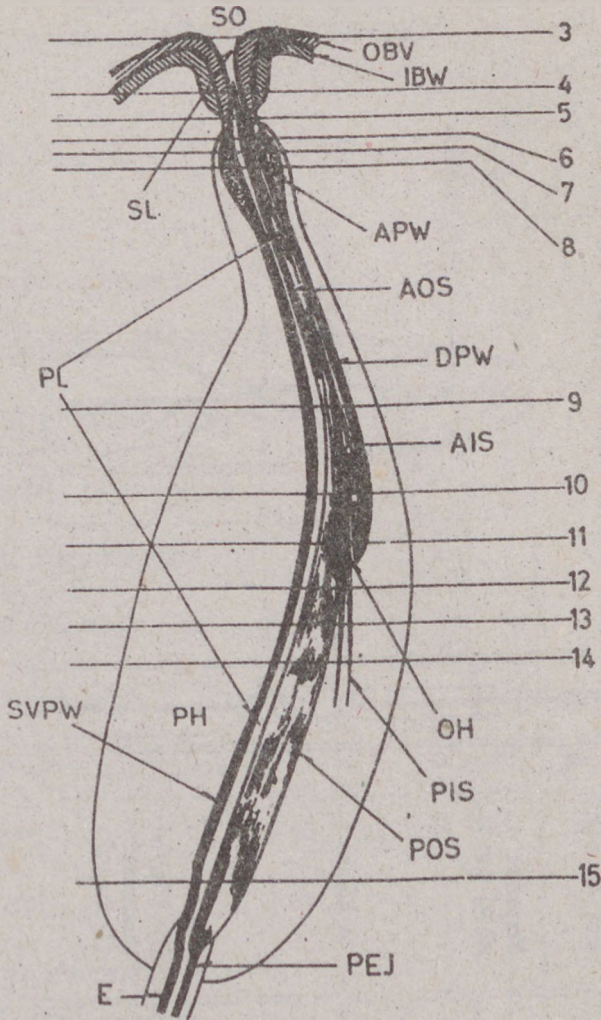
Az egyes nemzetségekbe tartozó fonálférgék az általuk felvett vírusokat szájszervük és emésztőrendszerük különböző helyein (33. ábra) őrzik meg. A 3-10 mm hosszúságú, kifejlett *Longidorus*-fajok a 200 μm hosszú és 1,4 μm átmérőjű szipókával (szájszurony) veszik fel a vírust, és a vezető hüvely barázdáiban őrzik meg. Egy új vektorfaj a *Longidorus arthensis* (6 mm hosszú, 0,07 mm széles, 0,18 mm szipóka hosszúság), amely a cseresznye rozettásodás vírus vektora (Brown et al., 1994; Kunz, 1998; Brown et al., 1998). A *Xiphinema*-fajok (3-10 mm hosszúak, szipóka hosszúsága = 200 μm , szipóka átmérő = 0,4 μm) a nyelőcső üregeiben, a *Trichodorus*-fajok (1 mm hosszúak, a szipóka hosszúsága = 50 μm) a garat (torok) teljes hosszában őrzik meg a vírusokat (34. ábra).

10.2.4. Tripszek

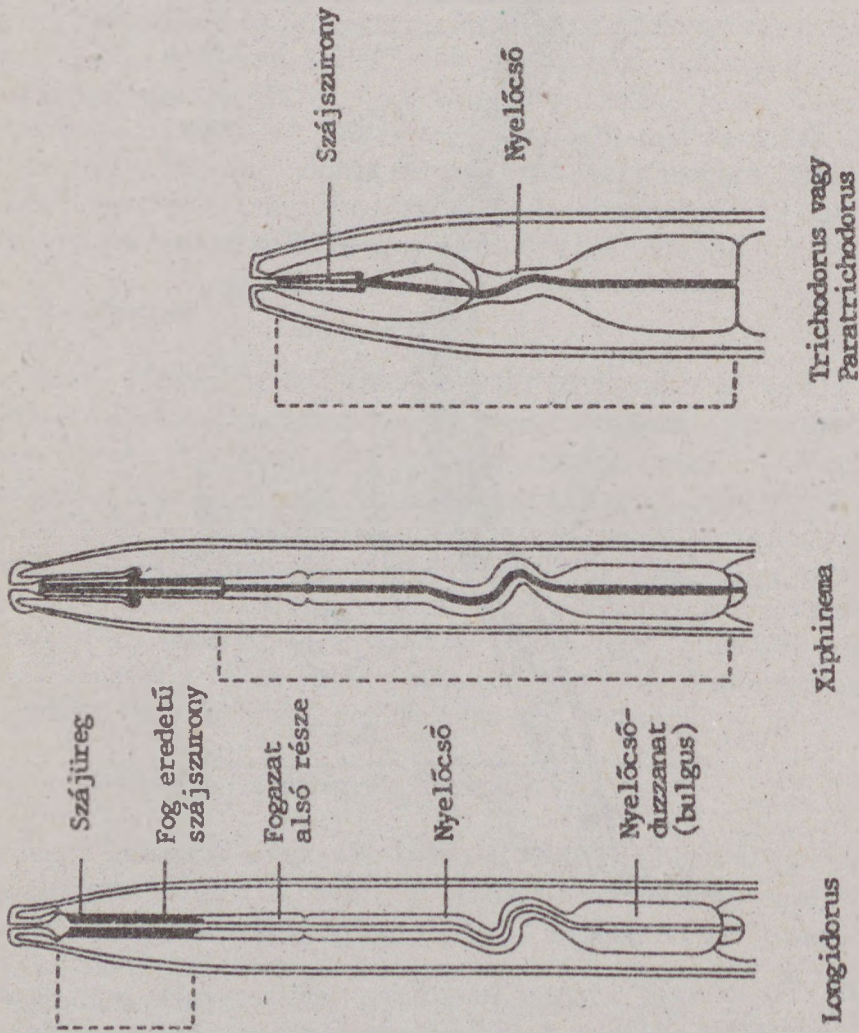
Az utóbbi években igen jelentős szerepet játszanak a különböző tripsz-fajok, amelyek a dísz- és zöldségnövényeket, valamint a dohányt fertőző *tospovirus*ok átvitelében fontosak. Ismereteink szerint a *Tospovirus* nemzetségbe tartozó vírusok (12 vírusfaj) nyolc tripsz fajjal terjednek (14. táblázat). Az egyik legismertebb tripsz-faj a *Thrips tabaci* (35. ábra), a paradicsom bronzfoltosság vírus legfontosabb vektora. A tripszekkel átvihető vírusok általában a perzisztens ill. cirkulatív vírusok csoportjába tartoznak, de ismertek olyan kutatási eredmények is, melyek szerint a lárvák képesek a vírust 30 perc alatt is felvenni, ill. leadni (fertőzni). A tripszekkel átvihető vírusok vektoraikban szaporodnak.

10.2.5. Molytetvek (fehérlegyek, liszteskék)

Az újabb kutatások során vált ismertté, hogy korábban a *Closterovirus* nemzetségbe tartozó vírusok egy része nem levéltetvekkel, hanem molytetvekkel terjed. Ezeket a vírusokat – amelyek kétkomponensűek és molytetvekkel terjednek – újabban egy új nemzetségbe (*Crinivirus*) sorolják, amelynek típus tagja a saláta fertőző sárgaság vírus. Az utóbbi években jelentősen megnövekedett a molytetvekkel terjedő vírusok száma. Figyelemre méltó, hogy Kaliforniában 1970 és 1990 között a *Bemisia tabaci* populációja 1600-szorosára növekedett. Ennek pontos oka ismeretlen, de feltételezhetően a globális felmelegedésre, a szintetikus, szerves inszekticidek használata következtében fellépő vegyszerrezisztenciára és a nemzetközi szaporítóanyag-csere megnövekedésére vezethető vissza. A különböző molytetvekkel átvihető néhány vírus nevét és az átvitel típusát a 15. táblázat tartalmazza.



33. ábra. A *Trichodorus christei* fonálféreg szájszervének sematikus ábrázolása. AOS = A külső szurony elülső vége a szájüreg első részébe illeszkedik, OH = A középtájon a külső szurony hátoldalán üreg nyílik, amely kivezeti a belső szuronyt, SO = Szájnyílás, E = Nyelőcső, AIS = Elülső, belső szurony, APW = Garat elülső fala, DPW = Garat hátoldali fala, IBW = Belső testfal, OBV = Külső testfal, PEJ = A garat és a nyelőcső találkozási pontja, PH = Garat, PIS = Belső szurony hátsó fele, PL = Garatüreg, POS = Külső szurony hátsó fele, SL = Szájnyílás, SVPW = Garat hasoldali fala. [Hirumi et al., 1968 után].

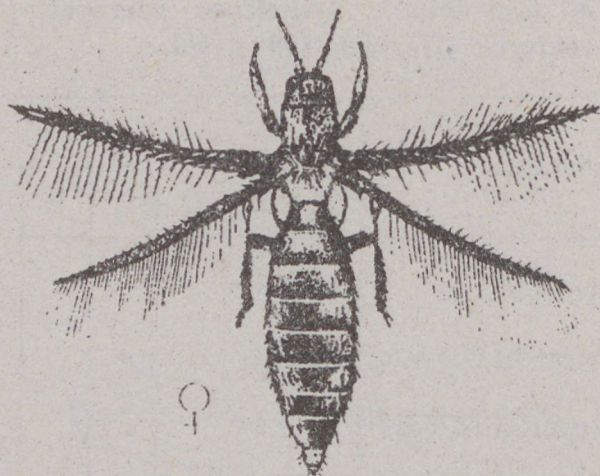


34. ábra. A vírusok megőrzésének helyei (szaggatott vonallal jelezve) a *Longidorus*, *Xiphinema* és a *Trichodorus* vagy *Paratrichodorus* fonálférgekben. [Taylor, 1980 után].

14. táblázat. A *tospovirusok* átvitelében szerepet játszó tripsz-vektorok. [Horváth, 1999 után].

<i>Tospovirusok</i>	Vektorok ¹							
	A	B	C	D	E	F	G	H
Paradicsom bronzfoltosság	+	+	+	+	+	+		
Paradicsom klorotikus foltosság	+	+		+				
Földimogyoró gyűrűsfoltosság	+	+						
Impatiens nekrotikus foltosság	+		+					
Földimogyoró rügynekrózis							+	
Görögdinnye ezüsfoltosság							+	
Dinnye foltos hervadás							+	
Chrysanthemum szárnekrózis	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni
Cukkíni letális klorózis	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni
Iris sárga foltosság	+				+			
Földimogyoró klorotikus foltosság								+
Görögdinnye rügynekrózis vírus	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni

¹A = *Frankliniella occidentalis*, B = *F. schulzei*, C = *F. fusca*, D = *F. intonsa*, E = *Thrips tabaci*, F = *T. setosus*, G = *T. palmi*, H = *Scirtothrips dorsalis*, ni = nem ismert.



35. ábra. *Thrips tabaci* a paradicsom bronzfoltosság vírus vektora. [K.M. Smith szívessége folytán].

15. táblázat. Molytetvekkel terjedő *crinivirusok*.

Vírus neve	Molytetű vektor	Átvitel típusa ¹
Abutilon mozaik vírus	<i>Bemisia tabaci</i>	P
Szójabab ráncoslevelűség vírus	<i>B. tabaci</i>	P
Édesburgonya klorotikus törpülés vírus	<i>B. tabaci</i>	P
Uborka klorotikus foltosság vírus	<i>B. tabaci</i>	P
Paradicsom fertőző klorózis vírus	<i>Trialeurodes vaporariorum</i>	P
Paradicsom klorózis vírus	<i>T. vaporariorum</i> <i>T. abutilonea</i> <i>B. tabaci</i> <i>B. argentifolii</i>	P
Saláta fertőző sárgaság vírus	<i>B. tabaci</i>	SP

¹P = Perzisztens, SP = Szemiperzisztens vírus.

Indirekt fluoreszcens-mikroszkópos vizsgálatokkal tanulmányozták a Geminiviridae családba tartozó *begomovirusok* (pl. paradicsom foltosság vírus, káposzta levélgöndörödés vírus) lokalizációját molytetű vektorokban (*Bemisia tabaci*). Megállapították, hogy mindkét vírus a Malphigiedényekben és a középbélben lokalizálódik, a paradicsom foltosság vírus pedig a nyálmirigyekben is. Feltehetően ezek a vírusmegőrzés helyei a molytetű vektorokban (36. ábra).

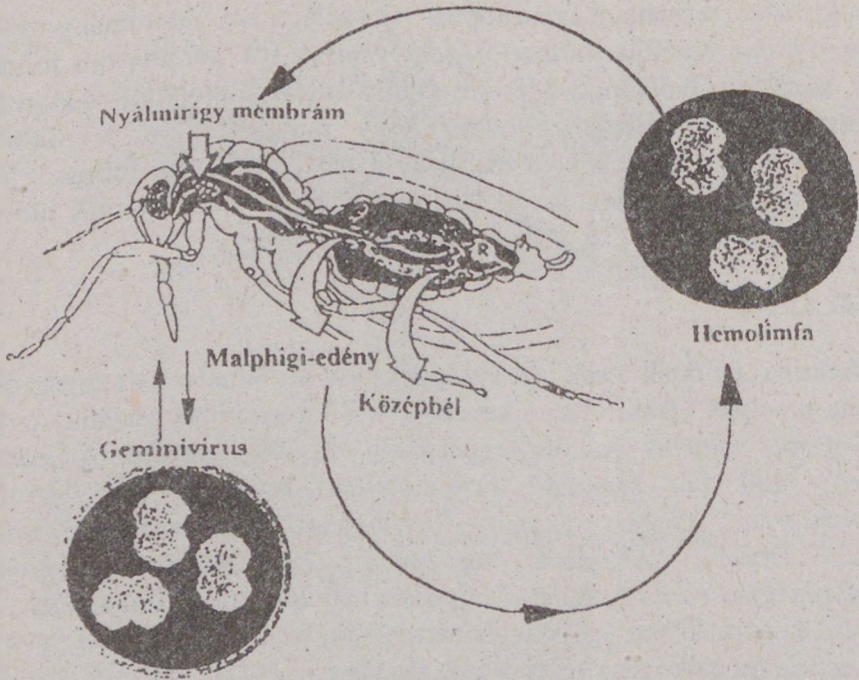
10.2.6. Atkák

Az Acarina rendnek csak az Eriophyoidea családjába tartoznak olyan állatok, amelyek vírusátvitelre képesek. A Tetranychidae családba tartozó *Tetranychus telarius* vektorszerepét nem sikerült igazolni. A jelentős, mintegy 400 fajt számláló Eriophyoidea család 8 faja bizonyult vírusvektornak: *Abacarus hystrix*, *Aceria ficus*, *A. tosichella*, *A. tulipae*, *Aculus fockeui*, *Eriophye insidiosus*, *Phyllocoptes fructiphilus*, *Cecidophyopsis ribis*. A nőnemű egyedek 150-200 µm, a hímneműek 140-180 µm hosszúak. Az egyik legismertebb faj az *Aceria tulipae*, amely a búza csíkos mozaik vírus vektora (37. ábra).

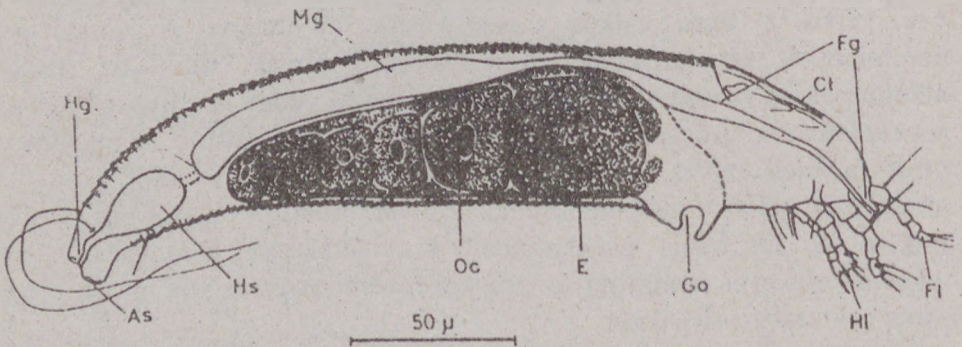
Az *Aceria tulipae* atkának különböző növényekre adaptálódott törzsei, ún. fiziológiai törzsei vannak, amelyek eltérő hatékonyságúak a vírus átvitelében. A búzáról származó törzs a leghatékonyabb, mintegy 84-92%-ban képes a búza csíkos mozaik vírus átvitelére. A vírusátviteli tanulmányok azt igazolták, hogy mind a lárvák, mind az imágók alkalmasak a vírusátvitelre. Figyelemre méltó, hogy a vírus-atkavektor kapcsolatban a vírusgazdanövény nem okvetlen tápnövénye az atkának. A vírus felvételi szívás általában 15 perc, de az optimális idő 1 óra után következik be. A vírus perzisztenciája a vektorban 6-9 napig tart. A búza csíkos mozaik vírus partikulumait kimutatták az *Eriophyes tulipae* atkavektorban (pl. nyálmirigyekben, középbélben), és ez arra mutat, hogy a vírus vektorában cirkulatív.

10.3. Nem perzisztens (stylet-borne) vírusok és terjedésük

A nem perzisztens, vagy stylet-borne vírusok (pl. burgonya Y-vírus) elsősorban a levélparenchimában lokalizálódnak (38. ábra A), mechanikailag könnyen átvihetők, és főleg mozaik tüneteket okoznak. A nem perzisztens vírusok alapvető tulajdonságai a következőkben foglalhatók össze: (a) a felvételi szívás után a rovar azonnal fertőzőképes



36. ábra. A geminivírusok lokalizációs helyei a *Bemisia tabaci* molytetű vektorban. R = Rektális mirigy (víz visszaszívó mirigy). [Hunter, 1998 után].



37. ábra. *Aceria tulipae* atka sematikus rajza. Fg = Előbél, Mg = Középbél, Hg = Utóbél, Ct = Fejtör, Fl = Mellső lábak, Hl = Hátsó lábak, Go = Ivarszerv nyílása, E = Tojás, OC = Érett petesejt, Hs = Az utóbél végbélszerű zsákja, As = Anális tapadókorong. [Paliwal és Slykhuis, 1967 után].



38. ábra. Szívogató levéltetvek sematikus ábrázolása. A : Nem perzisztens (stylet-borne) vírus felvétele az epidermiszből, B: Perzisztens (persistent vagy circulative) vírus felvétele a floem szövetből. [Watson, 1967 után].

lesz, inkubációs idő nincs; (b) a forrásnövényen való táplálkozás idejének növekedésével a vektor fertőzőképessége csökken; (c) a vírusátviteli képesség a felvételi szívást megelőző éheztetéssel növelhető; (d) a vektorok egészséges növényen történő szívogatás közben fertőzőképességüket hamar elveszítik; (e) a vírusok a vektor szipókájának csúcsi barázdáiban helyezkednek el; (f) a vírus felvételét követő vedlés a fertőzőképességet nagymértékben csökkenti; (g) a vektor testüregébe mesterségesen bejuttatott vírussal a rovar nem lehet fertőzővé tenni; (h) a vírusok a rovar hemolinfájából nem nyerhetők vissza; (i) a nem-perzisztens vírusoknak nincsenek speciális vektoraik. A virológiában a nem perzisztens (stylet-borne) vírusok elnevezésére az „externally borne” vírus kifejezést is használják (Hull, 1994).

10.4. Perzisztens (persistent) vagy cirkulatív (circulative) vírusok és terjedésük

A perzisztens, vagy cirkulatív vírusok a floemben vagy a xylemben lokalizálódnak (38. ábra B). Általában ún. sárgaságtípusú betegségeket idéznek elő, mechanikailag nem, vagy nehezen vihetők át. Legismertebb cirkulatív vírus a burgonya levélsodródás vírus és az árpa sárga törpülés vírus, amelyek levéltetvekkel terjednek. A vírus-vektor kapcsolat főbb jellemzői a következők: (a) a forrásnövényen való táplálkozás idejének

növekedésével a vektor fertőzőképessége nő; (b) a vírusátviteli képességet a felvételi szívás előtti éheztetés nem befolyásolja; (c) a vírus felvétele és az első eredményes fertőzés között meghatározott idő telik el, ezalatt a vektor még fertőzőképtelen. Az inkubációs idő addig tart, amíg a kórokozó az utóbélből a hemolimfa rendszeren keresztül a melléknyálmirigybe jut; (d) az inkubációs idő letelte után a vektorok fertőzőképességüket sokáig, gyakran életük végéig megőrzik; (e) a vektor fertőzőképességét a vedlés nem befolyásolja; (f) a vektor fertőzővé tehető a testüregébe mesterségesen bejuttatott vírussal; (g) a vírus visszanyerhető a vektor hemolimfájából; (h) a cirkulatív vírusok vektorspecifikusak: általában egy, vagy kevés vektorral rendelkeznek. A perzisztens vírusok elnevezésére az „internally borne” kifejezést is használják (Hull, 1994).

A perzisztens ill. cirkulatív vírusok két csoportba sorolhatók: (a) propagatív vírusok, és (b) nem propagatív vírusok. A propagatív vírusok vektoraikban szaporodnak, a nem propagatív vírusok vektoraikban nem szaporodnak. Levéltetű vektoraikban szaporodó propagatív vírusok pl. a *Rhabdovirus* nemzetség tagjai (16. táblázat). A Rheoviridae és a Rhabdoviridae családba tartozó vírusfajok, valamint a *tenuivirusok* és *marafivirusok* kabócákkal terjedő vírusfajai is a propagatív vírusok közé tartoznak. Ezek a vírusok egy látens periódust követően válnak fertőzővé, miután a vektor szöveteit (nyálmirigyek, zsírtestek stb.) is megbetegítették. A propagatív vírus-vektor kapcsolat általános jellemzői a perzisztens ill. cirkulatív vírusoknál leírtakon kívül az alábbiakban foglalhatók össze: (a) a vírus a vektor testében hosszú ideig megmarad, sőt gyakran tojásaik is fertőződnek; (b) a vírus mechanikai úton növényről növényre átvihetetlen, de a vírussal fertőzött levéltetvek szövetnedvével az egészséges levéltetvekbe átvihető.

A nem propagatív, cirkulatív vírusok közé sorolhatók a *Luteovirus* nemzetség vírusfajai. Ezekre a vírusokra jellemző, hogy a levéltetű átvitelnél egy speciális kapcsolatra (interakció) van szükség a vírus köpenyfehérje és a levéltetű nyálmirigyek receptorhelyei között. A *luteovirusok*nak éppen ezért igen speciális vektorfajaik (vektortörzs) vannak. Ezt nevezzük vektorspecifikusságnak. A kabócákkal terjedő *geminivirusok* egy része szintén a perzisztens ill. a cirkulatív vírusok nem propagatív csoportjába tartoznak.

16. táblázat. *Rhabdovirusok* kimutatása levéltetű vektoraikban. [Sylvester és Richardson, 1992 után].

Vírus	Levéltetű gazda	Levéltetű szövet ¹										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Brokkoli nekrotikus sárgaság	<i>Brevicoryne brassicae</i>	+		+	+		+					
Saláta nekrotikus sárgaság	<i>Hyperomyzus lactucae</i>	+	+	+	+	+	+	+				+
Málna érklorózis	<i>Aphis idaei</i>	+	+		+			+				
Csorbóka sárgaerűség	<i>Hyperomyzus lactucae</i>	+	+		+	+	+	+	+			
	<i>Myzus persicae</i>	+	+	+	+		+	+	+			
Eper levélfodrosodás	<i>Chaetosiphon jacobii</i>	+	+	+	+	+	+	+		+		

¹A számok jelentése: 1 = Emésztőcsatorna, 2 = Nyálmirigyek, 3 = Légcső, 4 = Izom, 5 = Mycetoma, 6 = Zsírszövetek, 7 = Idegszövetek, 8 = Szaporítószervek, 9 = Szív, 10 = Vértestek, 11 = Hámszövet.

10.5. Szemiperzisztens (semipersistent) vírusok és terjedésük

E csoportba tartozó vírusok a perzisztens és a nem-perzisztens csoport közötti átmenetet képviselik. A szemiperzisztens vírusok mechanikailag általában nem vihetők át, vagy átvitelük nehéz (pl. répa sárgaság vírus). A vírus-vektor kapcsolat főbb tulajdonsága az, hogy (a) a vektor rövidebb és hosszabb vírusfelvételi szívás után is képes leadni a vírust; (b) a vektor felvételi szívás előtti éheztetése a vírusátvitel eredményességét nem befolyásolja és (c) a vektor fertőzőképességére a vedlés nincs hatással.

10.6. Kettős (bimodal) átvitel és terjedés

Viszonylag kevés azoknak a vírusoknak a száma, amelyek ún. „kettős átvitel”-módszerrel (nem perzisztens és szemiperzisztens) terjednek. Ezek közé a vírusok közé tartozik a karfiol mozaik vírus és a borsó maggal átvihető mozaik vírus. Ezeknek a vírusoknak a levéltetvekkkel (pl. *Myzus persicae*) történő felvételi szívás idejét vizsgálva megállapították, hogy azok eltérő görbét mutatnak. A vírus-leadási (fertőző szívás) időt tekintve pedig megállapították, hogy a két görbe egyike szerint a vírusátvitel ideje rövid, a másik görbe szerint pedig hosszú.

11. A VÍRUSOK IZOLÁLÁSA

A vírusok alapvető tulajdonságait akkor lehet tanulmányozni és meghatározni, ha a vizsgálat objektuma (a vírus) megfelel az ún. Koch-féle posztulátumoknak ill. követelményeknek. Ezek a következők: (a) a vírus a betegséggel együtt fordul elő, (b) a vírus a beteg növényből izolálható (elkülöníthető) és tiszta tenyészetbe hozható, (c) a vírussal inokulált egészséges növényeken a betegség reprodukálható, (d) a vírussal inokulált beteg növényekből a vírus visszaizolálható és aktív állapotban tartható. Az izolálás ill. izolálhatóság a vírusok tanulmányozásának alapvető feltétele. A vírusok izolálásukat követően vírusra specifikus gazdanövényekben (tesztnövények vagy indikátornövények) laboratóriumi (üvegházi) körülmények között *in vivo* is fenntarthatók. A vírusok gazdanövényeikben *in vivo* rövidebb-hosszabb ideig (néhány hétig, esetleg éveken át) fenntarthatók. A fennmaradás (aktív állapotban maradás) gazda-vírus kapcsolatoktól függően változó. Lágyszárú növényekben rövidebb, fás szárú növényekben hosszabb ideig fennmaradhatnak a vírusok. A vírusok *in vitro* (tisztított állapotban, CaCl_2 -felett szöveti kiszáritással alacsony hőmérsékleten, növényi szövetben mélyhűtött állapotban) hosszabb ideig is fenntarthatók. Az *in vivo* és *in vitro* fenntartott vírusokat aktivitásuk megőrzésének biztosítása miatt rendszeresen ellenőrizni kell. Az eltarthatóság ideje függ a (a) vírustól ill. vírustörzstől, (b) a donor ill. akceptor gazdanövénytől, (c) az eltartás során alkalmazott módszertől, és a (d) külső körülményektől.

A vírusok pontos identifikációja során két alapvető módszer-csoportot lehet megkülönböztetni: elemi módszereket, vagy diagnosztikai fázist, ill. alapvető vizsgálati módszereket, vagy leíró fázist. Az elemi módszerekhez az alábbi vizsgálatokra van szükség: (a) a betegség reprodukálása az izolált vírussal, (b) gazdanövénykör megállapítása, (c) makroszimptómák (külső tünetek) kifejeződése (leírása), (d) átviteli módszerek tisztázása, (e) a víruspartikulumok típusa (külső morfológia), (f) mikroszimptómák (belső tünetek, citopatológia) leírása fény- és elektronmikroszkópos vizsgálatok alapján, (g) szerológia, (h) *in vitro* tulajdonságok (hőinaktiválási pont, eltarthatóság, hígíthatóság, eltarthatóság CaCl_2 felett, eltarthatóság mélyhűtött állapotban) megállapítása, (i) keresztvédettség (cross protection) megléte vagy hiánya. Ezek a vizsgálatok az izolált vírussal (vírusizolátum) elvégezhetők. Az alapvető vizsgálati módszerekkel a vírus csak tisztított állapotban vizsgálható, ehhez elengedhetetlen feltétel az

olyan vírusszuszpenzió, amely biológiailag aktív, érintetlen, és nem tartalmazza a gazdanövény anyagait. Ilyen vírusszuszpenzió csak vírustisztítással állítható elő.

12. A VÍRUSOK TISZTÍTÁSA

A vírusok tisztításához általános (minden vírusra azonos) módszer nem áll rendelkezésre. Az egyes módszerek a vírus és a gazdanövény tulajdonságaitól függően igen jelentős mértékben eltérhetnek (Dijkstra és De Jager, 1998; Foster és Taylor, 1998; Gáborjányi, 1999). Különösen ügyelni kell pl. a multikomponensű vírusok tisztítására azért, mert a tisztítási módszerek során alkalmazott kémiai anyagok a vírus 1-1 komponensét inaktiválhatják. A vírusok tisztításának módszerei, noha kisebb-nagyobb mértékben eltérnek egymástól, alapvetően az általános „lépések”-ben megegyeznek. Az általános, minden módszerre érvényes vírustisztítási eljárásoknál az alábbi szempontokra kell tekintettel lenni: (a) a legnagyobb víruskoncentrációt és szisztemikus tüneteket mutató inhibitor-mentes gazdanövényt kell kiválasztani, (b) a vírussal fertőzött növény szöveteinek feltárása és homogenálása, és a (c) a nyers növényi szövet (homogenátum) derítése.

Az első (a) szempontra tekintettel általánosságban megállapítható, hogy a fiatal, szisztemikusan fertőzött növény levele tartalmazza a vírust (egyres vírusokat) a legnagyobb koncentrációban. Ez azonban nem általános. A tarlórépa sárga mozaik vírus maximális koncentrációját csak idősebb *Brassica* növényekben éri el. A burgonya M-vírus tisztításával kapcsolatban végzett kísérleteink során megállapítottuk, hogy a vírus maximális koncentrációját *Lycopersicon esculentum* gazdanövényben csak az inokulációt követő 30. nap után érte el. A víruskoncentráció ellenőrzése a növényekben a tisztítási folyamat alapvető követelménye. A burgonya M-vírus tisztításának egyes lépéseit az alábbiakban mutatjuk be:

- A. Burgonya M-vírrsal fertőzött paradicsom (*Lycopersicon esculentum*) növény 100 g levelének homogenálása 200 ml McIlvaine (pH 7,0; 0,18 M) pufferben 1-2 percig „Waring blender” (Turmix) készülékben.
- B. Vírushomogenátum centrifugálása 20 percig 6000 rpm (4000g)
 —→ üledék eltávolítva
- C. Felülúszó centrifugálása 60 percig 30 000 rpm (78 400 g)
 —→ felülúszó eltávolítva

D. Szuszpenzió centrifugálása 10 percig 6000 rpm (4000 g)
 → üledék eltávolítva

E. Felülúszó centrifugálva 3,5 óráig 22 500 rpm (51 500 g)
 Spinco ultracentrifugával (SW 25,1 rotorral) 16 ml 20%-
 os cukoroldatban

→ felülúszó eltávolítva, üledéket 4 ml McIlvaine
 (pH 7,0; 0,18 M) pufferrel feloldani és 12 óráig
 pihentetni

F. Szuszpenzió centrifugálva 10 percig 6000 rpm (4000 g)
 ↓
 → szediment eltávolítva

G. Felülúszó = Részlegesen tisztított burgonya M-vírus

Az McIlvaine (pH 7,0; 0,18 M) puffer összetétele a következő: 100 ml desztillált víz, 24,9 g dinátrium-hidrogén-foszfát ($\text{Na}_2\text{HPO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$) + 3,6 g citromsav ($\text{C}_6\text{H}_8\text{O}_7 \times \text{H}_2\text{O}$) + 4,5 g nátrium-dietil-ditio-karbamát ($\text{C}_5\text{H}_{10}\text{NNaS}_2 \times 3\text{H}_2\text{O}$) + 1 ml tioglikolsav (HSCH_2COOH) + 50 ml etiléter ($\text{C}_2\text{H}_5\text{OC}_2\text{H}_5$) + 50 ml szén-tetraklorid (CCl_4).

A második (b) szempontnál igen lényeges kérdés a homogenálás során alkalmazott puffer típusa, összetétele és pH-ja. Általában a semleges pH-jú pufferek terjedtek el, de egyes vírusok (pl. rozsnok mozaik vírus) tisztításánál savas puffert használnak. A vírus extrahálása igen kényes művelet, ezért az alacsony hőmérsékleten (4-5 °C) végzett laboratóriumi munka nagyobb biztonságot jelent. A harmadik (c) szempont – amelynek során ún. extraháló szereket (széntetraklorid, kloroform) használnak – során ügyelni kell a centrifugálás során a helyes fordulatszám és időtartám megválasztására és az egyes szűrési eljárások kombinálására. A cukorgradiens centrifugálás előnye abban van, hogy olyan víruspartikulumok, amelyek a differenciál-centrifugálással nem frakcionálhatók, ezzel a módszerrel elválaszthatók. További előnye az, hogy abban az esetben, ha a multikomponensű vírusok ülepedési állandósága eltér egymástól, akkor ezeknek a vírusoknak az egyes komponensei is elválaszthatók egymástól. A tisztított vírusoldat koncentrációját spektrofotométerben lehet ellenőrizni; ennek extinkciós együtthatója, az adott ultraviola (UV) fényben mért (260 nm) fényelnyelésből kiszámítható jellemző érték.

13. A VÍRUSOK DIAGNOSZTIKÁJA

A vírusok diagnosztikai módszerei igen kiterjedtek és ma már igen komoly technikai feltételekhez kötöttek. A diagnosztikai módszerek általában négy csoportba sorolhatók: (a) a vírusok biológiai aktivitását vizsgáló módszerek, (b) a víruspartikulumok fizikai tulajdonságait megállapító módszerek, (c) a vírusfehérjék tulajdonságait vizsgáló módszerek, és (d) a vírusnukleinsav(ak) tulajdonságait megállapító módszerek.

13.1. Biológiai módszerek

A vírusok biológiai aktivitásának megállapításával kapcsolatos módszerek kiterjednek az indikátornövényekre és a makroszimptómákra, a gazdanövénykörre, a vírusátviteli lehetőségekre, a citológiára és a mikroszimptómákra, valamint a komplex fertőzések differenciálására (szeparálási módszerek). A gazda-vírus és a gazda-vírus-vektor kapcsolatokat befolyásoló környezeti és egyéb tényezők (genotípus, fenotípus stb.) igen jelentős mértékben befolyásolják a kórmeállítását, éppen ezért ezek a módszerek – noha nélkülözhetetlenek – egyedül igen megbízhatatlanok a vírusok diagnosztikájában.

13.2. Fizikai módszerek

A víruspartikulumok fizikai tulajdonságainak vizsgálatán alapuló módszerek, mint pl. a stabilitás mérése, a fizikai-kémiai tulajdonságok (sűrűség, szedimentáció és diffúzió) vizsgálata, UV-abszorpciós spektrum megállapítása, elektroforézis, ultracentrifugálás, elektronmikroszkópia, a tisztított vírus kémiai vizsgálata, radioizotóp-vizsgálatok *in vivo* és *in vitro* magas színvonalú laboratóriumi műszerparkot tételeznek fel. Ezek a laboratóriumi vizsgálati módszerek egzaktak, környezeti hatásoktól függetlenek, és ezáltal objektív vírusdiagnosztikai „részeredményekkel” járulnak a vírusdiagnózishoz.

A nevezett módszerek közül a legelterjedtebb az elektronmikroszkópos módszer, amelyet 50 évvel ezelőtt, 1939-ben, Németországban alkalmaztak először. Ismert, hogy az elektronok (katódsugarak) hullámhossza mintegy százezred része a látható fénynek; ezt a törvényszerűséget használják fel az elektronmikroszkóppal. A felgyorsított elektronokkal működtetett elektronmikroszkóp feloldóképessége 20 Å-ig növelhető, s ez mintegy 200 ezer x-es nagyítást tesz lehetővé. A mai modern elektronmikroszkópok már

0,2 nm átmérőjű részleteket is láthatóvá tesznek, és alkalmasak belső struktúrák tanulmányozására is. Az elektronmikroszkóp legnagyobb jelentősége abban van, hogy segítségével megállapítható (a) a víruspartikulum alakja, (b) a víruspartikulum mérete, (c) külső és belső struktúrája, (d) az aggregáció vagy kristályosodás, (e) a víruspartikulumok mennyisége és (f) a tömegsűrűség. Ezek a tulajdonságok nemcsak a vírusidentifikálásban, hanem a vírus-taxonómiában is igen fontosak. Új vírusok leírásánál az elektronmikroszkóp nélkülözhetetlen. Az elektronmikroszkópos módszerek közül legelterjedtebb az ún. negatív festéses módszer, amely a fertőzött növényekben lévő virionokat úgy mutatja ki, hogy a vírustartalmú növény szövetnedvet, vagy a tisztított vírusoldatot nagy molakulatömegű nehézfém-sókkal (pl. uranil-acetát $[UO_2(CH_3 - COO)_2]$) megfesti. Tekintettel arra, hogy az elektronszóró nehézfém-ionokat a virionok nem adszorbeálják, ezért a virionok az elektronmikroszkóp képernyőjén a sötét háttérben jól láthatóvá válnak. A virionok méretének megállapítása az izometrikus vírusok esetében egyszerűbb feladat, ui. az izometrikus víruspartikulumok mérete (ugyanazon vírus esetében) nem tér el egymástól jelentősen. Nagyobb gondot jelent a pálcika és a fonál alakú vírusok méretének meghatározása, ui. ezeknél a vírusoknál viszonylag jelentős eltérések lehetnek a normál hosszúság tekintetében. A víruspartikulumok hosszúságméretének megállapítására több javaslat is született. Általában az a gyakorlat, hogy megméri 200-300 vírusrészecske méretét, ezek közül kiválasztják azt az 5 vírusrészecskét, amelynek legnagyobb a mérete, majd figyelembe veszik, hogy az 5 legnagyobb méretet mutató víruspartikulából melyik az a három vírusrészecske, amelyik legnagyobb számban fordult elő. Ezeknek a legnagyobb számban előforduló vírusrészecske-méreteknak az átlaga a fő maximumérték, amely az adott vírus méretének felel meg.

Az egyéb elektronmikroszkópos módszerek közül még jól ismert az immun-elektronmikroszkópos módszer (ISEM, *immunosorbent electron microscopy*), a dekorációs módszer (DM, *decoration method*) és az arannyal jelölt antitest dekorációs módszer (GLAD, *gold label antibody decoration*). Ez utóbbi elektronmikroszkópos módszerek a vírus szerológiai vizsgálatával kombináltnak teszik lehetővé a vírusok meghatározását. Nagyon érzékeny módszerek, és olyan vírusok kimutatására is alkalmasak, amelyek pl. – az alacsony víruskoncentráció miatt – a negatív festéses módszerrel nem mutathatók ki.

13.3. Fehérjevizsgálati módszerek

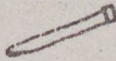
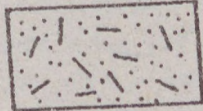
A vírusfehérjék vizsgálatán alapuló módszerek közül a szerológia és az immun-elektroforézis a legismertebb. A két módszer közül a szerológia és annak különböző módszerei a legelterjedtebbek. Mindegyik szerológiai vizsgálat alapja a vírusspecifikus antiszérum előállítása, amelynek sematikus rajzát a 39. ábra szemlélteti. Valamennyi szerológiai reakció alapelve az a felismerés, hogy ha melegvérű állat vérébe nagy molekulatömegű fajidegen anyag (ebben az esetben a vírus köpenyfehérjéje) kerül, akkor az állat vérsavójában ellenanyag képződik. Az ellenanyag (antitest) vagy immunglobulin (Ig) a neki megfelelő antigént (vírus köpenyfehérjét) felismeri, ezáltal létrejön az immunválaszreakció. Ez csapadékképződéssel, preapitációs ív vagy gyűrű kialakulásával, színváltozással jár, ami lehetővé teszi a kórokozó (vírus) pontos azonosítását. A szerológiai módszerek közül széles körben alkalmazzák a folyékony közegben történő precipitációs, az agar-gélben történő immundiffúziós (egyszerű, radiál és kettős), az ELISA (direkt- és indirekt kettős szendvics), a monoklón antitest, az immun-elektronmikroszkópos és a fluoreszcens antitest módszereket. Az agar-gél immundiffúziós módszer különösen az izometrikus vírusok kimutatására (vizsgálatára) alkalmas, mivel a 30 nm-nél hosszabb vírusok rosszul diffundálnak az agarban. A módszer kiválóan alkalmas a növényvírusok rokonsági kapcsolatainak megállapítására is (40. ábra).

A szerológiai módszerek közül az ELISA (*Enzyme-linked immunosorbent assay* = enzimhez kötött ellenanyag vizsgálat) módszer a legelterjedtebb. Ennek a módszernek nagy előnye, hogy a morfológiailag eltérő tulajdonságokkal rendelkező vírusok kimutatására – akár növényi nyers szövetnedvben, akár tisztított víruspreparátumban fordulnak elő – is alkalmas. Igen érzékeny módszer, a kimutatható víruskoncentráció kisebb, mint 1-10 ng/ml. Nagy előnye, hogy sorozatvizsgálatokra alkalmas. Az ELISA módszer lényege az, hogy az enzimhez kapcsolt immunszorbens vizsgálatok során a reagensek műanyag felülethez vannak kötve, és a szilárd fázison lejátszódó színreakció (sárga) enzimmel kapcsolt antitest segítségével nyomon követhető. Alapvetően direkt és indirekt ELISA módszert különböztethetünk meg. A direkt ELISA módszernél az enzimet az antitesthez kell kapcsolni, míg az indirekt eljárásnál az enzim olyan molekulához (leggyakrabban protein A-hoz) kapcsolódik, amely az immunglobulint (IgG) felismeri. Az ELISA módszert sematikusan a 41. ábra szemlélteti.

Az immun-elektroforézis az immundiffúzió és az elektroforézis módszerek gélben történő vizsgálatán alapul és komplex antigének szétválasztására alkalmas. Az immun-elektroforézis módszer egyik változata az ún. rocket immun-elektroforézis (Tóbiás et al., 1979; Gáborjányi és Tóbiás, 1984b). Ennek a módszernek a használata során az antigén az antiszérumot tartalmazó gélben elektromos erőter hatására diffundál. A két reagens találkozásakor egy „rakéta” (rocket) ill. kúphoz hasonló precipitációs csík keletkezik, amelynek területe az adott antigén koncentrációjával arányos. Ez a módszer lehetővé teszi, pl. 25 mg levélszövetben jelenlévő 25 ng-tól 10 µg-ig jelenlévő karfiol mozaik vírus kimutatását.

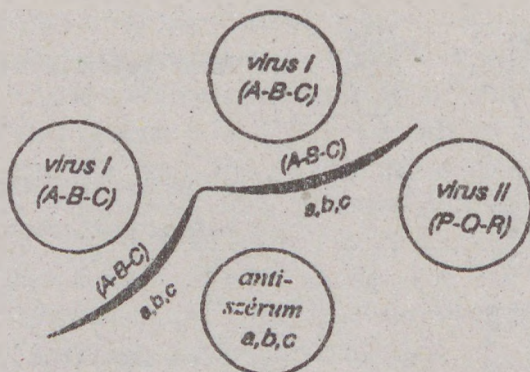
13.4. Vírusnukleinsav vizsgálati módszerek

A vírusnukleinsav(ak) tulajdonságait vizsgáló módszerek közül alapvető jelentőségű annak a megállapítása, hogy a vírusnukleinsav dezoxiribonukleinsav (DNS), vagy ribonukleinsav (RNS), és egyszálú vagy kétszálú-e? A nukleinsavak vizsgálatára és jellemzésére, az ún. nukleinsav hibridizációs módszerek terjedtek el, melyeknek az az alapelve, hogy az egyszálú nukleinsavak specifikus bázispárosodása a komplementaritás szabályai szerint történik. Alapvetően e módszerek három fő lépésből állnak: (a) denaturálás (a kétszálú nukleinsav szálak elválnak egymástól), (b) próba hozzáadás (próba = enzimmal, vagy izotóppal jelölt, a vírus nukleinsav szekvenciájával homológ komplementer RNS (cRNS) vagy DNS (cDNS)), (c) asszociáció (összeépülés). Ezek közé a módszerek közé tartozik a dot-blot, a Southern-blot, a Northern-blot és a szendvics hibridizáció (Dijkstra és De Jager, 1998). Nagy számú minták vizsgálatára a dot-blot hibridizációs módszer terjedt el. Hátránya az, hogy nem teszi lehetővé a nukleinsav méretének megállapítását. A módszert széles körben alkalmazzák a burgonya vírusrezisztenciára nemesítési programban burgonyanövények szkrínelésére, és a *tombusvirusok* rokonsági kapcsolatainak vizsgálatára. A Southern-hibridizációs módszer a DNS tanulmányozására általánosan elterjedt, és főleg a vírusok polimeráz láncreakciós vizsgálata (PCR, polymerase chain reaction) során kapott, ún. „PCR-termékek” azonosításában van nagy szerepe. A Northern-hibridizáció az RNS vizsgálatában és a transzgenikus növényekben a transzgen expressziós mértékének meghatározásában van jelentősége. A szendvics hibridizációs módszer alkalmas a hibridizáló víruspartikulumok megkötésére és az RNS koncentráció meghatározására.

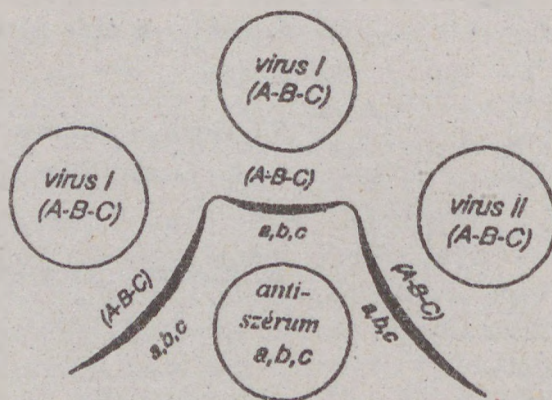
- 
1. Vírus-felzaporítás tesztnövényben
- 
2. Vírustartalmú szövetnedv extrahálása pufferben
- 
3. Vírustisztítás
- 
4. Szedimentálás ultracentrifugálással
- 
5. Sűrűség-gradiens centrifugálás, differenciálás
- 
6. Elektronmikroszkópos vizsgálat
- 
7. Immunizálás
- 
8. Ellenanyag-tartalmú szérumból nyerése vérből
- 
9. Szerológiai vizsgálat

39. ábra. Vírusspecifikus antiszérumból előállításának sematikus ábrázolása. [Meyer-Kahsnitz, 1993 után].

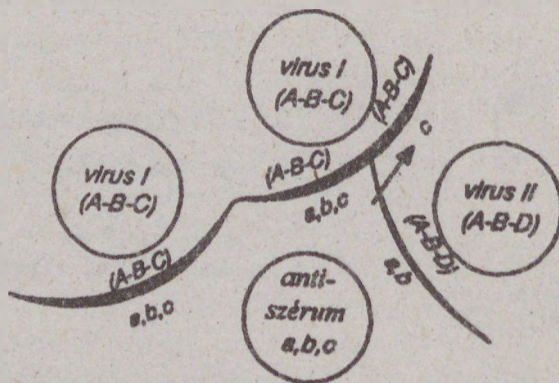
A



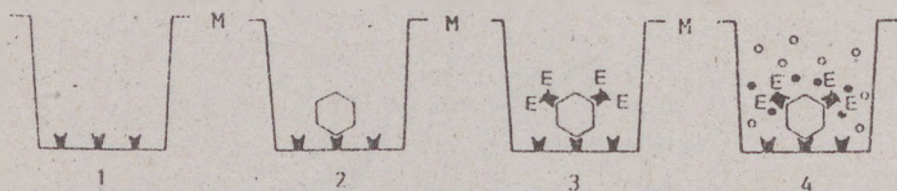
B



C



40. ábra. Precipitációs ívek, amelyek két vírus (I., II.) közötti szerológiai rokonsági kapcsolatot fejeznek ki. A központi lyukban van az antiszérum, a perifériális lyukakban pedig a vizsgálandó növényi minták. A vírus köpenyfehérje epitópjait (a köpenyfehérje azon külső szakasza, amely az antiszérummal lép kapcsolatba) az A, B, C, D, P, Q és R betűk jelölik. Az epitópok kapcsolódása a köpenyfehérje molekulákban és a vírusrészekké kötőjellel és zárójellel vannak jelölve. Az antiszérum az I. vírus A, B, C epitópjai ellen készült, és a, b, c típusú antitesteket tartalmaz, amelyek elkülönülten fordulnak elő. A = Precipitációs csík összeérése esetén a két szomszédos perifériális lyukban lévő minták azonos vírust tartalmaznak. B = A két szomszédos lyukban különböző vírus van, de az epitópjai ugyanazok. C = A két szomszédos perifériális lyukban lévő vírusok között szerológiai rokonsági kapcsolat van, azaz a kétféle vírus (I, II) azonos, de különböző epitópokat is tartalmaz. [Dijkstra és De Jager, 1998 után].



41. ábra. Az ELISA módszer sematikus ábrázolása. 1 = Specifikus antitest adszorbeálása a lemezhez, M = Mosás, 2 = vírustartalmú minta hozzáadása, 3 = Enzimmal kapcsolt specifikus antitest hozzáadása, 4 = Enzim szubsztrátum hozzáadása. [Clark és Adams, 1977 után].

Összefoglalva megállapítható, hogy a vírusok identifikálásában az ELISA szerológiai vizsgálat különböző módszerei, a nukleinsav hibridizációs módszerek és az immun-elektronmikroszkópos módszer a legelterjedtebb. Egyik módszer sem privilegizálható, ui. a módszerek használata vírustól és gazdanövénytől függően élvez elsőbbséget vagy szenved hátrányt. A rózsát fertőző vírusok identifikálásában, pl. az immun-elektronmikroszkópos módszer 100-szor érzékenyebb, mint az egyéb vírusoknál igen érzékeny ELISA módszer. Az immun-elektronmikroszkópos módszer azért érdemel kiemelt jelentőséget, mert vele egy időben meghatározható a víruspartikulum morfológiája és szerológiai specifitása is.

14. A VÍRUSOK ÖKOLÓGIÁJA ÉS EPIDEMIOLÓGIÁJA

A vírusoknak minden élőlénnel (szervezettel) közös tulajdonsága az, hogy a rendelkezésre álló körülmények között szaporodnak (reprodukálódnak), elterjednek és fennmaradnak. Mint az örökítő anyag hordozói, és mint betegségeket kiváltó tényezők, számos ökológiai és epidemiológiai problémát vetnek fel.

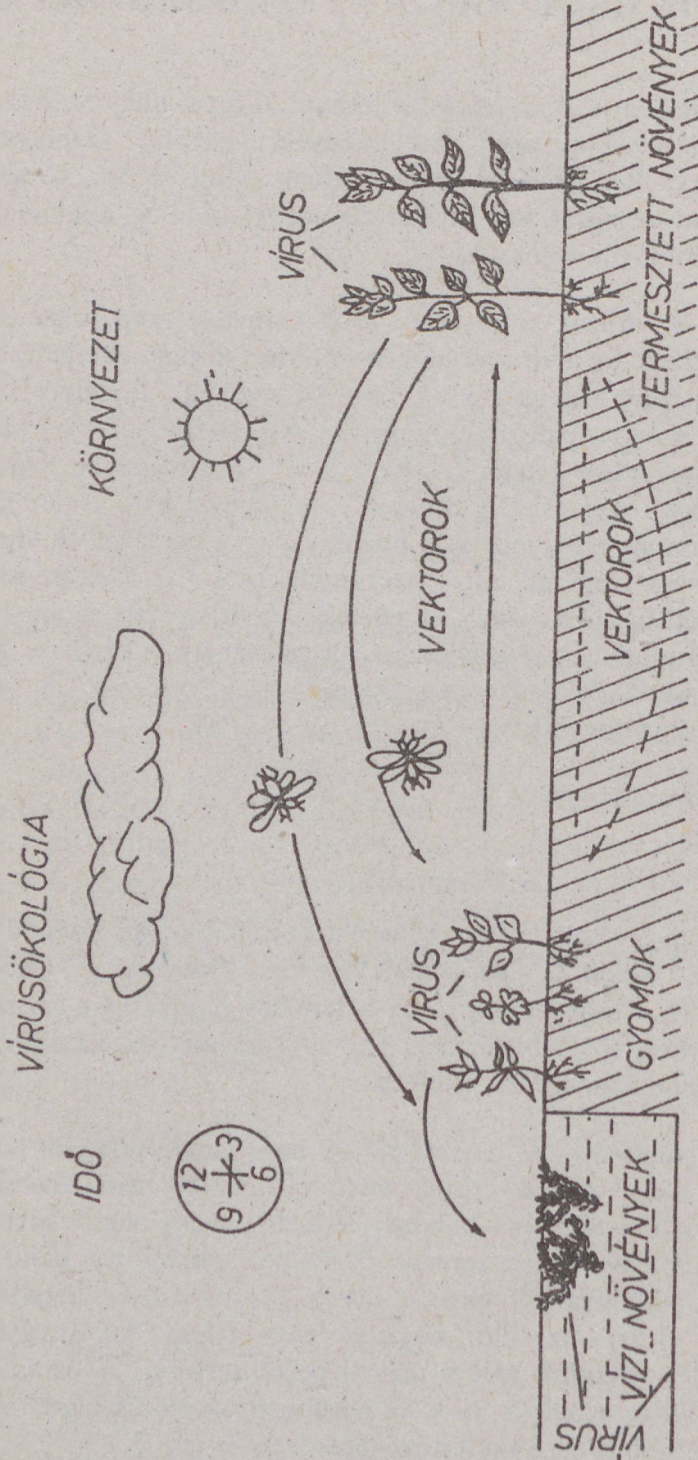
A vírusökológia a vírusok és a rájuk ható környezet kapcsolatával, a vírusepidemiológia pedig a vírusok időben és térben történő elterjedésével, az általuk előidézett betegségekkel és járványokkal foglalkozik. A vírusökológia és a vírusepidemiológia a fentiekre tekintettel igen szoros egymásra ható ismereteket tételez fel. Ezek alapvetően magukba foglalják mindazon komplex, egymásból származó és egymásra ható ismereteket, amelyek (a) a vírussal, (b) a gazdával (növény), (c) a vektorral (a vírusok átvitelére és terjesztésére alkalmas szervezetek) és (d) a környezettel vannak kapcsolatban (42. ábra). Ezeknek a viszonylag komplikált, egymásra ható tényezőknek az ismerete adhat választ arra a kérdésre, hogy a gazda-vírus kapcsolatok miképpen léteznek, és a fertőzési lánc miért tudja a folytonosságát megőrizni?

14.1. Egymásra ható tényezők

14.1.1. Vírusok

A vírusokkal kapcsolatos – ökológiai és epidemiológiai szempontból fontos – ismeretek közül az alábbiaknak van fontos szerepe: (a) stabilitás és koncentráció, (b) elterjedési képesség és terjedési gyorsaság a gazdában, (c) gazdanövénykör, (d) vírustörzsek, (e) vírusgenom összetétele és (f) segítő (helper) komponensek és szatellitek.

In vitro nagy stabilitást, és növényekben nagy koncentrációt mutató vírusok (pl. dohány mozaik vírus) vektorok nélkül nem képesek a gazdanövénytől különválni, de a talajban korhadó növénymaradványokban és a talajban aktív állapotban maradnak. A kis koncentrációban előforduló vírusok (pl. burgonya A-vírus, burgonya S-vírus, paradicsom bronzfoltosság vírus) az élő növényi szöveteken kívül gyorsan inaktiválódnak, és vektorok nélkül nem képesek terjedni. A paradicsom bronzfoltosság vírus azonban *in vivo* körülmények között igen stabil, magas hőmérsékleten is megőrzi fertőzőképességét.



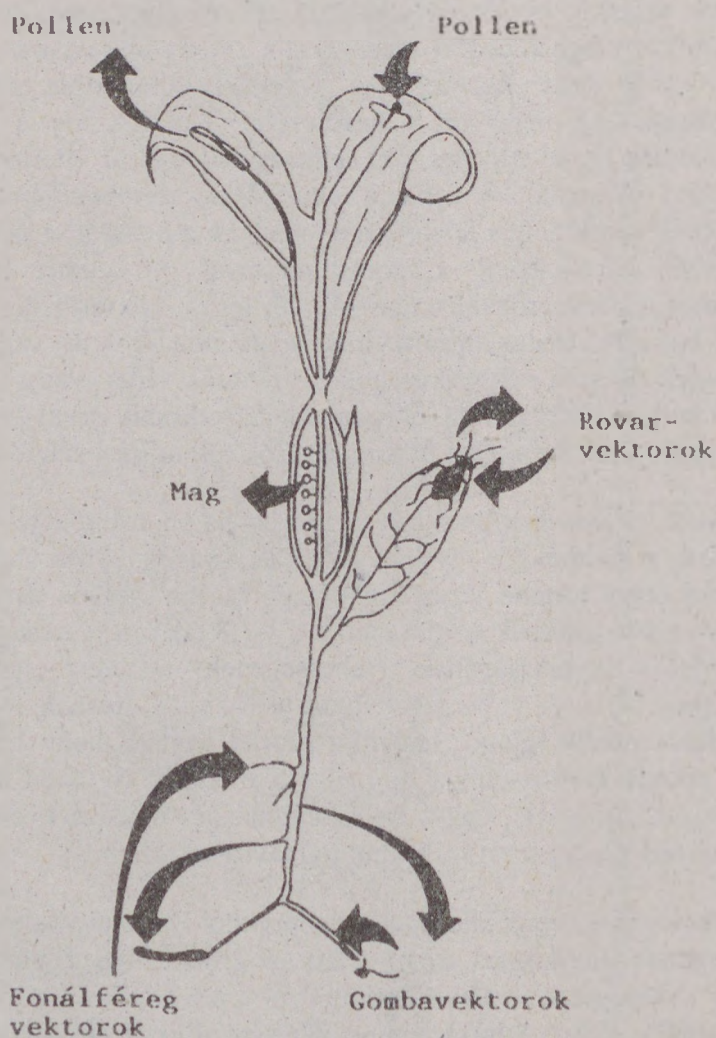
42. ábra. A vírusok ökológiájában szerepet játszó tényezők sematikus ábrázolása. [Horváth, eredeti rajz].

A vírusok elterjedési képessége és terjedési gyorsasága ökológiai és epidemiológiai szempontból nagyon fontos. Ebből a szempontból vizsgálva a vírusokat megállapítható, hogy olyan gazda-vírus kapcsolatoknak, amelyekben a növény (pl. *Phaseolus vulgaris*) lokálisan fogékony a vírussal (lucerna mozaik vírus) szemben, a betegség-kifejlődés és a betegségelterjedés szempontjából nincs jelentősége. A vírusnak ismertek azonban olyan, ún. „baktörzsei”, amelyek nem lokális, hanem szisztemikus megbetegedést idéznek elő *Phaseolus vulgaris* növényeken. Ez a gazda-vírus kapcsolat a betegség elterjedése szempontjából önmagában még nem vezet ugyan járványokhoz, de a vírus egyéb közvetítőinek (levéltetűvektorok) segítségével a vírus elterjedését jelentős mértékben elősegíti. A vírusok elterjedése szempontjából azoknak a vírusoknak van különös jelentősége, amelyek a beteg növények magjával, pollenjével és vegetatív szaporítószerveivel (pl. gumó, hagyma stb.) valamint rovarvektorokkal terjednek (43. ábra). Ide tartozik, pl. a maggal terjedő bab közönséges mozaik vírus, saláta mozaik vírus, vagy a pollennel (is) terjedő *Prunus* nekrotikus gyűrűsfoltosság vírus, vagy a gumóval is terjedő burgonyavírusok (pl. burgonya levélsodródás vírus) és a hagymával (is) terjedő, dísznövényeket fertőző vírusok (pl. tulipán színtörés vírus).

A vírusok terjedési gyorsasága a növényekben szintén jelentős. Ennek különösen a rövid életű, egyéves, lágy szárú növényekben van jelentősége. A sejtről sejtre történő vírusterjedés gyorsasága számos tényezőtől függ. Kísérleti megfigyelések szerint eléri a 0,1-1,8 cm/óra sebességet. A szöveti vírusterjedés gyorsaságának, sebességének ismerete lehetővé teszi számunkra, hogy megakadályozzuk a vírusnak a növény szaporítószerveibe (gumó, hagyma) jutását azáltal, hogy a növény föld feletti részeit időben elpusztítjuk. Ez a módszer (holland vetőburgonya termesztési módszer, vagy száreltávolításos módszer) széles körben elterjedt védekezési lehetőség a burgonyavírusok ellen.

Vírusökológiai és epidemiológiai szempontból igen nagy jelentősége van a vírusgazdanövény-körnek, amely alatt azt értjük, hogy egy adott vírusnak milyen képessége van különböző növények (növénycsaládok, nemzetségek, fajok, fajták) megbetegítésére. Egyes vírusok, mint polifág vírusok (pl. uborka mozaik vírus), azzal a tulajdonsággal rendelkeznek, hogy több mint ezer növényfajt képesek természetesen (természetes gazdanövénykör), vagy mesterségesen (kísérleti gazdanövénykör) megbetegíteni. Más vírusok, mint oligofág vírusok (pl. uborka zöld

feltosság mozaik vírus) csupán néhány növényfajt tudnak megbetegíteni (Horváth, 1979, 1980, 1993a).



43. ábra. A növénybe és a növényből történő vírusfertőzés sematikus ábrázolása. [Cooper és MacCallum, 1984 után].

Vírusökológiai szempontból az egyes vírusok különböző törzseinek a normál törzstől eltérő tulajdonságai jelentős szerepet játszanak. Ezek között a deviáns törzsek között különös jelentőségük van az ún. rezisztenciát áttörő (resistance-breaking) vírustörzseknek, amelyek azzal a tulajdonsággal rendelkeznek, hogy fellépésük következtében a korábban rezisztensnek bizonyult növényfajták is megbetegszenek és elpusztulnak. Ilyen rezisztenciát áttörő vírustörzsnek bizonyult Európában, az 1950-es években megjelent burgonya Y-vírus R(íppenbräune; vein necrosis), újabb nevén N-törzse (New), és az 1980-as években először Magyarországon identifikált burgonya Y-vírus NTN-törzs (New Tuber Necrosis), amely azóta Európában az összes burgonyafajtát megfertőzte (Beczner et al., 1984). Újabb és újabb vírustörzsek fellépése, generalizációja [dohány mozaik vírus (dohány törzsek)], vagy specializációja [dohány mozaik vírus (paradicsom törzs)] jelentős szerepet játszik a vírusfennmaradásban, és a fertőzési lánc stabilizációjában.

A genomösszetételnek ill. az osztott genomú vírusoknak (multikomponensű vírusok) vírusökológiai és -epidemiológiai szempontból is jelentősége van. Ismert, hogy az osztott genomú vírusokban minden egyes nukleinsav szál önálló hírvivőként (messenger RNS = mRNS) szerepel. Ennek következtében az egyes komponensek önálló replikációra nem képesek: a replikáció csak az összes komponens együttműködése folytán lehetséges, és az ilyen komponensek képesek fertőzést előidézni. Az osztott genomú tehénborsó mozaik vírus 10^6 - 10^8 partikuluma szükséges ahhoz, hogy *Vigna* növényeken l-l lézió kialakuljon, ellentétben az osztatlan genomú dohány mozaik vírussal, amelynek egy lokális lézió kialakításához 10^4 - 10^5 víruspartikulum is elegendő. Az osztott genomú vírusok hátránya tehát az, hogy a fertőzőképesség az egyes komponensek együttes közreműködésétől függ, és az eredményes fertőzéshez (megbetegítéshez) több víruspartikulumra van szükség. Az osztott genomú vírusok előnye viszont a gyors replikációs képesség, a nagy víruskoncentráció biztosítása és az alkalmazkodóképesség megnövelése. Ezek az utóbbi tulajdonságok a vírusevolúció szempontjából és vírusökológiai szempontból is „előnyöket” jelentenek.

Egyes vírusok ökológiájában és epidemiológiájában fontos szerepet játszanak az ún. segítő vagy helper komponensek, a szatellitok és a szatellit RNS-ek. A csaknem négy évtizede felfedezett és három évtizede jól ismert jelenség lényege az, hogy a segítő vagy helper vírusok olyan vírust, vagy vírusokat képesek aktiválni, amelyek önmagukban nem aktívak, a

szatellitvírusok pedig olyan vírusok, amelyek csak egy másik vírus, esetleg vírusok, vagy ugyanazon vírus másik törzsének jelenlétében képesek szaporodni. Az uborka mozaik vírus és a lucerna mozaik vírus szatellitjei által előidézett speciális növénybetegségek a virológiai érdeklődés és a vírusepidemiológia homlokterében vannak. Az 1970-es években a paradicsom pusztulás etiológiai vizsgálata során olyan szatellit RNS-ek (sat-RNS) felfedezésére került sor, amelynek során a súlyos betegségben szenvedő növényekben egy korábban ismeretlen, új, ötödik nukleinsavat (CARNA-5) mutattak ki. Ez a nukleinsav – amelyet sat-RNS-nek neveztek el, és amely az uborka mozaik vírus virionjába enkapszidálódott – idézte elő paradicsomnövényeken a súlyos megbetegedést. Az elmúlt években uborka mozaik vírus sat-RNS izolálására került sor számos országban. A sat-RNS növényből történt direkt izolálására először 1983-ban Izraelben került sor ³²P-vel jelzett RNS-próbával. Egyes sat-RNS-ek nemcsak szinergista (fokozzák a tünetek súlyosságát), hanem antagonista hatást (csökkentik a tünetek erősségét) is képesek kifejteni. Ezek az antagonista hatást előidéző sat-RNS-ek felhasználhatók a biotechnológiában, transzformált növények vírusfertőzöttségének visszaszorítására. E helyen megemlítjük, hogy először 1997-ben sikerült sat-DNS-t (682-nt cirkuláris DNS) is kimutatni a paradicsom sárga levélgöndörödés *bigeninivirussal* kapcsolatban (Dry et al., 1997).

14.1.2. Gazdanövények

Vírusökológiai és -epidemiológiai szempontból mindenek előtt legfontosabb a gazdanövény affinitása a vírushoz, más szóval a gazdanövénynek az a tulajdonsága, hogy mennyire képes kapcsolatba kerülni a vírussal. Azokat a gazdanövényeket, amelyeket számos vírus képes megfertőzni, virofil növényeknek, és azokat a gazdanövényeket, amelyeket viszonylag kevés vírus tud megfertőzni, virofób növényeknek nevezzük. A Solanaceae és a Leguminosae családba számos virofil növény tartozik, míg a Crassulaceae és az Ericaceae családba tartozó növények általában virofóbok. Érdemes megjegyezni azt is – a fentiek ellenére –, hogy vannak olyan vírusok (pl. szegfű nekrotikus foltosság vírus), amelyek a virofil Solanaceae család fajait nem képesek megfertőzni, és vannak olyan vírusok (pl. burgonya andeszi foltosság vírus), amelyek csak a Solanaceae családba tartozó néhány növényfajt tudnak megfertőzni. Ismertek olyan gazdanövények is, mint pl. a süntök (*Echinocystis lobata*), amelyek csak egyetlen vírussal (uborka mozaik vírus) bizonyultak fertőzhetőnek. A vírusicazdanövények tekintetében természetes (spontán)

gazdanövényeket és mesterséges (kísérleti) gazdanövényeket különböztetünk meg. Természetes gazdanövényeknek azokat a növényeket nevezzük, amelyek valamilyen vírussal, spontán körülmények között megfertőződnek. Mesterséges vagy kísérleti gazdanövényeknek azokat a növényeket nevezzük, amelyek laboratóriumi körülmények között provokációs úton, mesterséges vírusátvitellel megfertőzhetők. A mesterséges, ill. kísérleti gazdanövények egyúttal prognosztikus gazdanövényeknek is tekinthetők abban az esetben, ha belőlük a vírust szabadföldi körülmények között még nem sikerült izolálni. Ezek a növények prognosztizálják az adott vírus természetes előfordulását.

A gazdanövények élettartama (1 éves, 2 éves, évelő növények) vírusökológiai és –epidemiológiai szempontból szintén jelentős. A hosszú élettartamú növények vírussal történő megfertőződésére sokkal nagyobb az esély, mint a rövid ideig élő növényeknek. Egyértelműen megállapítást nyert, hogy a fogyasztásra szánt rövid ideig élő szabadföldi fiatal zöldségnövények kisebb mértékben fertőződtek meg, mint a szabadföldön hosszabb ideig, maggyerés céljából fenntartott növények. Az ilyen növényeknél a fertőződés mértéke elérheti a 100%-ot is (pl. saláta, *Lactuca sativa* – saláta mozaik vírus; karfiol, *Brassica campestris* – karfiol mozaik vírus).

A növények természetes életformája ökológiai, epidemiológiai szempontból is fontos. A lágyszárú növények vírussal történő megbetegedésére – különösen fiatal korban – nagyobb az esély, mint a faszárú növényeknél. Ez feltehetően összefüggésben van azzal a ténnyel is, hogy a vírusok terjedése a lágyszárú növények szöveteiben (sejtről sejtre történő terjedés) gyorsabb.

Igen jelentős ökológiai szempontból az is, hogy a vegetatív úton szaporodó növények (pl. burgonya) súlyos vírusfertőződése következtében a vegetatív szervei (gumók) 100%-ban megfertőződnek, és ennek következtében, ha továbbszaporításra használják fel őket, akkor a növényállomány minden egyede vírusfertőzötté válik, ami jelentős epidemiológiai problémákat okoz. A kifejezetten virofil burgonya (*Solanum tuberosum*) vegetatív úton történő szaporítása – vírusfertőzött gumók esetében – a fokozatos, vagy hirtelen bekövetkező burgonyaleromlást (degenerációt) idézi elő. E helyen megemlítjük, hogy a burgonya generatív úton, burgonyamaggal történő szaporítása (TPS, *True Potato Seed*) – amely több trópusi, féltrópusi ország termesztési gyakorlata – szintén epidemiológiai problémákat okoz, mivel

néhány egzotikus burgonyavírus (burgonya andeszi látens vírus, burgonya fekete gyűrűsfoltosság vírus, burgonya T-vírus) és viroid (burgonya orsósgumójúság viroid) a fertőződött burgonyamaggal terjed. Ma már általánosan elismert vélemény az, hogy a burgonya szártörpülés vírus – amelynek egyetlen jelentős gazdanövénye a *Solanum tuberosum* (burgonya) és egyetlen vektora a *Spongospora subterranea* gomba – Közép- és Dél-Amerikából került a burgonyával Európába, és kapcsolatuk feltehetően a burgonya Európába kerülése előtti időre tekint vissza. A fás növények, különösképpen a gyümölcsfák oltással történő szaporításmódja is jelentős epidemiológiai konzekvenciákat vet fel.

Ökológiai szempontból fontos kérdés, hogy a növények a vírusokat terjesztő szervezetek, főleg állatvektorok számára, mint tápnövények, mennyire felelnek meg? Ismert, hogy a vírusátvitel szempontjából legjelentősebb levéltetvek a nekik nem megfelelő tápnövényeket 1-2 próbaszívás után elhagyják, ezáltal a növényállományon belül jelentősen megnövekszik a próbaszívások száma, ami a nem perzisztens vírusok (pl. uborka mozaik vírus, burgonya Y-vírus) gyors elterjedéséhez vezet. A jó tápnövényeken egyre több kolónia alakul ki, ez egyre nagyobb populációsűrűséghez vezet, amelynek az a következménye, hogy a túlnépesedett állatpopuláció vándorlása felgyorsul, és a vírusátvitel (vírusterjedés) intenzívebbé válik. A levéltetvek számára kiváló tápnövények a *Brassica*-, *Beta*- és a *Vicia*-fajok, a kabócák és a liszteskék számára pedig a *Datura*-, *Lycopersicon*- és a *Nicotiana*-fajok. A vírusfelvétel és a vírusleadás szempontjából a növények fiatal, gyors növekedésben lévő levelei a legmegfelelőbbek.

A vírusok ökológiájában és epidemiológiájában igen jelentős szerepe van a vad- és gyomnövényeknek, amelyek nemcsak a vírusok gazdanövényei, hanem mint élő fajok a vírusok rezervoárjai és az állatvektorok áttelelő gazdái is lehetnek (17. táblázat).

17. táblázat. Növényvírusok fontosabb gyom-gazdanövényei.

Gazdanövények	Vírusok
<i>Asclepias syriaca</i>	Uborka mozaik vírus
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Arabis mozaik vírus, répa sárgaság vírus, uborka mozaik

	vírus, saláta mozaik vírus, dohány rattle vírus, paradicsom bronzfoltosság vírus
<i>Chenopodium</i> spp.	Chenopodium mozaik vírus
<i>Lycium barbarum</i>	Burgonya Y-vírus, uborka mozaik vírus
<i>Senecio vulgaris</i>	Arabis mozaik vírus, répa sárgaság vírus, uborka mozaik vírus, saláta mozaik vírus, dohány rattle vírus, paradicsom fekete gyűrűsfoltosság vírus
<i>Sorghum halepense</i>	Kukorica csikos mozaik vírus
<i>Stellaria media</i>	Arabis mozaik vírus, répa mozaik vírus, répa sárgaság vírus, szegfű gyűrűsfoltosság vírus, here sárga mozaik vírus, uborka mozaik vírus, saláta mozaik vírus, dohány rattle vírus, málna gyűrűsfoltosság vírus, paradicsom fekete gyűrűsfoltosság vírus, paradicsom bronzfoltosság vírus
<i>Trifolium</i> spp.	Bab sárga mozaik vírus, borsó enációs mozaik vírus, fehérhere mozaik vírus, paradicsom gyűrűsfoltosság vírus

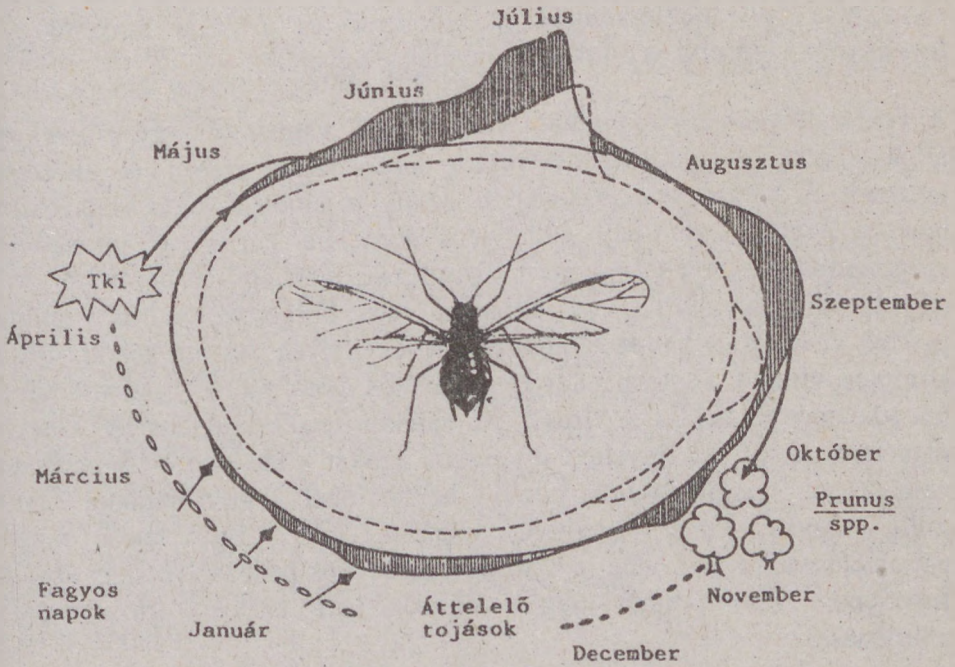
Igen sok esetben számos epidémia kialakulása a korábban ismeretlen vírusfogékony gyomnövényekre vezethető vissza. Így ismertté vált az egyéves süntök (*Echinocystis lobata*), a tyúkhúr (*Stellaria media*) valamint az évelő selyemkóró (*Asclepias syriaca*) és a varázslófű (*Circaea lutetiana*,

Onagraceae) szerepe az uborka mozaik vírus epidemiák kialakulásában. Hasonlóan fontos szerepet játszanak a fás szárú növények (pl. *Paulownia fargesii*), a bokrok és cserjék is (*Lycium chinense*, *L. barbarum* és egyéb *Lycium*-fajok). Ismert, hogy a fehérlegyekkel terjedő *geminivírusok*, és a levéltetvekkel terjedő uborka mozaik vírus előfordulása fólíasátrakban és üvegházakban az ott előforduló *Stellaria media* közönséges évelő gyomnövényre vezethető vissza; az uborka mozaik vírus ennek a növénynek a magjával 30%-ban terjed. Általánosan ismert, hogy a gyomnövények a legtöbb esetben kedvezőbb szaporodási lehetőséget kínálnak az állatvektorok számára, mint a kultúrnövények. Megfigyelték, hogy a fekete bablevéltetű (*Aphis fabae*) – amely közönséges vírusvektorként ismert – kultúr- és gyomnövénytársulásban, előnyben részesítette a *Chenopodium album* gyomnövényeket, a kultúrnövények pedig gyakorlatilag levéltetűmentesek maradtak.

14.1.3. Vektorok

A vektorokkal történő vírusátvitelnél a vírusökológiában és -epidemiológiában a legfontosabb szerepe van. A vektorok legnagyobb része a növények talaj feletti szervein táplálkozik, azokból veszi fel a vírust, és azokat fertőzi meg. Legfontosabb talaj felett élő vektorok a levéltetvek, kabócák, tripszek és a fehérlegyek; a talajban élő vektorok a fonálférgék és a gombák. A vírusok átvitelében kisebb szerepet játszanak még az atkák, bogarak és levélpoloskák is.

A vírusok vektorokkal történő átvitelében fontos tényező (a) a vektorpopuláció nagysága és (b) a vektorpopuláció aktivitása. Európai (hazai) szabadföldi körülmények között jelentős levéltetű vektorpopuláció kialakulása – kedvező ökológiai viszonyok esetén – május közepétől várható (44. ábra). Üvegházi körülmények esetén epidemiológiai jelentősége van néhány levéltetű faj tömeges anholociklikus áttelelésének is, amelynek során az állatok vírusbeteg növényeken fejlődnek ki, és a vírus átvitelére azonnal képesek. A szárnyas levéltetvek elsősorban a nem perzisztens vírusok, a szárnyatlan levéltetvek pedig a perzisztens vagy cirkulatív vírusok szabadföldi átvitelében játszanak szerepet. Hangsúlyozni szükséges azonban, hogy a szárnyatlan levéltetvek vírusátvivő szerepe mindkét típusú vírus átvitelében igen fontos lehet. Az egyes fajokat tekintve a levéltetű vektorok mozgékonyasága eltérő. A viszonylag kis



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

kolóniákat képező *Myzus persicae*, vagy a nagy kolóniákat képező *Aphis fabae* mozgékonyasága figyelemre méltó; mindkét levéltetű faj gyors vándorlása volt megfigyelhető az előregedő és a fiatal funkcióképes levelekről az idősebb és a fiatalabb levelekre egyaránt.

A vektoraktivitás szempontjából különbségek vannak az egyes levéltetű fajok között, de gazda-vírus-vektor kapcsolatok szerint is eltérések lehetnek. A *Myzus persicae* levéltetű azáltal a legjelentősebb vírusvektor, hogy a legtöbb, mintegy 100 vírus átvitelére képes. A vírusátvitel szempontjából a levéltetvek azért is fontosak, mert egy időben több vírus (pl. uborka mozaik vírus + lóbab mozaik vírus; burgonya Y-vírus + uborka mozaik vírus) átvitelére is alkalmasak. A levéltetvek vektorhatékonysága a komplex vírusok átvitele miatt igen jelentős ökológiai és epidemiológiai következményekkel jár. A vírusátvitel hatékonyságát (jelentőségét) könnyű megérteni akkor, ha figyelembe vesszük azokat a kutatási eredményeket, amelyek pl. megállapították, hogy 1 hektár lóbab földön naponta 2,5-25 millió *Aphis fabae* levéltetű jelenhet meg. Egy igen magas populációszámot és a vele kapcsolatos sokszoros próbaszivogatás számot figyelembe véve érthető meg a vírusok igen széles körű és gyors elterjedése.

Legújabban érdekes összefüggésre mutatott rá Castle et al. (1998). A *Myzus persicae* levéltetvek vírussal (burgonya levélsodródás vírus, burgonya Y-vírus, burgonya X-vírus) fertőzött burgonyán (*Solanum tuberosum*) és egészséges burgonyán történő megtelepedését vizsgálták. Megállapították, hogy a levéltetvek szignifikánsan nagyobb létszámban telepedtek meg burgonya levélsodródás vírussal fertőzött növényeken mint az egészséges, kontroll, burgonya Y-vírussal és burgonya X-vírussal fertőzött növényeken. Ezek a különleges kapcsolatra mutató eredmények ökológiai szempontból is figyelemre méltóak.

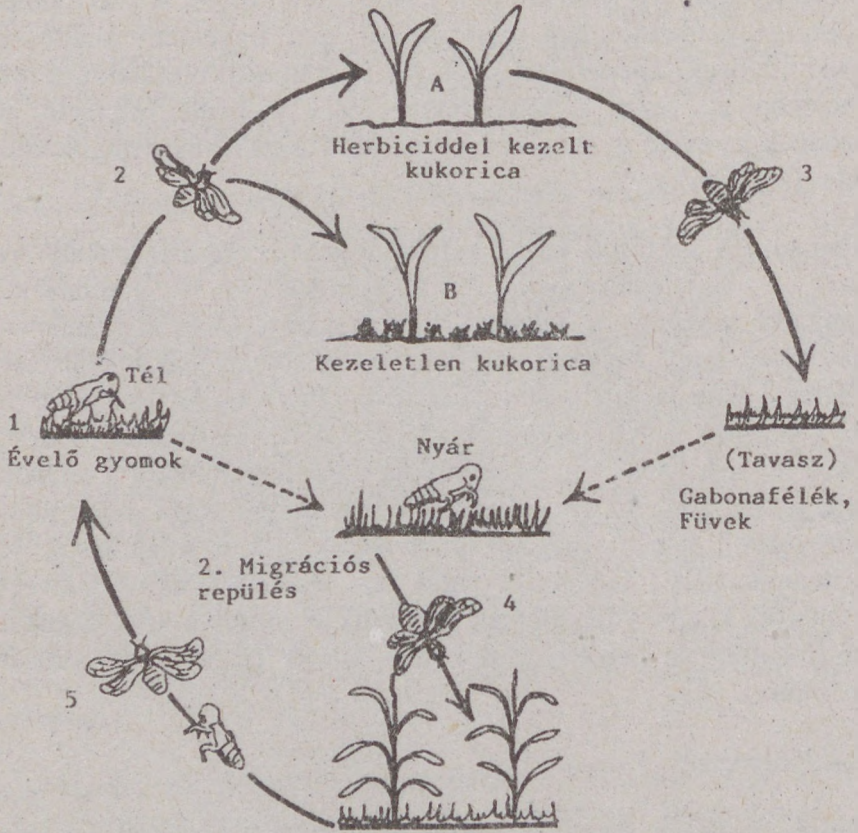
A kabócák – mint a levéltetvek után következő legfontosabb vektorok – vírusepidemiológiai szempontból fontos tulajdonságokat tekintve hasonlítanak a levéltetvekre. A kifejlett kabócák szárnyakkal rendelkeznek, de ellentétben a levéltetvekkel, nemcsak repülnek, hanem ugranak is. A kabócák helyváltoztatása feltehetően nagyobb, mint a levéltetveké. Adatok vannak arra vonatkozóan az Amerikai Egyesült Államokban, hogy a *Circulifer tenellus* szaporodási helyét elhagyva 300 km-t repülve keresi fel a cukorrépa ültetvényeket, vagy ismertek olyan megfigyelések is, amelyek szerint a fitoplazmák átvitelében fontos szerepet játszó *Macrostes*

fascifrons kabóca, 800-1600 km-re is „vándorolni” képes. A kabócáknak ez a képessége epidemiológiai szempontból igen figyelemre méltó. Éves fejlődési ciklusuk (*Laodelphax striatellus*) az áttelelő nimfáktól, a tavaszi migrációkon át vezet a növényekre, majd a nyári migráció során fertőződnek az évelő gyomnövények is; ezt követi az őszi migráció és az áttelelés (45. ábra).

A talajban élő vektorok közül a fonálféreg és az alacsonyabb rendű gombák a legjelentősebbek. A fonálféreg és a gombavektorok horizontális mozgása a talajban igen csekély. Adatok vannak arra vonatkozóan, hogy kedvező körülmények között az egyik legismertebb fonálféreg vektor, a *Xiphinema diversicaudatum* vándorlása évi 30 cm-re tehető a talajban. A NEPO-vírusoknak (nematode transmitted viruses with polyhedral particles = izometrikus partikulumokkal rendelkező, fonálférgekkel átvihető vírusok) az a közös tulajdonsága, hogy nemcsak fonálférgekkel, hanem maggal is átvihetők. Ez a tulajdonság fontos „vírusfennmaradási biztosíték” arra az esetre, amikor kedvezőtlen körülmények között a fonálféreg elveszíti vírusátvivő képességüket. Az éhező fonálféreg mintegy 2-8 hónap között tartják meg vírusátvivő képességüket.

14.1.4. Környezet

A külső tényezők vagy a környezeti tényezők szerepe a vírusok ökológiájában és epidemiológiájában különösen jelentős. A vírusok, vektorok és gazdanövények között kibontakozó kapcsolatokra a környezeti tényezők döntő hatással vannak. A környezeti tényezők közül a talaj, a szél, a hőmérséklet, a csapadék (páratartalom), az agrotechnika (trágyázás, vetésidő, növényápolás, táblanagyság, növényssűrűség, termesztési időtartam, vetésforgó, szomszédhatás, tárolás) és az emberi beavatkozások jelentős szerepet játszanak. A talaj típusa nemcsak a növény gyökere számára meghatározó jelentőségű, hanem a talajban élő állat- és gombavektorok számára is fontos. A NEPO és NETU-vírusok (nematode transmitted viruses with tubular particles = pálcika alakú partikulumokkal rendelkező, fonálférgekkel átvihető vírusok) *Longidorus* és *Trichodorus* nemzetségbe tartozó fonálféreg fajtái homoktalajokban élnek és itt fejtik ki aktivitásukat legjobban. Jól ismert tény, hogy a humuszban gazdag talajok a legjobb forrásai a gombával (*Olpidium brassicae*) terjedő dohány nekrozis vírusnak. Ismert az is, hogy a bentonit és az agyagásványok vírusrészecskéket képesek adszorbeálni, és ezáltal a növényekből származó



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

vírusok talajkomponensekhez adszorbeálódva, víz közvetítésével további fertőzést képesek indukálni. Ezzel (is) magyarázható a szárazföldi, ún. teresztrisz vírusok előfordulása természetes vizekben, és a vizeknek, mint vektoroknak a szerepe (lásd 42. ábra). Az erős szél szerepet játszhat a nagy koncentrációban előforduló vírusok (pl. dohány mozaik vírus) kontakt, mechanikai úton történő fertőzésében akkor, ha a növényállomány sűrű és a növények levele sérülésre érzékeny. A csapadékos, szeles időjárás a kontaktfertőzést elősegíti. A szélnek azonban legnagyobb szerepe a repülésre képes vektorok (levéltetvek, kabócák) hosszabb távolságra történő eljuttatásában van. A szárnyas levéltetvek a szél segítségével 3 m/sec. sebességet, a kabócák pedig 9 m/sec. sebességet képesek elérni. Jelentős vírusepidémiák gyakran arra vezethetők vissza, hogy az erős széljárás segítségével tömeges levéltetű-populációk jutnak el hosszabb távolságra, és a vírusfogékony növényekre. A hőmérséklet is meghatározó környezeti tényező. A *Longidorus macrosoma* fonálféreg a málna gyűrűsfoltosság vírusát uborkamagoncokra (*Cucumis sativus*) 20 °C-os talajban 80%-ban, 25°C-os talajban 20%-ban volt képes átvinni; 30 °C-os talajban a fonálféreg átvitele eredménytelen volt. A magas hőmérséklet a táplálékfelvételt feltehetően akadályozza. A levegőhőmérséklet a víruskoncentráció kialakulását befolyásolja. A vírusok reprodukciós optimuma általában 20-25 °C között van, de ismert olyan vírus is (dohány rattle vírus), amely 18 °C-on szaporodik a legjobban. A levegő hőmérséklete jelentősen befolyásolja a levéltetű vagy kabóca vektorok aktivitását is. A levéltetvek aktivitása általában 15 °C alatt mérséklődik, de arra is van példa, hogy az amerikai búza csíkos mozaik vírus kabócavektora (*Endria inimica*) 10-33 °C között képes a vírust felvenni, de a magasabb hőmérsékleten a vírusrákérzési aktivitás megnövekszik. Az elégséges csapadék és a nagy légnedvesség kedvező hatással van a növények vírusfogékonyságára és a vektorok élettevékenységére. A túlságosan sok csapadék viszont kedvezőtlen a növényeken élő vektorokra.

A trágyázás hatása gazda-vírus-vektor kapcsolatok szerint meglehetősen ellentmondásos. Általánosságban megállapítható, hogy a harmonikus tápanyagellátás kedvező hatással van a gazda-vírus kapcsolatokra. Ismert az, hogy az erős N-trágyázás megnövelte a karfiol' vírusfogékonyságát a karfiol mozaik vírussal szemben, és köztudott az is, hogy a burgonya erős N-trágyázása következtében az egyes vírusok által előidézett tünetek mérséklődnek. Ennek ellenkezője figyelhető meg a burgonya levélsodródás vírussal és a burgonya Y-vírussal fertőzött növényeken akkor, ha azokat erős N-trágyázásban részesítették. Az ilyen növényeken a levéltetvek

száma is megnövekedett. Közismert az is, hogy a korai vetésidő következtében a növények vírusfertőződése kisebb mértékű. Ez a megfigyelés arra vezethető vissza, hogy az állatvektorok (levéltetvek, kabócák) tömeges megjelenésének idejére a korán vetett (ültetett) növények fejlődésük későbbi szakaszába érve kevésbé fogékonyak (korrezisztencia) a vírusfertőzéssel szemben. A növényápolásnak elsősorban a nagy koncentrációban jelenlévő és mechanikailag könnyen átvihető vírusok esetében van jelentősége. Azok a virofil növények, amelyeknek affinitása a vírusokhoz nagy, és amelyek üvegházban, fóliasátorban sok kézimunkát igényelnek (pl. uborka, paradicsom), különösen veszélyeztetettek. Ugyanezek a növények kevésbé fertőződnek meg szabadföldön akkor, ha a magvetéstől a betakarításig érintetlenül hagyják őket. Általánosan ismert az, hogy kis és keskeny szabadföldi táblák növényeinek vírusfertőződése exogén (külső) forrásokból könnyebben bekövetkezhet. Minél nagyobb a táblaméret, annál kisebb a lehetőség az exogén eredetű fertőzésekre és a tábla „keresztülfertőződésére” vagy „átfertőződésére”. Természetesen elkerülhetetlen, hogy nagy táblák belső részein lévő növények fokozatosan megfertőződjenek, ui. az endogén (belső) fertőzések ezt később könnyen lehetővé teszik. A növények közötti kisebb távolság általában kedvez a vírusok elterjedésének, és a levéltetvek megtelepedésének is. A termesztés időtartamával kapcsolatban ismert az, hogy egy növénykultúra termesztési ideje minél hosszabb, annál nagyobb a lehetősége a vírusfertőződésre. Ezzel szemben a minél rövidebb termesztési idő a fertőződés lehetőségét csökkenti. A fentiekre jó példa a tulipán és a burgonya termesztése. Ha a tulipánt (hagymát) és a burgonyát (gumót) továbbszaporításra kívánják felhasználni, akkor a növények föld feletti részeit – a hagymák és a gumók beérését követően – eltávolítják vagy deszikkálják, és ezzel megakadályozzák, hogy a föld feletti és föld alatti részek vírussal fertőződjenek, és a vírus a tulipán hagymába vagy a burgonyagumóba vándoroljon. Tekintettel arra, hogy bizonyos növények elsősorban talajban maradó részei (gyökér stb.) fertőzési forrással szolgálnak a következő évben termeszteni kívánt növény számára, ezért célszerű a vetésforgót úgy összeállítani – ha lehet –, hogy az elővetemény vírusa(i)ra az utónövény inkompatibilis legyen. A szomszédos növényi kultúrák jelentős hatással vannak egymásra, és epidemiológiai szempontból különösen fontosak. Hazánkban is számos példa van arra, hogy a lucernatáblák szomszédságában lévő paprika- és burgonyanövények, vagy a dohánytáblák szomszédságában lévő burgonya-, paradicsom- és paprikanövények igen jelentős mértékben megfertőződtek a levéltetvekkel

terjedő lucerna mozaik vírussal vagy a burgonya Y-vírussal. A paradicsom egyik súlyos betegségét, amely a növény csúcsi nekrotizálódásával jár együtt, a lucerna mozaik vírus egy speciális törzse idézi elő. A burgonya Y-vírus ún. érnekroízis törzsét (veinal necrosis) először dohányban állapították meg, amely nemcsak dohányban, hanem burgonyában is igen súlyos megbetegedést idéz elő. A termények tárolási körülményei is jelentősek lehetnek. Rossz tárolási körülmények hatására pl. a burgonya nyugalmi időszaka korábban befejeződik, ennek következtében korábban megindul a hajtásképződés. A vírussal fertőzött gumók hajtásain megjelenhet az ún. pincelevéltetű (*Rhopalosiphoninus latysiphon*) – amelynek első hazai előfordulását 1961-ben állapítottuk meg –, és közismert vírusvektorként a tárolt burgonyagumók további fertőződését idézheti elő. A tárolt burgonyában előforduló vírusok és egyéb patogének (gombák, baktériumok) a tárolás ideje alatt szinergista kölcsönhatásként súlyos kártételeket idéznek elő. A burgonya Y-vírus és az *Alternaria solani* gomba között szinergizmus van; a két kórokozó együttes fertőzése a betegség súlyosbodásához vezet.

Az ember beavatkozásai és tevékenységének következményei a természetes ökoszisztémában – amely évszázadokon, évezredekken át a vírusok, gazdanövények, vektorok, egyensúlya miatt alig károsította a növényflórát – újabban súlyos ökológiai és epidemiológiai problémákhoz vezetett. Ezek a beavatkozások a következő problémákat idézték elő: (a) a kultúrnövényekből és a vad növényekből mesterségesen kialakított (előállított) növények a vírusok és a vektorok számára kedvezőbbé váltak, (b) a monokultúrák bevezetésével és a kultúrnövény-szortiment csökkentésével lehetővé vált nagyobb vírus- és vektorpopulációk kialakulása, (c) az újabb növények és növényfajták behurcolásával a hazai flóra gazdagabbá vált, és ezáltal a vírusvektorok számára új tápnövények és gazdanövények álltak rendelkezésre, (d) a behurcolt növényekkel együtt vírusok, vektorok és potenciális vektorok új termőhelyre kerültek, (e) a növénynemesítéssel előállított nagy teljesítőképességű genotípusok sok esetben vírusokkal szemben érzékenyebbekké váltak, (f) a számos oltási kombinációval előállított növényekkel olyan újabb és újabb vírusok jelentek meg, amelyeknek elterjedési lehetősége megnövekedett, (g) az intenzív, gyakran egyoldalú N-trágyázás következtében nemcsak a vektorok, és a vírusok, hanem a vírusrezervoár gyomnövények elterjedése is megnövekedett, (h) a meliorációval megváltoztatott és kedvezőbbé váló talajösszetétel a talajban élő vektorok életfeltételeit is kedvezőbbé tette, és ezáltal a vektorok vírust átvivő aktivitása is megnövekedett, (i) a

gyomflórának az utóbbi években történt hazai rohamos előretörése és újabb adventív fajok megjelenése a vírusok, vektorok és a gazda-vírus kapcsolatok széles körű elterjedését segítette elő, (j) a nemesítési alapanyagok nemzetközi cseréje és behozatala új vírusok, esetleg exotikus vírusok, valamint vektorok fellépését és elterjedését idézte elő.

15. A NÖVÉNYVÍRUSOK ELLENI VÉDEKEZÉS LEHETŐSÉGEI

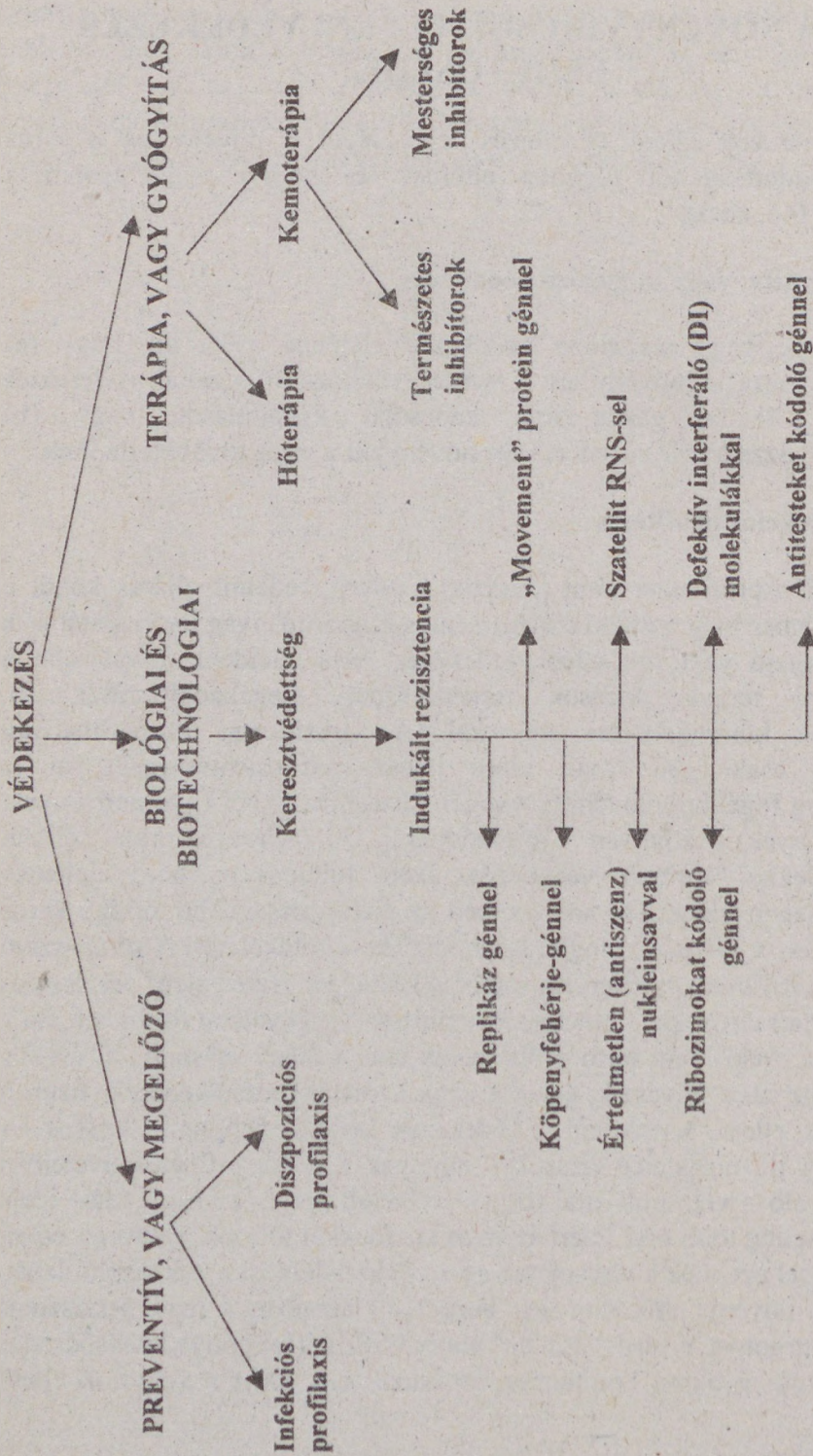
A növényvírusok elleni védekezés lehetőségei a növény és a vírus genetikai adottságaitól függően eltérőek és három nagy csoportba sorolhatók (46. ábra).

15.1. Preventív, vagy megelőző védekezés

A preventív, vagy megelőző védekezés alapvető célja az, hogy (a) megakadályozza a növény és a vírus találkozását, ezáltal a fertőzés létrejöttét, ill. a gazda-vírus kapcsolat kialakulását, vagy (b) megakadályozza a már vírusfertőzött növényből a vírus továbbterjedését.

15.1.1. Infekciós profilaxis

Az infekciós profilaxis, mint klasszikus növényvédelmi eljárás közül e helyen érdemes megemlíteni a vírusmentes szaporítóanyag használatát és a vírust terjesztő vektorok elleni védekezést inszekticidekkel, valamint a vektorokkal terjedő vírusok terjesztésének megakadályozását, ill. mérséklését könnyű nyári olajokkal. A vírusmentes szaporítóanyag használata csak igen rövid időre jelent „vírusmentességet”, ui. a genetikailag fogékony növények exogén vírusforrásokból (gyomnövények, kultúrnövények) könnyen fertőződnek. A vírusvektorok elleni, inszekticidekkel történő védekezés azon túlmenően, hogy jelentős környezetszennyezéssel és sok esetben az életközösségekbe történő káros beavatkozással járhat, virológiai szempontból sem tökéletes. A szűrő-szívó szájszervű rovarok (levéltetvek, kabócák) által terjesztett nem perzisztens (stylet-borne) vírusokat – amelyek az epidermisz szövetben fordulnak elő – a vektorok rövid ideig tartó próbaszívás után néhány másodperc, esetleg néhány perc alatt felveszik, és az állatok azonnal fertőzőképesek. Ezért a levéltetvek elleni inszekticides védekezés kellőképpen nem hatásos. A perzisztens ill. cirkulatív vírusok – amelyek a növény floemszöveiteiben fordulnak elő – vektorok által történő felvételi ideje és vírusleadási ideje néhány, esetleg több óra. Ezért az inszekticidekkel történő, vektorok elleni védekezéssel ezeknek a vírusoknak az átvitelét jelentősen mérsékelni lehet. Egy adott növénykultúrában (pl. burgonya) azonban a nem perzisztens vírusok (burgonya Y-vírus) és a cirkulatív vírusok (burgonya levélsodródás vírus) együtt, gyakran komplexen fordulnak elő, ezért a vektorok elleni



46. ábra. A vírusok elleni védekezési módszerek csoportosítása.

inszekticidekkel történő védekezés eredményessége igen vitatható. Ezen túlmenően a szerrexiszencia kialakulásával is számolni kell. A vektorokkal terjedő vírusok elterjedésének megakadályozására, ill. mérséklésére használt könnyű nyári olajok gazdaságossági szempontból (túlságosan drágák), továbbá kijuttatás-technológiai szempontból, valamint a nem kellő hatékonyság szempontjából figyelmen kívül hagyhatók, ezért a gyakorlatban nem is terjedtek el. Nemrég ásványi olajat (Sunoco 7E) és növényből származó táplálkozásgátló vegyületeket (komló α -sav, komló β -sav) vizsgáltak meg a burgonya Y-vírus levéltetűvel történő átvihetősége vonatkozásában. Powell et al. (1998) megállapították, hogy a táplálkozásgátló vegyületek nem, de az ásványi olaj szignifikánsan csökkentette a levéltetvek szipókájának behatolását a növényekbe. A reflektív anyagok (nejlon fólia, alumínium fólia stb.) használata egyes növények (pl. uborka, tök) vírusfertőződését (pl. görögdinnye mozaik vírus) 94-97%-ban gátolta; ez a gátló hatás a vírusvektorok távoltartására vezethető vissza. A tükröző felületek alkalmazásával sikerült a keskenylevelű csillagfűrt (*Lupinus angustifolius*) bab sárga mozaik vírussal történő fertőződését is lényegesen csökkenteni. Mindazonáltal a tükröző felületek használatát megnehezíti, hogy kedvezőtlen időjárási körülmények között (eső, szél) nem alkalmazhatók. Ennek ellenére ez a védekezési módszer – egyéb módszerekhez hasonlóan – az integrált védekezés egyik részének tekinthető.

Annak a felismerésnek az alapján, hogy a fajidegen fehérjék gátolják a vírusfertőzést, megkísérelték üvegházi növénykultúrák (pl. paradicsom) vírusfertőződését fölözött tejjel megakadályozni. A fölözött tej – amely a növények leveleinek felszínén egy vékony kolloidréteget képez – csökkentette a vektorokkal átvihető vírusok növénybe juttatását. A hígított tejnek akkor is volt lokális vírusgátló hatása, ha levelekbe injektálták. A vírus mennyisége szisztémikus gazdanövényekben azonban nem csökkent, és ez a tény arra mutat, hogy az említett anyagoknak vírusellenes hatása nincs.

Az infekciós profilaxis általában a helyesen alkalmazott agrotechnikai eljárásokat foglalja magába. Ilyennek tekinthető, pl. a burgonyatermesztésben alkalmazott ún. száreltávolításos, vagy holland módszer, amelynek használatával megakadályozható, hogy a vírus a burgonya föld feletti részeiből a burgonyagumóba vándoroljon (Horváth, 1967b). A megfelelő, helyes időben végzett száreltávolítással (deszikkációval) egészséges vetőburgonya állítható elő, ui. a „vírusgazda”

burgonyagumó fertőződését vírus és a gazda találkozásának megakadályozásával lehet elérni. Az infekciós profilaxisra további példa lehet az, amikor a már vírusfertőzött növényből megakadályozzák a vírus továbbterjedését. Erre a módszerre példaképpen említhető a burgonyatermesztésben széles körben alkalmazott negatív szelekció, amelynek az a lényege, hogy a már megfertőződött növény föld feletti részét a fertőződést követően mielőbb eltávolítják az egészséges növények közül (szelektálják) és megsemmisítik. Ezzel a módszerrel a vírus továbbterjedése megakadályozható. A preventív módszerek közé tartoznak még a növényvirológiában prioritást élvező higiéniai rendszabályok és a különböző fertőtlenítő eljárások. A fertőtlenítésre ajánlott szerek közül megemlítjük a trinátrium-foszfát 10%-os, a triszódium ortofoszfát 3%-os, vagy a szódium és/vagy kalcium hipoklorid 0,25%-os oldatát.

15.1.2. Diszpozíciós profilaxis

A diszpozíciós profilaxis célja a vírus továbbterjedésének megakadályozása a már fertőződött növényből, továbbá a gazdanövény vírusfogékonyságának csökkentése. A vírus továbbterjedésének megakadályozását szolgálja a merisztéma-kultúra módszer, amelynek alkalmazása során gazdasági szempontból értékes, de vírusfertőzött növényekből egészséges növényeket állítunk elő szövetkultúrából (ezt követően a vírusfertőzött növényt elpusztítjuk). Ennek a módszernek az az elméleti alapja, hogy a szisztemikusan vírusfogékony növények víruskoncentrációja a vegetáció előrehaladásával csökken, és a csúcsi merisztémasejtek vírusmentessé válnak. Ezekből a vírusmentes csúcsi merisztémasejtekből (ritkábban gyökér merisztémákból) speciális szintetikus táptalajon egészséges, vírusmentes növények nevelhetők fel (Dudits és Heszy, 1990). A merisztéma táptalajok alapvetően három bázisanyagból állnak: (a) ásványi anyagok (makro- és mikroelemek), (b) cukor és (c) növekedési regulátorok. Az egyik legismertebb a Murshige és Skoog-féle táptalaj, amely kisebb változtatással az alábbi szerves-, szervetlen tápanyagokból, növekedésszabályozó anyagokból és egyéb anyagokból áll:

Szerves vegyületek (vitaminok)

Piridoxin HCl	0,5 mg/l
Tiamin HCl	0,1
Nikotinsav	0,1
Mioinozitol	100,0

Szervetlen vegyületek (makroelemek)

KNO_3	1900 mg/l
NH_4NO_3	1650
KH_2PO_4	170
$\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	440
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	370

Szervetlen vegyületek (mikroelemek)

$\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	27,8 mg/l
$\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	22,3
$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	8,6
H_3BO_3	6,2
KI	0,83
$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	0,025
$\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0,25
$\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	0,025
$\text{Na}_2 - \text{EDTA}$	37,3

Egyebek

Szacharóz	30,0 g/l
Agar (Difco Bacto)	7,0

A makro- és mikroelemek törzsoldata a következő:

A:	KNO_3	95,0	g/l
B:	NH_4NO_3	82,5	
C:	H_3BO_3	1,24	
	KH_2PO_4	34,0	
	KI	0,166	
	$\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0,05	
	$\text{CaCl}_2 \cdot 6 \text{H}_2\text{O}$	0,005	
D:	$\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	88,0	
E:	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	74,0	
	$\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	4,46	
	$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	4,46	
	$\text{CuSO}_4 \cdot 5 \text{H}_2\text{O}$	0,005	
F:	$\text{Na}_2 - \text{EDTA}$	7,45	
	$\text{FeSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$	5,57	

Az F oldat elkészítésénél az alkotórészeket 200 ml desztillált vízben kell feloldani, a Na_2 – EDTA oldatot állandó keverés közben, folyamatosan melegíteni kell, majd hozzáadni az $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ oldatot és ha a keverék kihűlt, 1000 ml desztillált vízzel kiegészíteni.

A felnevelt növények vírusmentességét azonban feltétlen ellenőrizni kell. Erre egyik legjobb módszer az ismételt ELISA szerológiai vizsgálat. Vírusmentesítés céljára felhasznált merisztéma-kultúrákkal jó eredményeket értek el a burgonya, a komló, egyes dísnövények és fás szárú növények esetében is (Faccioli és Marani, 1998; Khurana és Garg, 1998). A merisztéma-módszert tanácsos a hőterápiával és a kemoterápiával (lásd 15.3.1. és 15.3.2. alfejezeteket) kiegészítve alkalmazni.

A diszpozíciós profilaxishoz tartoznak még mindazok a módszerek, amelyek a növények vírusfertőződését megnehezítik, vagy megakadályozzák. Mindenek előtt a harmonikus tápanyagellátást kell alapvető szempontnak tekinteni; ui. a növény igényének megfelelő tápanyaggal történő ellátása biztosítja a kedvező, gyors fejlődést és azt a diszpozíciót, amelynek elérése a vírusfertőzés létrejöttével szemben nem elhanyagolható szempont. A diszpozíciós profilaxisra példaképpen megemlíthető a burgonya korai ültetése (vetése). Ezzel a módszerrel elérhető, hogy a vetőburgonya nyugalmi állapotának természetes megszűnte után, vagy annak mesterséges megszakításával, mesterséges külső környezeti feltételek mellett (fény, hőmérséklet, páratartalom) történő korai előhajtatásával a korán elültetett (elvetett) burgonyagumókból – ideálisan elvégzett agrotechnikát és kórokozómentes vetőburgonyát tekintve – kifejlődött növények még a tömeges levéltetű-populáció fellépése előtt a „korrezisztencia” állapotába kerülnek. Ezáltal a vírusátvivő vektorok (pl. levéltetvek) számára már nem jelentenek ideális tápnövényforrást. Ennek következtében a vírusterjedés mind az exogén forrásokból, mind az endogén forrásokból kisebb mértékű (Horvátl, 1966).

A diszpozíciós profilaxis a vírusok elleni védekezés legeredményesebb és legkörnyezetkímélőbb módszere a vírusrezisztenciára nemesítés.

15.1.2.1. Vírusrezisztenciára nemesítés

A növényvírusokkal szembeni védekezési eljárások közül legnagyobb jelentősége van a rezisztenciára nemesítésnek (rezisztens fajták előállításának). A nemesítés tudatos emberi tevékenység, amelynek során valamely kedvező tulajdonságot homogén populációkban alakítanak ki.

Erre két lehetőség van: (a) keresztezés, amely a mendeli öröklődés ismeretében a megfelelő szülőpárok kiválasztásán alapuló szexuális hibridizálás és (b) kiválogatás, amely megadott szempontok szerinti elkülönítést jelent (Gáborjáni et al., 1999).

A rezisztenciát a növényben meglevő természetes ellenálló képesség szerint csoportosíthatjuk aszerint, hogy a rezisztencia a vírus megtelepedése, vagy a betegség kialakulása ellen hat. Az így kialakított ellenálló képesség lehet nem specifikus (horizontális), ami egy adott vírus minden törzse ellen védelemet ad, és lehet törzsspecifikus (vertikális), ahol az ellenálló képesség a kórokozó egy-egy törzsével szemben eredményes. A genetikailag ellenőrzött vírusrezisztencia két csoportba osztható: (a) a monogének vagy poligének által szabályozott kvalitatív lokalizált rezisztencia, és (b) többnyire poligének által szabályozott kvantitatív, nem lokalizálódó rezisztencia. Nemesítési szempontból az alábbi fontosabb rezisztenciátípusokat különböztetjük meg: (a) fertőzéssel szembeni rezisztencia, (b) vírusreplikációval szembeni rezisztencia, (c) hiperszenzitív rezisztencia, (d) immunitás, vagy extrém rezisztencia, (e) tolerancia és (f) vektorokkal szembeni rezisztencia.

A fertőzéssel szembeni rezisztenciát más szóval relatív, vagy statisztikai rezisztenciának is nevezik. Ez a rezisztencia a növény fertőzés előtti tulajdonságain alapul. Ilyen tulajdonságok a levelek szőrözöttsége, a kutikula vastagsága stb. Az axenián alapuló tulajdonságok megnehezítik a vírusfertőzést és a vektorok vírusátvitelét. Ezt a típusú rezisztenciát – amely tartós védelmet nem nyújt, de szabadföldi ellenállóságot eredményezhet – a magasabb koncentrációban előforduló vírusok áttörnek, és az oltással történő vírusátvitel esetében sem működik. A fertőzéssel szembeni rezisztencia a vad fajokkal történő keresztezés során érhető el (18. táblázat).

18. táblázat. A *Solanum* fajok különböző típusú rezisztenciája a vírusokkal szemben. [Horváth, 1988 után]^{1,2}.

<i>Solanum</i> fajok/fajták	Fertőzéssel szembeni rezisztencia	Túlerzékenységi rezisztencia (HR-rezisztencia)	Immunitás
<i>Solanum ucaule</i>	Burgonya levélsodródás vírus	Burgonya X-vírus, Burgonya Y-vírus	Burgonya X-vírus
<i>S. cardiophyllum</i>			Burgonya M-vírus
<i>S. demissum</i>	Burgonya levélsodródás vírus, Burgonya Y-vírus	Burgonya A-vírus, Burgonya X-vírus, Burgonya Y-vírus	
<i>S. megistacrolobum</i> , EBS 1787		Burgonya M-vírus, Burgonya S-vírus	
<i>S. microdontum</i>		Burgonya M-vírus, Burgonya S-vírus	
<i>S. phureja</i>		Burgonya Y-vírus	
<i>S. stoloniferum</i>		Burgonya Y-vírus, Burgonya A-vírus	Burgonya Y-vírus, Burgonya A-vírus

<i>S. tuberosum</i> ssp. andigena		Burgonya S- vírus	Burgonya X- vírus, Burgonya Y- vírus
<i>S. tuberosum</i> ssp. tuberosum			Burgonya X- vírus
<i>S. vernei</i>		Burgonya Y- vírus	Burgonya Y- vírus, Burgonya A- vírus
<i>S. tuberosum</i> cv. Arran Pilot		Dohány rattle vírus	

¹A *Solanum phureja* rezisztens a *Pseudomonas solanacearum* baktériummal szemben is.

²Barker (1996) újabban a *Solanum stoloniferum* vad fajból származó Dr. Macintosh és Maris Piper burgonyafajtákban – amelyek immunitást (Ry-gén) mutattak a burgonya Y-vírus törzseivel (PVY^O, PVY^N, PVY^{NTN}) szemben – egy korábban nem ismert Ra-gént is kimutattott; ez a gén a burgonya A-vírus rezisztenciájáért felelős.

A vírusreplikációval szembeni rezisztenciának, mint egy viszonylag új jelenségnek az értelmezését az ELISA szerológiai módszer tette lehetővé. Mint ismert, ezzel a módszerrel a növényi extraktumokban jelenlévő vírus mennyiségét meg lehet állapítani. A burgonya levélsodródás vírussal szemben rezisztens/fogékony genotípusok megállapítása ezzel a módszerrel történik. A kutatási eredmények szerint a rezisztens burgonya genotípusokban a víruskoncentráció csak 1-10%-a a fogékony genotípusokban mért víruskoncentrációnak. A vírusrezisztens ill. toleráns cukorrépa-fajták répa nekrotikus sárgaerűség vírus tartalmának a megállapítására is ezt a módszert használják. Az uborka mozaik vírussal szemben rezisztens uborka (*Cucumis sativus* cv. China-Kyoto) leveleiben mért vírustartalom csupán 1-2%-a a vírussal szemben fogékony uborkafajtákban mért vírustartalomnak. A rezisztens fajta mezofil sejtjeinek protoplasztjai kevésbé fogékonyak a vírussal szemben, mint a fogékony fajták protoplasztjai.

A hiperszenzitivitás nem más, mint a vírussal fertőződött sejtek gyors halála, amely megakadályozza az obligát vírusok elterjedését a növényi szövetekben. Ennek megfelelően a hiperszenzitivitás olyan rezisztenciatípus, amely a növény inokulált levelein viszonylag gyorsan (néhány nap) kifejeződő lokális, általában nekrotikus léziókban nyilvánul meg, és amely többnyire a víruskórokozó lokalizálódásával és elpusztulásával jár együtt. A hiperszenzitiv rezisztenciával (HR) rendelkező növények inokulált levelei a fertőzést követően lehullanak. Ezt a reakciót amputációs HR-nek is nevezik. A HR-rel rendelkező növények nem fertőzött levelei (részei) egészségesek maradnak, és bizonyos gazda-vírus kapcsolatokban megakadályozzák, hogy a növény újabb vírussal megfertőződjön. Ezt a típusú rezisztenciát indukált szisztémikus rezisztenciának nevezzük. A HR-típus megfigyelhető többek között azoknál a vírusoknál, amelyek gazdanövényeken mozaiktípusú betegséget idéznek elő. Ilyen gazda-vírus kapcsolat van, pl. a *Solanum acaule*, a *S. demissum* és a burgonya X-vírus, valamint a burgonya Y-vírus között, amelyet egyetlen domináns gén szabályoz (lásd 18. táblázat). A burgonya X-vírussal szembeni hiperszenzitivitásért felelős gének az *Nx* és az *Nb*, a burgonya A-vírus és a burgonya Y-vírus hiperszenzitivitásáért felelős gének az *Na* és az *Nc* (19. táblázat). A hiperszenzitivitás általában vírustörzs-specifikus. A hiperszenzitivitás esetén egy igen specifikus kapcsolat van a patogén avirulencia géntermékei és a gazdanövény rezisztenciagén-termékei között. Ezek a géntermékek kevésbé ismertek, de több domináns gén képes HR-t előidézni és számos virulens vírustörzs képes ezt a típusú rezisztenciát áttörni. A HR-t több tényező befolyásolja: a genetikai háttér, a környezeti tényezők (hőmérséklet), és a növény kora. A HR-t biztosító gén (*N*-gén = nekrotikus) dohányban hőmérséklettől függő és 32 °C felett nem működik; a dohány mozaik vírus fertőzés szisztémikussá válik. Számos dohányfaj (*Nicotiana glauca*, *N. glauca*, *N. glauca*) *N*-rezisztenciagént tartalmaz.

19. táblázat. A burgonya vírusrezisztenciáját szabályozó néhány gén.
[Foxye, 1992 után].

Vírus	Rezisztencia típusa	Gén
Burgonya A-vírus	lokális hiperszenzitivitás	<i>Na</i>
Burgonya Y-vírus	lokális hiperszenzitivitás	<i>Ny</i> , <i>Nc</i>

	extrém rezisztencia (immunitás)	Ry^{sto} Ry^{adg}
Burgonya X-vírus	lokális hiperszenzitivitás	Nx, Nb
	extrém rezisztencia (immunitás)	Rx Rx^{adg}
Burgonya S-vírus	lokális hiperszenzitivitás	Ns
Burgonya M-vírus	lokális hiperszenzitivitás	Na
	extrém rezisztencia (immunitás)	Ry^{sto}

A paprika (*Capsicum annuum*) dohány mozaik vírussal szembeni ellenállóságát az L^1 inkomplett gének szabályozzák. A vírust hiperszenzitiv reakcióval lokalizálják. A vad *Capsicum*-fajok közül jól ismert a *Capsicum frutescens*, a *C. chinense* és a *C. chacoense*, amelyek L^2 , L^3 és L^4 rezisztenciagénjei igen figyelemre méltóak. Újabban burgonya Y-vírussal és a paprika foltosság vírussal szembeni rezisztenciáért felelős géneket ($pr4$, $pr5$) mutattak ki egy mexikói paprikafajtában (CM 334).

Az immunitás, vagy extrém rezisztencia a vírusokkal szembeni ellenállás legmagasabb foka, amelyet vad növényfajokban (pl. *Solanum stoloniferum*) mutattak ki, és amelyet domináns főgének szabályoznak (lásd 18. és 19. táblázat). Az immúnis növények vírussal nem fertőzhetők meg (oltásos módszerrel sem). Az inokulált növényekben a vírus nem szaporodik, és belőlük a vírus nem izolálható vissza. Immunitást először 1933-ban mutattak ki, egy USDA 41956 burgonya klónban a burgonya X-vírussal szemben. Az immunitás az adott vírus összes törzsével szemben általában érvényes. Kivételt képez pl. a burgonya X-vírus egy viszonylag új törzse (PVX_{HB}), amely az Rx_{aci} -rezisztenciagén által indukált rezisztenciát áttörte. Újabban a *Solanum sucrense* vad faj egyik származékában (OCH 11926) kimutatott Rx_{suc} -gén extrém rezisztenciát biztosított minden burgonya X-vírus törzzsel szemben, beleértve a PVX_{HR} -törzset is. A burgonya Y-vírussal szemben immunitást, vagy extrém rezisztenciát biztosító gént (Ry^{sto} , Ry^{adg}) a *Solanum stoloniferum* és a *S. andigena* vad növényfajokban mutatták ki (lásd 18. és 19. táblázat). A burgonya Y-vírussal szemben további rezisztenciagének vannak a *S. chacoense* (Ny^{che}), *S. hougashi* (Ry^{hou}), *S. pinnatisectum*, *S. polytrichon*, *S. simplicifolium*, *S. vernei*, *S. tuberosum* (N^{lbr}) növényekben. A vad

növényfajokban előforduló rezisztenciagéneknek igen nagy jelentősége van a rezisztenciára nemesítésben. Ezeket a rezisztenciagéneket ivaros úton kultúrfajokba (fajtákba) lehet átvinni.

Az ivaros keresztezés azonban számos növényfaj között a – rendszertani távolság miatt – nem lehetséges, noha genetikailag igen értékes tulajdonságok hordozói. A *Solanum brevidens* – amely a Solanaceae család Etuberosa sorozatába tartozik – nem gumóképző vad faj egyes származékai ellenállóak több burgonyavírussal (burgonya levélsodródás vírus, burgonya Y-vírus, burgonya X-vírus, burgonya andeszi látens vírus, burgonya A-vírus, burgonya M-vírus, burgonya S-vírus) szemben. Az igen értékes rezisztenciabiológiai tulajdonságokkal rendelkező *Solanum brevidens* azonban ivaros úton nem keresztezhető a *Solanum tuberosum* kultúrnövény fajtáival. A protoplaszt-fúzió az elmúlt években új lehetőséget teremtett arra, hogy a szexuális szaporodás megkerülésével olyan fajok egyedei is „keresztezhetők”, amelyek egymással nem hibridizálódnak. Az elmúlt években szomatikus hibridizációval hazánkban is sikerült előállítani burgonya levélsodródás vírussal és burgonya Y-vírussal szemben ellenálló hibrideket (Horváth et al., 1987; Fehér et al., 1990; Horváth et al., 1993). Ezek a hibrdek a *Solanum brevidens* vad faj rezisztenciagénjét tartalmazzák. Extrém rezisztenciagéneket (*Tm-2*, *Tm-2*²) mutattak ki paradicsomban (*Lycopersicon esculentum*) is. Eddig mintegy 60 olyan paradicsomfajta, ill. hibrid ismert, amely ezeket a rezisztenciagéneket tartalmazza.

A tolerancia, mint a rezisztencia egyik típusa, a növényeknek azon tulajdonságát jelenti, hogy vírusfertőzéssel szemben gyengébb tünetekkel reagálnak, bennük a vírusreplikáció és a vírusterjedés gátolt. A tolerancia nem a vírussal szemben, hanem a vírus által előidézett betegséggel szemben áll fenn. A toleráns növények termőképessége általában az egészséges, vírusmentes növényekkel megegyezik. Hátrányuk, hogy vírusforrásnak tekintendők. A dél-amerikai természetes burgonyafajták általános tulajdonsága a tolerancia, amelyet ún. toleranciagének határoznak meg. A paradicsom *Tm1* toleranciagénje határozza meg a növény rezisztenciáját a dohány mozaik vírussal szemben. Ez a rezisztenciagén hőmérséklettől függő, és a virulens vírustörzsek hatását áttörik.

A vektorokkal szembeni rezisztenciakutatás – az új inszekticidek kifejlesztésével kapcsolatos gazdasági problémák és árnövekedés, valamint a környezetre gyakorolt kedvezőtlen hatások miatt – fokozott

jelentőségűvé vált. A vektorokkal szemben rezisztens növények természetesen nem tudják a vírusok terjedését teljes mértékben megakadályozni, de az integrált növényvédelmi program szerves részét képezik. A vektorokkal szembeni rezisztencia mechanizmusa kevésbé ismert. A vektorrezisztencia olyan ellenálló képessége a növénynek, amelynek során bizonyos tulajdonságai (mechanizmusai) gátolják a vektorok (pl. levéltetvek) aktivitását. Egyes vad *Solanum* fajok (pl. *Solanum berthaultii*, *S. polyadenium*, *S. tarijense*) -- mint ismert -- sűrű levélszőrözöttséggel rendelkeznek. Ha a vektorok táplálkozásuk során ezekkel a levélszőrökkel (mirigyszőrökkel; glandular trichomes) érintkezésbe kerülnek, akkor a növény olyan váladékot bocsát ki, amely az állatok mozgását megakadályozza. A váladék lehetetlenné teszi a vektorok táplálkozását is, ennek következtében pedig elpusztulnak. Nemrég az *Etuberosa* sorozatba tartozó *Solanum* fajok (*Solanum brevidens*, *S. etuberosum*) rezisztenciáját állapították meg a *Myzus persicae* levéltetűvel szemben (Radcliffe és Lauer, 1967; Jones, 1979; Valkonen et al., 1992). Mint ismert, a levéltetvek között ez a legjelentősebb vírusvektor. A vektorpopuláció tanulmányozása során megállapították, hogy a fenti növények rezisztenciája/fogékonysága összefüggésben van a növények fiziológiai állapotával (korával). A *Solanum brevidens* növény kifejlett levelein és csúcsi levelein a levéltetvek nem képeztek kolóniákat. A növény leveleinek öregedésével párhuzamosan egyre érzékenyebbé váltak a levéltetvekkel szemben. A vizsgálatok szerint a levelek ásványianyagtartalma alig befolyásolta a növény rezisztenciáját a levéltetvekkel szemben. Hazai kutatások szerint a burgonyafajták levélzetének nagy szénhidrát-, nyers zsír-, leucin- és tirozintartalma csökkentette, a magas nyersfehérje- aszparaginsav- és glutaminsav-tartalma növelte a levéltetű kolóniák számát (Kuroli et al., 1998). A gazda-vektor kapcsolatok tanulmányozása során több fajspecifikus vektorrezisztenciát mutattak ki (20. táblázat).

20. táblázat. Gazdanövények levéltetű vektorrezisztenciája.

Gazdanövény	Vektor
<i>Solanum berthaultii</i> , <i>S. polyadenium</i> , <i>S. tarijense</i>	<i>Myzus persicae</i> , <i>Macrosiphum euphorbiae</i>

<i>Solanum brevidens</i> , <i>S. etuberosum</i>	<i>Myzus persicae</i>
<i>Cucumis melo</i>	<i>Aphis gossypii</i>
<i>Trifolium spp.</i>	<i>Acyrtosiphon pisum</i>
<i>Prunus persica</i>	<i>Myzus persicae</i> , <i>M. varians</i>
<i>Capsicum annuum</i>	<i>Myzus persicae</i> , <i>Aphis craccivora</i>
<i>Nicotiana tabacum</i>	<i>Aphis gossypii</i> , <i>Myzus persicae</i>
<i>Glycine max</i>	<i>Myzus citricola</i> , <i>Rhopalosiphum maidis</i>
<i>Zea mays</i>	<i>Macrosiphum avenae</i> , <i>Metapolophium dirhodum</i> , <i>Rhopalosiphum padi</i>

A vektorokkal szembeni rezisztencia alapvetően az (a) antibiózisa, (b) antixenózisa és a (c) toleranciára vezethető vissza (Painter, 1951; Walkey, 1985; Matthews, 1991; Salazar, 1996; Hammond, 1998; Jones, 1998). Antibiózis esetében a növény olyan tulajdonsággal rendelkezik, amely gátolja az állatok (vektorok) szaporodását és a vektor-populáció kialakulását. E a típusú vektorrezisztencia igen kedvező rezisztencia típus. Az antixenózis vagy nem-preferencia esetében az állatok (vektorok) gyorsan elhagyják a táp- ill. gazdanövényt. Ez a repellens hatás a növényekből felszabaduló toxinokra, vagy illékony anyagokra vezethető vissza. A perzisztens (cirkulatív) vírusokkal fertőzött táp- ill. gazdnövényeknek ez a tulajdonsága rezisztencia-szempontról előnyös, ui. a vektorok még a vírus felvétele és a vírus leadása előtt elhagyják a növényeket. A nem perzisztens (stylet-borne) vírusokkal fertőzött táp- ill. gazdanövényeknek ez a tulajdonsága rezisztencia-szempontról előnytelen, ui. a vektorok próbaszívogatásaikkal gyorsan felveszik, és gyorsan leadják a vírust (lásd 10.3. és 10.4. fejezet). A *Solanum berthaultii* növényben, pl. egy levéltetű riasztó feromont (E- β -farnézán) találtak. Ez a feromon akkor képződött, amikor a levéltetvek veszélyben voltak. Figyelemre méltó, hogy ezt a feromont a fenti növény levélszörei is termelték. A rovartolerancia – mint a vektorrezisztencia egyik típusa – azon alapul, hogy a táp-, ill. gazdanövény súlyos károsodás nélkül ellenáll a vektorok

megtelepedésének. Ez a típusú vektorrezisztencia a vektorok elleni védekezés szempontjából azonban nem jelentős.

15.2. Biológiai és biotechnológiai védekezés

Biológiai védekezésről akkor beszélünk, ha egy kórokozó fellépését egy másik kórokozóval kívánjuk megakadályozni.

15.2.1. Keresztvédetség (cross protection)

A biológiai védekezés legismertebb módszere arra az antagonista interferencia jelenségre vezethető vissza, amelynek során egy adott vírus gyenge, vagy gyengített törzse megakadályozza ugyanazon vírus erős, vagy súlyos törzsének későbbi fertőzését a növényben. Ezt a nem egy időben, hanem egymást követő (a gyenge vírustörzs tüneteinek megjelenése után) fertőzés során bekövetkező antagonista hatást keresztvédetségű reakciónak (cross protection) nevezzük, és nem téveszthető össze két vírus azonos időben történő fertőzésével, amelynek során általában szinergista interferencia (tünetek erősödése) alakul ki. A jelenség mintegy fél évszázada ismert, de magyarázatával mind a mai napig adós a tudomány. A keresztvédetségű reakció létrejöttében azonban minden valószínűséggel nem a vírus köpenyfehérjének van szerepe, hanem a vírusnukleinsavnak az a része meghatározó, amelyen a polimeráz szintézishez szükséges kód van. Ezt a feltételezést az is alátámasztja, hogy a köpenyfehérje nélküli viroidok esetében is megfigyelték a keresztvédetséget, ami azt igazolja, hogy a fehérjének a keresztvédetség kialakulásában nincs döntő jelentősége. A keresztvédetség mechanizmusával és a védekezésben játszott szerepével kapcsolatban újabban Fraser (1998) és Lecoq (1998) írt összefoglaló tanulmányt.

A keresztvédetség fellépése rokon vírustörzsek között alakul ki, ezért hosszú idő óta a vírusok közötti rokonsági kapcsolatok megállapításának egyik biológiai módszere volt. A módszer gyakorlati felhasználása elsősorban a trópusi országokban jelentős, ui. a vírus- és vektorrezervoárok a téli időszakban is folytatják tevékenységüket. A keresztvédetségén alapuló rezisztenciát ellenőrzött körülmények között üvegházban termesztett paradicsomnövényeknél is alkalmazzák. A gyenge, vagy gyengített vírustörzs azonban csak olyan növényfajok esetében alkalmazható, amelyeknél bizonyítást nyert a vírus biológiailag gyenge vagy gyengített hatása. Egy bizonyos növényfajra nézve gyenge vírustörzs, egy másik növényfaj esetében súlyos károkat okozhat.

A biotechnológiai módszerek alkalmazását a növényvírusok esetében azok az elmúlt években történt biológiai, biokémiai és molekuláris biológiai felfedezések tették lehetővé, amelyekkel ismertté vált az egyes szervezetek működését ellenőrző gének megismerése és megváltoztatása. A gensebézsztet ill. a génátültetés módszereinek felhasználásával forradalmi változások következtek be a mezőgazdaságban és a növényvédelemben is. Egyes vélemények szerint 1-2 évtized múlva a világ ételmezésében szerepet játszó 29 fő tápnövény 80%-a genetikailag módosított, azaz transzgénikus növény lesz. A tendenciára jellemző, hogy az Amerikai Egyesült Államokban 2154, Japánban 2055, Németországban 629 géntechnológiai úton előállított növényre jelentettek be szabadalmat. Mint ismert, a vírusbetegségek elleni védekezés leghatékonyabb módja a vírusmentes szaporítóanyag előállítása és a rezisztenciára történő nemesítés. A korszerű biotechnológiai módszerek alkalmazása mindkét területen igen sikeres és kifizetődő. 1987 és 1994 között az Amerikai Egyesült Államokban 1700 helyen végeztek szabadföldi kísérleteket transzgénikus növényekkel. A géntechnikailag megváltoztatott növények 30,6%-a herbicidrezisztens (toleráns), 20,8%-a rovarrezisztens, 13,6%-a vírusrezisztens, 2,8%-a gombarezisztens volt. Európában a transzgénikus növények közül a repcével, kukoricával, burgonyával, cukorrépával, paradicsommal és a dohánynal érték el a legjobb eredményeket.

Napjainkra már több gensebézszteti úton előállított, engedélyezett növényfajtát hoztak forgalomba. Az európai piacon hímsteril (kukorica, olajrepe), herbicid- és rovarrezisztens (dohány, szója, kukorica), valamint vírusrezisztens (burgonya, cukorrépa, dohány, paradicsom) fajták vannak. Az Egyesült Államokban nemrég került forgalomba a cukkini sárga mozaik vírussal és a görögdinnye mozaik vírussal szemben ellenálló transzgénikus tök (*Cucurbita pepo*). Bevezetés előtt állnak további rezisztens tök, dinnye, paradicsom és papayafajták. A biotechnológiai módszerekkel olcsóbban és rövidebb idő alatt lehet előállítani egy adott betegséggel szemben toleráns vagy rezisztens fajtát, mint a hagyományos „klasszikus” növénynemesítési eljárásokkal. Fontos azonban megállapítani, hogy a rezisztenciára nemesítés a modern és látványos eredményeket hozó módszerek bevonásával is csupán versenyfutás marad a növénynemesítő és a kórokozók újonnan megjelenő törzsei, biotípusai, vagy rasszai között.

A biotechnológiai módszerek közül figyelmet érdemel a köpenyfehérjé-génnel, a szatellit RNS-sel, az értelmetlen (antiszenz) nukleinsavval és a

defektív interferáló molekulákkal kialakított indukált rezisztencia (lásd 46. ábra) (Balázs, 1997, 1990; Foster és Taylor, 1998; Szilassy et al., 1999). Hangsúlyozni szeretnénk, hogy új transzgénikus fajták termesztésbe vétele bizonyos kockázatokkal is jár. Vírusellenálló növények esetében ezek sokkal kevésbé egészségügyi, mint inkább ökológiai jellegű kockázatok. Rendkívül fontos ezért az ilyen fajták kontrollált engedélyezése, és termesztésbe vétele. E rendelkezéseket Magyarországon a géntechnológiai tevékenységről szóló 1998. évi XXVII. Törvény tartalmazza. Úgyszintén fontos feladat a nyilvánosság pontos tájékoztatása a biotechnológia eredményeiről a megalapozatlan félelmek eloszlatása érdekében.

15.2.2. Indukált rezisztencia

15.2.2.1. Köpenyfehérje-gén

Mintegy másfél évtizeddel ezelőtt került sor a vírus köpenyfehérje- (coat protein, CP) génnel indukált rezisztencia kialakítására (Powel-Abel et al., 1986). Ennek során rekombináns DNS-technikával a dohány mozaik vírus RNS-ének 3'-végén lévő szekvenciákról DNS-másolatot (cDNS) készítettek, és erről endonukleázokkal leválasztották a CP-gént, ill. az azt kódoló szakaszt. Az így nyert CP-gént beépítették az *Agrobacterium tumefaciens* ún. Ti-plazmidjába. A köpenyfehérjét kódoló szakasz elejére a karfiol mozaik vírus 35S-RNS kezdő szekvenciáit, a köpenyfehérjét kódoló szakasz végére pedig nopalin szintetáz enzimet kódoló gént helyeztek. Az *Agrobacterium*-mal a CP-gén bejuttatható volt dohánynövényekbe, és ezt követően a CP-gén megváltoztatta (transzformálta) a növény genetikai állományát, amely elsősorban abban nyilvánult meg, hogy a dohánysejtek alkalmassá váltak köpenyfehérje képzésére. A CP-gént tartalmazó és termelő növények a dohány mozaik vírussal szemben ellenállóságot mutattak. Az indukált rezisztencia feltehetően arra vezethető vissza, hogy a CP-gén termelte köpenyfehérje a fertőzés során nem tudott leválni, és ennek következtében a vírusreplikáció nem következhetett be. Az is lehetséges, hogy a köpenyfehérjétől megszabadult nukleinsav újra beburkolódik (enkapszidálódik) a transzgénikus növényben termelődött köpenyfehérjével, és ezáltal fertőzést nem tud elindítani, de az is valószínűsíthető, hogy a vírus-RNS replikációját a köpenyfehérje közvetlen befolyásolja. Ma már mintegy 15 nemzetségbe tartozó, több mint 20 vírussal szemben állítottak elő CP-transzgenikus, rezisztens növényeket (21. táblázat).

21. táblázat. A köpenyfehérje génnel indukált vírusrezisztencia a transzgénikus növényekben. [Miller és Hemenway, 1998; Szilassy et al., 1999 után].

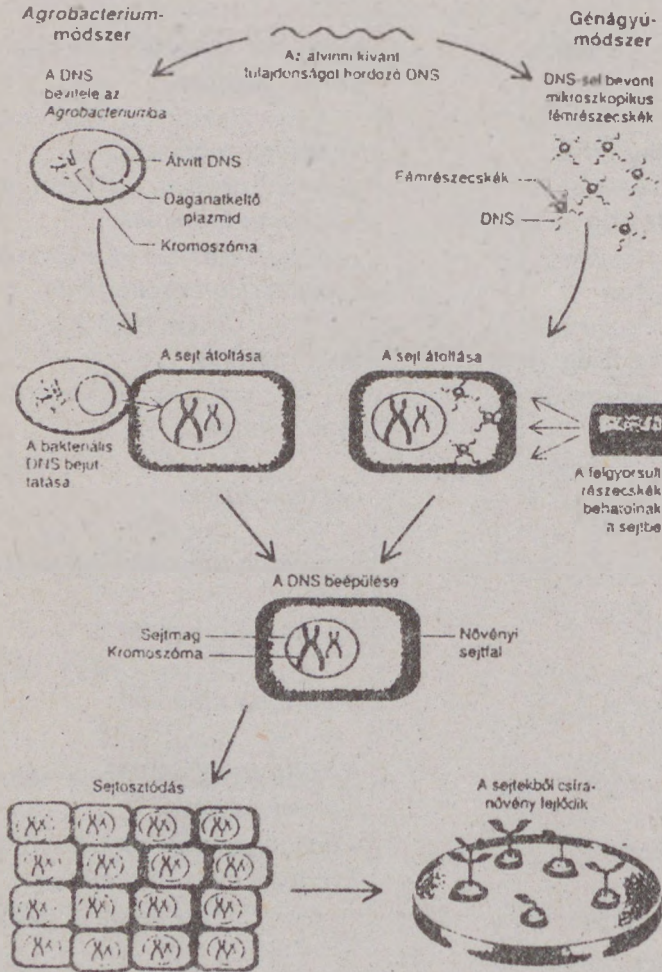
Vírus köpenyfehérje gén	Transzgénikus növény
Arabis mozaik vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>
Borsó enációs mozaik vírus	<i>Pisum sativum</i>
Burgonya aukuba mozaik vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>
Burgonya levélsodródás vírus	<i>Solanum tuberosum</i>
Burgonya M-vírus	<i>Solanum tuberosum</i>
Burgonya S-vírus	<i>Solanum tuberosum</i>
Burgonya X-vírus	<i>Solanum tuberosum</i> , <i>Nicotiana tabacum</i>
Burgonya Y-vírus	<i>Solanum tuberosum</i> , <i>Nicotiana tabacum</i>
Cukkíni sárga mozaik vírus	<i>Nicotiana tabacum</i> , <i>Cucurbita pepo</i>
Cymbidium gyűrűsfoltosság vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>
Dohány csíkosság vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>
Dohány karcolatos vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>
Dohány mozaik vírus	<i>Nicotiana tabacum</i> , <i>Lycopersicon esculentum</i>
Dohány rattle vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>
Görögdinnye mozaik vírus	<i>Nicotiana tabacum</i> , <i>Cucurbita pepo</i>

Kukorica csíkos mozaik vírus	<i>Zea mays</i>
Lucerna mozaik vírus	<i>Nicotiana tabacum</i> , <i>Medicago sativa</i> , <i>Lycopersicon esculentum</i>
Papaya gyűrűsfoltosság vírus	<i>Nicotiana tabacum</i> , <i>Carica papaya</i>
Paprika enyhe foltosság vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>
Paradicsom bronzfoltosság vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>
Paradicsom mozaik vírus	<i>Lycopersicon esculentum</i>
Répa nekrotikus sárgaerűség vírus	<i>Beta vulgaris</i>
Rizs csíkosság vírus	<i>Oryza sativa</i>
Saláta mozaik vírus ¹	<i>Lactuca sativa</i>
Szilva himlő vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>
Szójabab mozaik vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>
Szőlő króm mozaik vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>
Uborka mozaik vírus	<i>Nicotiana tabacum</i> , <i>Cucurbita pepo</i> , <i>Capsicum annuum</i> , <i>Lycopersicon esculentum</i>

¹Dinant et al. (1997).

Az első sikeres, *Agrobacterium tumefaciens* segítségével történő génátvitelt a kölni Max-Planck Intézetben az 1980-as évek elején hajtották végre. Ekkor a növények növekedését gátló kanamicin nevű antibiotikummal szemben ellenálló képesség génjét ültették be növényi sejtekbe. Ekkor vált ismertté először, hogy növényekben idegen gének is kifejeződnek (idegen fehérjék termelődnek).

A transzgénikus növények előállításánál az ún. „génágyú” módszert is alkalmazzák, amelyet J. C. Sanford fejlesztett ki a New York-i Cornell Egyetemen. Ennek során DNS-sel bevont fémrészecskéket lönek növényi sejtekbe. Az idegen DNS beépül a sejt kromoszómaiba. Ezt követően a sejt osztódásnak indul, és teljes értékű növénné fejlődik (47. ábra).

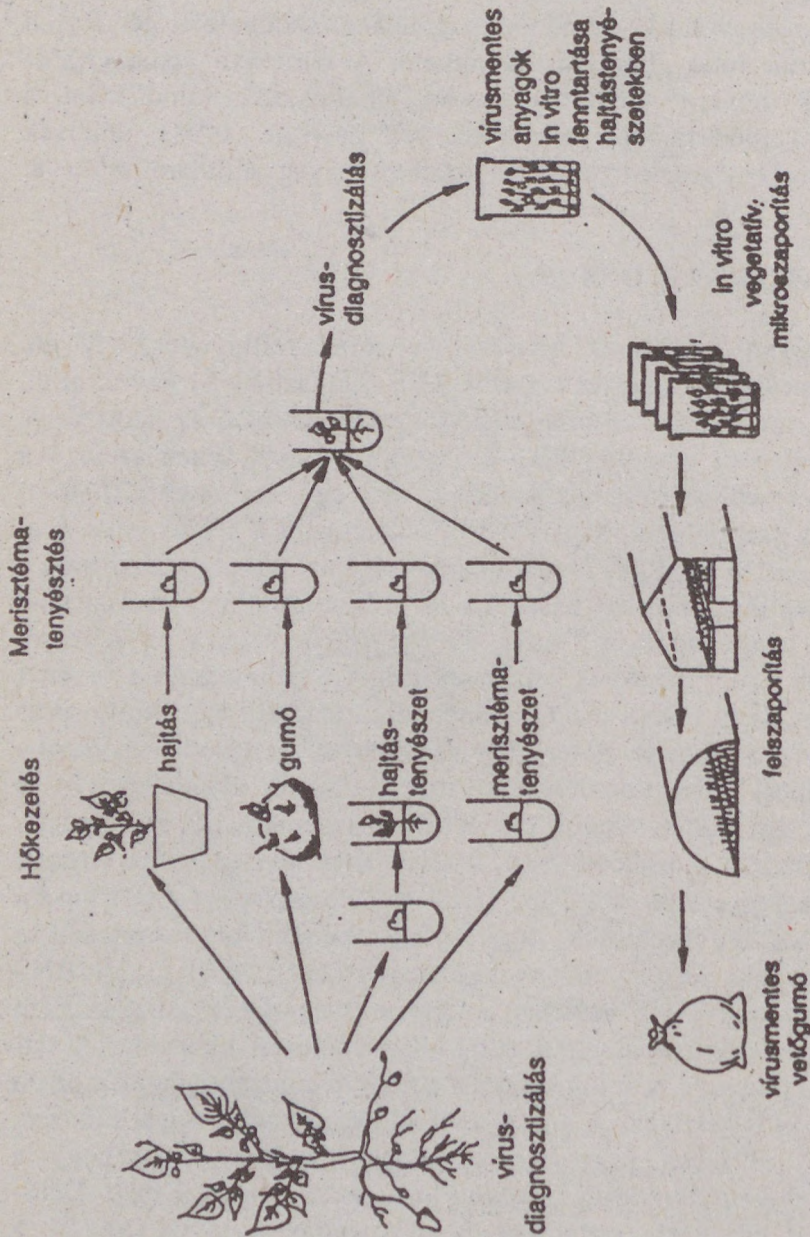


47. ábra. Transzgénikus növény előállításának *Agrobacterium*-mal átvitt és „génágyús” módszere. A DNS-sel bevont fémrészecskéket a növényekbe kell „belőni”. Az idegen DNS beépül a sejt kromoszómaiba, majd a sejt osztódásnak indul és teljes értékű növénné (transzgénikus növény) fejlődik. [Gasser és Fraley, 1992 után].

A hazai kutatások közül kiemelt figyelmet érdemel a burgonya X-vírus, a paradicsom bronzfoltosság vírus, a burgonya Y-vírus és a szilva himlő vírus CP-génjeivel transzformált növények előállítás [Kollár et al., 1993a; Palkovics et al., 1995; Wittner et al., 1995; Burgyán et al., 1998; Horváth et al., 1998; Szilassy et al., 1999]. A burgonyánál alkalmazott génátviteli módszer ma már rutin eljárásnak tekinthető. A burgonya vetőanyag és számos egyéb növény előállítása során alkalmazzák mindazokat a biotechnológiai módszereket (Kaniewski és Lawson, 1998), amelyek segítségével egészséges, vírusmentes szaporítóanyag állítható elő (48. ábra).

15.2.2.2. Szatellit RNS és DNS

A biotechnológiai módszerek alkalmazása során felfigyeltek egy ún. interferáló molekulára, amelyet szatellit RNS-nek (sat-RNS) neveztek el. Megfigyelték, hogy az RNS-tartalmú vírusizolátumokban, az adott vírus szekvenciájával nem homológ RNS-ek is előfordulnak. Ezek szerepe a következő: (a) replikációjukhoz szükség van egy ún. segítő (helper) vírusra, és (b) gyengíthetik, vagy meg is szüntethetik a segítő vírus által okozott tüneteket. A sat-RNS fontos tulajdonsága az, hogy visszaszorítja a segítő vírus replikációját. Ezt használja fel a biotechnológia rezisztencia kialakítására (Jacquemonod és Tepfer, 1998). Ismert, hogy a sat-RNS-ről készített cDNS transzformációs vektor segítségével bejuttatható a növényi genomba. A szatellit cDNS inaktív mindaddig, ameddig egy segítő vírus meg nem fertőzi a növényt. A fertőzés létrejöttkor aktiválódik, és gátolja a segítő (helper) vírus szaporodását, ami a tünetek gyengülésében is megnyilvánul. Ily módon sikerült már több transzgénikus növényt védetté tenni, pl. az uborka mozaik vírussal, a cseresznye levélsodródás vírussal szemben. Megjegyezzük azonban, hogy a természetes sat-RNS-ekről készített cDNS vírusvektorok segítségével kijuthat a transzgénikus növényből, és más idegen növényeket megfertőzhet, amely a sat-RNS széles körű elterjedéséhez vezethet a természetben. Ez a sat-RNS nem gyengíti, hanem fokozza a segítő vírus által előidézett tüneteket. A sat-RNS könnyen mutációt is szenvedhet, és a transzgénikus növényben olyan újabb vírustörzs is keletkezhet, amely a vírusbetegség súlyosságát fokozza. A tudomány 1997-ben nagy meglepetéssel fogadta a hírt, hogy a paradicsom levélgöndörödés *bigeminivirus* – amely, mint ismert DNS-vírus – 682nt cirkuláris szatellitjét is megtalálták (kimutatták). Ez a kutatási eredmény igazolta először azt, hogy a szatellit molekulák nem korlátozódnak az RNS vírus rendszerre (Dry et al., 1997).



48. ábra. A vírusmentes burgonya-szaporítóanyag biotechnológiai módszerekre alapozott előállításának technológiája. [Dudits és Heszki, 1990 után].

15.2.2.3. Értelmetlen (antiszenz) nukleinsavak

Indukált vírusrezisztencia alakítható ki az értelmetlen, ún. antiszenz nukleinsavakkal is. A biotechnológiában használt módszer lényege az, hogy a növényekbe olyan víruseredetű cDNS szálát építenek be, amely negatív szálú, ún. antiszenz nukleinsavat termel. A negatív szálú nukleinsav részek a fertőzés során a növénybe jutó pozitív szálú nukleinsavat neutralizálják, és ezzel a vírus replikációját megakadályozzák.

15.2.2.4. Defektív interferáló molekulák

A biotechnológiai védekezések során alkalmazott eljárások között ismert az ún. defektív interferáló molekulák (DI-molekulák) génsebészeti alkalmazása is. Ezt az új típusú vírus-ellenállóságot kimutatták hazánkban is *Nicotiana benthamiana* növényben a Cymbidium gyűrűsfoltosság vírus defektív interferáló RNS-ének (DI-RNS) beépítésével (Burgyán et al., 1989; Kollár et al., 1993b). Ismert az, hogy a komplett virionok mellett vannak olyan vírusmutánsok is, amelyek a vírusreplikációhoz feltétlenül szükséges szekvenciákkal nem rendelkeznek. Ezek az inkomplett vírusok (hiánymutánsok) interferálnak a komplett vírusokkal, más szóval a komplett vírusok replikációját gátolják. A defektív interferáló vírusok alkalmazásának az indukált rezisztencia kialakításában elméleti jelentősége van.

15.3. Terápia (gyógyítás)

A terapia (gyógyítás) mindazokat az *in vivo* és *in vitro* védekezési lehetőségeket (eljárásokat) magába foglaló tevékenység, amely a hőmérsékletet és a természetes, vagy szintetikus (mesterséges) anyagokat felhasználja a vírusok ellen. A terapia célja az, hogy meggátolja a fertőzés folyamatát és/vagy megakadályozza a vírus replikációját a növényben. Ha ezt a célkitűzést hőkezeléssel kívánjuk elérni, akkor hőterápiáról, ha természetes anyagokkal (vírusinhibitorokkal) vagy szintetikus (mesterséges) kémiai úton előállított anyagokkal valósítjuk meg, akkor kemoterápiáról beszélünk.

15.3.1. Hőterápia

A mezőgazdaságban és a kertészetben igen sok esetben kívánatos, hogy értékes fajtákat vírusfertőzöttségük ellenére is fenntartsunk. Tekintettel arra, hogy a vírusbioszintézist és a vírusok növényen belüli terjedését a

magas hőmérséklet gátolja, ezért a gazdaságilag értékes növények vírusmentesítésére a hőterápia elterjedt (Mink et al., 1998). A hőterápiát egyes vírusfertőzött növények vírusmentesítésénél alkalmazzák. A speciális klímakamrákban elhelyezett növényeket általában 34-40 °C között tartják. A kezelés ideje 2-15 hétig tart. A hőmérséklet és a kezelés időtartama gazda-vírus kapcsolattól függően változik. A kezelést követően a hőterápiában részesített növényi részt le kell választani az anyanövényről, és elkülönítve tovább fenntartani. A hőterápiával kezelt növények vírusmentességét vírusdiagnosztikai módszerekkel (lásd 13. fejezet) ellenőrizni kell. A hőterápia alkalmazása a csonthéjas gyümölcsféléknél, a szőlőnél, a dísnövényeknél (szegfű, muskátli stb.) és a burgonyánál régóta ismert. Vírussal (lucerna mozaik vírus, burgonya levélsodródás vírus) fertőződött burgonyagumók 3-6 hétig tartó 37 °C-os száraz hőkezeléssel vírusmentessé tehetők. A burgonya Y-vírussal szemben ez a kezelés eredménytelen. Más szerzők a burgonya levélsodródás vírussal fertőzött burgonyagumók 30 napig tartó 37 °C-os kezelése során vírusmentességet értek el, de a gumók károsodtak. A meleg víznek, mint hőterápiának az alkalmazása kevésbé eredményes, ui. a meleg vízzel szemben a növényi szövetek igen érzékenyek. Ennek ellenére pl. burgonyagumók hőkezelésére eredményesen alkalmazzák.

15.3.2. Kemoterápia

A kemoterápia természetes inhibitorokkal és mesterséges, vagy szintetikus inhibitorokkal történhet. A jelenleg ismert természetes és szintetikus gátló anyagok nem viricidek, tehát nem pusztítják el a vírusokat, hanem akadályozzák a vírusreplikációt és gátolják a vírus elterjedését a növényben (Gáborjányi és Tóbiás, 1986a,b; Schuster, 1988; Hansen, 1988, 1989; Faccioli és Zoffoli, 1998).

15.3.2.1. Természetes inhibitorok

A természetes inhibitorok olyan vírusgátló tulajdonsággal rendelkező anyagok, amelyek (a) egészséges növényekben, vagy (b) a növényeket ért stresszhatás (pl. vírusfertőzés) következtében alakulnak ki. Ez utóbbi anyagokat indukált inhibitoroknak is nevezik. A jelenleg ismert inhibitorok kémiai természetének megállapítására vonatkozó vizsgálatok alapján megállapítást nyert, hogy többségük fehérje, peptid, glükoproteid és poliszacharid. Hatásmechanizmusuk kevésbé ismert (Ragetti és Weintraub,

1974; Gáborjányi és Tóbiás, 1986a,b; Baranwal és Verma, 1997; Sano, 1997; Verma et al., 1998).

Az egészséges növényekben képződő inhibitorok közül viszonylag jól ismertek a *Dianthus*-, *Phytolacca*- és *Chenopodium*-fajokból izolált gátló anyagok, amelyek fehérjék, és amelyeknek molekulásúlya 29.000 dalton. A *Boerhavia diffusa* növény glükoproteid-tartalmú természetes inhibitora 60-90%-ban gátolta szabadföldön a vírusterjedést paradicsomban, burgonyában, borsóban és bab növényekben. Több olyan növény (pl. *Amaranthus flavus*, *Beta* spp., *Dianthus giganteus*, *Mirabilis jalapa*, *Rivinia humulis*, *Saponaria officinalis*) is ismert, amelyeknek inhibitorai 90-100%-os hatást fejtettek ki a dohány nekروزis vírus és a dohány mozaik vírus replikációjára. Figyelemre méltó, hogy a *Boerhavia diffusa* növény gyökereiben előforduló természetes inhibitor teljes gátló hatást fejtett ki a levéltetvekkel és a mechanikailag átvihető uborka mozaik vírussal szemben. Legújabb vizsgálatok alapján egyértelműen megállapítást nyert, hogy a különböző növényekből (*Sorghum*, *Prosopis*, *Euphorbia* és *Croton* spp.) nyert természetes inhibitorokban jelenlévő fehérjetermészetű anyagok a felelősek a paradicsom bronzfoltosság vírussal szemben megnyilvánuló fertőzésgátlásért (Manickam és Rajappan, 1998). A természetes inhibitorokra általában jellemző, hogy (a) azokon a vírusesztnövény fajokon inaktívak, amelyből származnak, (b) vírusgátló hatásukat a növények inokulált levelein fejtik ki, (c) szerepük a vírus szisztemikus elterjedésében és a vírusreplikáció gátlásában kevésbé ismert.

A növényeket ért stresszhatás következtében kialakuló inhibitorok, más szóval indukált inhibitorok egészséges növényekben nem találhatók meg. Indukált inhibitor-képződéshez vezetnek a mechanikai sérülések, nekروزisok, gombafertőzések, a poliakrilsav, a szalicilsav és a benzoésav mesterséges alkalmazása és természetesen a vírusfertőzések is. Az indukált inhibitorok három nagy csoportba sorolhatók: (a) fitoalexinek, (b) b-proteinek (patogenezissel kapcsolatos fehérjék, PR-proteinek) és (c) kémiai és fiziológiailag erősen heterogén inhibitorok (Gáborjányi és Tóbiás, 1986b).

A fitoalexinek általában fenolok és észterszármazékok, amelyek lokális vírusfertőzések következtében lépnek fel. Aktív vírusgátló szerepüket egyértelműen nem sikerült bizonyítani. A fenolok – mint a legismertebb természetes inhibitorok – a hiperszenzítív, nekrotikus reakciók során felszabadulnak, és toxikus kinonokká alakulnak. A kinonok képesek a

gazdanövény sejtjeinek elpusztítására, ezáltal megakadályozzák az obligát sejtparazita vírusok replikációját és elterjedését.

A b-proteinek, vagy a patogenezissel kapcsolatban álló fehérjék (PR-fehérjék) feltehetően alfa-, béta- és gamma-fehérjék. Többnyire vírusindukálta nekrozisok következtében keletkeznek. Fiziológiai hatást fejtenek ki, amely abban nyilvánul meg, hogy hatásukra juvenil (fiatalító) állapot alakul ki, amely nem kedvez a vírusfertőzés létrejöttének. A b-proteinekkal funkcionálisan hasonló interferonszerű antivirális anyagokat szintén a lokálisan vírusfertőzött növények nem fertőződött leveleinek szöveteiből, 24-48 órán belül mutatták ki. Az antivirális anyagok glükoproteidek. A növényekben kimutatott antivirális anyagok hatásmechanizmusa hasonló a magasabbrendű állatokban képződő interferonokhoz.

A kémiai és fiziológiai erősen heterogén inhibitorok abban különböznek az előző csoportba tartozó inhibitoroktól, hogy nem b-proteinek és indukciójukhoz nincs szükség nekrozisra. Megkülönböztetett antivirális (vírusellenes) hatást fejtenek ki, és olyan növényekből különítették el őket, amelyek vírusfertőzéssel szemben lokális nekrozisképzéssel nem reagálnak. Egyik legfontosabb *in vivo* vírusgátló hatást mutató anyag a poliakrilsav, amely teljes rezisztenciát indukál a dohány mozaik vírussal szemben, ha a dohánynövényeket két nappal az inokuláció előtt kezelik. Egyéb vírusok (uborka mozaik vírus, dohány gyűrűsfoltosság vírus) esetében is megfigyeltek rezisztenciát. A poliakrilsav, mint növényi anyagcsere-serkentő is ismert. Hasonló direkt vírusgátló hatást figyeltek meg a szalicilsav alkalmazását követően is. Az *in vivo* kísérletekben megnyilvánuló vírusgátló hatás a lokális léziók számának csökkentésében nyilvánult meg, ami feltehetően összefüggésben van a fehérjeszintézissel.

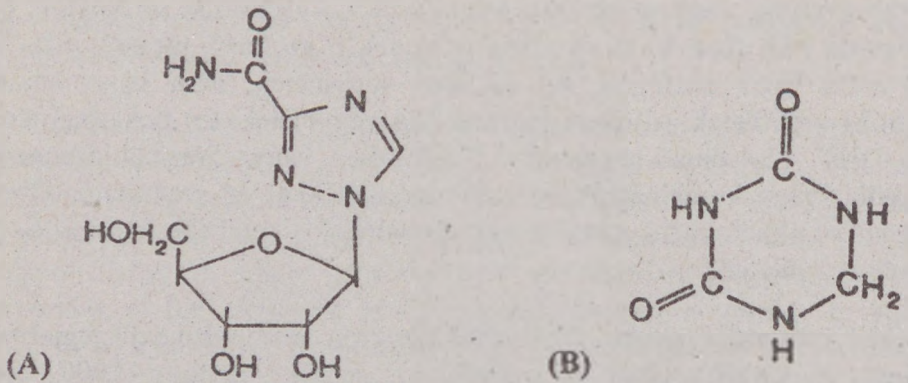
15.3.2.2. Mesterséges vagy szintetikus inhibitorok

A mesterséges vagy szintetikus inhibitorok azzal a tulajdonsággal rendelkeznek, hogy a vírusfertőzés következtében fellépő lokális léziók számát és az inokulált levelekben a víruskoncentrációt csökkentik, továbbá a vírusok szisztemikus terjedését, vagy replikációját gátolják. Kevés olyan mesterséges vírusinhibitor ismert, amelynek alkalmazását követően a vírusreplikáció elégséges mértékben csökken, és a kezelt növények vírusmentessé válnak.

A mesterséges, vagy szintetikus inhibitorok tíz csoportba sorolhatók: (a) Ribavirin (49. ábra A) és ribavirin analógok (tiazofurin, pirazofurin), (b) nukleotid bázis analógok, (c) ciklikus vegyületek, nem bázis analóg ciklikus vegyületek, (d) nem ciklikus azin vegyületek, (e) tiokarbamidok, (f) DHT (2,4-dioxo-hexahidro-1,3,5-triazin, vagy 5-azadihidouracil) egyedül, vagy kombinációkban más vegyületekkel és granulátumokban, (g) antibiotikumok, (h) membrán lipid analógok (i) poliszacharidok és (j) egyéb vegyületek.

Az első csoportba tartozó ribavirin és ribavirin analógok közül legjobban ismert a Virazol (lásd 49. ábra A), amely mintegy 1000 ppm koncentrációban gátolta meg a burgonya X-vírus által előidézett lokális lézió képződést. A táptalajba juttatott 5 µg/ml ribavirin a leszakított leveleket vírusmentessé tette. A ribavirin *in vitro* kísérletekben 73-87%-os burgonya X-vírus és burgonya S-vírus gátlást idézett elő, ha DHT-vel [2,4-dioxohexahidro-1,3,5-triazin, 5-azadihidouracil (49. ábra B)] együtt alkalmazták. Kalluszkultúrákban 100 ppm koncentrációjú ribavirin a burgonya X-vírust nem gátolta. A ribavirin használatával a bokrok és fás szárú növények vírusfertőzöttségének tünetei is mérsékelhetők, de 3 hónappal a kezelés után a tünetek ismét megerősödnek. A szisztémikusan megfertőződött növények esetében a ribavirin alkalmazását megfelelő koncentrációban folyamatosan fenn kell tartani. A kutatások egyértelműen igazolták, hogy a ribavirin a gazdanövény ribonukleinsav (RNS) szintézisét sokkal kisebb mértékben befolyásolta, mint a vírus-RNS szintézist; a ribavirin gátló hatása a fertőzést követő 8 óra múlva a legnagyobb, és ezt követően csökken.

A ribavirin vírusreplikációt gátló hatása az egyes gazda-vírus kapcsolatban eltérő (22. táblázat). Alkalmazása azoknál a növényeknél előnyös, amelyek pl. hőterápiával szemben érzékenyek. A ribavirin analógok (tiazofurin, pirazofurin) hatásmechanizmusa a ribavirinhez hasonlít. Vírusgátló hatásukat több vírus esetében is megfigyelték.



49. ábra. A: A ribavirin (Virazol, 1-β-D ribofuranozil-1,2,4-triazol-3 karboxamid) szerkezeti képlete. B: A DHT (2,4-dioxohexahidro-1,3,5-triazin, 5-azadihidrouracil) szerkezeti képlete.

22. táblázat. A ribavirin vírusgátló hatása néhány gazda-vírus kapcsolatban.

Vírus	Gazdanövény	Minimális koncentráció/kezelés ideje vagy helye
Alma klorotikus levél-foltosság vírus	<i>Malus</i> spp.	20 ppm/4 hét, merisztéma
Burgonya S-vírus	<i>Solanum tuberosum</i>	20 ppm/sarjhajtás
Burgonya X-vírus	<i>Nicotiana tabacum</i> <i>Solanum tuberosum</i>	0,5 ppm/tartósan 100 ppm/merisztéma
Burgonya Y-vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>	50 ppm/tartósan
Paradicsom bronzfoltosság vírus	<i>Lycopersicon esculentum</i>	500 ppm/növény
Tarlórépa sárga mozaik vírus	<i>Brassica</i> spp.	10 ppm/protoplaszt
Uborka mozaik vírus	<i>Nicotiana tabacum</i>	50 ppm/tartósan

A második csoportba tartozó szintetikus vírusinhibitorok közül a nukleotid bázisanalógok (a ribavirintól és analógjaitól eltérő bázisanalógok) érdemelnek említést. A 8'-azaguanin jelentősen csökkentette a lucerna mozaik vírus és az uborka mozaik vírus tünetek kialakulását, és folyamatos használatával az antivirális hatást jelentősen sikerült fokozni. Jó hatást értek el akkor, ha a növényeket 0,005 M 8'-azaguaninnal és 0,01 M guanozinnal szimultán permetezték. A DHPA (dihidroxipropiladenin) 0,01 mM koncentrációban 90%-ban gátolta a tehénborsó klorotikus foltosság vírus fertőzőképességét. Igen nagy előnye, hogy ilyen koncentrációban nem fitotoxikus (de 1 mM koncentrációban fitotoxikus hatást fejt ki). Az adenin arabinozid a tehénborsóklorotikus foltosság vírus szisztemikus terjedését gátolta, de a dohány mozaik vírus esetében ez nem volt megfigyelhető. Ribavirinnel történt együttes alkalmazása hatásosnak bizonyult úsztatott levélkorong-kísérletben. Az uracilok (5-azadihidrouracil, 2-tiouracil; 5-azauracil) – mint a legkorábban ismert vírusinhibitorok – közül a legjobb eredményeket a 400 ppm koncentrációban alkalmazott azaauracillal érték el akkor, ha a vírusinokuláció előtt 2 órával alkalmazták (levélre permetezés). Az 5-azadihidrouracil (DHT) előnye az, hogy a növények levelei könnyen felveszik és gyorsan transzlokálódik a floem- és xilem szövetekben. Több vírus (pl. burgonya Y-vírus, uborka mozaik vírus, Arabis mozaik vírus) replikációját gátolta. Eredményesen használták 0,15%-os koncentrációban szabadföldi körülmények között is burgonyában. Hazai kutatások során megállapították, hogy csökkentette az árpa csíkos mozaik vírus köpenyfehérje felhalmozódását, amely feltehetően *in vitro*, azaz közvetlen inhibitor hatással, és nem replikációt gátló hatással van összefüggésben (Tallóczy és Gáborjányi, 1990). A 2-tiouracil fitotoxikus koncentrációban alkalmazva hatástalannak bizonyult a lucerna mozaik vírussal szemben, de hatásos volt a dohány mozaik vírus ellen.

A harmadik csoportba tartoznak a ciklikus vegyületek és a nem bázisanalóg ciklikus vegyületek, amelyek közül jelentős számban vizsgáltak meg vírusgátló anyagokat. Megállapították, hogy nagyon hasonló vegyületek igen eltérő vírusgátló hatást fejtettek ki. A 2-aminooxazol, a 2,3-bromo-dihidroxi-6 és a bromo-pirazino (2,3-) pirazin a burgonya X-vírus és a paradicsom bronzfoltosság vírus tüneteit 50-90%-ban csökkentette. Legújabb kutatási eredmények szerint az 1-morfolinometil-tetrahidro-2(1H)-pirimidionin (DD13) protoplaszt kultúrákban igen jelentős antivirális hatást (97-100%) fejtett ki a paradicsom mozaik vírussal és az uborka mozaik vírussal szemben.

A negyedik csoportba tartozó nem ciklikus azin vegyületek vírusgátló hatásával kapcsolatban megállapították, hogy az azinok az uracilokkal (DHT, lásd 49. ábra B) együttes alkalmazásban igen jelentős mértékben megnövelhetik a burgonya termését szabadföldön. Az azinok vírusgátló hatása kedvezőbb, mint az ebbe a csoportba tartozó oxazolok hatása.

Az ötödik, mesterséges vírusinhibitor csoportba tartoznak a tiokarbamidok. Általában igen mérsékelt hatást fejtenek ki. Az alkil-aril csoportba tartozó vegyületek szisztémikus vírusgátlása 50% alatt van. Egyéb vegyületekkel (pl. DHT) kombináltnan alkalmazva szinergista hatást figyeltek meg. Fitotoxikus hatásuk nincs.

A hatodik szintetikus vírusgátló csoportba tartoznak a 2,4-dioxo-hexahidro-1,3,5-triazin vagy 5-azadihidouracil vegyületek, valamint kombinációik és granulátumaik. Tulajdonságuk, hogy csak igen kis mértékben toxikusak a növényekre, a növényekben nem perzisztensek, és a talajban gyorsan inaktiválódnak. Általában egyéb vegyületekkel (ribavirin) közös alkalmazásban jelentős vírusgátló hatást fejtenek ki. Hátrányos tulajdonságuk, hogy rövid ideig tartó perzisztenciájuk miatt vírusgátló szerepük nem jelentős. Szabadföldi körülmények között a burgonya X-vírus esetében ez négy nap. Granulátumokban történő kijuttatásukkal jobb eredményt értek el, mint öt szabadföldi permetezéssel. Alkán monoszulfonátok alkalmazásával hatásos vírusgátlás érhető el.

A hetedik mesterséges inhibitor csoportba tartoznak az antibiotikumok, amelyek akadályozzák a fehérje és nukleinsav szintézis folyamatát. Hatásmechanizmusuk igen eltérő. Számos, nem specifikus RNS-gátló antibiotikum igen erős toxikus hatást fejt ki kallusz szövetkultúrákra. Az aktidion, gramicidin, puromicin és a formicin toxikus hatását növényeken nem állapították meg, ugyanakkor dohánylevelekben a dohány mozaik vírus replikációját gátolták. A tetraciklinekkel végzett kísérletek során megállapítást nyert, hogy a tünetek súlyosságát mérséklék, és csökkentik a fitoplazmák számát. Az aktinomicin-D antibiotikum gátolja a dohány mozaik vírus replikációját, de a vírusgátlás a vírusbioszintézis nem minden szakaszában eredményes. Adatok vannak arra vonatkozóan is, hogy az aktinomicin-D tiouracillal együtt csökkentette a vírusreplikációt. A protoplasztokon végzett kísérleti eredmények egyértelművé tették az aktinomicin-D vírusgátló hatását, pl. a tarlórépa sárga mozaik vírussal és a burgonya X-vírussal szemben. Az uborka mozaik vírus lokális lézióinak kifejlődését gátolta uborkán (*Cucumis sativus*), de nyolcszorosára növelte a

víruskoncentrációt a kezelt növényben. Egyes szerzők véleménye az, hogy az aktinomicin-D vírusgátló hatása a köpenyfehérje leválását követő legkorábbi replikációs szakaszban nyilvánul meg.

A nyolcadik csoportba tartozó membrán lipid analógok – mint mesterséges vírusinhibitorok – közül az egyik legismertebb analóg az L333, amelyet a *Ladderomyces elongisporus* élesztőgomba lipid-extraktumából mutattak ki. Vírusgátló hatása főleg lokális gazda-vírus kapcsolatban ismert. Hazai vizsgálatok megállapították, hogy csökkentette az árpa csíkos mozaik vírus köpenyfehérje felhalmozódását. Az uracillal (DHT) történő együttes kezelésben jelentős vírusgátló hatást fejtett ki a burgonya X-vírus és a burgonya A-vírus esetében (dohány mozaik vírussal szemben nem). A zsírsavak burgonya X-vírussal és burgonya M-vírussal szisztemikusan fertőződött növények esetében jelentős vírusgátlást idéztek elő. Az alkán monoszulfonátokkal kapcsolatban is kedvező eredményeket értek el.

A kilencedik csoporthoz tartoznak a poliszacharidok. A kondroitin (chondroitin) szulfát (A- és C-típus) igen jelentősen gátolta a dohány mozaik vírus aktivitását [Sano, 1997]. A kondroitin antivirális aktivitása feltehetően a dohány mozaik vírus köpenyfehérje kialakulásának gátlásával van összefüggésben.

A tizedik csoportba tartozó egyéb vírusinhibitorok közül adatok vannak arra vonatkozóan, hogy az eozin Y és az etidium bromid 100 ppm-es koncentrációban eliminálta a *Gerbera* dísznövény egyik vírusát merisztéma kultúrában. Hazai kutatók arra a következtetésre jutottak, hogy a szalicilsav, vagy ahhoz szerkezetében hasonló BTH [benzo-(1,2,3) thiadiazol-7-trikarboxi-(S) metilészter] – amely a Bion 50 WG hatóanyagát képezi – csökkentette a dohány mozaik vírus által okozott lokális léziók számát *Nicotiana tabacum* cv. Xanthi-nc növényeken. A fogékony dohánynövényekben (*N. tabacum* cv. Samsun) azonban a fokozott vírusreplikáció következtében felszaporodott a vírus köpenyfehérje mennyisége. Ez arra mutat, hogy a fenti anyagok alkalmasak a lokális léziók visszaszorítására, de a betegség-ellenállóságot a fogékony növényekben nem növelték (Kámán és Gáborjányi, 1998). A Bionnal végzett újabb kutatások során megállapítást nyert, hogy jelentősen gátolta a répa nekrotikus sargaerőség vírus, a répa talajlakó vírus szintézisét és a *Pleospora betae* (*Polymyxa betae*) gombavektor szaporodását (Mouhanna és Schlösser, 1998).

Az egyéb vegyületek között megemlítjük azokat a kémiai anyagokat, amelyeket sikeresen próbáltak ki humán- és állatpatogén vírusok ellen. Dawson (1984) kísérletei szerint állatpatogén vírusok (pl. *herpesvirusok*, *picornavirusok*, *rhabdovirusok* stb.) ellen aktív 27 vegyület közül 14 gátló hatást (60-90%) fejtett ki a dohány mozaik vírussal és a lóbab klorotikus foltosság vírussal szemben. A vizsgált vegyületek közül vírúsátló hatást értek el az alábbi kémiai anyagokkal: adenin arabinozid, ribavirin, guanidin, kordicepin, fubercidin, (s)9-(2,3-dihidroxi-propil)adenin, distamicin A, 2,3-bis-(acetyl merkaptometil)-guinoxalin, cikloleucin, 3-deazauridin, 2,3-diaminopiridin, 8-azaguanin, 2-tiouracil és 5-azacitidin. Néhány egyéb vegyület (pl. acikloguanozin, uracil arabinozid, amantadin, rifampicin, 5-nitrouracil, 5-hidroxiuracil, novobiocin stb.) vírúsátló hatását nem sikerült bizonyítani. Humánpatogén vírusokkal szemben eredményesen próbálták ki a szulfidozott poliszacharidokat (pl. dextrán szulfát; heparin, pentozán poliszulfát stb.) (lásd Baba et al., 1988a,b, 1990a,b; Ito et al., 1989; Weiler et al., 1990).

A növényvírusok és viroidok elleni védekezésről napjainkban megjelent könyv – amely tárgyalja a különböző konvencionális és új biotechnológiai módszereket, valamint a karantén rendszabályokat is – 50 fejezete a legmodernebb felfogásban és a legújabb ismeretek közreadásával nélkülözhetetlen alpműve a növényvirológiai irodalomnak (Hadidi et al., 1998).

16. A VÍRUSOK EREDETE

A vírusok eredete extrém alkalmazkodóképességük és gyors változékonyságuk miatt ma még ismeretlen, de számos lehetséges teória van arra vonatkozóan, hogy a növény- és állatvírusok közös eredetűek. Tekintettel arra, hogy a vírusok obligát sejtparaziták, ezért létezésük csak a sejtés élőlények megjelenésével együtt, vagy azok megjelenését követően képzelhető el, és mint genetikai szintű parazita, csak az étellel párhuzamos evolúciós múltra tekinthet vissza. Ezt bizonyítja az a tény is, hogy a jelenleg ismert növényvírus nemzetségéből 43-nak (több mint 80%) a genomja RNS, és a legtöbb egyszálú RNS. Egyre több bizonyíték van arra, hogy a vírusok, vagy azok egy része a sejtől alakult ki úgy, hogy a sejtek hosszú időn át, egymást követő mutációk eredményeképpen elvesztették enzimrendszereiket és emiatt függő viszonyba kerültek egy másik sejttel szemben, amelynek enzimjeit a reprodukcióhoz felhasználhatta. A sejtől történő származás elvét támogatja az, hogy például egyes pozitív szálú RNS-vírusok és az RNS-tartalmú bakteriofágok nukleinsava inkább hasonlít a gazdasejthez, mint egymáshoz. Ismert az is, hogy a gazdasejtben szaporodó vírus-RNS molekulák és a gazdasejt nukleinsava között a riboszómakötő helyek számát tekintve hasonlóság van. A szomszédos nukleotid párok gyakoriságának vizsgálata során összefüggések mutathatók ki a vírus DNS és a sejt DNS szerkezete között. Az RNS-vírusok származásával kapcsolatos hipotézisek még bizonytalanabbak, ui. a vírus-RNS számos tulajdonságban eltér a sejt nukleáris RNS-étől. A vírus-RNS önreprodukáló molekulaként lényegesen eltér a sejt-RNS-eitől.

A vírusokban és a különböző élőlényekben a nukleinsavak kapcsolatai és kölcsönhatásai igen szorosak és sokrétűek. A vírusok evolúciójában a kapszidnak alapvető jelentősége van, ui. a fertőzés csakis a védett génállományú virion útján lehetséges. A vírusok evolúciója tehát az élet evolúciójával párhuzamos genetikai információ-evolúciónak az eredménye. Érdemes megjegyezni, hogy a morfológia, a replikációs stratégia és a vektortípusok alapján történő víruscsoportosítás valószínűleg tükrözi evolúciós kapcsolataikat, mivel a közös jegyek (tulajdonságok) azok, amelyeket a közös „őstől” örököltek. Az a tény, hogy kevés víruscsoportnak (nemzetségnek) van hasonló tulajdonság-együttese, arra utal, hogy a különböző csoportoknak (nemzetségeknek) különböző az eredete. Ez azt jelenti, hogy a vírusok polifiletikus eredetűek. Az a tény, hogy az egyes víruscsoportok tagjai különböznek egymástól a

gazdanövénykörben és a vektorokban arra utal, hogy a növényi vírusfajok létrejöttének oka (vagy eredménye) az új gazda- ill. vektorfajok megszerzése.

Matthews (1991) kézikönyve szerint a növénypatogén vírusok négy evolúciós csoportba sorolhatók: (a) egyszálú pozitív RNS-vírusok, (b) reovírusok, rhabdovírusok és bunyavírusok, (c) caulimovírusok, (d) geminivírusok.

A vírusok evolúciójában kétséget kizáróan a mutáció, a rekombináció és a gének újrendeződése (génkicserélődés) játszotta a legfontosabb szerepet (Roossinck, 1997).

17. VÍRUSOK OSZTÁLYOZÁSA ÉS RENDSZEREZÉSE

A vírusok fejlődéstörténeti rokonsága még nem tisztázott, csak egyes részletei ismertek, ezért egységes osztályozásuk nehézségekbe ütközik. Tekintettel arra, hogy a vírusok egy része (pl. *rhadovirusok*), növényekben és rovarokban is szaporodik, ezért a gazdák szerinti osztályozás tudományos szempontból nem elfogadható. Ennek ellenére a könnyebb áttekinthetőség, valamint számos alapvető ismeret hiánya miatt a vírusokat gyakorlati szempontból az alábbiak szerint csoportosíthatjuk: (a) növény-, (b) ember-, (c) állat-, (d) rovar-, (e) baktérium-, (f) gomba-, (g) alga- és (h) fitoplazma vírusok.

A vírusokkal kapcsolatos kezdeti kutatások során megállapítást nyert, hogy a virionok fénymikroszkóppal nem láthatók, táptalajon nem tenyészthetők és szűrhetők. A szűrhetőség volt az egyetlen olyan fiziko-kémiai tulajdonság, amelyből következtetni lehetett a vírus méretére. A legtöbb tanulmány ebben az időben a vírusok fertőzőképességével foglalkozott. Ezért a vírusok osztályozásának kezdeti próbálkozásai az általános patogén tulajdonságokat, ökológiai tulajdonságokat és az átvitel lehetőségeit vették figyelembe. A növényvírusok által előidézett tünetek (szimptómák) alapján csoportosították a vírusokat (vulgáris nevezéktan). Az azonos tüneteket mutató vírusokat egy csoportba sorolták („mozaik vírusok”), ahova olyan vírusok tartoztak (pl. dohány mozaik vírus, karfiol mozaik vírus), amelyekről ma már tudjuk, hogy tulajdonságaikban teljesen eltérnek egymástól. A vulgáris nevezéktant később az ún. számkatalogizáló nevezéktan váltotta fel. A számkatalogizáló nevezéktan sem vitte előbbre a fejlődést és lényegében alig jelentett változást a vulgáris nevezéktanhoz képest. A számkatalogizáló nevezéktanra jellemző, hogy a vírust a fő gazdanövény vulgáris (pl. tobacco = dohány), vagy latin genusznevével (pl. *Nicotiana*) és a vírus szóhoz csatolt számmal jelölte (pl. tobacco virus 1 vagy *Nicotiana virus* 1). A számkatalogizáló nevezéktant később egy újabb nómenklátúra-rendszer váltotta fel, illetve egészítette ki. Ez az új nevezéktan csak annyiban tért el a számkatalogizáló nevezéktantól, hogy azt még a vírus egy speciális tulajdonságával egészítette ki. Így pl. a tobacco virus 1, illetve *Nicotiana virus* 1 az új nevezéktan alapján a nagyfokú hőtoleranciája miatt a *Nicotiana virus altathernus* nevet kapta. Az 1930-as évek végén egy újabb rendszert dolgoztak ki. A kettős nevet használó, vagy binominális nómenklátúra az élő szervezetek elnevezéséhez hasonlóan nemzetség és faj nevet használ. Az elnevezések alapját azonban

ebben a rendszerben is a fő gazdanövényeken okozott tünetek képviselik. A mozaik típusú betegségeket a binominális rendszer, pl. „*Marmor*” néven csoportosította és a dohány mozaik vírus *Marmor tabaci* névvel jelölte.

A növénypatogén vírusok fenti elvek alapján történt elnevezése egyre inkább tarthatatlanná vált. Bebizonyosodott ti., hogy a vírusok által előidézett szimptómák még ugyanabban a gazdanövényben is eltérőek lehetnek, amelyet a külső környezeti feltételek is lényegesen befolyásolhatnak, továbbá ugyanahhoz a vírusfajhoz tartozó különböző törzsek szimptomatológiailag ugyanabban a gazdanövényben eltérően viselkedhetnek. A fő szimptómákra alapozott vírusnevezéktan tehát nem bizonyulhatott véglegesnek, ezért az a javaslat született, hogy a vírusok csoportosítására a virion tulajdonságai a legalkalmasabbak. Ennek figyelembevétele alapján született meg a növénypatogén vírusok újabb csoportosítása, amelynek alapját a pálcika alakú vírusok, ill. a fonal alakú vírusok képezték. A pálcika ill. a fonal alakú vírusokat hat csoportba sorolták, és mindegyik csoportot egy-egy jól ismert, reprezentatív vírusról nevezték el: (a) dohány rattle vírus csoport, (b) dohány mozaik vírus csoport, (c) burgonya X-vírus csoport, (d) burgonya S-vírus csoport, (e) burgonya Y-vírus csoport és (f) répa sárgaság vírus csoport.

Az Ideiglenes Vírus Nomenklatura Bizottság 1966-ban újabb ajánlatokat terjesztett elő: (a) az állatok, növények és baktériumok vírusait egyetlen törzsben (Vira) kell csoportosítani, (b) a törzset altörzsekbe, osztályokba, rendekbe, családokba, nemzetségekbe és fajokba kell beosztani, (c) a nemzetségeknek latin, vagy latinos nevet kell adni „virus” szóvégződéssel. Mindegyik nemzetséget egy jól ismert, autentikus fajjal kell tipizálni. A típusfajt nemzetközi kultúra-kollekcióban kell fenntartani, (d) minden családot egy típusnemzetségről kell elnevezni, amelyhez az „*idae*” toldalékszócskát kell csatolni, (e) a kódban ne legyen elsőbbségi jog, (f) olyan hagyományos névjegyzéket kell használni, amelyben fenntartják a közhasználatban levő vírusneveket, (g) személyek neveivel, anagrammákkal, betűjelzésekkel, hibridnevekkkel, vagy értelmetlen nevekkkel megjelölt taxonok nem fogadhatók el, és (h) az elfogadható új neveket jogi bizottság útján a Nemzetközi Nomenklatura Bizottság hagyja jóvá.

Vírusrendek

A vírusrend a víruscsaládok csoportjából áll. A vírusrendeket a *-virales* képző (rag) fejezi ki. A növénypatogén vírusok jelenlegi ismereteink szerint két rendbe (*Mononegavirales*, *Nidovirales*) sorolhatók.

Víruscsaládok és alcsaládok

A víruscsaládok a vírusnemzetségek csoportjából állnak; közös tulajdonságokkal rendelkeznek és megkülönböztethetők más víruscsaládok tagjaitól. A víruscsaládokat a *-viridae* képző (rag) fejezi ki, pl. *Potyviridae*, ahova több vírusfaj is tartozik (burgonya Y-vírus = potato Y *potyvirus*). A víruscsaládok nagy része különbözik a virion morfológiájában, a genom-struktúrában, a replikációs stratégiában stb. Négy családban (*Poxviridae*, *Herpesviridae*, *Parvoviridae* és *Paramyxoviridae*) ún. alcsaládok bevezetésére került sor, amelyek jelölésére a *-virinae* képzőt használják, pl. *Alphaherpesvirinae*.

Vírusnemzetségek

A vírusnemzetségek a vírusfajok csoportjából állnak; közös tulajdonságaik vannak és különböznek más nemzetségek vírustagjaitól. A vírusnemzetségeket a *-virus* képző (rag) fejezi ki, pl. *Potyvirus*.

A vírusnemzetségek vírusfajaira egyaránt az alábbiak jellemzőek: (a) a vírusrészecskék szerkezete azonos, összetételük nagyon hasonló, (b) a genom stratégiája hasonló, (c) ökológiai életciklusuk hasonló, (d) eltérnek természetes és mesterséges gazdanövénykörükben, (e) eltérnek a gazdanövényeiken okozott tünetekben (szimptómákban), (f) eltérnek vektoraikban.

Vírusfajok

Az osztályozásban a legfontosabb hierarchikus szint a *vírusfaj*, amelyet 1991-ben a Vírustaxonómiai Nemzetközi Bizottság (International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV) elfogadott.

Vírustörzsek

A gazdanövénykör és a tünetek nem taxonómiai értékűek. Ennek ellenére, ha két vírusfaj virulenciában különbözik egymástól, de gazdanövénykör

tekintetében nem, akkor azok minden valószínűséggel ugyanazon vírus különböző törzseinek tekintendők.

Vírusizolátumok

Egy vírusfaj gazdanövényköre és a gazdanövényeken létrehozott tünetek a vírusok igen változó tulajdonságainak tekintendők. Ugyanis ismert, hogy akár egyetlen nukleotid megváltozás (mutáció) megváltoztathatja az izolátum virulenciáját. Tehát, ha két vírusizolátumnak ugyanaz a gazdanövényköre és azokon ugyanazokat a tüneteket idézik elő, akkor feltehetően ugyanannak a vírusnak az izolátumairól van szó. Ez a következtetés annál meggyőzőbb, minél több gazdanövényre terjed ki a fenti megállapítás.

A jelenlegi univerzális vírustaxonómiai rendszer az alábbi négy kritériumra épül: (a) a vírusgenom típusa, (b) a vírusgenom egy- vagy kétszálúsága, (c) a fordított transzkripció (átírás) lehetősége, (d) a vírusgenom polaritása. A növényeket (primer gazdákat) fertőző vírusok kétszálú dezoxiribonukleinsav-tartalmú vírusokra (dsDNA = 2DNS) és egyszálú dezoxiribonukleinsav-tartalmú vírusokra (ssDNA = 1DNS), valamint egyszálú ribonukleinsav-tartalmú (ssRNA = 1RNS) és kétszálú ribonukleinsav-tartalmú vírusokra (dsRNA = 1RNS) csoportosíthatók.

Az egyszálú RNS vírusok (ssRNA=1RNS) tovább csoportosíthatók negatív (-) szálú [ssRNA(-)] és pozitív (+) szálú [ssRNA(+)] vírusokra. A negatív szálú vírusok esetében szükség van egy kiegészítő szál szintézisére is, mielőtt a transzláció megindulna. A pozitív (+) jelölés azt fejezi ki, hogy a vírus-RNS hírvivő (messenger) RNS-ként viselkedik, ami arra utal, hogy sejtmentes transzlációs rendszerekben közvetlenül képes fehérjék átírására.

A Nemzetközi Vírustaxonómiai Bizottság által jóváhagyott vírusrendszer 2 vírusrendet, 14 víruscsaládot és 56 vírusnemzetséget foglal magába (23. táblázat). Az egyes vírusnemzetségekre jellemző tulajdonságok (nukleinsav, morfológia, vektorok, vírusátviteli tulajdonságok és típus vírusfajok) összefoglalása a 24. táblázatban található meg.

23. táblázat. A Nemzetközi Vírustaxonómiai Bizottság által újonnan jóváhagyott vírusrendszer. [Horváth, 1999 után].

Egyszálú DNS-vírusok	Vírusrend	Vírusszalád	Vírusnemzetség	Típus tag neve
DNS és RNS fordított transzkripciójú vírusok		Geminiviridae	<i>Begomovirus</i>	Bab aranyárga mozaik vírus
			<i>Curtovirus</i>	Répa levélcsőcs fodorodás vírus
			<i>Mastrevirus</i>	Kukorica csikosság vírus
		Caulimoviridae	<i>Badnavirus</i>	Commelina sárga foltosság vírus
			<i>Caulimovirus</i>	Karfiol mozaik vírus
			„Cassava vein mottle-like viruses” „Legume-infecting viruses”	Cassava érfoltosság vírus Szójabab klorotikus foltosság vírus

			„ <i>Rice tungro bacilliform-like viruses</i> ”	Rizs tungro bacillus alakú vírus
Kétszálú DNS-vírusok	Reoviridae		<i>Fijivirus</i>	Fiji betegség vírus
			<i>Oryzavirus</i>	Rizs érdes törpülés vírus
			<i>Phytoreovirus</i>	Here sebtumor vírus
	Partitiviridae		<i>Alphacryptovirus</i>	Fehérhere rejtett vírus 1
			<i>Betacryptovirus</i>	Fehérhere rejtett vírus 2
Negatív szálú RNS-vírusok	Rhabdoviridae	Mononegavirales	<i>Cytorhabdovirus</i>	Saláta nekrotikus sárgaság vírus
			<i>Nucleorhabdovirus</i>	Burgonya sárga törpülés vírus
	Arenaviridae		<i>Tenuivirus</i>	Rizs csíkosság vírus
	Bunyaviridae		<i>Tospovirus</i>	Paradicsom bronzfoltosság vírus

Pozitív szálú RNS-vírusok	Nidovirales	Barnaviridae	Benyvirus <i>Capillovirus</i> <i>Carlavirus</i> <i>Enamovirus</i> <i>Furovirus</i> <i>Hordeivirus</i> <i>Idaeovirus</i> <i>Luteovirus</i> <i>Marafivirus</i> <i>Peculavirus</i> <i>Pomovirus</i> <i>Potexvirus</i>	Répa nekrotikus sárgaerűség vírus Alma törzsbazárdaltság vírus Szegfű látens vírus Borsó enációs mozaik vírus Búza talajlakó mozaik vírus Árpa csíkos mozaik vírus Málna bokros törpülés vírus Árpa sárga törpülés vírus Kukorica finom csíkozottság vírus Földimogyoró bokrosodás vírus Burgonya szártörpülés vírus Burgonya X-vírus
------------------------------	-------------	--------------	---	--

<i>Sobemovirus</i>	Bab déli mozaik vírus
<i>Tobamovirus</i>	Dohány mozaik vírus
<i>Tobravirus</i>	Dohány rattle vírus
<i>Trichovirus</i>	Alma klorotikus levélfoltosság vírus
<i>Tymovirus</i>	Tarlórépa sárga mozaik vírus
<i>Umbravirus</i>	Sárgarépa foltosság vírus
<i>Vitivirus</i>	Szőlő A-vírus
<i>Bromoviridae</i>	
<i>Alfamovirus</i>	Lucerna mozaik vírus
<i>Bromovirus</i>	Rozsnok mozaik vírus
<i>Cucumovirus</i>	Uborka mozaik vírus
<i>Ilarvirus</i>	Dohány csíkfoltosság vírus
<i>Oleavirus</i>	Olajfa látens vírus 2
<i>Closteroviridae</i>	
<i>Closterovirus</i>	Répa sárgaság vírus

	<i>Crinivirus</i>	Saláta fertőző sárgaság vírus
Comoviridae	<i>Comovirus</i>	Tehénborsó mozaik vírus
	<i>Fabavirus</i>	Lóbab heradás vírus
	<i>Nepovirus</i>	Dohány gyűrűsfoltosság vírus
Potyviridae	<i>Bymovirus</i>	Árpa sárga mozaik vírus
	<i>Potyvirus</i>	Burgonya Y-vírus
	<i>Rymovirus</i>	Angolperje mozaik vírus)
Sequiviridae	<i>Sequivirus</i>	Paszternák sárga foltosság vírus
	<i>Waikavirus</i>	Rizs tungro szférikus vírus
Tombusviridae	<i>Carmovirus</i>	Szegfű foltosság vírus
	<i>Dianthovirus</i>	Szegfű gyűrűsfoltosság vírus
	<i>Machlomovirus</i>	Kukorica klorotikus foltosság vírus
	<i>Necrovirus</i>	Dohány nekrosis vírus

24. táblázat. Növénypatogén vírusnemzetségek és típus tagjainak fontosabb tulajdonságai. [Horváth, 1999 után].

Vírusnemzetségek	Nukleinsav ^{1,2}		Morfológia	Vektor/átvitel ³	Típus tag neve ⁴
	típus	konfiguráció			
<i>Alfavirus</i>	ssRNS	lineáris	bacillus	<u>A</u> /Me,S,P	Lucerna mozaik vírus
<i>Alphacryptovirus</i>	dsRNS	lineáris	izometrikus	Nk, <u>?</u> /Me,S	Féherhere rejtett vírus 1
<i>Badnavirus</i>	dsDNS	cirkuláris	bacillus	M,LH, <u>?</u> /-	Commelina sárga foltosság vírus
<i>Begomovirus</i>	ssDNS	cirkuláris	izometrikus (gemini)	<u>I</u> /Me(?)	Bab aranyásarga mozaik vírus
<i>Benyvirus</i>	ssRNS	lineáris	pálcika	F/Me	Répa nekrotikus sárgaerűség vírus
<i>Betacryptovirus</i>	dsRNS	lineáris	izometrikus	Nk, <u>?</u> /S	Féherhere rejtett vírus 2
<i>Bromovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	A(?),N(?) /Me	Rozsnok mozaik vírus
<i>Bymovirus</i>	ssRNS	lineáris	fonál	<u>F</u> /Me	Árpa sárga mozaik vírus
<i>Capillovirus</i>	ssRNS	lineáris	fonál	Nk, <u>?</u> /Me,S	Alma törzsbarázdáltság vírus
<i>Carlavirus</i>	ssRNS	lineáris	pálcika	<u>A</u> /Me(?)	Szegfű látens vírus
<i>Carmovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>F</u> ,B, <u>?</u> /Me	Szegfű foltosság vírus
„Cassava vein mottle-like viruses”	dsDNS	cirkuláris	izometrikus	-/Me	Cassava érfoltosság vírus
<i>Caulimovirus</i>	dsDNS	cirkuláris	izometrikus	<u>A</u> /Me	Karfiol mozaik vírus
<i>Closterovirus</i>	ssRNS	lineáris	fonál	<u>A</u> ,M/Me(?)	Répa sárgaság vírus

<i>Comovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>B</u> /Me,S	Tehénborsó mozaik vírus
<i>Crinivirus</i>	ssRNS	lineáris	fonál	<u>W</u> /Me(?)	Saláta fertőző sárgaság vírus
<i>Cucumovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>A</u> /Me,S	Uborka mozaik vírus
<i>Curtovirus</i>	ssDNS	cirkuláris	izometrikus (gemini)	<u>LH</u> /Me(?),Cu(?)	Répa levélcsőcs fodrosodás vírus
<i>Cytorhabdovirus</i>	ssRNS	lineáris	lővedék	<u>A</u> , <u>LH</u> /Me	Saláta nekrotikus sárgaság vírus
<i>Dianthovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	N(?) /Me	Szegfű gyűrűsfoltosság vírus
<i>Enamovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>A</u> /Me,S(?)	Borsó enációs mozaik vírus
<i>Fabavirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>A</u> /Me	Lóbab hervadás vírus
<i>Fijivirus</i>	dsRNS	lineáris	izometrikus	<u>LH</u> /Me(?)	Fiji betegség vírus
<i>Furovirus</i>	ssRNS	lineáris	pálcika	<u>F</u> /Me	Búza talajlakó mozaik vírus
<i>Hordeivirus</i>	ssRNS	lineáris	pálcika	Nk, <u>?</u> /Me,S,P	Árpa csikos mozaik vírus
<i>Idaeovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	NK, <u>?</u> /Me,S,P(?)	Málna bokros törpülés vírus
<i>Ilarvirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus (bacillus)	<u>T</u> /Me,S,P	Dohány csikosság vírus
„Legume-infecting viruses”	dsDNS	cirkuláris	izometrikus	-/Me	Szójabab klorotikus foltosság vírus

<i>Luteovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>A/-</u>	Árpa sárga törpülés vírus
<i>Machlomovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>B,T/Me,S</u>	Kukorica klorotikus foltosság vírus
<i>Macluravirus</i>	ssRNS	lineáris	fonál	<u>A/Me</u>	Maclura mozaik vírus
<i>Marafivirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>LH/-</u>	Kukorica finom csíkozottság vírus
<i>Mastrevirus</i>	ssDNS	cirkuláris	izometrikus (gemini)	<u>LH/-</u>	Kukorica csíkoság vírus
<i>Nanavirus</i>	ssDNS	cirkuláris	izometrikus	<u>A/-</u>	Lóbab nekrotikus sárgaság vírus
<i>Necrovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>F/Me</u>	Dohány nekrozis vírus
<i>Nepovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>N,A(?)T(?)Me,S, P</u>	Dohány gyűrűsfoltosság vírus
<i>Nucleorhabdovirus</i>	ssRNS	lineáris	bacillus (lővedék)	<u>A,LH/Me</u>	Burgonya sárga törpülés vírus
<i>Oleavirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>?/Me</u>	Olajfa látens vírus 2
<i>Oryzavirus</i>	dsRNS	lineáris	izometrikus	<u>LH/-</u>	Rizs érdes törpülés vírus
<i>Ourmiavirus</i>	ssRNS	lineáris	bacillus	<u>Nk,?/Me,S,P</u>	Dinnye ourmia vírus
<i>Pectivirus</i>	ssRNS	lineáris	pálcika	<u>F/Me,S</u>	Földimogyoró bokrosodás vírus
<i>Phytoreovirus</i>	dsRNS	lineáris	izometrikus	<u>LH/-</u>	Here sebtumor vírus
<i>Pomovirus</i>	ssRNS	lineáris	pálcika	<u>F/Me</u>	Burgonya szártörpülés vírus
<i>Potexvirus</i>	ssRNS	lineáris	fonál	<u>Mi,A,?/Me</u>	Burgonya X-vírus

<i>Potyvirus</i>	ssRNS	lineáris	fonál	<u>A</u> /Me	Burgonya Y-vírus
<i>Rymovirus</i>	ssRNS	lineáris	fonál	<u>Mi</u> /Me	Angolperje mozaik vírus
„ <i>Rice tungro</i> <i>bacilliform-like</i> <i>viruses</i> ”	dsDNS	cirkuláris	bacillus	<u>LH</u> /-	Rizs tungro bacillus alakú vírus
<i>Sequivirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>A</u> /Me	Paszternák sárga foltosság vírus
<i>Sobemovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	A, LH, <u>B</u> /Me, S, P	Bab déli mozaik vírus
<i>Tenuivirus</i>	ssRNS	lineáris	amorf	<u>LH</u> /Me(?)	Rizs csikosság vírus
<i>Tobamovirus</i>	ssRNS	lineáris	pálcika	NK, ?/Me, S	Dohány mozaik vírus
<i>Tobravirus</i>	ssRNS	lineáris	pálcika	<u>N</u> /Me, S	Dohány rattle vírus
<i>Tombusvirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	F, B, ?/Me, S(?), P(?)	Paradicsom bokros törpülés vírus
<i>Trichovirus</i>	ssRNS	lineáris	fonál	<u>M</u> /Me(?)	Alma klorotikus levélfoltosság vírus
<i>Tospovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>T</u> /Me	Paradicsom foltos hervadás vírus (syn.: paradicsom bronzfoltosság vírus)
<i>Tymovirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	<u>B</u> /Me, S	Tarlórépa sárga mozaik vírus
<i>Umbravirus</i>	ssRNS	lineáris	nem ismert	<u>A</u> /Me	Sárgarépa foltosság vírus
<i>Varicosavirus</i>	dsRNS	lineáris	pálcika	<u>F</u> /Me	Dohány satnyulás vírus
<i>Vitivirus</i>	ssRNS	lineáris	fonál	<u>M</u> /Me	Szőlő A-vírus

<i>Waikavirus</i>	ssRNS	lineáris	izometrikus	LH/-	Riz tungro szférikus vírus
-------------------	-------	----------	-------------	------	-------------------------------

¹ ss = egyszálú (single stranded).

² ds = kétszálú (double stranded).

³ A számlálóban a vektorra, a nevezőben az egyéb átviteli lehetőségekre (különös tekintettel a típus vírusszámokra) vonatkozó adatok vannak feltüntetve. Számlálóban: A = levéltetvek, B = bogarak, F = gombák, LH = kabócák, M = vándor pajzstetvek, Mi = atkák, N = fonálférgek, Nk = nem ismert, T = tripszek, W = fehérlegyek, - = a típus vírusszám vektora (aláhúzva), ? = a típus vírusszám vektora ismeretlen (aláhúzva), (?) = a vektor bizonytalan, vagy vektorral és egyéb átviteli módszerrel történő terjedés bizonytalan (esetleg csak speciális eljárással lehetséges). Nevezőben: Cu = *Cuscuta* spp., Me = mechanikai átvitel, P = virágpor, S = magvak, - = az oltással történő átvitelén kívüli egyéb terjedés nem ismert.

⁴ A *Nanavirus* nemzetség típus tagja nincs definiálva. A lóbab nekrotikus sárgaság vírus az öt *nanavirus* egyik tagja.

FÜGGELÉK

1. KARANTÉN ÉS VESZÉLYES VÍRUSOK, VÍRUSSZERŰ ORGANIZMUSOK ÉS VIROIDOK EURÓPÁBAN

A „karantén károsító” a nemzetközileg elfogadott „Növényegészségügyi terminusok szótára” szerint olyan károsító, amelynek potenciális gazdasági jelentősége van azon a területen, ahol eddig még nem fordult elő, vagy ha elő is fordul, de széles körben még nem terjedt el, és hivatalos ellenőrzés alatt van. A károsító magába foglalja a faj, törzs, biotípus fogalmát is. Az Európai és Mediterrán Növényvédelmi Szervezet (EPPO, European and Mediterranean Plant Protection Organization) a karantén károsítókat két csoportba sorolja: (a) azok a károsítók, amelyek nem fordulnak elő az EPPO régióban; ezek az A₁ csoportba tartoznak, és (b) azok a károsítók, amelyek az EPPO régió néhány területén előfordulnak; ezek az A₂ csoportba tartoznak. Az EPPO régió tagállamai kötelesek minden intézkedést megtenni az A₁ csoportba tartozó károsítókkal szemben, míg az A₂ csoportba tartozó károsítókkal szembeni eljárásokat szabadon megválaszthatja. A követelmények igen szigorúak az ún. „egzotikus” A₁ csoportba tartozó károsítókkal szemben. Ez a specifikus és „károsítócentrikus” szemlélet az EPPO központi koncepciója. Az Európai Unió (EU) tizenöt tagállama mind aktív tagja az EPPO-nak. Az EU Növényegészségügyi Direktívái (EU Plant Health Directive) (lásd Függelék 2. fejezete) igen kis mértékben eltérnek az EPPO követelményeitől, de alapvető kérdésekben megegyeznek. Az EPPO tagállamok szoros kapcsolatban vannak az EPPO titkársággal az A₁ és A₂ károsítók adatlapjainak összeállításában. Ezek az információk a Szervezet folyóiratában (Bulletin OEPP/EPPO Bulletin) jelennek meg, amelyek többnyire az alábbi adatokat tartalmazzák: károsító neve, fő gazda, földrajzi elterjedés, biológia, gazdasági jelentőség, belépés módja, identifikálás, egészségügyi vizsgálat, irodalom. A tudományos publikációkat többnyire színes ábrák egészítik ki.

Az EU, EPPO és a CABI (Nemzetközi Entomológiai Intézet, Nemzetközi Mikológiai Intézet, Nemzetközi Parazitológiai Intézet) nemrég összeállította és közzé tette a „Quarantine Pests for Europe” (Európa Karantén Károsítói) c. könyvet (Smith et al., 1997), amely a legújabb

adatokat tartalmazza a karantén rovarokra, atkákra, fonálférgekre, gombákra, baktériumokra, vírusokra, vírusszerű organizmusokra, viroidokra és parazita növényekre vonatkozóan. Jelen fejezetben a vírusokra, vírusszerű organizmusokra és viroidokra – mint karantén károsítókra – vonatkozóan közöljük az aktuális adatokat (25. táblázat).

25. táblázat. Európai karantén károsítók (vírusok, vírusszerű kórokozók és viroidok) az EPPO régióban. [Smith et al., 1997 után].

A károsító neve		Előfordulása a régióban ²
Magyar név	Angol név ¹	
Alma mozaik vírus	Apple mosaic <i>ilarvirus</i> *	A ₂
Arabis mozaik vírus	Arabis mosaic <i>nepovirus</i>	A ₂
Arracacha B-vírus	Arracacha B ? <i>nepovirus</i> **	A ₁
Árpa csíkos mozaik vírus	Barley stripe mosaic <i>hordeivirus</i>	A ₂
Bab aranyárga mozaik vírus	Bean golden mosaic <i>begomovirus</i>	A ₁
Répa levélcsúcs fodrosodás vírus	Beet curly top <i>curtovirus</i>	A ₂
Répa levélgöndörödés vírus	Beet leaf curl ? <i>rhabdovirus</i>	A ₂
Répa nekrotikus sárgaerűség vírus	Beet necrotic yellow vein <i>benyvirus</i>	A ₂
Fekete málna látens vírus	Black raspberry latent <i>ilarvirus</i>	A ₂
Áfonya levélfoltosság vírus	Blueberry leaf mottle <i>nepovirus</i>	A ₂
Cseresznye levélsodródás vírus	Cherry leafroll <i>nepovirus</i> *	A ₂
Cseresznye aprógyümölcsűség vírus	Cherry little cherry virus	A ₁
Cseresznye nekrotikus	Cherry necrotic rusty mottle	A ₂

rozsdaszínű foltosság betegség	disease	
Cseresznye érdeslevelűség vírus	Cherry rasp leaf <i>nepovirus</i>	A ₁
Krizantém törpülés viroid	Chrysanthemum stunt <i>viroid</i>	A ₂
Citrus sárgulás betegség	Citrus blight disease	A ₁
Citrus leprózis vírus	Citrus leprosis ? <i>rhabdovirus</i>	A ₁
Citrus mozaik vírus	Citrus mosaic <i>badnavirus</i>	A ₁
Citrus gyűrűsfoltosság vírus	Citrus ringspot virus	A ₁
Citrus rongyos levelűség vírus	Citrus tatter leaf <i>capillovirus</i>	A ₁
Citrus tristeza vírus	Citrus tristeza <i>closterovirus</i>	A ₂
Citrus ér-enációs vírus	Citrus vein enation virus	A ₂
Kókuszdió cadang-cadang viroid	Coconut cadang-cadang <i>viroid</i>	A ₁
Tehénborsó enyhe foltosság vírus	Cowpea mild mottle <i>carlavirus</i>	A ₁
Euphorbia mozaik vírus	Euphorbia mosaic <i>begeminivirus</i>	A ₁
Saláta fertőző sárgaság vírus	Lettuce infectious yellows <i>crinivirus</i>	A ₁
Őszibarack látens mozaik viroid	Peach latent mosaic <i>viroid</i> ***	A ₁
Őszibarack rozettás mozaik vírus	Peach rosette mosaic <i>nepovirus</i>	A ₁
Szilva (amerikai) vonalas mintázottság vírus	Plum (American) line pattern <i>ilarvirus</i>	A ₁
Szilva himlő vírus	Plum pox <i>potyvirus</i>	A ₂
Burgonya andeszi látens vírus	Potato Anjean latent <i>tymovirus</i>	A ₁
Burgonya fekete	Potato black ringspot	A ₁

gyűrűsfoltosság vírus	<i>nepovirus</i>	
Burgonya andeszi foltosság vírus	Potato Andean mottle <i>comovirus</i>	A ₁
Burgonya orsógumójúság viroid	Potato spindle tuber viroid	A ₂
Burgonya T-vírus	Potato T <i>vitivirus</i>	A ₁
Burgonya sárga törpülés vírus	Potato yellow dwarf <i>nucleorhabdovirus</i>	A ₁
Burgonya sárgaerűség betegség	Potato yellow vein disease	A ₁
Burgonya sárgaság vírus	Potato yellowing <i>alfamovirus</i>	A ₁
Málna levélgöndörödés vírus	Raspberry leaf curl ? <i>luteovirus</i>	A ₁
Málna gyűrűsfoltosság vírus	Raspberry ringspot <i>nepovirus</i>	A ₂
Satsuma törpülés vírus	Satsuma dwarf ? <i>nepovirus</i>	A ₁
Tök levélgöndörödés vírus	Squash leaf curl <i>bigeminivirus</i>	A ₁
Földieper göndörödés vírus	Strawberry crinkle <i>cytorhabdovirus</i>	A ₂
Földieper látens C-vírus	Strawberry latent C ? <i>rhabdovirus</i>	A ₁
Földieper látens gyűrűsfoltosság vírus	Strawberry latent ringspot <i>nepovirus</i>	A ₂
Földieper enyhe sárga levélszélűség vírus	Strawberry mild yellow edge disease associated ? <i>potexvirus</i>	A ₂
Földieper érszalagosodás vírus	Strawberry vein banding ? <i>caulimovirus</i>	A ₂
Dohány gyűrűsfoltosság vírus	Tobacco ringspot <i>nepovirus</i>	A ₂
Paradicsom fekete gyűrűs vírus	Tomato black ring <i>nepovirus</i>	A ₂

Paradicsom foltosság vírus	Tomato mottle <i>bigeminivirus</i>	A ₁
Paradicsom gyűrűsfoltosság vírus	Tomato ringspot <i>nepovirus</i>	A ₂
Paradicsom bronzfoltosság vírus	Tomato spotted wilt <i>tospovirus</i>	A ₂
Paradicsom sárga levélgöndörödés vírus	Tomato yellow leaf curl <i>bigeminivirus</i>	A ₂

¹* = *Rubus* növényen; ** = Oca-törzs; *** = Az EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization = Európai és Mediterrán Növényvédelmi Szervezet) karantén listára vett egy új károsítót [őszibarack látens mozaik viroid (peach latent mosaic viroid, PLMVd)], amely Olaszországban 20-50%-os előfordulást és súlyos károkat okoz őszibarackon, nektarinon, szilván, sárgabarackon és cseresznyén (Barba és Faccioli, 1998).

²A₁ = A kórokozó (vírus) nem fordul elő az EPPO régióban (European and Mediterranean Plant Protection Organization = Európai és Mediterrán Növényvédelmi Szervezet); A₂ = A károkozó előfordul az EPPO régió bizonyos területein.

A karantén kérdések (növényvírusok terjedése új területekre, nemzetközi együttműködés stb.) részletes témaköreivel legújabban Foster és Hadidi (1998) tanulmánya foglalkozik.

2. A VÍRUSOK, VÍRUSSZERŰ ORGANIZMUSOK ÉS VIROIDOK NEMZETKÖZI FORGALMÁNAK (TERJEDÉSÉNEK) ELLENŐRZÉSE ÉS MEGAKADÁLYOZÁSA

A növényvírusok okozta igen jelentős gazdasági károk csökkentésére az elmúlt években olyan intézkedéseket kellett hozni, amelyek a vírusok külföldről történő behozatalával, országon keresztül és országból történő kivitelével vannak kapcsolatban. Ezeknek az intézkedéseknek a meghozatalát a megnövekedett nemzetközi árucseré-forgalom, valamint az Európai Gazdasági Közösség Tanácsának határozata tette szükségessé. A növényvédelmi intézkedések szigorú betartásában ezért alapvetően érdekeltek vagyunk (Kalmár et al., 1994).

2.1. Vírus és vírusszerű kórokozókra vonatkozó növény-egészségügyi határozatok

Az Európai Gazdasági Közösség Tanácsának Növényegészségügyi Határozatai részletesen megtalálhatók a Budapest Fővárosi Növényegészségügyi és Talajvédelmi Állomás által szerkesztett kiadványban (Szemessy és Szönyegi, 1993). A terjedelmes rendelkezések minden részletre kiterjedően intézkednek a növények, vagy növényi termékek károsítóinak az Európai Közösségbe történő behurcolásával, valamint a Közösségen belüli elterjedésével kapcsolatban. A „Növényvírusok” c. egyetemi jegyzetben csak a vírusokra, ill. vírusszerű kórokozókra vonatkozó ismereteket tárgyaljuk. A „Növényegészségügyi határozat” olyan kifejezéseket tartalmaz [pl. növények; növényi termékek; ültetés (telepítés), vetés; ültetésre (telepítésre), vetésre szánt növények; károsítók; növényültetvény; hivatalos növényvédelmi szolgálat; bármely állami hatóság; védett zóna; nyilatkozat vagy intézkedés], amelyek azonos értelmezése feltétlen kívánatos.

Növények

Ide tartoznak az élő növények és azok élő részei, beleértve a vetőmagvakat is. Élő növényeknek és azok részeinek tekinthetők a termések (a fagyasztással tartósított gyümölcsök kivételével); zöldségfélék (fagyasztottak kivételével); gumó, hagyma, hagymagumó, rizóma; vágott

virágok; leveles ágak; leveleit megtartó vágott fa és növényi szövettanyészet.

Növényi termékek

Ide tartoznak a fel nem dolgozott, vagy csak egyszerű előkészítésnek alávetett növényi eredetű termékek.

Ültetés (telepítés)/vetés

A növények talajba (termesztő közegbe) helyezése, amellyel biztosítani lehet fejlődésüket, szaporodásukat.

Ültetésre (telepítésre)/vetésre szánt növények

Azok a növények, amelyeket már kiültettek vagy elvetettek, vagy az eredeti közegben maradtak, vagy hazahozataluk után újratelepítettek. Ide tartoznak azok a növények is, amelyeket behozatalukkor nem ültettek ki és nem vetettek el, hanem azt később kívánják megtenni.

Károsítók

A növények, vagy növényi termények károsítói azok, amelyek az állat- vagy növényvilághoz tartoznak, vagy amelyek vírusok, fitoplazmák, vagy egyéb kórokozók.

Növényútlevél

Hivatalos címke, amely azt bizonyítja, hogy a jelen határozat növényegészségügyi követelményekre és különleges előírásokra vonatkozó rendelkezéseit betartották, és amelyet az Európai Közösségi szinten a különböző növény- vagy növényi terméktípusokra egységesítettek, és amelyet bármely tagország hivatalos testülete készített elő, állított ki, a növényútlevél kiállítási eljárásának részleteit szabályozó végrehajtási rendelkezések szerint.

Hivatalos, felelős testület

Növényvédelmi Szolgálat, vagy bármely más állami hatóság, amelyet országos, vagy regionális szinten állítottak fel az országos hatóság felügyelete alatt, az érintett tagország alkotmányos keretein belül.

Védett zóna

Védett zónának az a terület tekintendő, amelyben a határozatban említett egy, vagy több károsító még nem honos, vagy nem telepedett meg a kedvező körülmények ellenére sem, jöllehet az Európai Közösség egy, vagy több részén már megtelepedett. Továbbá védett zónának tekintendő az a terület is, amelyen fennáll a veszélye annak, hogy bizonyos károsítók megtelepednek az adott növények számára kedvező ökológiai viszonyok mellett, annak ellenére, hogy ezek a károsítók nem honosak, vagy nem telepedtek még meg az Európai Közösségben. Megjegyzés: egy károsító akkor tekinthető megtelepedettnak, ha az ott előfordul, és ha hivatalosan nem intézkedtek megsemmisítéséről, vagy az intézkedések legalább két egymást követő éven át hatástalannak bizonyultak.

Nyilatkozat, vagy intézkedés

A nyilatkozat, vagy intézkedés akkor tekinthető hivatalosnak, ha azt a tagország hivatalos növényvédelmi szervezetének a képviselője, vagy annak felelőssége mellett más köztisztviselő hozza (teszi meg). Egyéb esetekben a már említett képviselő, vagy köztisztviselő vagy a meghatározott hivatalos felelős testület egyike által alkalmazott „kvalifikált ügynök” (ha nincs személyes érdekeltsége az általa hozott intézkedések kimenetelében, és megfelel a képzés minimális követelményeinek) nyilatkozik (intézkedik). E tekintetben a tagországoknak kell biztosítani, hogy köztisztviselőik és ügynökeik kvalifikáltak legyenek.

2.1.1. Az Európai Közösségben (EU) elő nem forduló, és az EU-ra nézve fontos vírusok, vírusszerű kórokozók és viroidok

Az e csoportba tartozó károsítókat a 26. táblázat tartalmazza. A károsítók (kórokozók) között vírusok (27), fitoplazmák (5), viroid (1) és rickettsia (1) kórokozók vannak. A karantén vírusok 14 nemzetségbe tartoznak: *Begomovirus*, *Bigeminivirus*, *Bromovirus*, *Carlavirus*, *Caulimovirus*, *Comovirus*, *Crinivirus*, *Ilarvirus*, *Luteovirus*, *Nepovirus*, *Potexvirus*, *Potyvirus*, *Rhabdovirus*, *Tymovirus*. Két vírus [paradicsom Florida vírus (tomato Florida vírus), őszibarack mozaik vírus (amerikai), peach (American) mosaic vírus] rendszertani helye pontosan még nem ismert. A 26. táblázatban felsorolt burgonyapatogén vírusok (burgonya A-vírus, burgonya M-vírus, burgonya S-vírus, burgonya V-vírus, burgonya X-vírus, burgonya Y-vírus, burgonya levélsodródás vírus) és a burgonya

orsósgumójúság viroid nem európai izolátumai tekintendők karantén kórokozóknak.

26. táblázat. Az Európai Közösségben elő nem forduló kórokozók¹.

Kórokozók magyar neve	Kórokozók angol neve
Burgonyapatogén kórokozók	
Burgonya andeszi látens vírus	Potato Andean latent <i>tymovirus</i>
Burgonya andeszi foltosság vírus	Potato Andean mottle <i>comovirus</i>
Arracacha B-vírus	Arracacha B ? <i>nepovirus</i>
Burgonya fekete gyűrűsfoltosság vírus	Potato black ringspot <i>nepovirus</i>
Burgonya A-vírus*	Potato A <i>potyvirus</i>
Burgonya M-vírus*	Potato M <i>carlavirus</i>
Burgonya S-vírus*	Potato S <i>carlavirus</i>
Burgonya V-vírus*	Potato V <i>potyvirus</i>
Burgonya X-vírus*	Potato X <i>potexvirus</i>
Burgonya Y-vírus*	Potato Y <i>potyvirus</i>
Burgonya levélsodródás vírus*	Potato leafroll <i>luteovirus</i>
Burgonya orsósgumójúság viroid*	Potato spindle tuber viroid
Egyéb vírusok és fitoplazma	
Szilfa floem nekrosis fitoplazma	Elm phloem necrosis <i>phytoplasma</i>
Dohány gyűrűsfoltosság vírus	Tobacco ringspot <i>nepovirus</i>
Paradicsom gyűrűsfoltosság vírus	Tomato ringspot <i>nepovirus</i>

Bab aranysárga mozaik vírus**	Bean golden mosaic <i>begomovirus</i>
Lóbab enyhe foltosság vírus**	Broad bean mild mottle <i>bromovirus</i>
Saláta fertőző sárgaság vírus**	Lettuce infectious yellows <i>crinivirus</i>
Paprika enyhe tigrisfoltosság vírus**	Pepper mild tigré ? <i>bigeminivirus</i>
Tök levélgöndörödés vírus**	Squash leaf curl <i>bigeminivirus</i>
Euphorbia mozaik vírus**	Euphorbia mosaic <i>bigeminivirus</i>
Paradicsom Florida vírus**	Tomato Florida virus
<i>Cydonia, Fragaria, Malus, Prunus, Pyrus, Ribes, Rubus, Vitis</i> spp. vírus-, fitoplazma- és rickettsia kórokozói és minden nem Európában előforduló kórokozói	
Áfonya levélfoltosság vírus	Blueberry leaf mottle <i>nepovirus</i>
Cseresznye érdeslevelűség vírus (amerikai)	Cherry rasp leaf <i>nepovirus</i>
Őszibarack (amerikai) mozaik vírus	Peach (American) mosaic virus
Őszibarack ál-rickettsia	Peach phony <i>rickettsia</i>
Őszibarack rozettás fitoplazma	Peach rosette <i>phytoplasma</i>
Őszibarack X-betegség fitoplazma	Peach X-disease <i>phytoplasma</i>
Őszibarack sárgaság fitoplazma	Peach yellows <i>phytoplasma</i>
Szilva amerikai vonalas mintázottság vírus	Plum American line pattern <i>ilarvirus</i>
Málna levélgöndörödés vírus (amerikai)	Raspberry leaf curl ? <i>luteovirus</i>

Földieper látens C-vírus	Strawberry latens C ? <i>rhabdovirus</i>
Földieper érszalagosodás vírus	Strawberry vein banding ? <i>caulimovirus</i>
Földieper boszorkányseprűsödés fitoplazma	Strawberry witches' broom <i>phytoplasma</i>

¹A *-gal megjelölt vírusok nem európai törzsei (izolátumai). A **-gal megjelölt vírusok *Bemisia tabaci* vektorral terjednek.

2.1.2. Az Európai Közösségben (EU) előforduló és az EU-ra nézve fontos fitoplazma kórokozók

Az ide tartozó kórokozók a következők: alma sarjburjánzás fitoplazma (apple proliferation *phytoplasma*), kajszi klorotikus levélsodródás fitoplazma (apricot chlorotic leafroll *phytoplasma*), körte pusztulás fitoplazma (pear decline *phytoplasma*).

2.1.3. Kórokozók, amelyeknek behurcolása és terjedése a meghatározott védett zónákban tilos

Két vírus behurcolása és terjedése négy védett zónában (országban) tilos. Ezek a következők: répa nekrotikus sárgaerűség vírus (beet necrotic yellow vein *benyvirus*) behurcolása tilos Dániába, az Egyesült Királyságba (Észak-Írország) és Portugáliába, valamint a paradicsom bronzfoltosság vírus (tomato spotted wilt *tospovirus*) behurcolása tilos Dániába.

2.1.4. Kórokozók, amelyeknek behurcolása és terjedése valamennyi tagországban tilos, ha azok egyes növényeken és növényi termékeken előfordulnak

Az ide tartozó vírus, fitoplazma és viroid kórokozókat a 27. táblázat tartalmazza.

2.1.5. Az Európai közösségben (EU) előforduló és az EU-ra nézve fontos vírus, vírusszerű, viroid és spiroplazma kórokozók

E csoportba 11 vírus, 1 viroid, 2 fitoplazma és 1 spiroplazma tartozik (28. táblázat).

27. táblázat. Az Európai Közösségben elő nem forduló, de az Európai Közösségre nézve fontos vírus, vírusszerű és viroid kórokozók.

Kórokozók magyar neve	Kórokozók angol neve	Növények
Répa levélsúcs fodrosodás vírus (nem európai izolátumok)	Beet curly top <i>curtovirus</i>	<i>Beta vulgaris</i>
Fekete málna látens vírus	Black raspberry latent <i>ilarvirus</i>	<i>Rubus</i> spp.
Kókuszdió cadang-cadang viroid	Coconut cadang-cadang viroid	<i>Palmae</i> spp. (európai országokon kívüli növények) telepítése esetén (magvak kivételt képeznek)
Csersznye levélsodródás vírus*	Cherry leafroll <i>nepovirus</i>	<i>Rubus</i> spp.
Citrus mozaik vírus	Citrus mosaic <i>badnavirus</i>	<i>Citrus</i> , <i>Fortunella Swingle</i> és <i>Poncirus</i> spp. és hibridjeik (termés és magvak kivételt képeznek)
Citrus tristeza vírus (nem európai izolátumok)	Citrus tristeza <i>closterovirus</i>	<i>Citrus</i> , <i>Fortunella Swingle</i> és <i>Poncirus</i> spp. és hibridjeik (termés és magvak kivételt képeznek)
Citrus leprózis vírus	Citrus leprosis ? <i>rhodovirus</i>	<i>Citrus</i> , <i>Fortunella Swingle</i> és <i>Poncirus</i> spp. és hibridjeik (termés és magvak kivételt képeznek)
Csersznye aprógyümölcsűség vírus	Cherry little cherry vírus	<i>Prunus cerasus</i> , <i>P. avium</i> , <i>P. insica</i> , <i>P.</i>

(nem európai izolátumok)

Citrus psorosis vírus (természetes úton terjedő)	Citrus psorosis virus	<i>sargentii</i> , <i>P. serrula</i> , <i>P. serrulata</i> , <i>P. speciosa</i> , <i>P. subhirtella</i> , <i>P. yedoensis</i> hibridjei és fajtái (magvak kivételével)
Pálma letális sárgaság fitoplazma	Palm lethal yellowing <i>phytoplasma</i>	<i>Citrus</i> , <i>Fortunella Swingle</i> , <i>Poncirus</i> növényfajok és hibridek (termés és magvak kivételével)
Prunus nekrotikus gyűrűsfoltosság vírus*	Prunus necrotic ringspot <i>ilarvirus</i>	<i>Palma</i> spp. (nem európai országból származó) telepítése esetén (magvak kivételt képeznek).
Satsuma törpülés vírus	Satsuma dwarf ? <i>nepovirus</i>	<i>Rubus</i> spp.
Citrus rongyos levelűség vírus	Citrus tatter leaf <i>capillovirus</i>	<i>Citrus</i> , <i>Fortunella Swingle</i> , <i>Poncirus</i> növények és hibridjeik (termés, magvak kivételt képeznek)
Citrus boszorkányseprűsödés fitoplazma	Citrus witches' broom <i>phytoplasma</i>	<i>Citrus</i> , <i>Fortunella Swingle</i> , <i>Poncirus</i> növények és hibridjeik (termés, magvak kivételt képeznek).
		<i>Citrus</i> , <i>Fortunella Swingle</i> , <i>Poncirus</i> növények és hibridjeik (termés, magvak kivételt képeznek).

*Nevezett vírusok nem fordulnak elő az Európai Közösségben *Rubus*-fajokon.

28. táblázat. Az Európai Közösségben előforduló, és az Európai Közösségre nézve fontos károsítók.

Kórokozók magyar neve	Kórokozók angol neve	Növények
Arabis mozaik vírus	Arabis mosaic nepovirus	<i>Fragaria</i> és <i>Rubus</i> spp.
Répa levélgöndörödés vírus	Beet leaf curl ? <i>rhabdovirus</i>	<i>Beta vulgaris</i> (vetőmag kivételével)
Krizantém törpülés viroid	Chrysanthem stunt viroid	<i>Dendranthema</i> spp. (magvak kivételével)
Citrus tristeza vírus (európai törzsek)	Citrus tristeza closterovirus	<i>Citrus</i> , <i>Fortunella Swingle</i> , <i>Poncirus</i> spp. (termés és magvak kivételével)
Citrus ér-enációs vírus	Citrus vein enation virus	<i>Citrus</i> , <i>Fortunella Swingle</i> , <i>Poncirus</i> spp. (termés és magvak kivételével)
Szőlő aranyzínű sárgaság fitoplazma	Grapevine Flavescence dorée phytoplasma	<i>Vitis</i> spp. (termés és magvak kivételével)
Szilva himlő vírus	Plum pox <i>potyvirus</i>	<i>Prunus</i> spp. (magvak kivételével)
Burgonya sztolbur fitoplazma	Potato stolbur <i>phytoplasma</i>	Solanaceae családba tartozó növények (vetőmagvak kivételével)
Málna gyűrűsfoltosság vírus	Raspberry ringspot <i>nepovirus</i>	<i>Fragaria</i> , <i>Rubus</i> spp. (magvak kivételével)
<i>Spiroplasma citri</i>	<i>Spiroplasma citri</i>	<i>Citrus</i> , <i>Fortunella Swingle</i> , <i>Poncirus</i> spp. (termés és magvak kivételével)
Földieper göndörödés vírus	Strawberry crinkle	<i>Fragaria</i> spp. (magvak kivételével)

Földieper látens gyűrűsfoltosság vírus	<i>cytorhabdovirus</i>	<i>Fragaria</i> és <i>Rubus</i> spp. (magvak kivételével)
Földieper enyhe sárga levélszélűség vírus	Strawberry latent ringspot <i>nepovirus</i>	<i>Fragaria</i> spp. (magvak kivételével)
Paradicsom fekete gyűrűs vírus	Strawberry mild yellow edge- associated ? <i>potexvirus</i>	<i>Fragaria</i> és <i>Rubus</i> spp. (magvak kivételével)
Paradicsom bronzfoltosság vírus	Tomato black ring <i>nepovirus</i>	<i>Apium graveolens</i> , <i>Capsicum annuum</i> , <i>Cucumis melo</i> , <i>Denitrantema</i> növények. Az <i>Impatiens</i> New Guinea hibridek összes fajtája. Mindazok a <i>Lactuca</i> <i>sativa</i> , <i>Lycopersicon esculentum</i> és <i>Nicotiana</i> növények, amelyekről bizonyított, hogy a dohánytermesztés számára értékesítik őket. Ültetésre szánt <i>Solanum melongena</i> és <i>S. tuberosum</i>
	Tomato spotted wilt <i>tospovirus</i>	

2.2. Egyéb határozatok

A „Növényegészségügyi Határozat” (lásd Szemessy és Szőnyegi, 1993) I. és II. Függelékében a vírusokon, és vírusszerű kórokozókra kívül kitér azokra az ismeretekre is, amelyek a baktériumokkal, gombákkal, rovarokkal, atkákkal, fonálférgekkel kapcsolatosak.

A „Növényegészségügyi Határozat” III. Függeléke (A. rész) azokkal a növényekkel és növényi termékekkel, valamint más anyagokkal foglalkozik, amelyek behozatala a tagországokba tilos. A B. rész azokkal a növényekkel és növényi termékekkel, valamint más anyagokkal foglalkozik, amelyek behozatala a védett zónákba tilos.

A IV. Függelék A. része a növények, növényi termékek és egyéb anyagok tagországokba történő behozatalakor és a tagországokon belüli szállításakor valamennyi tagország által kötelezően alkalmazandó előírásokat foglalja magába. Az I. Szekcióban vannak felsorolva az Európai Közösségen kívüli területekről származó növények, növényi termékek és más anyagok is. A II. Szekcióban vannak felsorolva az Európai Közösség országaiból származó növények és a velük kapcsolatos intézkedések. A IV. Függelék B. része azokat a különleges eljárásokat tárgyalja, amelyeket valamennyi tagország köteles elrendelni a növények, növényi termékek és más anyagok meghatározott védett zónákba történő bevitelével és a védett zónákon belüli szállításával kapcsolatban.

Az V. Függelék arról rendelkezik, hogy azokat a növényeket, növényi termékeket és más anyagokat – amelyeket növényegészségügyi ellenőrzésnek kell alávetni – az Európai Közösségből származók esetében a termőhelyen, a Közösségen belüli szállítást megelőzően, az Európai Közösségen kívül eső országok esetében a származási országban, vagy a feladó országban, az Európai Közösségbe hozatal engedélyezése előtt kell ellenőrizni. A Függelék A. részének I. pontja azokkal az Európai Közösségből származó növényekkel, növényi termékekkel és más anyagokkal foglalkozik, amelyek az egész Közösségre nézve fontos károsítók potenciális hordozói, és amelyekhez növényútlevelet kell csatolni. Az A. rész II. pontja azokat a növényeket, növényi termékeket és más anyagokat sorolja fel, amelyek bizonyos védett zónákra nézve fontos károsítók potenciális hordozói, és amelyekhez az adott zónába történő behozatalakor, vagy az adott zónán belüli szállításakor a megfelelő zónákra érvényes útlevelet kell csatolni. A Függelék B. része az A. részben

felsoroltaktól eltérő területekről származó növényeket, növényi termékeket és más anyagokat sorolja fel.

3. A VÍRUSOK MAGYAR, ANGOL NEVEI ÉS AKRONIMJAI

A vírusok elnevezése és a vírusnevek gyakran pontatlan használata számos problémát és félreértést okozott. Az idegen nyelvekből magyarra fordított vírusnevek a hazai irodalomban sem egységesek és sok esetben hibásak. Több hazai virológus megkísérelte közreadni a vírusok magyar neveit azzal a céllal, hogy a hazai nomenklátúra egységes legyen. Az első ilyen összefoglaló munka Horváth (1972) nevéhez fűződik. Ebben a munkában mintegy 700 növényvírus javasolt magyar neve található meg. Ezt követte V. Németh (1979) munkája, amely elsősorban a gyümölcsfa-patogén vírusok magyar neveit adta közre. Ez a két kézikönyv a növényvírusok magyar neveit illetően ma is alapműnek tekinthető. Tekintettel azonban arra, hogy az egyes nyelvek (a magyar is) nem tudják minden esetben pontosan visszaadni az eredetileg legtöbbször angol nyelven leírt vírusok neveit, ezért a növényvirológiában a vírusnevek írását illetően az angol nomenklátúra az elfogadott, amely minden nemzet virológusai számára azonos értelmű és kötelező.

A növényvírusok nevei többnyire három [dohány mozaik vírus (*tobacco mosaic tobamovirus*)] vagy négy szóból állnak [Dandelion sárga mozaik vírus (*Dandelion yellow mosaic sequivirus*)], de ismertek öt szóból álló vírusnevek is [uborka zöld foltosság mozaik vírus (*cucumber green mottle mosaic tobamovirus*)]. Ezek írása, esetleg többször ismétlése egy tanulmányon belül szükségessé tette olyan betűszavak (akronimok) használatát, amelyekkel a vírusok nevei lerövidíthetőek. Az akronimoktól elvárando követelmények az alábbiak: (i) legyenek egyszerűek, (ii) kerüljék el az ismétléseket, (iii) a vírus szót, ill. nemzetségnevet "V" betűvel fejezzék ki (a viroidoknál a "Vd"). A vírusok standard akronimjairól elsőször Hull et al. (1991) közölt listát. Ebben a listában több mint 500 növényvírus akronimja található meg. Az akronimok megtalálhatók még Matthews (1991), Horváth (1993a,b,c) és Brunt et al. (1996a,b) összefoglaló munkáiban.

Az egyetemi jegyzetben és leggyakrabban előforduló vírusok magyar és angol hivatalos neveit valamint akronimjait a 29. táblázat tartalmazza.

29. táblázat. Vírusok magyar és angol nevei, valamint akronimjai^{1,2,3,4,5,6,7}

Magyar név	Angol név	Akronim
Abutilon sárgaság vírus	Abutilon yellows ? <i>crinivirus*</i>	AYV
Alma 227 epinasztia és pusztulás vírus	Apple spy 227 epinasty and decline virus (syn.: Quince sooty ring spot virus); (syn.: Apple stem pitting virus)	ASEDV
Alma klorotikus levélfoltosság vírus	Apple chlorotic leaf spot <i>trichovirus**</i>	ACLSV
Alma mozaik vírus	Apple mosaic <i>ilarvirus</i>	ApMV
Alma törzsgöndörödés vírus	Apple stem pitting <i>foveavirus</i>	ASPV
Alma törzsbarázdáltság vírus	Apple stem grooving <i>capillovirus</i>	ASGV
Ananász klorotikus levélcsíkosság vírus	Pineapple chlorotic leaf streak ? <i>nucleorhabdovirus</i>	PCLSV
Angolperje mozaik vírus	Ryegrass mosaic <i>rymovirus</i>	RGMV
Anthoxanthum látens halvány vírus	Anthoxanthum latent blanching <i>hordeivirus</i>	ALBV
Arabis mozaik vírus	Arabis mosaic <i>nepovirus</i>	ArMV
Arracacha B-vírus	Arracacha B ? <i>nepovirus</i>	AVB
Articsóka tarka fodrosodás vírus	Artichoke mottled crinkle <i>tombusvirus</i>	AMCV

Áfonya levélfoltosság vírus	Blueberry leaf mottle <i>nepovirus</i>	BLMV
Árpa csikos mozaik vírus	Barley stripe mosaic <i>hordeivirus</i>	BSMV
Árpa sárga csikos mozaik vírus	Barley yellow striate mosaic <i>cytorhabdovirus</i>	BYSMV
Árpa sárga mozaik vírus	Barley yellow mosaic <i>bymovirus</i>	BaYMV
Árpa sárga törpülés vírus	Barley yellow dwarf <i>luteovirus</i>	BYDV
Árpa sárga törpülés vírus MAV törzs	Barley yellow dwarf <i>luteovirus</i> (MAV strain)***	BYDV-MAV
Bab aranyárga mozaik vírus	Bean golden mosaic <i>begomovirus**</i>	BGMV
Bab déli mozaik vírus	Bean southern mosaic <i>sobemovirus</i>	SBMV
Bab enyhe mozaik vírus	Bean mild mosaic <i>carmovirus</i>	BMMV
Babhüvely foltosság vírus	Bean pod mottle <i>comovirus</i>	BPMV
Bab közönséges mozaik vírus	Bean common mosaic <i>potyvirus</i>	BCMV
Bab sárga érszalagosodás vírus	Bean yellow vein banding <i>umbravirus</i>	BYVBV
Bab sárga mozaik vírus	Bean yellow mosaic <i>potyvirus</i>	BYMV
Bab törpülés mozaik vírus	Bean dwarf mosaic <i>begomovirus</i>	BDMV

Baktövis (<i>Astragalus</i>) törpeség vírus	Milk vetch dwarf <i>nanavirus</i>	MVDV
Banán csúcscsokrosodás vírus	Banana bunchy top <i>nanavirus</i>	BBTV
Bársonyos dohány foltosság vírus	Velvet tobacco mottle <i>sobemovirus</i>	VTMoV
Beléndek mozaik vírus	Henbane mosaic <i>potyvirus</i>	HMV
Borsó ál-levélsodródás vírus	Pea false leaf roll virus	PFLV*
Borsó enációs mozaik vírus	Pea enation mosaic <i>enamovirus</i>	PEMV
Borsó korai barnulás vírus	Pea early browning <i>tobravirus</i>	PEBV
Borsó súlyos mozaik vírus	Pea severe mosaic <i>potyvirus</i>	PeSMV
Burgonya andeszi foltosság vírus	Potato Andean mottle <i>comovirus</i>	APMoV
Burgonya andeszi látens vírus	Potato Andean latent <i>tymovirus</i>	APLV
Burgonya A-vírus	Potato A <i>potyvirus</i>	PVA
Burgonya fekete gyűrűsfoltosság vírus	Potato black ringspot <i>nepovirus</i>	PBRSV
Burgonya levélsodródás vírus	Potato leafroll <i>luteovirus</i>	PLRV
Burgonya levélsodródás vírus	Potato leafroll ? <i>polerovirus</i> , ? <i>potleavirus</i> ***	PLRV
Burgonya M-vírus	Potato M <i>carlavirus</i>	PVM

Burgonya sárgaság vírus	Potato yellowing <i>alfamovirus</i>	PYV
Burgonya S-vírus	Potato S <i>carlavirus</i>	PVS
Burgonya sárga törpülés vírus	Potato yellow dwarf <i>nucleorhabdovirus</i>	PYDV
Burgonya szártarkulás vírus	Tobacco rattle <i>tobravirus</i>	TRV
Burgonya szártörpülés vírus	Potato mop-top <i>pomovirus</i> **	PMTV
Burgonya T-vírus	Potato T <i>vitivirus</i> **	PVT
Burgonya X-vírus	Potato X <i>potexvirus</i>	PVX
Burgonya Y-vírus	Potato Y <i>potyvirus</i>	PVY
Burgonya V-vírus	Potato V <i>potyvirus</i>	PVV
Búza csíkos mozaik vírus	Wheat streak mosaic <i>rymovirus</i>	WSMV
Búza talajlakó mozaik vírus	Wheat soil-borne mosaic <i>furovirus</i>	SBWMV
Búza törpülés vírus	Wheat dwarf <i>monogeminivirus</i>	WDV
Camellia sárga foltosság vírus	Camellia yellow mottle <i>?varicosavirus</i>	CYMV
Cassava afrikai mozaik vírus	Cassava African mosaic <i>bigeminivirus</i>	ACMV
Cassava barna csíkossággal-társult vírus	Cassava brown streak- associated <i>carlavirus</i>	CBSaV
Cassava érfoltosság vírus	Cassava vein mottle virus	CsVMV

Chenopodium mozaik vírus	Sowbane mosaic <i>sobemovirus</i>	SoMV
Chrysanthemum szárnekrózis vírus	Chrysanthemum stem necrosis <i>tospovirus</i>	CSNV*
Citrus ér-enációs vírs	Citrus vein enation virus	CVEV
Citrus gyűrűsfoltosság vírus	Citrus ringspot virus	CRSV
Citrus leprózis vírus	Citrus leprosis <i>?rhabdovirus</i>	CiLV
Citrus mozaik vírus	Citrus mosaic <i>badnavirus</i>	CiMV
Citrus psorosis vírus	Citrus psorosis virus	CiPV
Citrus rongyoslevelűség vírus	Citrus tatter leaf <i>capillovirus</i>	CTLV
Citrus sömör- gyűrűsfoltosság vírus	Citrus psorosis-ringspot <i>?ophiovirus</i>	CPsRSV
Citrus tarkaság vírus	Citrus variegation <i>ilarvirus</i>	CVV
Citrus tristeza vírus	Citrus tristeza <i>closterovirus</i>	CTV
Commelina sárga foltosság vírus	Commelina yellow mottle <i>badnavirus</i>	ComYMV
Cukkini letális klorózis vírus	Zucchini lethal chlorosis <i>tospovirus</i>	ZLCV*
Cukkini sárga mozaik vírus	Zucchini yellow mosaic <i>potyvirus</i>	ZYMV
Cukornád enyhe mozaik vírus	Sugarcane mild mosaic <i>closterovirus</i>	SMMV
Cymbidium gyűrűsfoltosság vírus	Cymbidium ringspot <i>tombusvirus</i>	CymRSV

Cseresznye aprógyümölcsűség vírus	Cherry little cherry virus	CLCV
Cseresznye érdeslevelűség vírus	Cherry rasp leaf <i>nepovirus</i>	CRLV
Cseresznye levélsodródás vírus	Cherry leaf roll <i>nepovirus</i>	CLRV
Cseresznye rozettásodás vírus	Cherry rosette <i>nepovirus</i>	CRV
Csomós ebír foltosság vírus	Cocksfoot mottle <i>sobemovirus</i>	CoMV
Csorbóka sárgaerűség vírus	Sowthistle yellow vein <i>nucleorhabdovirus</i>	SYVV
Dandelion sárga mozaik vírus	Dandelion yellow mosaic <i>sequivirus</i>	DYMV
Dália mozaik vírus	Dahlia mosaic <i>caulimovirus</i>	DMV
Dendrobium érnekrózis vírus	Dendrobium vein necrosis <i>?closterovirus</i>	DVNV
Dinnye foltos hervadás vírus	Melon spotted wilt <i>tospovirus*</i>	MSWV
Dinnye ourmia vírus	Melon ourmia <i>ourmiavirus</i>	OuMV
Diodia érklorózis vírus	Diodia vein chlorosis <i>?crinivirus</i>	DVCV
Dioscorea bacillus alakú vírus	Dioscorea bacilliform <i>badnavirus</i>	DBV
Dohány csíkosság vírus	Tobacco streak <i>ilarvirus</i>	TSV
Dohány enyhe zöld mozaik vírus	Tobacco mild green mosaic <i>tobamovirus</i>	TMGMV

Dohány érfoltosság vírus	Tobacco vein mottling <i>potyvirus</i>	TVMV
Dohány gyűrűsfoltosság vírus	Tobacco ringspot <i>nepovirus</i>	TRSV
Dohány karcolatos vírus	Tobacco etch <i>potyvirus</i>	TEV
Dohány mozaik vírus	Tobacco mosaic <i>tobamovirus</i>	TMV
Dohány nekrotikus törpülés vírus	Tobacco necrotic dwarf <i>luteovirus</i>	TNDV
Dohány nekrózis vírus	Tobacco necrosis <i>necrovirus</i>	TNV
Dohány rattle vírus	Tobacco rattle <i>tobravirus</i>	TRV
Dohány sárga törpülés vírus	Tobacco yellow dwarf <i>monogeminivirus</i>	TYDV
Dohány satnyulás vírus	Tobacco stunt <i>varicosavirus</i>	TSStV
Édesburgonya enyhe foltosság vírus	Sweet potato mild mottle <i>ipomovirus</i>	SPFMV
Édesburgonya klorotikus törpülés vírus	Sweet potato chlorotic stunt <i>?crinivirus</i>	SPVSV
Édesburgonya sárga törpülés vírus	Sweet potato yellow dwarf <i>ipomovirus</i>	SPMMV
Epirusz cseresznye vírus	Epirus cherry <i>ourmiavirus</i>	EpCV
Euphorbia mozaik vírus	Euphorbia mosaic <i>bigeminivirus</i>	EuMV
Fehérhere mozaik vírus	White clover mosaic <i>potexvirus</i>	WCIMV

Fehérhere rejtett vírus 1	White clover cryptic <i>alphacryptovirus</i>	WCCV-1
Fehérhere rejtett vírus 2	White clover cryptic <i>betacryptovirus</i>	WCCV-2
Fekete málna látens vírus	Black raspberry latent <i>ilarvirus</i>	BRLV
Fiji betegség vírus	Fiji disease <i>fijivirus</i>	FDV
Földieper enyhe sárga levélszélűség vírus	Strawberry mild yellow edge ? <i>potexvirus</i>	SMYEaV
Földieper érszalagosodás vírus	Strawberry vein banding <i>caulimovirus</i>	SVBV
Földieper göndörödés vírus	Strawberry crinkle <i>cytorhabdovirus</i>	SCrV
Földieper látens C-vírus	Strawberry latent C ? <i>rhabdovirus</i>	SLV
Földieper látens gyűrűsfoltosság vírus	Strawberry latent ringspot ? <i>nepovirus</i>	SLRSV
Földimogyoró bokrosodás vírus	Peanut clump <i>pecluvirus</i> **	PCV
Földimogyoró foltosság vírus	Peanut mottle <i>potyvirus</i>	PeMoV
Földimogyoró gyűrűsfoltosság vírus	Groundnut ringspot <i>tospovirus</i>	GRSV*
Földimogyoró klorotikus legyező-foltosság vírus	Peanut chlorotic fan-spot <i>tospovirus</i>	PCSV
Földimogyoró rügynekrózis vírus	Groundnut bud necrosis <i>tospovirus</i> *	GBNV

Földimogyoró satnyulás vírus	Peanut stunt <i>cucumovirus</i>	PSV
Freesia levél nekrosis vírus	Freesia leaf necrosis <i>varicosavirus</i>	FLNV*
Görögdinnye ezüstfoltosság vírus	Watermelon silver mottle <i>tospovirus</i> *	WSMV
Görögdinnye mozaik vírus	Watermelon mosaic <i>potyvirus</i>	WMV
Görögdinnye mozaik 2- vírus	Watermelon mosaic 2 <i>potyvirus</i>	WMV-2
Görögdinnye rügynekrosis vírus	Watermelon bud necrosis <i>tospovirus</i>	WBNV*
Heracleum látens vírus	Heracleum latent <i>?trichovirus</i>	HLV
Heracleum vírus 6	Heracleum 6 <i>?closterovirus</i>	HV-6*
Here földalatti törpülés vírus	Subterranean clover stunt <i>nanavirus</i>	SCSV
Here nekrotikus mozaik vírus	Sweet clover necrotic mosaic <i>dianthovirus</i>	SCNMV
Here sárga erőség vírus	Clover yellow vein <i>potyvirus</i>	CIYMV
Here seb tumor vírus	Clover wound tumor <i>phytoreovirus</i>	WTV
Impatiens nekrotikus foltosság vírus	Impatiens necrotic spot <i>tospovirus</i>	INSV*
Indiai földimogyoró bokrosodás vírus	Indian peanut clump <i>pecluvirus</i> **	IPCV*

Iris sárga foltosság vírus	Iris yellow spot <i>tospovirus</i>	IYSV*
Kakaó duzzadt hajtás vírus	Cacao swollen shoot <i>badnavirus</i>	CSSV
Karfiol mozaik vírus	Cauliflower mosaic <i>caulimovirus</i>	CaMV
Kókusz hajtás leromlás vírus	Coconut foliar decay <i>nanavirus</i>	CFDV
Körte érsárgulás vírus	Pear vein yellows virus (syn.: Apple stem pitting virus)	ASPV
Körte kövecsesedés vírus	Pear stony pit virus	PSPV*
Kukorica csíkos mozaik vírus (syn.: Kukorica törpe mozaik vírus)	Maize dwarf mosaic <i>potyvirus</i>	MDMV
Kukorica csíkosság vírus	Maize streak <i>mastrevirus</i> **	MSV
Kukorica fehérvonalas mozaik vírus	Maize white line mosaic virus	MWLMV
Kukorica finom csíkozottság vírus	Maize rayado fino <i>marafivirus</i>	MRFV
Kukorica klorotikus foltosság vírus	Maize chlorotic mottle <i>machlomovirus</i>	MCMV
Kukorica klorotikus törpülés vírus	Maize chlorotic dwarf <i>waikavirus</i>	MCDV
Kukorica sávós mozaik vírus	Maize stripe mosaic <i>tenuivirus</i>	MSpV
Kukorica finom csíkozottság vírus	Maize rayado fino <i>marafivirus</i>	MRFV

Liliom tünetmentes vírus	Lily symptomless <i>carlavirus</i>	LSV
Lóbab enyhe foltosság vírus	Broad bean mild mottle <i>bromovirus</i>	BBMMV
Lóbab foltosság vírus	Broad bean mottle <i>bromovirus</i>	BBMV
Lóbab hervadás vírus	Broad bean wilt <i>fabavirus</i>	BBWV
Lóbab nekrotikus sárgaság vírus	Faba bean necrotic yellows <i>nanavirus</i>	FBNYV*
Lóbab nekrózis vírus	Broad bean necrosis <i>furovirus</i>	BBNV
Lóbab tarkulás vírus	Broad bean mottle <i>bromovirus</i>	BBMV
Lucerna látens vírus	Alfalfa latent <i>carlavirus</i>	ALV
Lucerna mozaik vírus	Alfalfa mosaic <i>alfamovirus</i>	AMV
Lychnis gyűrűsfoltosság vírus	Lychnis ringspot <i>hordeivirus</i>	LRSV
Maclura mozaik vírus	Maclura mosaic <i>macluravirus</i>	MacMV
Manióka afrikai mozaik vírus	Cassava African mosaic <i>bigeminivirus</i>	ACMV
Manioka Ivoriai bacillus formájú vírus	Cassava Ivorian bacilliform <i>ourmiavirus</i>	CIBV*
Málna bokros törpülés vírus	Raspberry bushy dwarf <i>idaeovirus</i>	RBDV
Málna levélgöndörödés vírus (amerikai)	Raspberry leaf curl <i>?luteovirus</i>	RLCV

Málna gyűrűsfoltosság vírus	Raspberry ringspot <i>nepovirus</i>	RpRSV
Melandrium sárga foltosság vírus	Melandrium yellow fleck <i>bromovirus</i>	MYFV
Nandina szár himlő vírus	Nandina stem pitting <i>capillovirus</i>	NSPV
Narcissus látens vírus	Narcissus latent <i>macluravirus</i>	NLV
Odontoglossum gyűrűsfoltosság vírus	Odontoglossum ringspot <i>tobamovirus</i>	ORSV
Olajfa látens vírus 2	Olive latent 2 <i>oleavirus</i> **	OLV-2
Ourmia dinnye vírus	Ourmia melon <i>ourmiavirus</i>	OuMV
Őszibarack (amerikai) mozaik vírus	Peach (American) mosaic vírus	PAMV
Őszibarack rozettás mozaik vírus	Peach rosette mosaic <i>nepovirus</i>	PRMV
Papaya gyűrűsfoltosság vírus	Papaya ringspot <i>potyvirus</i>	PRSV
Paprika enyhe foltosság vírus	Paprika mild mottle <i>tobamovirus</i>	PaMMV
Paprika enyhe tigrisfoltosság vírus	Pepper mild tigré <i>?bigeminivirus</i>	PepMTV
Paprika érfoltosság vírus	Pepper veinal mottle <i>potyvirus</i>	PVMV
Paprika érszalagosodás vírus	Pepper vein banding virus	PVBV*
Paprika foltosság vírus	Pepper mottle <i>potyvirus</i>	PepMoV

Paradicsom ál- levélgöndörödés vírus	Tomato pseudo-curly top <i>hybrigeminivirus</i>	RPCTV
Paradicsom bokros törpülés vírus	Tomato bushy stunt <i>tombusvirus</i>	TBSV
Paradicsom bronzfoltosság vírus	Tomato spotted wilt <i>tospovirus</i>	TSWV
Paradicsom fekete gyűrűs vírus	Tomato black ring <i>nepovirus</i>	TBRV
Paradicsom fertőző klorózis vírus	Tomato infectious chlorosis <i>crinivirus</i>	TICV*
Paradicsom Florida vírus	Tomato Florida virus*	ToFV
Paradicsom foltos hervadás vírus (syn.: Paradicsom bronzfoltosság vírus)	Tomato spotted wilt <i>tospovirus</i>	TSWV
Paradicsom foltosság vírus	Tomato mottle <i>bigeminivirus</i>	ToMoV
Paradicsom gyűrűsfoltosság vírus	Tomato ringspot <i>nepovirus</i>	ToRSV
Paradicsom klorotikus foltosság vírus	Tomato chlorotic spot <i>tospovirus</i>	TCSV*
Paradicsom klorózis vírus	Tomato chlorosis <i>crinivirus</i>	ToCV*
Paradicsom levélgöndörödés vírus	Tomato leaf curl <i>bigeminivirus</i>	TLCV
Paradicsom levélráncosodás vírus	Tomato leaf crumple <i>bigeminivirus</i>	TLCrV
Paradicsom magtalanság vírus	Tomato aspermy <i>cucumovirus</i>	TAV

Paradicsom mozaik vírus	Tomato mosaic <i>tobamovirus</i>	ToMV
Paradicsom sárga levélgöndörödés vírus	Tomato yellow leaf curl <i>bigeminivirus</i>	TYLCV
Paszternák sárga foltosság vírus	Parsnip yellow fleck <i>sequivirus</i>	PYFV
Pelargonium foltosság vírus	Pelargonium zonale spot <i>ourmiavirus</i>	PZSV
Pittosporum érsárgulás vírus	Pittosporum vein yellowing <i>nucleorhabdovirus</i>	PVYV
Poa szemilátens vírus	Poa semilatifolius <i>hordeivirus</i>	PSLV
Póréhagyma fehér csíkos vírus	Leek white stripe <i>necrovirus</i>	LWSV*
Pothos látens vírus	Pothos latent aureovirus*	PoLV
Prunus nekrotikus gyűrűsfoltosság vírus	Prunus necrotic ringspot <i>ilarvirus</i>	PNRSV
Ranunculus 3 vírus	Ranunculus 3 ? <i>ophiovirus</i>	RnV3*
Retek mozaik vírus	Radish mosaic <i>comovirus</i>	RaMV
Répa alsárgaság vírus	Beet pseudo yellows <i>crinivirus</i> *	BPYV
Répa levélcsőcs fodrosodás vírus	Beet curly top <i>curtovirus</i> **	BCTV
Répa levélgöndörödés vírus	Beet leaf curl ? <i>rhabdovirus</i>	BLCV
Répa nekrotikus sárgaerűség vírus	Beet necrotic yellow vein <i>benyvirus</i> ****	BNYVV

Répa nyugati sárgaság vírus	Beet western yellows <i>?betaluteovirus***</i>	BWYV
Répa nyugati sárgaság vírus	Beet western yellows <i>luteovirus</i>	BWYV
Répa sárgaság vírus	Beet yellows <i>closterovirus</i>	BYV
Répa talajlakó vírus	Beet soil-borne <i>furovirus</i>	BSBV
Rizs csíkosság vírus	Rice stripe <i>tenuivirus</i>	RSV
Rizs érdes törpülés vírus	Rice ragged stunt <i>oryzavirus</i>	RRSV
Rizs törpülés vírus	Rice dwarf <i>phytoreovirus</i>	RDV
Rizs tungro bacillus alakú vírus	Rice tungro bacilliform <i>badnavirus</i>	RTBV
Rizs tungro szférikus vírus	Rice tungro spherical <i>waikavirus</i>	RTSV
Rozsnok csíkos mozaik vírus	Brome streak mosaic <i>rymovirus</i>	BrSMV*
Rozsnok mozaik vírus	Brome mosaic <i>bromovirus</i>	BMV
Saláta érvastagodás vírus	Lettuce big-vein <i>varicosavirus</i>	LBVV
Saláta fertőző sárgaság vírus	Lettuce infectious yellows <i>crinivirus**</i>	LIYV
Saláta klorózis vírus	Lettuce chlorosis <i>crinivirus</i>	LCV*
Saláta mozaik vírus	Lettuce mosaic <i>potyvirus</i>	LMV
Saláta nekrotikus sárgaság vírus	Lettuce necrotic yellows <i>cytorhabdovirus</i>	LNyV

Satsuma törpülés vírus	Satsuma dwarf ? <i>nepovirus</i>	SDV
Sárgadinnye sárgaság vírus	Muskmelon yellows ? <i>crinivirus</i>	MYV
Sárgarépa foltosság vírus	Carrot mottle <i>umbravirus</i>	CMoV
Sárgarépa vörös levelűség vírus	Carrot red leaf <i>luteovirus</i>	CRLV
Seb tumor vírus	Wound tumor <i>phytoreovirus</i>	WTV
Sinaloa paradicsom levélgöndörödés vírus	Sinaloa tomato leaf curl <i>begomovirus</i>	STLCV
Solanum nodiflorum foltosság vírus	Solanum nodiflorum mottle <i>sobemovirus</i>	SNMV
Sorghum klorotikus foltosság vírus	Sorghum chlorotic spot <i>furovirus</i>	SgCSV
Szatellit dohány nekrosis vírus	Tobacco necrosis <i>satellivirus</i>	satTNV
Szatellit köles mozaik vírus	Panicum mosaic <i>satellivirus</i>	PMV
Szegfű foltosság vírus	Carnation mottle <i>carmovirus</i>	CarMV*
Szegfű gyűrűsfoltosság vírus	Carnation ringspot <i>dianthovirus</i>	CRSV
Szegfű karcolatos gyűrűs vírus	Carnation etched ring <i>caulimovirus</i>	CERV
Szegfű látens vírus	Carnation latent <i>carlavirus</i>	CLV
Szegfű nekrotikus foltosság vírus	Carnation necrotic fleck <i>closterovirus</i>	CNFV

Szegfű vírus 1	Carnation 1 <i>alphacryptovirus</i>	CCV-1
Szilva (amerikai) vonalas mintázottság vírus	Plum (American) line pattern <i>ilarvirus</i>	APLPV
Szilva himlő vírus	Plum pox <i>potyvirus</i>	PPV
Szilva törpülés vírus	Prune dwarf <i>ilarvirus</i>	PDV
Szójabab klorotikus foltosság vírus	Soybean chlorotic mottle virus	SbCMV
Szójabab mozaik vírus	Soybean mosaic <i>potyvirus</i>	SMV
Szójabab ráncoslevelűség vírus	Soybean crinkle leaf <i>?bigeminivirus</i>	SCLV
Szójabab törpülés vírus	Soybean dwarf <i>luteovirus</i>	SbDV
Szőlő A-vírus	Grapevine A <i>vitivirus</i> **	GAV
Szőlő bulgáriai látens vírus	Grapevine Bulgarian latent <i>nepovirus</i>	GBLV
Szőlő enációs vírus	Grapevine enation virus*	GENV
Szőlő érmenti mozaik vírus	Grapevine veinal mosaic virus*	GVMV
Szőlő érnekrózis vírus	Grapevine veinal necrosis virus*	GVNV
Szőlő faszöveti barázdáltság vírus	Grapevine stem pitting <i>clostrovirus</i>	GSPV
Szőlő fertőző leromlás vírus (syn.: Szőlő páfránylevelűség vírus)	Grapevine fanleaf <i>nepovirus</i>	GFLV
Szőlő foltosodás vírus	Grapevine fleck virus	GFkV

Szőlő króm mozaik vírus	Grapevine chrome mosaic <i>nepovirus</i>	GCMV
Szőlő parakérgűség vírus	Grapevine corky bark- associated <i>?closterovirus*</i>	GCBaV
Szőlő páfránylevelűség vírus (syn.: Szőlő leromlás vírus)	Grapevine fanleaf <i>nepovirus</i>	GFLV
Szőlő vonalas mintázottság vírus	Grapevine line pattern <i>?ilarvirus</i>	GLPV
Tarlórépa göndörödés vírus	Turnip crinkle <i>carmovirus</i>	TCV
Tarlórépa mozaik vírus	Turnip yellow mosaic <i>timovirus</i>	TYMV
Tarlórépa rozettás vírus	Turnip rosette <i>sobemovirus</i>	TRoV
Tarlórépa sárga mozaik vírus	Turnip yellow mosaic <i>tymovirus</i>	TYMV
Tehénborsó enyhe foltosság vírus	Cowpea mild mottle <i>carlavirus</i>	CPMMV
Tehénborsó klorotikus foltosság vírus	Cowpea chlorotic mottle <i>bromovirus</i>	CCMV
Tehénborsó mozaik vírus	Cowpea mosaic <i>comovirus</i>	CPMV
Tehénborsó súlyos mozaik vírus	Cowpea severe mosaic <i>comovirus</i>	CPSMV
Tök levélgöndörödés vírus	Squash leaf curl <i>bigeminivirus</i>	SLCV
Tök mozaik vírus	Squash mosaic <i>comovirus</i>	SqMV

Tök sárga törpülés rendellenesség vírus	Cucurbit yellow stunting disorder <i>crinivirus</i>	CYSDV*
Tulipán enyhe foltosság vírus	Tulip mild mottle <i>?ophiovirus</i>	TMMV*
Tulipán színtörés vírus	Tulip breaking <i>potyvirus</i>	TBV
Uborka érsárgulás vírus	Cucumber vein yellowing virus	CVYV
Uborka klorotikus foltosság vírus	Cucumber chlorotic spot <i>crinivirus**</i>	CCSV
Uborka levélfoltosság vírus	Cucumber leaf spot <i>carmovirus*****</i>	CLSV
Uborka mozaik vírus	Cucumber mosaic <i>cucumovirus</i>	CMV
Uborka nekrosis vírus	Cucumber necrosis <i>tombusvirus</i>	CuNV
Uborka sárgaság vírus	Cucumber yellows <i>?crinivirus</i>	CuYV
Uborka zöldfoltosság mozaik vírus	Cucumber green mottle mosaic <i>tobamovirus</i>	CGMMV
Vad uborka mozaik vírus	Wild cucumber mosaic <i>tymovirus</i>	WCMV
Vöröshere érmozaik vírus	Red clover vein mosaic <i>carlavirus</i>	RCVMV
Vöröshere tarkulás vírus	Red clover mottle <i>comovirus</i>	RCMV
Vöröshere vírus 2	Red clover 2 <i>betacryptovirus</i>	RCCV-2

Zab arany csíkos vírus	Oat golden stripe <i>furovirus</i>	OGSV
Zab kék törpülés vírus	Oat blue dwarf <i>marafivirus</i>	OBDV

¹E helyen azoknak a vírusoknak a felsorolása található, amelyek a jegyzetben és a virológiai irodalomban gyakrabban előfordulnak. Részletesebb adatok Hull et al. (1991), Matthews (1991), Horváth (1993a,b,c), Brunt et al. (1996a,b) és Pringle (1998) munkáiban találhatók.

²A *-gal megjelölt vírusok akronimjai Brunt et al. (1996a,b) munkájában nem szerepelnek.

³A ?-el megjelölt vírusok taxonómiai helye még bizonytalan.

⁴A **-gal jelölt vírusok új taxonómiai helye.

⁵A ***-gal nevezett vírusok újabban javasolt taxonómiai helye.

⁶A ****-gal jelölt vírus [répa nekrotikus sárgaerűség vírus (beet necrotic yellow vein virus)] újabban a *benyvirus* nemzetségbe tartozik.

⁷A *****-gal jelölt vírus [uborka levélfoltosság vírus (cucumber leaf spot *carmovirus*)] újabb taxonómiai helye a Tombusviridae család *Aureusvirus* nemzetségben van; újabb tudományos neve: cucumber leaf spot *aureusvirus* (Martelli et al., 1998).

Ajánlott irodalom¹

- Almási A. (1999): A vírusfertőzött növényi sejtek finomszerkezete. In: Horváth J. és Gáborjányi R. (szerk.), Növényvírusok és virológiai vizsgálati módszerek. Mezőgazda Kiadó, Budapest 1999.
- Almási, A., Ekés, M. and Gáborjányi, R. (1996): Comparison of ultrastructural changes of *Nicotiana benthamiana* infected with three different viruses. Acta Phytopath. et Entomol. 31: 181-190.
- Atabekov, J.G. and Dorokhov, Y.L. (1984): Plant virus-specific transport function and resistance of plant to viruses. Adv. Virus Res. 29: 313-364.
- Baba, M., Pauwels, R., Balzarini, J., Arnout, J., Desmyter, J. and De Clerq, E. (1988a): Mechanism of inhibitory effect of dextran sulfate and heparin on replication of human immunodeficiency virus *in vitro*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 85: 6132-6136.
- Baba, M., Nakajima, M., Schols, D. Pauwels, R., Balzarini, J. and De Clerq, E. (1988b): Pentosan polysulfate, a sulfated oligosaccharide, is a potent and selective anti - HIV agent *in vitro*. Antiviral Res. 9: 335-343.
- Balázs E. (1981a): A növényi vírusok új csoportja: a viroidok. In: Csaba Gy. (szerk.), A biológia aktuális problémái 22. Medicina Könyvkiadó, Budapest 1981. pp. 153-174.
- Balázs E. (1981b): A növényi RNS-vírusok bioszintézise. In: Csaba Gy. (szerk.), A biológia aktuális problémái 23. Medicina Könyvkiadó, Budapest 1981. pp. 77-93.
- Balázs, E. (1990): Disease symptoms in transgenic tobacco induced by integrated gene VI of cauliflower mosaic virus. Virus Genes 3: 205-211.
- Balázs E. és Gáborjányi R. (1984): A génátültetés alkalmazása a korszerű növényvédelem új lehetősége. Növényvédelem 20: 145-151.
- Baracsi É. (1999): A biotesztek virológiai alkalmazása. In: Horváth J. és Gáborjányi R. (szerk.), Növényvírusok és vírusvizsgálati módszerek. Mezőgazda Kiadó, Budapest 1999.

¹Az Egyetemi jegyzetben a korlátozott terjedelemre tekintettel csak a fontosabb irodalmi forrásmunkákra hivatkozhattunk. Az Ajánlott irodalom segítséget kíván nyújtani az ismeretek szélesebb körű megértésében. A felsorolt irodalom és a még részletesebb ismereteket nyújtó irodalom megtalálható a szerző könyvtárában: Pannon Agrártudományi Egyetem, Gcorgikon Mezőgazdaságtudományi Kar, Növényvédelmi Intézet, Növénykórtani és Növényvirológiai Tanszék, Keszthely, Deák F. u. 57.

- Baranwal, V.K. and Verma, H.N. (1997): Characteristics of a virus inhibitor from the leaf extract of *Celosia cristata*. *Plant Pathol.* 46: 523-529.
- Barba, M. and Faccioli, F. (1998): Latent mosaic, an emerging disease of peach. *Inf. Agr.* 54: 71-72.
- Barker, H. (1996): Inheritance of resistance to potato viruses Y and A in progeny obtained from potato cultivars containing gene *Ry*: evidence for a new gene for extreme resistance to PVA. *Theor. App. Genet.* 93: 710-716.
- Beachy, R.N., Loesch-Fries, S. and Tumer, N.E. (1990): Coat protein-mediated resistance against virus infection. *Annu. Rev. Phytopathol.* 28: 451-474.
- Beczner, L., Horváth, J., Romhányi, I. and Förster, H. (1984): Studies of the etiology of tuber necrotic ringspot disease in potato. *Potato Research* 27: 339-353.
- Bos, L. (1981): Wild plants in the ecology of virus diseases. *In*: Maramorosch, K. and Harris, K.F. (Eds.), *Plant Disease and Vectors: Ecology and Epidemiology*. Academic Press, New York 1981. pp. 1-33.
- Bos, L. (1983): *Introduction to Plant Virology*. PUDOC, Wageningen 1983. 160 pp.
- Brown, D.J.F., Grunder, J., Hooper, D.J., Klingler, J. and Kunz, P. (1994): *Longidorus arthensis* sp. n. (Nematoda: Longidoridae) a vector of cherry rosette disease caused by a new *nepovirus* in cherry trees in Switzerland. *Nematologica* 40: 133-149.
- Brown, D.J.F., Kunz, P., Grunder, J. and Robertson, W.M. (1998): Differential transmission of cherry rosette *nepovirus* by populations of *Longidorus arthensis* (Nematoda: Longidoridae) with a description of the association of the virus with the odontostyle of its vector. *Fundam. Appl. Nematol.* 21: 673-677.
- Boswell, K.F. and Gibbs, A.J. (1983): *Virus Identification Data Exchange. Viruses of Legumes*. Austr. Nat Univ., Canberra 1983. 139 pp.
- Brunt, A., Crabtree, K. and Gibbs, A. (1990): *Viruses of Tropical Plants*. CAB International, Wallingford 1990. 707 pp.
- Brunt, A.A., Crabtree, K., Dallwitz, M.J., Gibbs, A.J., Watson, L. (1996a): *Viruses of Plants. Description and Lists from the VIDE Database*. CAB International. Wallingford 1996. 1484 pp.
- Brunt, A.A., Crabtree, K., Dallwitz, M.J., Gibbs, A.J., Watson, L. and Zurcher, E.J. (1996b): *Plant Virus Online. Descriptions and Lists*

- from the VIDE Database. Index to Viral Genera, Index to Virus Species and Index to Virus Acronyms. Version 20th August, 1996.
- Burgyán, J., Grieco, F. and Russo, M. (1989): A defective interfering RNA molecule in Cymbidium ringspot virus infections. *J. Gen. Virology* 70: 235-239.
- Burgyán J., Perkáti K., Salamon P. és Havelda Z. (1998): A paradicsom foltoshervadás-vírus hazai izolátumának molekuláris jellemzése és vírusrezisztens dohány előállítása genetikai transzformációval. *Növényvédelem* 34: 607-612.
- Castle, S.J., Mowry, T.M. and Berger, P.H. (1998): Differential settling by *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) on various virus infected host plants. *Ann. Entomol. Soc. America* 91: 661-667.
- Clark, M.F. and Adams, A.N. (1977): Characteristics of the microplate method of enzyme-linked immunosorbent assay for the detection of plant viruses. *J. Gen. Virol.* 34: 475-483.
- Conti, M. (1981): Wild plants in the ecology of hopper-borne viruses of grasses and cereals. *In*: Thresh, J.M. (Ed.), *Pests, Pathogens and Vegetation*. Pitman Publ. Inc., Boston 1981. pp. 109-119.
- Cooper, J.I. and Jones, A.T. (1983): Responses of plants to viruses: Proposals for the use of terms. *Phytopathology* 73: 127-128.
- Cooper, J.I. and MacCallum, F.O. (1984): *Viruses and the Environment*. Chapman and Hall Ltd. London 1984. 182 pp.
- Darnell, J., Lodish, H. and Baltimore, D. (1986): *Molecular Cell Biology*. Sci. Amer. Books, Inc. New York 1986. 1192 pp.
- Davis, R.E. and Worley, J.F. (1973): Spiroplasma: Motile helical microorganism associated with corn stunt disease. *Phytopathology* 63: 403-408.
- Dawson, W.O. (1984): Effects of animal antiviral chemicals on plant viruses. *Phytopathology* 74: 211-213.
- De Bokx, J.A. and Van der Want, J.P.H. (1987): *Viruses of Potatoes and Seed-Potato Production*. PUDOC, Wageningen 1987. 259 pp.
- Diener, T.O. (1979): *Viroids and Viroid Diseases*. John Wiley and Sons, New York 1979. 252 pp.
- Diener, T.O. (1989): Subviral pathogens of plants: The Viroids. *Res. Clin. Lab.* 19: 105-128.
- Dijkstra, J. and De Jager, C.P. (1998): *Practical Plant Virology. Protocols and Exercises*. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg 1988. 459 pp.
- Dinant, S., Maisonneuve, B., Albouy, J., Chupeae, Y., Cupeau, M.C., Bellec, Y., Gaudefroy, F., Kusiak, C., Souche, S., Robaglia, C. and

- Lot, H. (1997): Coat protein gene-mediated protection in *Lactuca sativa* against lettuce mosaic *potyvirus* strains. *Molecular Breeding* 3: 75-86.
- Dry, I.B., Krake, L.R., Rigden, J.E. and Rezaian, M.A. (1997): A novel subviral agent associated with a *geminivirus*: The first report of a DNA satellite. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 7088-7093.
- Dudits D. és Heszky L. (1990): Növénybiotechnológia. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest 1990. 310 pp.
- Edwardson, J.R. and Christie, R.G. (1978): Use of virus-induced inclusions in classification and diagnosis. *Ann. Rev. Phytopathol.* 16: 31-55.
- Edwardson, J.R. and Christie, R.G. (1991): Handbook of Viruses Infecting Legumes. CRC Press, Boca Raton, Florida 1991. 504 pp.
- Edwardson, J.R., Christie, R.G., Purcifull, D.E. and Petersen, M.A. (1993): Inclusion in diagnosing plant virus diseases. *In*: Matthews, R.E.F. (Ed.), *Diagnosis of Plant Virus Diseases*. CRC Press, Boca Raton, Florida 1993. pp. 101-127.
- Ellis, M.B. (1971): Dematiaceous Hyphomycetes. *Comm. Mycol. Inst. Kew, Surrey*, 1971. 608 pp.
- Ersek T. és Gáborjányi R. (1995): Növénykórtani mikrobiológia (jegyzet). Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar. Budapest 1995. 195 pp.
- Ersek T. és Gáborjányi R. (1998): Növénykórokozó mikroorganizmusok. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest 1998. 288 pp.
- Faccioli, G. and Marani, F. (1998): Virus elimination by meristem tip culture and tip micrografting. *In*: Hadidi, A., Khetarpal, R.K. and Koganezawa, H. (Eds.), *Plant Virus Disease Control*. APS Press, St. Paul, Minnesota 1998. pp. 346-380.
- Faccioli, G. and Zoffoli, R. (1998): Fast eradication of potato virus X (PVX) and potato virus S (PVS) from virus-infected potato stem-cuttings by chemotherapy. *Phytopath. Med.* 37: 9-12.
- Faccioli, G., Rosner, A. and Forni, M. (1995): Use of the polymerase chain reaction to clone the potato leafroll virus coat protein gene directly from the total RNA of infected plants. *Potato Res.* 38: 211-218.
- Falk, B.W. and Tsai, J.H. (1998): Biology and molecular biology of viruses in the genus *Temuvirus*. *Ann. Rev. Phytopath.* 36: 139-163.
- Fehér, A., Preiszner, J., Horváth, J., Gáborjányi, R., Dudits, D. and Király, Z. (1990): Characterization of somatic hybrids between tetraploid potato *Solanum tuberosum* L. cultivars and *S. brevidens* Phil. 7th International Congr. Plant Tissue and Cell Culture. Amsterdam 1990. p. 209.

- Fehér, A., Skryabin, G.K., Balázs, E., Preiszner, J., Shulga, A.O., Zakharyev, M.V. and Dudits, D. (1992): Expression of PVX coat protein gene under the control of extensin-gene promoter confers virus resistance on transgenic potato plants. *Plant Cell Report*, 11: 48-52.
- Feigelsstock, D.A., Tozzini, A.C. and Hopp, H.E. (1995): Coat protein sequence of a resistance-breaking strain of potato virus X isolated in Argentina. *Virus Genes* 10: 289-292.
- Flores, R., Randles, J.W., Bar-Joseph, M. and Diener, T.O. (1998): A proposed scheme for viroid classification and nomenclature. *Arch.Virol.* 143/3: 623-629.
- Foster, G.D. and Taylor, S.C. (1998): *Plant Virology Protocols. From Virus Isolation to Transgenic Resistance*. Humana Press, Totowa, New Jersey 1998. 571 pp.
- Foster, J.A. and Hadidi, A. (1998): Exclusion of plant viruses. *In*: Hadidi, A., Khetarpal, R.K. and Koganezawa, H. (Eds.), *Plant Virus Disease Control*. APS Press, St. Paul, Minnesota 1998. pp. 208-229.
- Foxe, M.J. (1992): Breeding for viral resistance: conventional methods. *Neth. J. Pl. Path.* 98: 13-20.
- Francki, R.I.B. (1985): Plant virus satellites. *Annu. Rev. Microbiol.* 39: 151-174.
- Francki, R.I.B. and Randles, J.W. (1980): Rhabdoviruses infecting plants. *In*: Bishop, D.H.L. (Ed.), *Rhabdoviruses*. Vol. 3., CRC Press, Boca Raton, Florida 1980. pp. 135-165.
- Francki, R.I.B., Fauquett, C.M., Knudson, D.L. and Brown, F. (1991): Classification and nomenclature of viruses. *Arch. Virology* 2: 1-450.
- Fraser, R.S.S. (1982): Resistance to plant virus disease. Mechanisms and possibilities. *Span* 25: 113-115.
- Fraser, R.S.S. (1986): Genes for Resistance to Plant Viruses. *CRC Critical Rev. Plant Sci.* Vol. 3. CRC Press, Boca Raton 1986. pp. 257-294.
- Fraser, R.S.S. (1990): The genetics of resistance to plant viruses. *Annu. Rev. Phytopathol.* 28: 179-200.
- Fraser, R.S.S. (1992): The genetics of plant-virus interactions: implications for plant breeding. *Euphytica* 63: 175-185.
- Fraser, R.S.S. (1998): Introduction to classical crossprotection. *In*: Foster, G.D. and Taylor, S.C. (Eds.), *Plant Virology Protocols. From Virus Isolation to Transgenic Resistance*. Humana Press, Totowa, New Jersey 1998. pp. 13-24.

- Fritzsche, R., Karl, E., Lehmann, W. und Proeseler, G. (1972): Tierische Vektoren pflanzenpathogener Viren. VEB Gustav Fischer Verlag. Jena 1972. 521 pp.
- Fukushi, T. (1969): Relationships between propagative rice viruses and their vectors. *In: Maramorosch, K. (Ed.), Vectors, and Vegetation. Intersci. Publ., New York 1969. pp. 279-301.*
- Fulton, J.P., Gergerich, R.C. and Scott, H.A. (1987): Beetle transmission of plant viruses. *Annu. Rev. Plant Pathol.* 25: 111-123.
- Gasser, C.S. és Fraley, R.T. (1992): Növénynemesítés génátvitellel. *Tudomány* 8: 22-27.
- Gáborjányi R. (1986): Biológiai védekezés a növényi vírusok ellen: elméleti lehetőségek és gyakorlati eredmények. *Növénytermelés* 35: 561-567.
- Gáborjányi R. (1991): Bevezetés a növényvirológiába. JATE Press, Szeged 1991. 101 pp.
- Gáborjányi R. (1998): Vírusok. *In: Érsek T. és Gáborjányi R. (szerk.), Növénykórokozó mikroorganizmusok. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest 1998. pp. 61-92.*
- Gáborjányi R. (1999a): A vírusok izolálása és tisztítása. *In: Horváth J. és Gáborjányi R. (szerk.), Növényvírusok és vírusvizsgálati módszerek. Mezőgazda Kiadó, Budapest 1999.*
- Gáborjányi R. (1999b): A vírusgenom szerveződése és a vírusok replikációja. *In: Horváth J. és Gáborjányi R. (szerk.), Növényvírusok és virológiai vizsgálati módszerek. Mezőgazda Kiadó, Budapest 1999.*
- Gáborjányi R. és Tóbiás I. (1984a): A növények vírus-ellenállóságának és fogékonyságának kórélettani kérdései. *Áttekintés. Kertgazdaság* 16: 61-79.
- Gáborjányi, R. and Tóbiás, I. (1984b): Rocket immuno electrophoresis: a novel method for quantitative detection of barley stripe mosaic virus from infected barley and wheat plants. *Cereal Res. Comm.* 12: 263-264.
- Gáborjányi R. és Tóbiás I. (1986a): A növényi vírusok elleni kémiai védekezés lehetőségei: Indukált antivirális anyagok és kemoterápiás szerek. *Növénytermelés* 35: 341-350.
- Gáborjányi R. és Tóbiás I. (1986b): A vírusfertőzés inhibitorai és vírusbioszintézist gátló anyagok. *Növénytermelés* 35: 139-146.
- Gáborjányi R., Burgyán J. és Molnár B.-né (1980): Biológiai védekezés gyengített vírustörzsszel: I. A keresztvédettségi reakció kialakulása és a vírusszaporodás kapcsolata. *Kertgazdaság* 6: 63-70.

- Gáborjányi R., Jenser G. és Nagy Gy. (1993): A paradicsom bronzfoltosság vírus (TSWV) járványtani kérdései. *Növényvédelem* 29: 543-547.
- Gáborjányi R., Horváth J. és Wolf I. (1999): A vírus-ellenállóságra nemesítés hagyományos módszerei. *In: Horváth J. és Gáborjányi R. (szerk.), Növényvírusok és vírusvizsgálati módszerek. Mezőgazda Kiadó, Budapest 1999.*
- Gibbs, A. and Harrison, B. (1976): *Plant Virology. The Principles.* Edward Arnold, London 1976. 292 pp.
- Gonsalves, D., Chee, P., Provvidenti, R., Seem, R. and Slightom, J.L. (1992): Comparison of coat protein-mediated and genetically-derived resistance in cucumbers to infection by cucumber mosaic virus under field conditions with natural challenge in inoculations by vectors. *Bio/Technology* 10: 1562-1570.
- Grunewaldt-Stöcker, E. und Nienhaus, F. (1978): *Mykoplasma-ähnliche Organismen als Krankheitserreger in Pflanzen. Acta Phytomedica.* Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg 1978. 115 pp.
- Gugerli, P. and Gehringer, W. (1980): Enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) for the detection of potato leafroll virus and potato virus Y in potato tubers after artificial break of dormancy. *Potato Res.* 23: 353-359.
- Hadidi, A., Khetarpal, R.K. and Koganezawa, H. (1998): *Plant Virus Control.* APS Press, St. Paul, Minnesota 1998. 704 pp.
- Hammond, J. (1998): Resistance to plant viruses – an overview. *In: Hadidi, A., Khetarpal, R.K. and Koganezawa, H. (Eds.), Plant Virus Disease Control.* APS Press, St. Paul, Minnesota 1998. pp. 163-171.
- Hansen, A.J. (1988): Chemotherapy of plant virus infections. *In: Kurstak, E., Marusyk, R.G., Murphy, F.A. and Van Regenmortel, M.H.W. (Eds.), Applied Virology Research. Vol. 1. Plenum Publ. Corp.* 1988. pp 285-299.
- Hansen, A.J. (1989): *Antiviral chemicals for plant disease control. CRC Critical Rev. Plant Sci. Vol. 8., CRC Press, Boca Raton 1989.* pp. 45-86.
- Harris, K.F. (1981): Arthropod and nematode vectors of plant viruses. *Ann. Rev. Phytopathol.* 19: 391-426.
- Harris, K.F. and Maramorosch, K. (1980): *Vectors of Plant Pathogens.* Academic Press, New York 1980. 467 pp
- Harrison, S.C. (1984): Multiple modes of subunit association in the structures of simple spherical viruses. *Trends Biochem. Sci.* 9: 345-351.

- Hatta, T. and Francki, R.I.B. (1979): The fine structure of chlorosis striate mosaic virus. *Virology* 92: 428.
- Hill, S.A. (1984): *Methods in Plant Virology*. Blackwell Sci. Publ. Oxford 1984. 167 pp.
- Hirumi H., Chen, T.A., Lee, K.J. and Maramorosch, K. (1968): Ultrastructure of the feeding apparatus of the nematode *Trichodorus christei*. *J. Ultrastructure Res.* 24: 434-453.
- Hoagland, D.R. and Arnon, D.J. (1950): The water-culture method for growing plants without soil. *Coll. Agr. Univ. Calif., Berkeley* 1950.
- Hollings, M. and Brunt, A.A. (1981): Potyviruses. *In*: Kurstak, E. (Ed.), *Handbook of Plant Virus Infections. Comparative Diagnosis*. Elsevier/North Holland Biomed Press, Amsterdam 1981. pp. 731-807.
- Horváth, J. (1966): Data on the possibilities of controlling potato virus. II. Experiments with the German method and the improved German method. *Acta Agr. Acad. Sci. Hung.* 15: 381-393.
- Horváth, J. (1967a): Separation and determination of viruses pathogenic to potatoes with special regard to potato virus Y. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.* 2: 319-360.
- Horváth, J. (1967b): Data on the possibilities of controlling potato virus. III. Examinations with the Dutch method. *Acta Agr. Acad. Sci. Hung.* 16: 75-86.
- Horváth, J. (1969): Green petal a new disease of rape in Hungary. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.* 4: 363-367.
- Horváth J. (1970): A sárgaság-típusú növénybetegségeket okozó mikoplazmák tulajdonságai és a növényi mikoplazmózisok. *Növénytermelés* 19: 327-337.
- Horváth J. (1972): *Növényvírusok, vektorok, vírusátvitel*. Akadémiai Kiadó, Budapest 1972. 515 pp.
- Horváth J. (1973): Spiroplazma: Új típusú növénypatogén mikroorganizmus. *Növénytermelés* 22: 365-371.
- Horváth J. (1974): Újabb adatok a mikoplazmák és mikoplazmózisok tulajdonságairól és előfordulásáról. *A Növényvéd. Korszerűsítése* 8: 103-148.
- Horváth J. (1975): Rickettsia: Új típusú növénypatogén mikroorganizmus. *Növénytermelés* 24: 175-179.
- Horváth J. (1976): *Vírus-gazdanövénykörök és vírusdifferenciálás*. Akadémiai Dokt. Ért., Budapest-Keszthely 1976. 607 pp.
- Horváth, J. (1977a): Natural occurrence of a strain of tomato mosaic virus on potato in Hungary. *Potato Res.* 20: 347-348.

- Horváth, J. (1977b): New artificial hosts and non-hosts of plant viruses and their role in the identification and separation of viruses. I. Historical review. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.* 12: 177-214.
- Horváth, J. (1979): New artificial hosts and non-hosts of plant viruses and their role in the identification and separation of viruses. X. Cucumovirus group: Cucumber mosaic virus. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.* 14: 285-295.
- Horváth, J. (1980): Viruses of lettuce. II. Host ranges of lettuce mosaic virus and cucumber mosaic virus. *Acta Agr. Acad. Sci. Hung.* 29: 333-352.
- Horváth, J. (1982): Hosts and Non-Hosts of Plant Viruses. *Internat. Biosci. Monograph. No. 12. Today and Tomorrow's Printers and Publishers, New Delhi 1982. 77 pp.*
- Horváth, J. (1983a): The role of some plants in the ecology of cucumber mosaic virus with special regard to bean. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.* 18: 217-224.
- Horváth, J. (1983b): New artificial hosts and non-hosts of plant viruses and their role in the identification and separation of viruses. XVIII. Concluding remarks. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.* 18: 121-161.
- Horváth J. (1984): Burgonyagéncentrumok: A rezisztenciagének és víruspatogének forrásai. *In: Csaba Gy. (szerk.). A biológia aktuális problémái. 30. Medicina Könyvkiadó., Budapest 1984. pp. 153-185.*
- Horváth, J. (1985): A check-list of new host plants for identification and separation of twelve potato viruses. *Potato Res.* 28: 71-89.
- Horváth, J. (1988): Potato gene centres, wild *Solanum* species, viruses and aphid vectors. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.* 23: 423-448.
- Horváth J. (1990): A burgonyavírus-kutatás helyzete Magyarországon: Múlt, jelen, jövő. *Burgonyatermesztés* 2: 36-66.
- Horváth, J. (1993a): Host Plants in Diagnosis. *In: Matthews, R.E.F. (Ed.), Diagnosis of Plant Virus Diseases. CRC Press, Boca Raton, Florida 1992. pp. 15-47.*
- Horváth, J. (1993b): A list of proposed letter codes for hosts and non-hosts of plant viruses. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.* 28: 21-58.
- Horváth, J. (1993c): Hosts and non-hosts in the diagnostic strategy of plant viruses. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.* 28: 257-354.
- Horváth J. (1993d): Részletes növénykórtan. I. Szántóföldi növények betegségei. Egyetemi jegyzet. PATE, Keszthely 1993. 325 pp.

- Horváth, J. (1993e): The role of *Nicotiana* species in plant virology with special regards to *Nicotiana benthamiana* Domin: A review. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.* 28: 355-377.
- Horváth J. (1999): A vírusok osztályozása és rendszertana. *In*: Horváth J. és Gáborjányi R. (szerk.), Növényvírusok és virológiai vizsgálati módszerek. Mezőgazda Kiadó, Budapest 1999.
- Horváth, J. and Besada, W.H. (1980): Preservation of some plant viruses by dehydration over anhydrous calcium chloride (CaCl_2). *Z. PflKrankheiten* 87: 463-472.
- Horváth J. és Gáborjányi R. (1990): A magyar növényvirológia helyzete, problémái és a fejlesztés irányai. *Növényvédelem* 26: 193-206.
- Horváth J. és Gáborjányi R. (1999): Növényvírusok és virológiai vizsgálati módszerek. Mezőgazda Kiadó, Budapest 1999.
- Horváth, J., Mamula, Dj. and Besada, W.H. (1979): Some properties of Malva vein clearing virus isolated in Hungary and Yugoslavia. *Phytopath. Z.* 95: 51-58.
- Horváth, J., Balázs, E. and Gáborjányi R. (1998): Current plant virus research in Hungary. *Acta Phytopath. et Entomol.* 33: 3-19.
- Horváth, J., Király, Z., Föglein, F. and Balogh, J. (1987): Resistance to potato leafroll luteovirus in four accessions of *Solanum brevidens* Phil. 10th Triennial Conf. E.A.P.R., Aalborg (Denmark) 1987. pp. 321-322.
- Horváth, J., Wolf, I., Fehér, A., Preiszner, J., Dudits, D. and Horváth, S. (1993): Resistance of somatic hybrids between *Solanum tuberosum* and *S. brevidens* to potato leaf roll Luteovirus. 12th Triennial Conf. EAPR, Paris, France 1993. pp. 455-456.
- Hull, R. (1989): The movement of viruses in plants. *Annu. Rev. Phytopathol.* 27: 213-240.
- Hull, R. (1994): Molecular biology of plant virus-vector interactions. *In*: Harris, K.F. (Ed.), *Advances in Disease Vector Research*. Springer Verlag, New York 1994. pp. 361-386.
- Hunter, W.B., Hsu, H.T. and Lawson, R.H. (1995): A novel method for *Tospovirus* acquisition by *Thrips*. *Phytopathology* 85: 480-483.
- Hunter, W.B., Hiebert, E., Webb, E., Tsai, J.H. and Polston, J.E. (1998): Location of geminiviruses in the whitefly *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Plant Dis.* 82: 1147-1151.
- Ito, M., Baba, M., Hirabayashi, K., Matsumoto, T., Suzuki, M., Suzuki, S., Shigeta, S. and De Clerq, E. (1989): *In vitro* activity of mannan sulfate, a novel sulfated polysaccharide, against human

- immunodeficiency virus type 1 and other enveloped viruses. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect Dis.* 8: 171-173.
- Jacquemond, M. and Tepfer, M. (1998): Satellite RNA-mediated resistance to plant viruses: Are the ecological risks well assessed? *In: Hadidi, A., Khetarpal, R.K. and Koganezawa, H. (Eds.), Plant Virus Disease Control.* APS Press, St. Paul, Minnesota 1998. pp. 94-120.
- Johansen, E., Edwards, M.C. and Hampton, R.O. (1994): Seed transmission of viruses: Current perspectives. *Ann. Rev. Phytopath.* 32: 363-386.
- Jones, A.T. (1993): Experimental transmission of viruses in diagnosis. *In: Matthews, R.E.F. (Ed.), Diagnosis of Plant Virus Diseases.* CRC Press, Boca Raton, Florida 1993. pp. 49-72.
- Jones, A.T. (1998): Control of virus infection in crops through breeding plants for vector resistance. *In: Hadidi, A., Khetarpal, R.K. and Koganezawa, H. (Eds.), Plant Virus Disease Control.* APS Press, St. Paul, Minnesota 1998. pp.41-55.
- Jones, R.A.C. (1979): Resistance to potato leafroll virus in *Solanum brevidens*. *Potato Res.* 22: 149-152.
- Jones, R.A.C. and Harrison, B.D. (1972): Ecological studies on potato mop-top virus in Scotland. *Ann. Appl. Biol.* 71: 47-57.
- Jongedijk, E., Schutter, A.A.J.M., Stolte, T., Elzen, P.J.M. and Cornelissen, B.J.C. (1992): Increased resistance to potato virus X and preservation of cultivar properties in transgenic potato under field conditions. *Bio/Technol.* 10: 422-429.
- Kaiser, W.J. (1980): Use of thermotherapy to free tubers of alfalfa mosaic, potato leaf roll, and tomato black ring viruses. *Phytopathology* 70: 1119-1122.
- Kaiser, W.J. (1984): Thermotherapy of Russet burbank potato tubers and plants infected with alfalfa mosaic virus. *Plant Dis.* 68: 887-890.
- Kalmár K., Kobza S., Kölber M. és V. Németh M. (1994): Vírusok, viroidok és mikoplazmák. *In: Kalmár K., Szönyegi S. és V. Németh M. (szerk.), Karantén és veszélyes károsítók diagnosztikai kézikönyve. I. kötet., Budapest Fővárosi Növényegészségügyi és Talajvédelmi Állomás.* Budapest 1994. pp. 1-180.
- Kalmár K., Szönyegi S. és V. Németh M. (1994): Karantén és veszélyes növényi károsítók diagnosztikai kézikönyve. I. kötet. Budapest Fővárosi Növényegészségügyi és Talajvédelmi Állomás. Budapest 1994. 243 pp.
- Kaniewski, W. and Lawson, C. (1998): Coat protein and replicase-mediated resistance to plant viruses. *In: Hadidi, A., Khetarpal, R.K.*

- and Koganezawa, H. (Eds.), Plant Virus Disease Control. APS Press, St. Paul, Minnesota 1998. pp.65-78.
- Kámán D. és Gáborjányi R. (1998): A szalicilsav és a BHT hatása a dohánynövények dohány mozaik vírussal szembeni fertőzésfogékonyságára és a betegség-ellenállóságára. Növényvédelem 34: 593-600.
- Kegler, H. (1992): Die Viruskonzentration als Merkmal der Quantitativen Virusresistenz der Pflanzen (Übersichtsarbeit). Arch. Phytopath. Pflanzenschutz 28: 3-21.
- Kegler, H. (1993): Types of and genes for resistance to plant pathogenic viruses. Arch. Phytopath. Pflanzensch. 28: 95-107.
- Kegler, H. und Kleinhempel, H. (1987): Virusresistenz bei Pflanzen. Akademie Verlag, Berlin 1987. 184 pp.
- Kegler, H. and Meyer, U. (1987): Characterization and evaluation of quantitative virus resistance in plants. Arch. Phytopath. Pflanzenschutz 23: 343-348.
- Kegler, H. und Friedt, W. (1993): Resistenz von Kulturpflanzen gegen pflanzenpathogene Viren. Gustav Fischer Verlag, Jena 1993. 408 pp.
- Khurana, S.M.P. and Garg, I.D. (1998): Present status of controlling mechanically and non-persistently aphid-transmitted potato viruses. In: Hadidi, A., Khetarpal, R.K. and Koganezawa, H. (Eds.), Plant Virus Disease Control. APS Press, St. Paul, Minnesota 1998. pp.593-615.
- Király Z. (1968): A növényi betegségellenállóság élettana. Akadémiai Kiadó, Budapest, 1968. 138 pp.
- Király Z. és Hornok L. (1996a): A gazda-patogén kapcsolatok molekuláris hátterének tanulmányozása új távlatokat nyit a rezisztencianemesítésben. I. Mikroorganizmusokból klónozott gének. Növénytermelés 45: 195-206.
- Király Z. és Hornok L. (1996b): A gazda-patogén kapcsolatok molekuláris hátterének tanulmányozása új távlatokat nyit a rezisztencianemesítésben. II. Rezisztenciagének, transzgenikus növények. Növénytermelés 45: 307-316.
- Király, Z., Klement, Z., Solymosy, F. and Vörös J. (1970): Methods in Plant Pathology. Akadémiai Kiadó, Budapest 1970. 509 pp.
- Klement, Z., Rudolph, K. and Sands, D.C. (1990): Methods in Phytobacteriology. Akadémiai Kiadó, Budapest 1990. 568 pp.
- Klinkowski, M. (1980): Pflanzliche Virologie. Band I. Einführung in die allgemeinen Problemen. Akademie Verlag, Berlin 1980. 658 pp.

- Klug, A. (1979): The assembly of tobacco mosaic virus: structure and specificity. Harvey Lect. 74: 141-172.
- Kluge, S., Möschke, M. and Schulze, S. (1990): Studies of the use of antiphytoviral compounds in potato stem cutting cultures considering the quantitative virus resistance of cultivars. Arch. Phytopath. Pflanzenschutz 26: 353-358.
- Kollár, A., Thole, V., Dalmay, T., Salamon, P. and Balázs, E. (1993a): Efficient pathogen-derived resistance induced by integrated potato virus Y coat protein gene in tobacco. Biochimie 75: 623-629.
- Kollár, Á., Dalmay, T. and Burgyán, J. (1993b): Defective interfering RNA-mediated resistance against Cymbidium ringspot *tombusvirus* in transgenic plants. Virology 193: 313-318.
- Krieg, A. (1973): Arthropodenviren. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1973. 328 pp.
- Kunz, P. (1998): Die Rosettekrankheit der Kirschbäume und deren Vektornematode *Longidorus arthenis*. Schweiz. Z. Obst-Weinbau 9: 248-250.
- Kuroli G., Németh L. és Pocsai K. (1998): A primer anyagcseretermékek hatása a levéltetvek egyedszámára. Növényvédelem 34: 539-544.
- Kurstak, E. (1981): Handbook of Plant Virus Infections. Comparative Diagnosis. Elsevier/North-Holland Biomed. Press, Amsterdam 1981. 943 pp.
- Lamberti, F., Taylor, C.E. and Seinhorst, J.W. (1974): Nematode Vectors of Plant Viruses. Plenum Press, London and New York 1974. 460 pp.
- Lecoq, H. (1998): Control of plant virus diseases by cross protection. In: Hadidi, A., Khetarpal, R.K. and Koganezawa, H. (Eds.), Plant Virus Disease Control. APS Press, St. Paul, Minnesota 1998. pp. 33-40.
- Leiser, R.M. (1983): Mechanismen der induzierten Virusresistenz bei Pflanzen. Hypothesen, Tendenzen, Ergebnisse. Tag.-Ber., Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, Berlin 216: 39-51.
- Leiser, R.M. (1989): Perspektiven für die gentechnische Manipulation der Virusresistenz bei Pflanzen. Kulturpflanze 37: 57-78.
- Lomniczi B. (1978): Vírusok. Gondolat Könyvkiadó, Budapest 1978. 326 pp.
- Mamula, D., Juretić, N., Horváth, J. and Librić, M. (1974): Identification and serological properties of tomato mosaic virus isolated in Hungary. Acta Phytopath. Hung. 9: 261-176.

- Manickam, K. and Rajappan, K. (1998): Inhibition of antiviral activity of certain leaf extracts against tomato spotted wilt virus in cowpea. *Ann. Plant Prot. Sci.* 6: 127-130.
- Maramorosch, K. and Koprowski, H. (1967): *Methods in Virology*. Vol. I., Academic Press, New York and London 1967. 640 pp.
- Maramorosch, K. and Harris, K.F. (1979): *Leafhopper Vectors and Plant Disease Agents*. Academic Press, New York 1979. 654 pp.
- Maramorosch, K. and Harris, K.F. (1981): *Plant Diseases and Vectors: Ecology and Epidemiology*. Academic Press, New York 1981. 368 pp.
- Matthews, R.E.F. (1991): *Plant Virology*. 3rd ed., Academic Press, New York 1991. 835 pp.
- Matthews, R.E.F. (1992): *Fundamentals of Plant Virology*. Academic Press, San Diego 1992. 403 pp.
- Matthews, R.E.F. (1993): *Diagnosis of Plant Virus Diseases*. CRC Press, Boca Raton, Florida 1993. 374 pp.
- Mayer-Kahsmnitz, S. (1993): *Angewandte Pflanzenvirologie*. B. Thalacker Verlag, Braunschweig 1993. 218 pp.
- Miller, E.D. and Hemenway, C. (1998): History of coat protein-mediated protection. *In*: Foster, G.D. and Taylor, S.C. (Eds.), *Plant Virology Protocols. From Virus Isolation to Transgenic Resistance*. Humana Press, Totowa, New Jersey 1998. pp. 25-38.
- Mink, G.I., Wample, R. and Howell, W.E. (1998): Heat treatment of perennial plants to eliminate phytoplasmas, viruses, and viroids while maintaining plant survival. *In*: Hadidi, A., Khetarpal, R.K. and Koganezawa, H. (Eds.), *Plant Virus Disease Control*. APS Press, St. Paul, Minnesota 1998. pp. 332-345.
- Mouhanna, A. and Schlösser, E. (1998): Effect of bion on the viruses and their vector in rhizomania of sugar beets. *Meded-Fac. Landbouwk. Toegepaste Biol., Wetensch., Univ. Gent*. 63: 977-982.
- Murant, A.F. and Mayo, M.A. (1982): Satellites of plant viruses. *Ann. Rev. Phytopathol.* 20: 49-70.
- Murashige, T. and Skoog, F. (1962): A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant* 15: 473-497.
- Nagy P. és Balázs E. (1990): Növényvédelem génsebészeti úton létrehozott vírusspecifikus interferáló molekulák segítségével. *Növénytermelés* 39: 461-465.
- Nault, L.R. and Ammar, E.D. (1989): Leafhopper and planthopper transmission of plant viruses. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 503-529.

- Németh M. (1979): Gyümölcsfák vírusos, mikoplazmás és rickettsiás betegségei. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest 1979. 629 pp.
- Németh M. (1986): Virus, Mycoplasma and Rickettsia Diseases of Fruit Trees. Akadémiai Kiadó, Budapest 1986. 841 pp.
- Nienhaus, F. (1969): Phytopathologisches Praktikum. Paul Parey, Berlin 1969. 167 pp.
- Nienhaus, F. (1985): Viren, Mykoplasmen und Rickettsien. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart 1985. 264 pp.
- Noordam, D. (1973): Identification of Plant Viruses. Methods and Experiments. PUDOC., Wageningen 1973. 207 pp.
- Painter, R.H. (1951): Insect Resistance in Crop Plants. Macmillan, New York 1951.
- Paliwal, Y.C. and Slykhuis, J.T. (1967): Localization of wheat streak mosaic virus in the alimentary canal of its vector *Aceria tulipae* Keifer. Virology 32: 344-353.
- Palkovics, L., Wittner, A. and Balázs, E. (1995): Pathogen-derived resistance induced by integrating the plum pox virus coat protein gene into plants of *Nicotiana benthamiana*. Acta Horticulturae 386: 311-317.
- Pennazio, S., Roggero, P. and Conti, M. (1996): Yield losses in virus-infected crops. Arch. Phytopath. Pflanzenschutz 30: 283-296.
- Pfeiffer, P. and Hohn, T. (1983): Involvement of reverse transcription in the replication of cauliflower mosaic virus: A detailed model and test of some aspects. Cell 33: 781-789.
- Powell-Abel, P., Nelson, R.N., De, B., Hoffmann, N., Rogers, S.G., Fraley, R.T. and Beachy, R.N. (1986): Delay of disease development in transgenic plants that express the tobacco mosaic virus coat protein gene. Science 232: 738-743.
- Powell, G., Hardie, J. and Pickett, J.A. (1998): The effects of antifeedant compounds and mineral oil on stylet penetration and transmission of potato virus Y by *Myzus persicae* (Sulz.) (Hom., Aphididae). J. Appl. Entomol. 122: 331-333.
- Radcliffe, E. and Lauer, F. (1967): Insect resistance in the wild *Solanum* species. Proc. North Central Branch Entomol. Soc. Amer. 22: 165-167.
- Ragetti, H.W. and Weintraub, M. (1974): The influence of inhibitors on the reaction of indicator plants. 2nd Internat. Congr. Plant Pathol. Minneapolis, Minnesota 1974. pp. 1-14.
- Roosinck, M.J. (1997): Mechanisms of plant virus evolution. Ann. Rev. Phytopathol. 35: 191-209.

- Ross, H. (1986): Potato Breeding - Problems and Perspectives. Verlag Paul Parey, Berlin and Hamburg 1986. 132 pp.
- Salazar, L.F. (1996): Potato Viruses and their Control. Internat. Potato Center, Peru 1996. 214 pp.
- Sano, Y. (1997): Antiviral activity of chondroitin sulfate against infection by tobacco mosaic virus. Carbohydrate Polymers 33: 125-129.
- Sáringer Gy. (1961): Adatok az *Aphrodes bicinctus* Schrk. és a *Hyalesthes obsoletus* Sign. vírusterjesztő kabócák elterjedésének és életmódjának ismeretéhez. Ann. Inst. Prot. Plant Hung. 8: 249-252.
- Schmelzer, K. (1956): Beiträge zur Kenntnis der Übertragbarkeit von Viren durch *Cuscuta*-Arten. Phytopath. Z. 28: 1-56.
- Schmelzer, K. (1980): Ökologie und Epidemiologie. In: Klinkowski, M. (Ed.), Pflanzliche Virologie. Band 1, Einführung in die allgemeinen Probleme. Akademie Verlag, Berlin 1980. pp. 183-211.
- Schmelzer, K. und Wolf, I. (1977): Wirtspflanzen und ihre Viren, Virosten und Mykoplasmosen. In: Klinkowski, M. (Ed.), Pflanzliche Virologie, Registerband, Verzeichnisse und Übersichten zu den Virosten in Europa. Akademie Verlag, Berlin 1977. pp. 53-189.
- Schmidt, H.E. (1994): Samenübertragbare Viren bei Gemüsekulturen. Vortr. Pflanzenzüchtung 29: 109-136.
- Schroeder, M. and Weidemann, H.L. (1990): Detection of quarantine viruses of potato by ELISA. EPPO Bull. 20: 581-590.
- Schuster, G. (1988): Synthetic antiphytoviral substances. In: Kurstak, E., Marusyk, R.G. and Van Regenmortel, M.H.V. (Eds.), Applied Virology Research. Plenum Publ. Corp., New York 1988. pp. 265-283.
- Seemüller, E., Marcone, C., Lauer, U., Ragozzino, A. and Göschl, M. (1998): Current status of molecular classification of the phytoplasmas. J. Plant Pathol. 80: 3-26.
- Semancik, J.S. (1987): Viroids és Viroid-like Pathogens. CRC Press, Boca Raton, 1987.
- Shukla, D.D., Ward, C.W. and Brunt, A.A. (1993): The Potyviridae. CAB International, Wallingford 1993. 516 pp.
- Sige, D.C. (1993): Bacterial Plant Pathology: Cell and Molecular Aspects. Univ. Press, Cambridge 1993.
- Smith, I.M., McNamara, D.G., Scott, P.R. and Holderness, M. (1997): Quarantine Pests for Europe. CAB Internat., Wallingford 1997. 1425 pp.

- Spaar, D. und Kleinhempel, H. (1985): Bekämpfung von Viruskrankheiten der Kulturpflanzen. VEB Deutscher Landw.-verlag, Berlin 1985. 440 pp.
- Sylvester, E.S. and Richardson, J. (1992): Aphid-borne rhabdoviruses-relationships with their vectors. *In*: Harris, K.F. (Ed.), *Advances in Disease Vector Research*. Springer Verlag, New York 1992. pp. 313-341.
- Swiezynski, K.M. (1994): Inheritance of resistance to viruses. *In*: Bradshaw, J.E. and Mackay, G.R. (Eds.), *Potato Genetics*. CAB International, Wallingford 1994. pp. 339-363.
- Szalay-Marzso L. (1969): Levéltetvek a kertészetben. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest 1969. 187 pp.
- Szemessy Á. és Szönyegi S. (1993). Az Európai Gazdasági Közösség Tanácsának Növényegészségügyi Határozatai. Budapest Fővárosi Növényegészségügyi és Talajvédelmi Állomás, Budapest 1993. 96 pp.
- Szepessy I. (1977): Növénybetegségek. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest 1977. 446 pp.
- Szilassy, D., Kazinczi G. és Horváth J. (1999): A vírusellenállóságra nemesítés biotechnológiai módszerei. *In*: Horváth J. és Gáborjányi R. (szerk.), *Növényvírusok és virológiai vizsgálati módszerek*. Mezőgazda Kiadó, Budapest 1999.
- Szirmai, J. (1939): Untersuchungen und Beobachtungen an „Necrotic Virus“ im Zusammenhang mit dem Pilz *Thielawia basicola* Zopf. *Phytopath. Z.* 2: 219-227.
- Szirmai J. (1961): Tanulmány a dohánynekrózis víusról. Akadémiai Doktori ért., Budapest 1961.
- Szirmai J. és Paizsné M. (1963): A kukorica csikos mozaik betegsége. *Növénytermelés* 12: 43-50.
- Tallóczy Zs. és Gáborjányi R. (1990): Az L333, az azadihidrouracil (DHT) és a cianoguanidin (CG) gátló hatása az árpa csikos mozaik vírus (BSMV) ellen. *Növénytermelés* 39: 246-253.
- Taylor, C.E. (1980): Nematodes. *In*: Harris, K.F. and Maramorosch, K. (Eds.), *Vectors of Plant Pathogens* Academic Press, New York 1980. pp. 375-416.
- Tepfer, M. and Balázs, E. (1997): Virus-resistant Transgenic Plants: Potential Ecological Impact. Springer Verlag, Berlin 1997. 126 pp.
- Thresh, J.M. (1981): Pests, Pathogens and Vegetation. Pitman Publ. Inc., Boston 1981. 517 pp.

A kiadásért felelős a Pannon Agrártudományi Egyetem
Georgikon Mezőgazdaságtudományi Kar, Keszthely dékánja
Készült a PATE Georgikon Mezőgazdaságtudományi Kar
Szaktanácsadási, Továbbképzési és Informatikai
Központ Nyomdájában

Felelős vezető: Szalay László

Terjedelem: 10,82 A/5 ív Törzsszám: 99/58 Példányszám: 730

Önköltségi ár: 450,- Ft (+ÁFA)



Dr. Horváth József 1936. január 23-án, Keszthelyen született. Gimnáziumi, majd egyetemi tanulmányai után a Délnyugat-Dunántúli Mezőgazdasági Kísérleti Intézetben, Keszthelyen, ezt követően pedig a Növényvédelmi Kutató Intézetben, Budapesten dolgozott. 1978 óta a Pannon Agrártudományi Egyetem, Georgikon Mezőgazdaságtudományi Karán (Keszthely) dolgozik. Jelenleg a Növényvédelmi Intézet igazgatója, a Növénykórtani és Növényvirológiai Tanszék tanszékvezető egyetemi tanára és az MTA Növényvirológiai Tanszéki Kutatócsoport vezetője.

1963-ban megszerezte a mezőgazdaságtudományi doktori (Gödöllő), 1967-ben a kandidátusi (Rostock-Budapest), 1977-ben a tudományok doktora címet. 1995 óta az MTA lev. tagja.

Jelentős szerepet tölt be a hazai tudományos bizottságokban és társaságokban: az MTA Növényvédelmi Bizottság elnöke, az MTA Pécsi Akadémiai Bizottság elnökhelyettese, az MTA Általános Mikrobiológiai Bizottság társelnöke, a Veszprémi Akadémiai Bizottság, a Magyar Biológiai Társaság, a Magyar Mikrobiológiai Társaság, az FM Növényvédelmi Szakértői Munkacsoport, az FM Növényegészségügyi, Vetőmag és Szaporítóanyag Munkacsoport és az Agrártudományi Egyesület tagja. Az OTKA Elettudományi Szakkollégium Agrár 3 zsűri elnöke, a Bolyai János Kutatási Ösztöndíj Szakértői Kollégium tagja, a Pannon Agrártudományi Egyetem Doktori Tanács és Habilitációs Bizottság tagja, a Pannon Agrártudományi Egyetem Etikai Bizottsága elnöke, a Pannon Agrártudományi Egyetem "Növényvírusok biológiája és ökológiája" c. akkreditált doktori alprogram vezetője, az Acta Phytopath. et Entomol., a "Georgicon for Agriculture" és a "HortScience" szerkesztőbizottsági tagja.

Tagja az Európai Burgonyakutató Társaságnak, az Európai Zöldségnövény Víruskutató Társaságnak, az Európai Gramineae Víruskutató Társaságnak, az Indiai Burgonyavíruskutató Társaságnak, a Nemzetközi Kertészeti Tudományos Társaságnak és tiszteletbeli tagja a Szlovén Növényvédelmi Társaságnak.

Egyetemi oktatási tevékenysége a növényvirológiára, a fitoplazmákra és az általános növénykórtanra, kutatómunkája pedig a növényvírusok biológiájának, ökológiájának és a rezisztencia alapkérdéseinek vizsgálatára terjed ki. Publikációinak száma 549 (303 magyar, 246 idegen nyelvű). Az általa írt tudományos könyvek, könyvfejezetek és egyetemi jegyzetek száma 20 (14 magyar, 6 idegen nyelvű). Kutatási eredményeire külföldi könyvekben 529, külföldi folyóiratokban 451 hivatkozás található. Eddig 23 ország nemzetközi konferenciáján 115 előadást tartott.

1978-ban Eötvös Lóránd-díjjal, 1991-ben Akadémiai Díjjal, 1997-ben Szent-Györgyi Albert-díjjal, 1997-ben Horváth Géza-emlékéremmel, 1998-ban Széchenyi-díjjal, 1999-ben a Pécsi Akadémiai Bizottság „Ezüst”-plakettjével tüntették ki.