

VESZPRÉMI EGYETEM
GEORGIKON MEZŐGAZDASÁGTUDOMÁNYI KAR, KESZTHELY
Növényvédelmi Intézet, Növénykórtani és Növényvirológiai Tanszék

Programvezető:
Dr. Sáringer Gyula
az MTA rendes tagja

Témavezető:
Dr. Horváth József
az MTA rendes tagja

**A BURGONYA Y-VÍRUS (POTATO Y *POTYVIRUS*,
PVY) JELLEMZÉSE, AZ NTN TÖRZZSEL SZEMBENI
REZISZTENCIA A VAD *SOLANUM* FAJOKBAN**

Készítette:
TAKÁCS ANDRÁS PÉTER

Keszthely
2001

TARTALOMJEGYZÉK

1.	BEVEZETÉS.....	4
2.	IRODALMI ÁTTEKINTÉS	7
2.1	A potyvirusok morfológiája, génszerveződése és replikációja	7
2.2	A burgonya Y-vírus törzsei, elterjedésük és tüneteik	11
2.3	Vírusátvitel, transzlokáció	15
2.4	Gazdanövénykör	19
2.5	Diagnosztika, szimptomatológia	30
2.5.1	Makroszimptomák	30
2.5.2	Diagnosztikai növényfajok	35
2.5.3	Propagatív növényfajok	36
2.5.4	Lokális-léziós tesztnövények	36
2.5.5	Mikroszimptomák	36
2.5.6	Szerológiai módszerek	37
2.5.7	Molekuláris biológiai módszerek	38
2.6	Védekezés	40
2.6.1	Genetikai védekezés	40
2.6.1.1	<i>Hagyományos növénynevelés</i>	<i>40</i>
2.6.1.2	<i>Biotechnológiai módszerek alkalmazása</i>	<i>43</i>
2.6.2	Keresztvédetség (cross protection)	45
2.6.3	Agrotechnikai védekezés	46
2.6.4	Kémiai védekezés	47
2.7	Vírusmentesítés, terápia	49
3.	ANYAG ÉS MÓDSZER.....	50
3.1	Rezisztenciavizsgálatok	50
3.1.1	A vizsgálati anyag	50
3.1.1.1	<i>Növények</i>	<i>50</i>

3.1.1.2	<i>Vírus</i>	55
3.1.2	Vizsgálati módszerek	55
3.1.2.1	<i>Inokuláció és szimptomatológia</i>	55
3.1.2.2	<i>Szerológiai módszerek</i>	56
3.1.2.3	<i>Visszaizolálás (Bioteszt)</i>	57
3.2	Molekuláris virológiai vizsgálatok	59
3.2.1	Vizsgálati anyag	59
3.2.2	Vizsgálati módszerek	60
3.2.2.1	<i>Össz-nukleinsav kivonás, tisztítás</i>	60
3.2.2.2	<i>DNS másolat (cDNS) készítése reverz transzkripcióval</i>	61
3.2.2.3	<i>Polimeráz láncreakció (PCR)</i>	61
3.2.2.4	<i>A DNS hasítása restriktációs endonukleázokkal</i>	63
3.2.2.5	<i>Agarózgél elektroforézis</i>	63
3.2.2.6	<i>Rekombináns plazmidok előállítása</i>	64
3.2.2.7	<i>A rekombináns plazmidok baktérium sejtekbe építése</i>	65
3.2.2.8	<i>A rekombináns plazmidok felszaporítása</i>	65
3.2.2.9	<i>A plazmidok tisztítása</i>	66
3.2.2.10	<i>A köpenyfehérje gén nukleotid sorrendjének a meghatározása</i>	67
4.	EREDMÉNYEK	68
4.1	Rezisztenciavizsgálatok	68
4.2	Molekuláris virológiai vizsgálatok	73
5.	KÖVETKEZTETÉSEK, JAVASLATOK	98
6.	ÖSSZEFOGLALÁS	103
7.	SUMMARY	105
8.	KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	107
9.	IRODALOMJEGYZÉK	109

1. BEVEZETÉS

A *Solanaceae* családba tartozó burgonya (*Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum*) az élelmezésben betöltött szerepe miatt az egyik legfontosabb kultúrnövényünk. Világszerte nagy gondot okoz, hogy a szántóföldi növények közül a burgonyának van a legtöbb kórokozója. A kórokozók közül legjelentősebbek a vírusok, amelyek súlyos termésvesztést és a fajták leromlását okozzák. A vírusok elleni védekezés hatékony módja a rezisztens fajták termesztése, amely minden más ismert védekezési módnál célravezetőbb. Ezért gazdasági és virológiai jelentőségénél fogva kiemelt szerepe van a vírusrezisztens, vagy a toleráns burgonyafajták előállítását célzó, a burgonya géncentrumából származó rezisztenciával rendelkező vad *Solanum* fajok és származékok kutatásának.

A burgonya Y-vírus (potato Y *potyvirus*, PVY) a Potyviridae család *Potyvirus* nemzetségének típus tagja (Shukla *et al.* 1994). Először a XX. század első felében, Nagy Britanniában Smith (1931b) írta le. Később a víruspartikulumok alakja és szerológiai tulajdonságai alapján a fonál alakú vírusok csoportjába sorolták (Brandes és Bercks, 1965). Harrison *et al.* (1971) a PVY-t és a hozzá hasonló vírusokat egy csoportba sorolták, később mint a víruscsoport jellemző tagjáról nevezték el a *Potyvirus* csoportot. A PVY a burgonya legfontosabb és a legsúlyosabb károkat előidéző vírusbetegségének kórokozója, amely minden burgonyatermesztő országban előfordul. A vírus által előidézett kártétel mértéke elérheti a 80%-ot is (Horváth 1995a). A vírus terjedésében

legnagyobb jelentősége a levéltetű vektoroknak van, de mindehhez hozzájárul a kórokozó rendkívül széles gazdanövényköre is.

A nyolcvanas években Magyarországon megjelent egy új PVY törzs, amely rezisztenciaáttörő tulajdonságú volt, azaz a PVY addig ismert törzseivel szemben rezisztens burgonyafajtákat is megbetegítette és a kártétel mértéke az addig ismert PVY törzsekét is felülmúlta (*Beczner et al.* 1984). Ez a vírustörzs jellegzetes nekrotikus tünetei miatt a burgonya gumó nekrotikus gyűrűsfoltosság (PVY^{NTN}) nevet kapta. Jelenleg az egész világon elterjedt és jelentős termésvesztést okoz a burgonyatermesztő országokban.

A PVY fontosságára jellemző, hogy a vetőgumó termesztésekor az ELISA tesztet a burgonya Y-vírusra is el kell végezni (*Pocsai* 1998). Mindezt a növényfajták elismeréséről szóló 88/1997. (XI.28.) FM rendelet, a növényvédelemről szóló 1988. évi 2. törvényerejű rendelet, valamint ennek végrehajtásáról kiadott 5/1988. (IV.26.) MÉM rendelet és a vetőmagvak előállításáról és forgalmazásáról szóló 89/1997. (XI.28.) FM rendelet, továbbá a vonatkozó állami szabványok szabályozzák.

A PVY^{NTN} törzs jelentőségére tekintettel célul tűztük ki az eddig ismeretlen rezisztenciaforrások feltárását, amelyek felhasználhatók a burgonyanemesítésben az új a hazai éghajlati körülményeknek jobban megfelelő rezisztens fajták előállításához. Céljaink között szerepelt az egyes *Solanum* fajok származékainak rezisztencia tulajdonságokban megnyilvánuló különbségeit is feltárni. Vizsgálataink kiterjedtek a PVY gazdanövénykörére, azok szimptomatológiai tulajdonságaira is. Tanulmányoztuk hazánk különböző területeiről származó PVY^{NTN}

izolátumok köpenyfehérje génjének nukleotid sorrendjét. A nukleotid sorrend eltérése ill. hasonlósága alapján -mint ismert- megállapítható az egyes izolátumok rokonsági foka. Ezzel az volt a célunk, hogy megállapítsuk a szimptomatológiailag és szerológiailag vizsgált izolátumok *Becner et al* (1984) által leírt és *Thole et al.* (1993) által molekulárisan jellemzett PVY NTN-törzsszel való filogenetikai rokonságát. A filogenetikai törzsfá felállításával bizonyítható az izolátumok genetikai rokonsága, rendszertani hovatartozása a nukleotid sorrend alapján. Mindezek tájékoztatást nyújtanak az egyes izolátumok filogenetikai hovatartozásán túlmenően azok genetikai variabilitásáról és támpontot ad a burgonyanemesítés irányaira is.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1 A potyvirusok morfológiája, génszerveződése és replikációja

A PVY hosszúsága 650 és 776 nm között van, szélessége 11 nm, a spirálcsúcsok távolsága 3,4 nm (*Procenko 1970, Skofenko et al. 1974, Goodman et al. 1976*). A virionok ülepedési koefficiense 145 - 154 Svedberg (S), a nukleinsavé 25 - 39 S (*Delgado-Sanchez és Grogan 1966, Huttinga 1975, Makkouk és Gumpf 1975, 1976, Moghal és Francki 1976*). Az RNS molekulatömege $3,2 \times 10^6$, a köpenyfehérje alegységek tömege 21300d - 34000d (*Miki és Oshima 1972, Huttinga 1975, Hinostroza-Orihuela 1975*). Hőinaktiválási pontja 50-74 °C, higíthatósága 10^{-1} - 2×10^{-6} , *in vitro* eltarthatósága 48-72 nap (*Horváth 1966a, Santos-Pulgar és Weathers 1977, Clark és Hill 1978, De Bokx és Huttinga 1981*). *Horváth és Besada (1980)* vizsgálatai szerint az izolátumok szárított levélszövetben (CaCl₂) történő eltarthatósága 33-53 hónap között változik.

A PVY genomja 9704 nukleotidból épül fel, ennek szerveződését *Robaglia et al. (1989)* vizsgálta alapján mutatjuk be (1. táblázat).

1. táblázat. A PVY génszerveződése* (*Robaglia et al. 1989*)

Régiók elnevezése	Az egyes régiók elhelyezkedése és nagysága
5'-nc	184
P1	1-304 304
HC-Pro	305-763 459
P3	741-1105 365
6K1	1106-1157 52
CI	1158-1791 634
6K2	1792-1843 52
NIa-Vpg	1844-2031 188
NIa-pro	2032-2275 244
NIb	2276-2796 521
CP	2797-3063 267
3'-nc	331
Teljes RNS* *	9704
Teljes protein	3063

Első fehérje (first protein, P1), helper komponens (helper component, HC), harmadik fehérje (third protein, P3), első 6 kd-os fehérjetermék (first small cleavage product, 6K1), körkörös zárványfehérjék (cylindrical inclusion protein, CI), második 6 kd-os fehérjetermék (second small cleavage product, 6K2), kis magzárványfehérjék (small nuclear inclusion protein, NIa), nagy magzárványfehérje (large nuclear inclusion protein, NIb), köpenyfehérje (coat protein, CP)

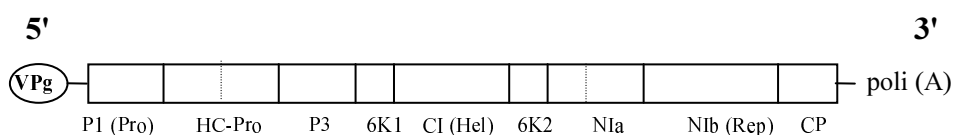
*A teljes poliprotein nagyságát az azt felépítő aminosavak számával jelöljük. Így nyomomonkövethető az egyes fehérjék nagysága, és helyzete a poliproteinen belül.

**Az 5' és a 3' vég nem kódoló régiói és a teljes RNS adják meg a teljes nukleotidszámot.

A virion kapszid alegységek aminosavsorrendje és az RNS 3' vég át nem íródó szekvenciájának nukleotid sorrendje nagyfokú homológiát mutat a szilva himlő vírus (plum pox *potyvirus*, PPV), a dohány karcolatós vírus (tobacco etch *potyvirus*, TEV), a dohány érfoltosság vírus (tobacco vein mottling *potyvirus*, TVMV) köpenyfehérje alegységeinek a szerveződésével (Shukla és Ward 1989).

A virion flexibilis (fonal alakú), egyszálú pozitív előjelű RNS-t tartalmaz. A lánc 5' vége vírusgenomhoz kapcsolt fehérjét (VPg), a 3' vége pedig poliadenilsav-láncot hordoz (Siaw *et al.* 1985). A genom egyetlen nyílt leolvasási szakaszt tartalmaz, amely ennek megfelelően csak egyetlen poliproteidet képez. Ez a fehérje a transzláció után autoproteolízissel szakad fel funkcióképes alegységekre. Az első fehérje (P1) a vírus növényen belüli terjedését szabályozzó ún. transzportfehérje, de proteolitikus aktivitása is ismert (Verchot *et al.* 1992). A második transzlálódó fehérje a levéltetű-átvitelt segítő, ún. helper komponens (HC-Pro), amely a floemben történő transzportban is szerepet játszik. Vizsgálatok során kimutatták, hogy ez a fehérje egy dimer, azaz tisztítva egy 53 kD és egy 58 kD nagyságú fehérjéből áll (Atreya *et al.* 1992, Maia *et al.* 1996). A harmadik géntermék (P3) szerepe jórészt ismeretlen, de részt vehet a proteolitikus hasítás szabályozásában (Riechmann *et al.* 1992). A 6K1 és a 6K2 fehérjéknek a replikációban a VPg membránhoz kötésében van jelentőségük. A fertőzött sejtekben egy citoplazma- és két sejtmag-zárványfehérje mutatható ki. A citoplazma-zárványfehérje (CI) helikáz aktivitású és a *potyvirus*okra jellemző henger vagy forgókerék (szélkerék) zárványokat alkotja a citoplazmában

(Edwardson et al. 1984, Lain et al. 1991). A kis magzárványfehérje (NIa) pedig a VPg és egy proteáz enzim (Carrington és Dougherty 1987). A nagy magzárványfehérje (NIb) az RNS-től függő RNS-polimeráz, ami a 6K1, a CI, a 6K2, és az NIa fehérjékkel a replikációs komplexet alkotja (Robaglia et al. 1989, Li et al. 1997.). Az utolsó géntermék a köpenyfehérje (CP), amely a nukleinsav védelmén túl szerepet játszik a vektorátvitelben és a sejtről-sejtre való terjedésben (Shukla et al. 1991, Ward et al. 1994, Mahajan et al. 1996, Blanc et al. 1997). A vírusfertőzött sejtekben a transzlációs fehérjék azonos mennyiségben keletkeznek. Ez az oka annak, hogy a fertőzött sejtekben csak kis koncentrációban vannak jelen, szemben azokkal a vírusokkal, ahol a köpenyfehérjét rövid, kis molekulatömegű nukleinsavak szintetizálják (Gáborjányi 1996, Gáborjányi 1999) (1. ábra).



1. ábra. A potyvirusok génszerveződése. (Magyarázat a szövegben)

2.2 A burgonya Y-vírus törzsei, elterjedésük és tüneteik

A PVY nagy változékonyságot mutat, számos törzse ismert (*Horváth* 1966c, 1966d, 1967a, 1967b, *Beczner et al.* 1984, *De Bokx és Huttinga* 1981). A törzsek jelentősége nagyban eltér egymástól. Magyarországi burgonya-termőterületekről származó burgonyanövények PVY fertőzöttségét és az egyes törzsek egymáshoz viszonyított elterjedését vizsgálták. Megállapították, hogy a PVY^{NTN} törzs túlsúlya igen jelentős a többi PVY törzshöz viszonyítva (*Wolf és Horváth* 2000). Számos PVY izolátum rendszerbe sorolása az eltérő tulajdonságok miatt nehézségekbe ütközik, különösen a nem burgonyáról izolált vírusok esetében (*Gebre Selassie et al.* 1985). Az egyes törzsek elnevezésének a használata sokszor nem egységes a világon és ez számos problémát okoz a gyakorlatban. A következőkben részletezett törzseken kívül ismertek még NN, MM, MN elnevezésű törzsek is, amelyek csoportosítása az általuk okozott tünetek alapján történt (*Gooding és Tolin* 1973, *Sudarsono et al.* 1993, *Chachulska* 1998).

PVY^O (normál törzs). Az egész világon elterjedt (*Ellis et al.* 1997). Burgonyán szisztemikus levélfodrosodást, nekروزist, levélszáradást és levélhullást, *Physalis floridana* növényen és dohányon szisztemikus márványozottságot okoz (*Smith és Dennis* 1940, *Horváth* 1966d) (2. ábra).



2. ábra. A PVY^O törzs által okozott levélszáradás tünet

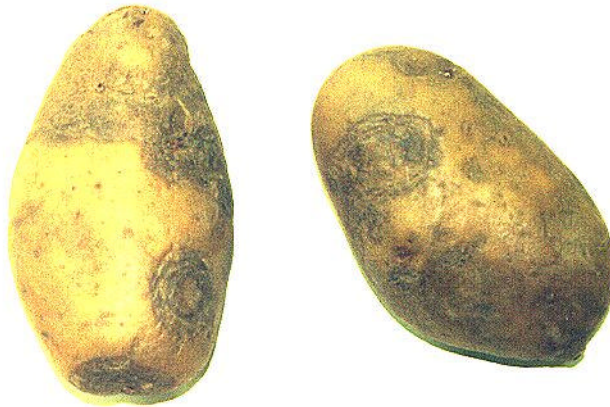
(Foto: Horváth József)

PVY^C (C törzs). Előfordulása Ausztráliában, Európában, Indiában és Dél-Afrikában ismert. A C törzset eddig még nem izolálták Észak-Amerikában (Ellis et al. 1997). Először Bawden (1936) különítette el a C törzset a normál törzstől. A C vírustörzs nem vihető át *Myzus persicae* levéltetű vektorral (Horváth 1966c). Számos termesztett burgonyafajta hiperszenzitív e vírustörzssel szemben. A tünetek dohányon és *Physalis floridana* növényen megegyeznek az O törzs okozta tünetekkel. A C törzs által okozott hajtáscúcselhalást Salaman (1930) írta le.

PVY^N (dohány érnekrózis törzs). A világon mindenütt előfordul. Burgonyán, dohányon szisztemikus érnekrózist, foltosodást, *Physalis floridana* növényen gyenge márványozottságot okoz (Horváth 1967a). A törzset először 1951.-ben Németországban Bode és Völk (1957) írták le. Magyarországi első előfordulását Szirmai (1958) állapította meg.

PVY^{NTN} (burgonya gumó nekrotikus gyűrűsfoltosság törzs).

Európában és a világ számos más országában is elterjedt (2. táblázat). A vírus burgonyagumó nekrotikus gyűrűsfoltosságát okozó törzsét először 1982-ben *Bezner et al.* (1982, 1984) izolálták Magyarországon. A vírustörzs elnevezésére és akronímjára (PVY^{N(ew)T(uber)N(ecrosis)}=PVY^{NTN}) 1992-ben Horváth József tett javaslatot, amelyet az EAPR (European Association for Potato Research) Virologiai Szekció elfogadott (cit. *Kerlan* 1993). Az új törzs tulajdonságaiban közel áll a dohány érnekrózist okozó törzshöz. A burgonya levelén nekrotikus léziókat, a gumón és a bogyon nekrotikus gyűrűsfoltosságot okoz (3. ábra). A PVY-al szemben eddig ismert rezisztens burgonyafajtákat is megtámadja, ezért rezisztenciát áttörő szerepe igen jelentős (*Weidemann* 1985, *Le Romancer* és *Kerlan* 1992).



3. ábra. A PVY^{NTN} törzs által okozott nekrotikus gyűrűsfoltosság Miriam fajta gumóján

A PVY^{NTN} fertőzés jelentős termésveszteséget okozhat. A gyűrűsnekrózis tüneteket mutató gumók a piacon eladhatatlanok, a gumók tárolhatósága romlik, a nekrózisok bemeneti kaput biztosítanak más gombás, baktériumos fertőzésnek (*Fusarium* sp., *Erwinia* sp.) és kiindulópontjai a másodlagos fertőzéseknek.

PVY^{An} (anomale törzs). Az N törzshöz hasonlóan levél-érnekrózist okoz, szerológiailag az O és az N törzsek között helyezkedik el. Kísérletekben megállapították, hogy a gyengébb O és C törzsekkel keresztvédetség nem alakítható ki az anomale törzssel szemben (Horváth 1967b, 1972a).

2. táblázat. A PVY^{NTN} törzs előfordulása

Ország	Irodalom
Magyarország	<i>Beczner et al.</i> 1982, 1984
Németország	<i>Radtko</i> 1984, <i>Weidemann</i> 1985
Csehszlovákia	<i>Dedic et al.</i> 1988
Ausztria	<i>Schiessendoppler</i> 1990
Jugoszlávia	<i>Buturovic és Kuš</i> 1989, 1990
Libanon	<i>Le Romancer és Kerlan</i> 1990
Franciaország	<i>Le Romancer és Kerlan</i> 1991
Nagy Britannia	<i>Wright</i> 1992
Dánia	<i>Nielsen</i> 1992
USA	<i>McDonald és Singh</i> 1993
Belgium	<i>Le Romancer et al.</i> 1994
Románia	<i>Weidemann és Maiss</i> 1996
Izrael	<i>Weidemann és Maiss</i> 1996
Portugália	<i>Serra és Weidemann</i> 1997
Olaszország	<i>Vicchi</i> 1997, <i>Vicchi et al.</i> 1997, <i>Tomassoli et al.</i> 1998
Görögország	<i>Bem et al.</i> 1999
Japán	<i>Ohsima et al.</i> 2000
Brazília	<i>Souza-Dias</i> 2000
Peru	<i>Salazar</i> 2000

2.3 Vírusátvitel, transzlokáció

A PVY levéltetvekkel nem-perzisztens (stylet-borne) módon terjed. A kórokozó mechanikailag is könnyen átvihető. *Bradley* (1968) állapította meg, hogy a PVY-nal fertőzött középső dohánylevelek csúcsi részeiből, ill. mellékereiből a levéltetvek könnyebben vették fel a vírust, mint a levelek középső, illetve alsó részeiből.

A PVY a parenchimában lokalizálódó vírusok közé tartozik. A sikertelen vírusátvitel oka az lehet, hogy a hosszabb ideig tartó szívás közben egyes esetekben a levéltetvek, vagy még nem érik el a víruslokalizálódás helyét, vagy a levéltetvek ennél mélyebbre hatolnak. Ez utóbbi eset a gyakoribb (*Roberts* 1940).

Bradley (1954) a PVY nem-perzisztens átvitelét *Myzus persicae* levéltetvekkel vizsgálta, és megállapította, hogy egyetlen fertőzőképes levéltetűvel több növényt is lehet fertőzni. Ha azonban a levéltetvek az első tesztnövényen több mint 15 percig tartózkodtak, akkor már a vírusátvitel a második tesztnövényen nagyon bizonytalan volt. Ha a levéltetvek az első tesztnövényen egy napig tartózkodtak, akkor újabb növények fertőzésére már nem voltak képesek. Ennek oka a virion koncentráció csökkenésével magyarázható.

A PVY természetes és/vagy mesterséges átvitelére mitegy 20 különböző nemzetségbe tartozó levéltetű faj képes (*Horváth* 1972a, *Edwardson* és *Christie* 1991). Az átvitelben jelentősebb szerepet játszó vektorokat a 3. táblázat tartalmazza.

3. táblázat. A PVY átvitelében jelentősebb szerepet játszó levéltetűvektorok

Levéltetű fajok	Irodalom
<i>Acyrtosiphon onobrichis</i>	Carter (1962)
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Völk (1959), Kennedy et al. (1962)
<i>Acyrtosiphon primulae</i>	Heinze (1959b, 1960), Kennedy et al. (1962)
<i>Aphis cacebari</i>	Fritzsche et al. (1972)
<i>Aphis craccivora</i>	Kishtah (1970), Khatri és Sekhon (1974)
<i>Aphis (Doralis) fabae</i>	Bawden és Kassanis (1947), Völk (1959), Kennedy et al. (1962)
<i>Aphis gossypii</i> (= <i>Doralis frangulae</i>)	Heinze (1950), Kennedy et al. (1962)
<i>Aphis helianthi</i>	DiFanzo et al. (1997)
<i>Aphis nasturtii (rhamni)</i> (= <i>Doralis rhamni</i>)	Bawden és Kassanis (1947), Heinze (1950), Kennedy et al. (1962)
<i>Aphis newtonii</i>	Iglisch és Gunkel (1970)
<i>Aphis pomi</i>	Van Hoof (1980)
<i>Aphis (Doralis) rumicis</i>	Costa et al. (1960)
<i>Aphis spiraeicola</i>	Laird és Dickson (1963), Sommereyns (1967)
<i>Aulacorthum (Acyrtosiphon) solani</i> (= <i>Myzus pseudosolani</i>)	Dykstra és Whitaker (1938), Kennedy et al. (1962)
<i>Brachycaudus helichrysi</i>	Bishop et al. (1966)
<i>Brachycaudus tragopogonis</i>	Mostafawy (1967)
<i>Cavariella pastinacae</i>	Bawden és Kassanis (1947)
<i>Capitophorus elaeagni</i>	DiFonzo et al. (1997)
<i>Cerosipha gossypii</i>	Sommereyns (1967)
<i>Dysaulacorthum pseudosolani</i>	Carter (1962)
<i>Hyadaphis erysimi</i> (= <i>Lipaphis erysimi</i>)	Heinze (1960), Kennedy et al. (1962)
<i>Idiopterus nephrolepidis</i>	Sommereyns (1967)
<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	Hollings (1957), Bawden és Kassanis (1947)
<i>Machrosiphum avenae</i>	Fritzsche et al. (1972)
<i>Machrosiphum euphorbiae (solanifolii)</i>	Dykstra és Whitaker (1938), Völk (1959), Kennedy et al. (1962)
<i>Metopolophium albidum</i>	Van Hoof (1980)
<i>Metopolophium dirhodum</i>	Van Hoof (1980)
<i>Metopolophium primulae</i>	Heinze (1959a)
<i>Myzus (Myzoides) certus</i> (= <i>Myzus acutus</i>)	Heinze (1959a), Kennedy et al. (1962)
<i>Phorodon (Myzus) humuli</i>	De Bokx és Huttinga (1981)
<i>Myzus ornatus</i>	Loughnane (1939), Bawden és Kassanis (1947), Kennedy et al. (1962)
<i>Myzus (Myzoides) persicae</i>	Bawden és Kassanis (1947)

Levéltetű fajok	Irodalom
<i>Myzus (Myzoides) persicae</i>	Smith (1931a), Heinze (1950), Kennedy et al. (1962), Horváth (1966b, 1967a, b, c, 1972a)
<i>Myzus portulacae</i>	Carter (1962)
<i>Neomyzus (Myzus) circumflexus</i>	Loughnane (1933), Völkl (1959)
<i>Pentatrichopus fragaefolii</i>	Maassen (1966)
<i>Pyretromyzus sanbornii</i>	Sommereyns (1967)
<i>Rhopalosiphonium latysiphon</i>	Bell (1982)
<i>Rhopalosiphonium tulipaellus</i> (= <i>Myzotoxoptera tulipaella</i>)	Heinze (1959b, 1960)
<i>Rhopalosiphum insertum</i>	De Bokx és Huttinga (1981), Van Hoof (1980)
<i>Rhopalosiphum maidis</i>	DiFonzo et al. (1997)
<i>Rhopalosiphum padi</i>	Van Hoof (1977)
<i>Schizaphis graminum</i>	Fritzsche et al. (1972)

Természetes körülmények között a PVY^{NTN} törzs terjedésében legjelentősebb a levéltetű vektorokkal történő átvitel, valamint a fertőzött vetőgumók használata (Beczner et al. 1984, Weidemann 1985). Ausztriában szabadföldi kísérletekben bizonyították hogy a vírus terjedése a fertőzött növény intenzív növekedési stádiumában a legnagyobb (Schiessendoppler 1992).

A PVY^C törzse levéltetű vektorokkal nem vihető át, ennek a "hibás" helper komponens az oka. A propagatív vírusok estében megállapították, hogy a helper komponensen kívül a vírus köpenyfehérjének is jelentős szerepe van az átvitelben és annak fajlagosságában (Pirone 1991).

Schulz (1963) szerint a PVY átvitelében a levéltetűken kívül a *Tetranychidae* családba tartozó *Tetranychus urticae* (syn.: *T. telarius*) atkának is szerepe van. Fritzsche et al. (1967) revíziós vizsgálatai azonban azt igazolták, hogy a kórokozó vírus normál- és dohányérbarnulás törzse az említett atkával nem vihető át. A szöcskék

közül a *Tettigonia viridissima* képes az átvitelre (*Schmutterer* 1956, 1960). Az atkákkal és szöcskékkal való mechanikai átvitel ezt követően azonban nem került megerősítésre.

Az állatvektorokon kívül a vírusátvitelben jelentős szerepe van a vegetatív átvitelnek is. A PVY terjedésében fontos szerepet játszik a fertőzött vetőgumóval történő átvitel, előfordult azonban, hogy a vírussal fertőzött egyetlen burgonyagumó különböző rügyeiből fejlődött növények között nem csak vírusfertőzöttek, hanem egészségesek is voltak (*Horváth* 1972a). Ennek oka a kórokozó növényen belüli egyetlen elterjedése.

Az alacsonyabb nitrogén ellátáshoz képest a magasabb nitrogén szint hatására növekszik a PVY terjedése a burgonyán belül. Magasabb nitrogén és alacsonyabb kálium és foszfor adagolás hatására is növekszik a terjedés sebessége. A magasabb foszfor és alacsonyabb nitrogén ellátás hatására csökken a transzlokáció mértéke. Magasabb kálium és az alacsonyabb nitrogén ellátás nem befolyásolta a kórokozó növényen belüli terjedését (*Sangar et al.* 1996).

Masuta et al. (1999) vizsgálatai szerint a PVY esetében Vpg jelentős szerepet tölt be a vírus sejtről-sejtre való terjedésében.

Megfigyelések igazolják, hogy a burgonya gumó nekrotikus gyűrűsfoltosság betegség terjedését elősegíti a meleg száraz nyár, nedves meleg időjárás esetén a fertőzés terjedése kisebb. Megfigyelték még, hogy a későn ültetett burgonyában a vírus fertőzése következtében nagyobb károk keletkeznek mint a korai ültetés esetén (*Weidemann* 1985, *Kuš* 1993).

2.4 Gazdanövénykör

A PVY jelenlegi ismereteink szerint 31 család 72 nemzetségébe tartozó 405 növényfajt fertőz természetes és mesterséges körülmények között (*Edwardson és Christie 1997*). Gazdanövényköre főleg a *Solanaceae*, *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae* családba tartozó növényekre terjed ki (*Horváth 1969a, 1979, Edwardson és Christie 1991*) (4. táblázat). Dél-Európában a PVY fontosabb rezervoárnövénye a *Solanum nigrum*, a *S. dulcamara*, a *Senecio vulgaris* és a *Portulaca oleracea* (*Marchoux et al. 1976, Gebre Selassie et al. 1985*) (4. ábra).



4. ábra. A *Solanum nigrum* a PVY fontos rezervoárnövénye

4. táblázat. A PVY fontosabb gazdanövényei
(*Edwardson és Christie 1997 nyomán kiegészítve*)

Család/Faj	Irodalom
LEGUMINOSAE	
<i>Cassia occidentalis</i>	<i>Suteri et al.</i> (1979)
<i>C. tora</i>	<i>Anderson</i> (1954)
<i>Cyamopsis tetragonoloba</i>	<i>Hellmann et al.</i> (1983)
<i>Indigofera hirsuta</i>	<i>Anderson és Corbett</i> (1957)
<i>Lotus edulis</i>	<i>Schmelzer</i> (1967)
<i>Lupinus albus</i>	<i>Fiedorow</i> (1974)
<i>L. angustifolius</i>	<i>Fiedorow</i> (1974)
<i>L. luteus</i>	<i>Fiedorow</i> (1974)
<i>L. polyphyllus</i>	<i>Fiedorow</i> (1974)
<i>Medicago arabica</i>	<i>Whitman és Black</i> (1975)
<i>Melilotus indicus</i>	<i>Schmelzer</i> (1967)
<i>M. italicus</i>	<i>Schmelzer</i> (1967)
<i>M. messanensis</i>	<i>Schmelzer</i> (1967)
<i>M. officinalis</i>	<i>Whitman és Black</i> (1975)
<i>Melilotus sp.</i>	<i>Lytaeva</i> (1971)
<i>M. sulcatus</i>	<i>Schmelzer</i> (1967)
<i>Ornithopus sativus</i>	<i>Fiedorow</i> (1974)
<i>Pisum sativum</i>	<i>Sugiura et al.</i> (1975)
<i>Trifolium incarnatum</i>	<i>Sugiura et al.</i> (1975)
<i>Trigonella calliceras</i>	<i>Schmelzer</i> (1967)
<i>T. coerulea</i>	<i>Schmelzer</i> (1967)
<i>T. corniculata</i>	<i>Schmelzer</i> (1967)
<i>T. cretica</i>	<i>Spaar és Hamann</i> (1977)
<i>T. foenum-graecum</i>	<i>Schmelzer</i> (1967)
<i>Vigna unguiculata</i>	<i>Horváth</i> (1964)
LOBELLIACEAE	
<i>Lobelia erinus</i>	<i>Schmelzer</i> (1967)
<i>L. hederaceae</i>	<i>Schmelzer</i> (1967)
MARTYNACEAE	
<i>Proboscidae jussieui</i>	<i>Providenti és Schroeder</i> (1972)
PEDALIACEAE	
<i>Sesamum indicum</i>	<i>Sugiura et al.</i> (1975)
PLANTAGINACEAE	
<i>Plantago lanceolata</i>	<i>Akhatova et al.</i> (1980)
<i>P. minor</i>	<i>Akhatova et al.</i> (1980)
Család/Faj	Irodalom

<i>POLEMONIACEAE</i>	
<i>Phlox drummondii</i>	<i>Bala és Bhargava</i> (1977)
<i>POLYGONACEAE</i>	
<i>Rumex confertus</i>	<i>Akhatova et al.</i> (1980)
<i>PORTULACCACEAE</i>	
<i>Portulaca oleraceae</i>	<i>Simons</i> (1956)
<i>RANUNCULACEAE</i>	
<i>Ranunculus asiaticus</i>	<i>Bellardi et al.</i> (1988)
<i>SCROPHULARIACEAE</i>	
<i>Antirrhinum majus</i>	<i>Bala és Bhargava</i> (1977)
<i>Linaria bipartita</i>	<i>Klinkowski és Scmidt</i> (1968)
<i>SOLANACEAE</i>	
<i>Browallia demissa</i>	<i>Horváth</i> (1968c)
<i>B. elata</i>	<i>MacLeod</i> (1962)
<i>B. grandiflora</i>	<i>Horváth</i> (1974)
<i>B. viscosa</i>	<i>Stelzner és Schwalb</i> (1942/43)
<i>Capsicum annuum</i>	<i>Simons</i> (1960)
<i>C. chinense</i>	<i>Horváth</i> (1984a)
<i>C. eximium</i>	<i>Horváth</i> (1984a)
<i>C. fasciculatum</i>	<i>Singh és Chenulu</i> (1980)
<i>C. flexuosum</i>	<i>Horváth</i> (1984a)
<i>Capsicum frutescens</i>	<i>McKinney</i> (1952)
<i>C. microcarpum</i>	<i>Singh és Chenulu</i> (1980)
<i>C. minimum</i>	<i>Horváth</i> (1981a)
<i>C. nuisicarpum</i>	<i>Singh és Chenulu</i> (1980)
<i>C. pendulum</i>	<i>Kitajima et al.</i> (1968)
<i>C. praetermissum</i>	<i>Horváth</i> (1981a)
<i>C. pubescens</i>	<i>Singh és Chenulu</i> (1980)
<i>C. testiculatum</i>	<i>Horváth</i> (1981a)
<i>Cyphomandra betaceae</i>	<i>Chamberlain</i> (1954)
<i>Datura ferox</i>	<i>Feldman és Gracia</i> (1972)
<i>D. innoxia</i>	<i>Kaczmarek</i> (1976)
<i>D. metel</i>	<i>Horváth</i> (1964)
<i>D. meteloides</i>	<i>Bode</i> (1968)
<i>Hyoscyamus albus</i>	<i>Stelzner és Schwalb</i> (1942/43)
<i>H. aureus</i>	<i>Stelzner és Schwalb</i> (1942/43)
<i>H. canariensis</i>	<i>Ling et al.</i> (1991)
Család/Faj	Irodalom
<i>Hyoscyamus niger</i>	<i>Hamilton</i> (1932)
<i>Lycium australe</i>	<i>Horváth</i> (1979)

<i>L. barbarum</i>	<i>Horváth</i> (1964)
<i>L. cardinianum</i>	<i>Horváth</i> (1979)
<i>L. carolinianum</i>	<i>Horváth</i> (1983)
<i>L. chinensis</i>	<i>Ross</i> (1948)
<i>L. europeum</i>	<i>Horváth</i> (1979)
<i>L. flexicaule</i>	<i>Horváth</i> (1979)
<i>L. horridum</i>	<i>Horváth</i> (1972b)
<i>L. mediterraneum</i>	<i>Horváth</i> (1991)
<i>L. pallidum</i>	<i>Horváth</i> (1991)
<i>L. rhombifolium</i>	<i>Darby et al.</i> (1951)
<i>L. ruthenicum</i>	<i>Horváth</i> (1972b)
<i>L. turcomanicum</i>	<i>Horváth</i> (1972b)
<i>Lycopersicon chilense</i>	<i>Kaczmarek</i> (1976)
<i>L. esculentum</i>	<i>Smith</i> (1949)
<i>L. pimpinellifolium</i>	<i>Horváth</i> (1964)
<i>L. racemigerum</i>	<i>Smith és Dennis</i> (1940)
<i>Nicandra physaloides</i>	<i>Suteri et al.</i> (1979)
<i>Nicotiana aculeatissimum</i>	<i>Horváth</i> (1969a)
<i>N. acuminata</i>	<i>Horváth</i> (1964)
<i>N. affinis</i>	<i>Sievert</i> (1972)
<i>N. alata</i>	<i>Stelzner és Schwalb</i> (1942/43)
<i>N. alba</i>	<i>Stelzner és Schwalb</i> (1942/43)
<i>N. amplexicaulis</i>	<i>Sievert</i> (1972)
<i>N. angustifolia</i>	<i>Stelzner és Schwalb</i> (1942/43)
<i>N. arentsii</i>	<i>Sievert</i> (1972)
<i>N. attenuata</i>	<i>Horváth</i> (1964)
<i>N. auriculata</i>	<i>Horváth</i> (1964)
<i>N. benthamiana</i>	<i>Christie és Crawford</i> (1978)
<i>N. bigelovii</i>	<i>Roque és Adsuar</i> (1941)
<i>N. bonariensis</i>	<i>Sievert</i> (1972)
<i>N. cavicola</i>	<i>Sievert</i> (1972)
<i>N. chinensis</i>	<i>Dale</i> (1954)
<i>N. citrullifolium</i>	<i>Horváth</i> (1969a)
<i>N. clevelandii</i>	<i>Hollings</i> (1959)
<i>N. cordifolia</i>	<i>Sievert</i> (1972)
<i>N. corymbosa</i>	<i>Sievert</i> (1972)
<i>N. debneyi</i>	<i>Sievert</i> (1972)
<i>N. eastii</i>	<i>Sievert</i> (1972)
<i>N. X edwardsonii</i>	<i>Christie</i> (1969)
<i>N. excelsior</i>	<i>Sievert</i> (1972)
Család/Faj	Irodalom
<i>Nicotiana exigua</i>	<i>Horváth</i> (1969b)
<i>N. forgetiana</i>	<i>Kaczmarek</i> (1976)
<i>N. fragrans</i>	<i>Stelzner és Svhwalb</i> (1943/43)
<i>N. glauca</i>	<i>Laird és Dickson</i> (1963)

<i>N. glutinosa</i>	Dale (1954)
<i>N. goodspeedii</i>	Horváth (1969b)
<i>N. gossei</i>	Sievert (1972)
<i>N. hesperis</i>	Sievert (1972)
<i>N. ingulba</i>	Sievert (1972)
<i>N. langsdorfii</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>N. linearis</i>	Sievert (1972)
<i>N. longiflora</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>N. maritima</i>	Sievert (1972)
<i>N. megalosiphon</i>	Horváth (1969b)
<i>N. nesophila</i>	Sievert (1972)
<i>N. noctiflora</i>	Smith és Dennis (1940)
<i>N. nudicaulis</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>N. occidentalis</i>	Horváth (1979)
<i>N. otophora</i>	Van Dijk és Cuperus (1989)
<i>N. palmeri</i>	Sievert (1972)
<i>N. paniculata</i>	Horváth (1964)
<i>N. pauciflora</i>	Sievert (1972)
<i>N. petiolaris</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>N. petuniodes</i>	Sievert (1972)
<i>N. plumbaginifolia</i>	Horváth (1964)
<i>N. quadrivalvis</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>N. ramondii</i>	Sievert (1972)
<i>N. repanda</i>	Horváth (1966d)
<i>N. rogulata</i>	Sievert (1972)
<i>N. rotundifolia</i>	Sievert (1972)
<i>N. rustica</i>	Murayama et al. (1953)
<i>N. sanderae</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>N. setchellii</i>	Sievert (1972)
<i>N. solanifolia</i>	Horváth (1964)
<i>N. stocktonii</i>	Sievert (1972)
<i>N. suaveolens</i>	Sievert (1972)
<i>N. sylvestris</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>N. tabacum</i>	Smith és Dennis (1940)
<i>N. tabacum</i> x <i>N. glutinosa</i>	Horváth (1964)
<i>N. texana</i>	Horváth (1967b)
<i>N. trigonophylla</i>	Bode (1968)
<i>N. umbratica</i>	Sievert (1972)
<i>N. undulata</i>	Sievert (1972)

Család/Faj**Irodalom**

<i>Nicotiana velutina</i>	Sievert (1972)
<i>N. virginica</i>	Kaczmarek (1976)
<i>N. viscosa</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>N. wigandioides</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>Petunia atkinsiana</i>	Horváth (1979)

<i>P. axillaris</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>P. hybrida</i>	Klinkowski és Schmelzer (1960)
<i>P. inflata</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>P. nyctaginiflora</i>	Smith és Dennis (1940)
<i>P. parviflora</i>	Horváth (1979)
<i>P. violaceae</i>	Hoggan (1927)
<i>P. alkekengi</i>	Hoggan (1927)
<i>Physalis angulata</i>	Anderson és Corbett (1957)
<i>Physalis ciliosa</i>	Anderson (1959)
<i>P. curassavica</i>	Horváth (1981c)
<i>P. floridana</i>	Dale (1954)
<i>P. glabripes</i>	Horváth (1984a)
<i>P. heterophylla</i>	Darby et al. (1951)
<i>P. inocharpa</i>	Bode (1968)
<i>P. lanceifolia</i>	Horváth (1985)
<i>P. mendocina</i>	Feldman és Gracia (1972)
<i>P. minima</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>P. peruviana</i>	Simons et al. (1956)
<i>P. philadelphica</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>P. pruinosa</i>	Horváth (1979)
<i>P. pubescens</i>	Hoggan (1927)
<i>P. turbinata</i>	Darby et al. (1951)
<i>P. virginiana</i>	Darby et al. (1951)
<i>P. viscosa</i>	Pontis és Feldman (1963)
<i>Salpiglossis sinuata</i>	Stelzner és Svhwalb (1943/43)
<i>Schizanthus retusus</i>	Salaman (1937)
<i>Solanum abancayense</i>	Horváth et al. (1988)
<i>S. acaule</i>	Easton et al. (1958)
<i>S. acroscopicum</i>	Thornberry (1966)
<i>S. aculeatissimum</i>	Anderson (1959)
<i>S. aethiopicum</i>	Horváth (1981b)
<i>S. ajanhuiri</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. ajuscoense</i>	Easton et al. (1958)
<i>S. alaeginifolium</i>	Simons (1956)
<i>S. alandiae</i>	Horváth és Hoekstra (1989)
<i>S. ambosinum</i>	Rothacker és Witt (1958)
<i>S. americanum</i>	Horváth (1981b)

Család/Faj**Irodalom**

<i>Solanum andigenum</i>	Kahn és Monroe (1963)
<i>S. antipoviczii</i>	Ghena (1966)
<i>S. aracc-papa</i>	Galarreta et al. (1998)
<i>S. arnezii</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. atriplicifolium</i>	Pontis és Feldman (1963)
<i>S. atropurpureum</i>	Chagas et al. (1977)
<i>S. auriculatum</i>	Horváth (1981b)

<i>S. aviculare</i>	<i>Vovlas és Castellano</i> (1987)
<i>S. avilesii</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al.</i> (1998)
<i>S. berthaultii</i>	<i>Webb és Hougas</i> (1959)
<i>S. boergeri</i>	<i>Horváth</i> (1969a)
<i>S. boliviense</i>	<i>Horváth</i> (1969a)
<i>S. brachistotrichum</i>	<i>Horváth et al.</i> (1988)
<i>S. brachycarpum</i>	<i>Horváth</i> (1969a)
<i>S. brevicale</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al.</i> (1998)
<i>S. brevidens</i>	<i>Horváth</i> (1968c)
<i>S. brevimucronatum</i>	<i>Bode</i> (1968)
<i>S. bulbocastanum</i>	<i>Vilallon</i> (1987)
<i>S. bukasovii</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al.</i> (1998)
<i>S. caldasii</i>	<i>MacLeod</i> (1962)
<i>S. canasense</i>	<i>Horváth</i> (1979)
<i>S. candolleanum</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al.</i> (1998)
<i>S. caniarensense</i>	<i>Rothacker és Witt</i> (1958)
<i>S. capsicastrum</i>	<i>MacLeod</i> (1962)
<i>S. capsibaccatum</i>	<i>Webb és Hougas</i> (1959)
<i>S. cardenasii</i>	<i>Kahn és Monroe</i> (1963)
<i>S. cardiophyllum</i>	<i>Easton et al.</i> (1958)
<i>S. caripense</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al.</i> (1998)
<i>S. catharthum</i>	<i>MacLeod</i> (1962)
<i>S. chacoense</i>	<i>Easton et al.</i> (1958)
<i>S. chaucha</i>	<i>Rothacker és Witt</i> (1958)
<i>S. ciecae</i>	<i>MacLeod</i> (1962)
<i>S. ciliatum</i>	<i>Chagas et al.</i> (1977)
<i>S. citrullifolium</i>	<i>Stelzner és Schwalb</i> (1942/43)
<i>S. colombianum</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al.</i> (1998)
<i>S. commersonii</i>	<i>MacLeod</i> (1962)
<i>S. cordobense</i>	<i>MacLeod</i> (1962)
<i>S. curtilobum</i>	<i>Rothacker és Witt</i> (1958)
<i>S. decurrens</i>	<i>Horváth</i> (1981b)
<i>S. demissum</i>	<i>Rothacker és Witt</i> (1958)
<i>S. demissum</i> x <i>S. simplicifolium</i>	<i>Horváth</i> (1969a)
<i>S. demissum</i> x <i>S. tuberosum</i>	<i>Bruna de Tosso et al.</i> (1973)
<i>S. depexum</i>	<i>MacLeod</i> (1962)

Család/Faj**Irodalom**

<i>Solanum doddsii</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al.</i> (1998)
<i>S. dulcamara</i>	<i>Thornberry</i> (1966)
<i>S. edinense</i>	<i>MacLeod</i> (1962)
<i>S. ehrenbergii</i>	<i>Horváth</i> (1968c)
<i>S. eleagnifolium</i>	<i>MacLeod</i> (1962)
<i>S. etuberosum</i>	<i>Valkonen et al.</i> (1992)
<i>S. famatinae</i>	<i>Horváth</i> (1979)
<i>S. fendleri</i>	<i>MacLeod</i> (1962)

<i>S. fernandezianum</i>	Valkonen et al. (1992)
<i>S. flahaultii</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. gandarillasii</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. gibberulosum</i>	Easton et al. (1958)
<i>S. giganteum</i>	Beczner et al. (1984)
<i>S. gigantophyllum</i>	Easton et al. (1958)
<i>S. gonyocalyx</i>	Rothacker és Witt (1958)
<i>S. gourlayi</i>	Horváth (1968c)
<i>S. gracile</i>	Anderson és Corbett (1957)
<i>S. guerreroense</i>	Rothacker és Witt (1958)
<i>S. hannemanii</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. herrerae</i>	Webb és Hougas (1959)
<i>S. hjertingii</i>	Horváth (1968c)
<i>S. hondelmannii</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. horivitzii</i>	MacLeod (1962)
<i>S. hougasii</i>	Horváth (1968c)
<i>S. huancabambense</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. incamayoense</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. indigena</i>	Monasterios de la Torre (1966)
<i>S. infundibuliforme</i>	Rothacker és Witt (1958)
<i>S. integrifolium</i>	Stelzner és Schwalb (1942/43)
<i>S. jamesii</i>	MacLeod (1962)
<i>S. jasminoides</i>	Badami és Kassanis (1959)
<i>S. jujugense</i>	MacLeod (1962)
<i>S. kesselbrenneri</i>	Easton et al. (1958)
<i>S. khasianum</i>	Marco (1987)
<i>S. kurtzianum</i>	Webb és Hougas (1959)
<i>S. laciniatum</i>	Thomson (1979)
<i>S. lanciforme</i>	MacLeod (1962)
<i>S. leptophyes</i>	Horváth (1969a)
<i>S. lesteri</i>	Horváth et al. (1988)
<i>S. lignicaule</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. limbaniense</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. macmillanii</i>	Rothacker és Witt (1958)
<i>S. macolae</i>	MacLeod (1962)

Család/Faj	Irodalom
<i>Solanum maglia</i>	Webb és Hougas (1959)
<i>S. mammosum</i>	Barradas et al. (1979)
<i>S. marinasense</i>	Horváth et al. (1988)
<i>S. medians</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. megistacrolobum</i>	Webb és Hougas (1959)
<i>S. melongena</i>	Sastry et al. (1974)
<i>S. microdontum</i>	Rothacker és Witt (1958)
<i>S. miniatum</i>	Stelzner és Schwalb (1942/43)
<i>S. mochiquense</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)

<i>S. multidissectum</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. neocardenasii</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. neonawkesi</i>	Horváth (1981b)
<i>S. neorossii</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. nigrum</i>	Salaman (1938)
<i>S. nigrum</i> var. <i>judaicum</i>	Eskarous et al. (1983)
<i>S. nodiflorum</i>	Smith és Dennis (1940)
<i>S. ochroleucum</i>	Horváth (1969a)
<i>S. olgae</i>	Horváth (1987)
<i>S. opacum</i>	Horváth (1981b)
<i>S. oplocense</i>	Horváth et al. (1988)
<i>S. ottonis</i>	Horváth (1987)
<i>S. oxycarpum</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. palinacanthum</i>	Chagas et al. (1978)
<i>S. pampasense</i>	Webb és Hougas (1959)
<i>S. papita</i>	Horváth et al. (1988)
<i>S. parodii</i>	MacLeod (1962)
<i>S. phureja</i>	Rothacker és Witt (1958)
<i>S. pinnatisectum</i>	Webb és Hougas (1959)
<i>S. piurae</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. platense</i>	Horváth (1987)
<i>S. polyadenium</i>	Easton et al. (1958)
<i>S. polytrichon</i>	Villalon (1987)
<i>S. punae</i>	MacLeod (1962)
<i>S. qutense</i>	Horváth (1987)
<i>S. racemigerum</i>	Horváth (1969a)
<i>S. raphanifolium</i>	Webb és Hougas (1959)
<i>S. repandum</i>	Bode (1968)
<i>S. rigescens</i>	Horváth (1987)
<i>S. robustum</i>	MacLeod (1962)
<i>S. rostratum</i>	Pontis és Feldman (1963)
<i>S. rybinii</i>	Easton et al. (1958)
<i>S. saltense</i>	Easton et al. (1958)
<i>S. sambucinum</i>	Rothacker és Witt (1958)

Család/Faj**Irodalom**

<i>Solanum sanctae-roseae</i>	Webb és Hougas (1959)
<i>S. saponaceum</i>	Horváth (1987)
<i>S. scabrum</i>	Horváth (1987)
<i>S. schickii</i>	Bode (1968)
<i>S. schreiteri</i>	Bode (1968)
<i>S. setulosistylum</i>	Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. simplicifolium</i>	Webb és Hougas (1959)
<i>S. sinaicum</i>	Horváth (1981b)
<i>S. sisymbriifolium</i>	Butzonitch et al. (1984)
<i>S. sodomaeum</i>	Stelzner és Schwalb (1942/43)

<i>S. soukupii</i>	<i>Webb és Hougas (1959)</i>
<i>S. sparsipilum</i>	<i>Webb és Hougas (1959)</i>
<i>S. stenototum</i>	<i>Webb és Hougas (1959)</i>
<i>S. stoloniferum</i>	<i>Easton et al. (1958)</i>
<i>S. subtilis</i>	<i>MacLeod (1962)</i>
<i>S. sucrense</i>	<i>Webb és Hougas (1959)</i>
<i>S. symonii</i>	<i>Horváth (1987)</i>
<i>S. tarijense</i>	<i>Webb és Hougas (1959)</i>
<i>S. topiro</i>	<i>Horváth (1981b)</i>
<i>S. toralpanum</i>	<i>Webb és Hougas (1959)</i>
<i>S. trifidum</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al. (1998)</i>
<i>S. tuberosum</i>	<i>Smith (1931b)</i>
<i>S. venturii</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al. (1998)</i>
<i>S. vernei</i>	<i>Rothacker és Witt (1958)</i>
<i>S. verrucosum</i>	<i>Webb és Hougas (1959)</i>
<i>S. viarum</i>	<i>Chagas et al. (1978)</i>
<i>S. villosum</i>	<i>Webb és Hougas (1959)</i>
<i>S. violaceimarmoratum</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al. (1998)</i>
<i>S. virgultorum</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al. (1998)</i>
<i>S. weberbaurei</i>	<i>Horváth et al. (1988)</i>
<i>S. wittmackii</i>	<i>MacLeod (1962)</i>
<i>S. xanthocarpum</i>	<i>Suteri et al. (1979)</i>
<i>S. yungasense</i>	<i>Ruiz De Galarreta et al. (1998)</i>

TROPAEOLACEAE

Tropaeolum majus *Suteri et al. (1979)*

UMBELLIFERAE

Apium graveolens *Khatri és Sekhon (1974)*

VIOLACEAE

Viola tricolor *Khurana et al. (1979)*

A PVY^{NTN} legfontosabb természetes gazdanövénye a burgonya (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*). Számos vizsgálatot végeztek az egyes burgonyafajták fogékonyságának a megállapítására, amelynek során megállapítást nyert, hogy az egyes fajták között jelentős különbségek vannak (*Beczner et al. 1984, Weidemann 1985, Wright 1992, Schiessendoppler 1993, Kerlan 1993, Kuš 1995, 1998, Pepelnjak 1995, Wolf et al. 1998*).

Ausztriában igazolták a *Chenopodium album* természetes fogékonyságát az új vírustörzssel szemben (*Schiessendoppler* 1993).

Szlovéniában megfigyelték, hogy a PVY^{NTN} nemcsak burgonyát, hanem különböző paradicsomfajtákat is megfertőzött. A paradicsomon nekrózist, érnekroízist, levélhullást és törpülést állapítottak meg (*Pepelnjak* 1993). Szántóföldön, termesztett paradicsomon Ausztriában is kimutatták a PVY^{NTN} jelenlétét (*Schiessendoppler* 1998).

2.5 Diagnosztika, szimptomatológia

2.5.1 Makroszimptómák

A lokális, vagy elsődleges tünetek (primer szimptómák) a növények inokulált levelein jelennek meg és általában klorotikus, nekrotikus foltok vagy szabályos léziók formájában jutnak kifejezésre (Horváth 1972a) (5. ábra).



5. ábra. A PVY^{NTN} törzs által okozott „tintafolt” tünetek burgonyán

A primer szimptómák inkubációs ideje a PVY és a *Chenopodium amaranticolor* gazda-vírus kapcsolatban 5-6 nap (Horváth 1972a). A szisztemikus vagy másodlagos tünetek (szekunder szimptómák) nem a növény inokulált levelein, hanem egyéb részein jönnek létre, a vírusnak a növényben történő szétterjedése után. A szisztemikus tünetek megjelenése a PVY és a *Nicotiana tabacum* vírus-gazda kapcsolatban az

inokuláció után általában 7-10 nap múlva, a *Capsicum annuum* esetében pedig 20-25 napon belül történik (Horváth és Solymosy 1962, Horváth 1972a) (6. ábra).



6. ábra. A PVY^{NTN} törzs által okozott érkivilágosodás tünetek paprikán
(A: kontroll, B: fertőzött növény)

A vírusfertőzés hatására létrejövő tünetek meglehetősen nagy változatosságot mutatnak. A PVY^O *Nicotiana tabacum* növényen többnyire szabályos mozaik tüneteket idéz elő, de ezen kívül még érkivilágosodás és érszalagosodás is megfigyelhető. A vírus nekrotikus törzsei a dohányon érbarnulást, érnekrózist okoznak (Horváth és Solymosy 1962, Horváth 1972a).

A PVY gyakran más vírusokkal [burgonya X-vírus (potato X *potexvirus*, PVX), burgonya levélsodródás vírus (potato leafroll *polerovirus*, PLRV)] együtt fertőzi a növényt, ezért a kórokozó megismerésének szempontjából lényeges a PVY más vírusoktól való elkülönítése. Az egyes vírusok és vírustörzsek elkülönítésére alkalmazott elterjedt módszer a differenciáló tesztnövények alkalmazása (Horváth és Solymosy 1962, Horváth 1963, 1967c, 1967d, De Bokx és Huttinga 1981, Salazar 1996). A *Datura stramonium* PVY-al nem fertőzhető (extrém rezisztens) ezért felhasználható mint differenciáló tesztnövény a PVY és a PVX elkülönítésére. Ilyen differenciáló tesztnövény a *Nicotiana sylvestris*, amely a PVY-nal és a dohány mozaik vírussal (tobacco mosaic *tobamovirus*, TMV) szemben lokálisan és szisztemikusan is fogékony a paradicsom mozaik vírussal (tomato mosaic *tobamovirus*, ToMV) szemben pedig csak lokális fogékonyságot mutat (7. ábra).



7. ábra. A PVY^{NTN} törzs által okozott mozaik tünetek *Nicotiana glauca* tesztnövényen

A PVY^{NTN} a fogékony burgonyafajták gumóin és a bogyóin gyűrűs nekروزist okoz, a leveleken nekروزis, mozaikfoltosság, érbarnulás, érrelhalás jelentkezik. Megfigyelhető még levélhullás, hajtáscsúcselhalás és a növények fejlődésben történő visszamaradása (Beczner *et al.* 1982, 1984, Weidemann 1985, Steinbach és Hamann 1989, Horváth *et al.* 1991). A gyűrűs nekروزis színe a világosbarnától a sötétbarnáig változhat és a gumó húzába 3-7 mm mélységben hatol be. Ezek a tünetek többnyire csak július második felétől észlelhetők és szeptember végére teljesen kifejlődnek (Steinbach és Hamann 1989). A gumó tárolása során a tünetek erősödnek, amely feltehetően összefüggésben van egyéb kórokozók jelenlétével is (szinergizmus).

A tünetek megjelenése és kifejlődése nagymértékben függ a fajtától (*Weidemann 1985*).

Vizsgálták a PVY^{NTN} törzssel fertőzött burgonya élettani jellemzőit és azok szerepét a tünetek kialakulásában. Megállapították, hogy a citokinin anyagcsere szoros kapcsolatban áll a tünetek megjelenésével, feltehetően gátlólag hat a vírus replikációjára ezáltal a tünetek kifejeződésére is (*Ravnikar et al. 1995, Dermastia 1995*).

A PVY^{NTN} fertőzés hatására a merisztémában csökken az osztódás aktivitása és zavart szenved a differenciálódás folyamata is és ezáltal morfológiai elváltozások jönnek létre (*Dolenc és Dermastia 1998*).

Valkonen (1997) megállapította, hogy a PVY esetében a hiperszenzitív reakció (HR) kialakulására hatással van a hőmérséklet. A *Pito* burgonyafajtajával végzett kísérletek során azt tapasztalták hogy 16-18 °C alatti hőmérsékleten hiperszenzitív reakció (nekrotikus léziók, érnekrózis) alakult ki az inokulált leveleken, míg 19-24 °C feletti hőmérsékleten a vírusra jellemző lokális és szisztemikus tünetek (mozaikosodás, levélhullás) fejlődtek ki.

2.5.2 Diagnosztikai növényfajok

Nicotiana glutinosa. Foltosodást mutat, a vírustörzstől függően, 2-3 héttel az inokulációt követően.

N. tabacum. Minden törzs megbetegíti. Az N törzs érkivilágosodást és 2 héttel az inokuláció után érnekrózist okoz. A *Samsun NN* és a *White Burley* dohányt alkalmazzák differenciáló teszt növényként az N és az O törzsek elkülönítésére. A N törzs érkivilágosodást ezt követően szórt fehéres vagy barnás nekrotikus léziókat okoz. A főerek a fertőzést követően barnulnak, elhalnak. Ezzel szemben az O törzs nekrotikus tüneteket nem okoz, így csak mozaikfoltok jelennek meg a fent említett dohányfajták levelein.

S. tuberosum. A C vírustörzs lokális léziókat idéz elő a *Duke of York* fajtán az N és az O törzsek nem. A PVY^{NTN} törzs gyűrűsnekrózist idéz elő a *Vital* és a *Murillo* fajták gumóin, ezért ezek a fajták mint teszt növények felhasználhatók az NTN törzs kimutatására (*Wolf* és *Horváth* 2000).

Tinantia erecta. A PVY fertőzés hatására szisztemikus foltosodást mutat. Ez a növény a burgonya aukuba mozaik vírussal (potato aucuba mosaic *potexvirus*, PAMV), a burgonya M-vírussal (potato M *carlavirus*, PVM) és a burgonya S-vírussal (potato C *carlavirus*, PVS) szemben extrém rezisztens (*Horváth* 1979).

2.5.3 Propagatív növényfajok

Nicotiana tabacum cv. *Samsun NN* és a *Nicotiana tabacum* cv. *Xanthi-nc* a vírus felszaporítására legalkalmasabb gazdanövény.

2.5.4 Lokális-léziós tesztnövények

Chenopodium amaranticolor, *C. quinoa* (Horváth 1963), *Physalis floridana*, *Solanum tuberosum* (cvs *Duke of York*, *Saco*), és néhány *Lycium* faj (Horváth 1972b, 1991).

A *Solanum demissum* 'Y' és *S. demissum* x *S. tuberosum* 'A6' növények és a *S. demissum* (P.I. 230579) a PVY minden törzsével szemben nekrotikus lokális léziókkal reagálnak (Zschütting és Horváth 1968, Horváth 1990b).

2.5.5 Mikroszimptomák

A PVY-al fertőzött sejtekben a *potyvirusokra* általánosan jellemző tú vagy forgókerék zárványok (pinwheels) jelennek meg (Edwardson *et al.* 1984). A PVY víruspartikulumok a sejtben a Golgi-apparátus, endoplazmatikus-retikulum és a mitokondrium köré sorokban csoportosulnak (Edwardson 1974). A PVY^{NTN} törzs fertőzése esetében is kimutatták a *potyvirusokra* jellemző túkerék zárványokat és amorf

zárványokat a burgonya sejtek citoplazmájában (*Garbaczewska et al.* 1998).

2.5.6 Szerológiai módszerek

A vírusok meghatározásában a szerológiai módszerek a legelterjedtebbek.

Az *Ouchterlony* (1968) által kidolgozott technika alkalmazásával Na-lauril szulfát (SDS) jelenlétében lehetséges a virion proteinek és a vírusok által indukált fehérje zárványtestek kimutatása és ezen módszerrel a rokon vírusok vagy vírustörzsek között további keresztreakciókat is ki lehet mutatni (*Gooding és Bing* 1970).

A PVY szerológiai kimutatása monoklón és poliklón antitestekkel történhet. A PVY^{NTN} poliklón antitesttel más PVY törzsekkel együtt biztosan kimutatható, de azoktól nem különíthető el. A köpenyfehérje szerkezetében eltérést mutató (eltérő antigének) törzsek elkülönítése csak monoklón antitestekkel lehetséges. Monoklón antitestekkel az eltérő szerkezetű epitópok miatt az O, C és az N törzsek elkülöníthetőek, az N és az NTN törzsek esetében - a közel azonos köpenyfehérje felépítés következtében - ez az eljárás nem alkalmazható (*Gugerli és Fries* 1983, *Hataya et al.* 1994, *Boudazin et al.* 1995). A vírustörzs meghatározására használható monoklón antitest előállítására a PVY^{NTN} azonosítására nem

lehetséges, ugyanis a PVY^N és a PVY^{NTN} törzsek köpenyfehérje szerkezete közel azonos (*Dalmay és Balázs 1990, McDonald et al. 1997*).

Canto et al. (1995) monoklón antitesteket készítettek számos PVY izolátum helper komponens-proteáz (HC-Pro) fehérjéivel szemben. Vizsgálataik során megállapították, hogy ezeknek az antitesteknek a szerológiai alkalmazásával a PVY^O és PVY^N törzscsoportba tartozó törzsek biztosan elkülöníthetők.

A PVY poliklón antitestekkel biztosan kimutatható, a törzsek és törzs alcsoportok elkülönítése PCR technikával lehetséges. A PVY és törzseinek kimutatására jelenleg a leggyakrabban alkalmazott módszer a DAS ELISA (Double Antibody Sandwich Enzyme-Linked Immunosorbent Assay) teszt (*Clark és Adams, 1977*).

2.5.7 Molekuláris biológiai módszerek

A közel azonos köpenyfehérje felépítésű vírustörzsek azonosítása csak a nukleinsav alapján lehetséges fajlagos kezdő szekvenciákkal, PCR technikával (*Singh és Singh 1997*). A PVY^{NTN} egyéb PVY törzsektől PCR technikával különíthető el, melynek alapja a genomi RNS eltérése az egyes vírustörzsek között (*Thole et al. 1993*). Az NTN törzs meghatározása RT-PCR vizsgálattal történik. Az elkülönítés alapját képező szakaszok az 5' vég nem kódoló régióját és a P1 fehérje gént tartalmazzák (*Tordo et al. 1995, Weidemann et al. 1995, Weilguny és*

Singh 1998). Az RT-PCR eljárás lényege, hogy kezdő lépésként a vírus RNS-ről egy komplementer DNS másolatot készítenek. Egyes vizsgálatoknál ez IC-PCR eljárás is lehet, amelynél a virionok megkötése (monoklón antitestekkel) egy szerológiai (antigén-ellenanyag) reakcióval történik és ezzel leegyszerűsíthető a vírustisztítási folyamat (*Weidemann et al. 1995*). Több *potyvirus* nukleotid sorrendjének az elemzésével megállapították, hogy a P1 fehérjét a P3 fehérjét és a köpenyfehérje (CP) N terminális részét kódoló régiók mutatják a legnagyobb változékonyságot, ezért felhasználhatóak a különbségek alapján történő összehasonlításra (*Shukla et al. 1991, Ward et al. 1994*).

A PCR eljárást alkalmazzák még a mintában lévő ismeretlen PVY törzs azonosítására is (*YoungHee et al. 1997*), de ez esetben olyan kezdő szekvenciákat alkalmaznak, amelyek felismerik minden PVY törzs nukleinsavát.

Filogenetikailag a PVY^{NTN} a PVY^N törzs alcsoportja (*Van Der Heuvel et al. 1994*). A rokonsági fok és ennek alapján a filogenetikai törzsfá megállapítása a nukleotid sorrend összehasonlításával, azok eltérése alapján matematikai-statisztikai analízissel lehetséges (*Felsenstein 1988*). A filogenetikai rokonság megállapítására dolgozták ki a Neighbor programot (*Felsenstein 1991*).

2.6 Védekezés

2.6.1 Genetikai védekezés

2.6.1.1 Hagyományos növénynevelés

A negatív és a pozitív szelekció gyakran alkalmazott módszer a vírusmentesség fenntartására és vírusmentes nemesítői anyag létrehozására. Ezeknek a módszereknek a lényege a fertőzött egyedek kizárása a termesztésből vagy az egészséges egyedek kiemelése és továbbzaporítása. Hagyományos keresztezési eljárásokkal fáradságos nemesítői munkával rezisztens növényfajok vagy fajták felhasználásával, nemesíthető a fogyasztási igényeket kielégítő, gazdaságosan termeszthető a vírusbetegségekkel szemben ellenálló új fajta (Ross 1986).

A vírusokkal szembeni védekezés leghatékonyabb módja rezisztens fajták termesztése, amelynek alapja a rezisztenciára nemesítés (Ross 1986).

A PVY^{NTN} törzs az egyéb vírustörzsekkel szemben eddig rezisztens burgonyafajtákat is megtámadja, ezért rezisztencia áttörő törzsként ismert (Beczner et al. 1984, Weidemann 1985, Le Romancer et al. 1993).

Rezisztens fajták előállításának alapja a rezisztenciaforrások (többnyire vad növények) feltárása, a rezisztenciagének azonosítása, valamint ezeknek a gének bejuttatása a kultúrfajtákba (Horváth 1984b, 1988, Ross 1986, Valkonen 1994) (5. táblázat). Ez utóbbi történet

hagyományos keresztezéssel, vagy újabban bitechnológiai módszerek segítségével.

5. táblázat. A PVY-nal szemben rezisztens növényfajok

Rezisztens fajok	Rezisztenciagének	Irodalom
<i>Capsicum annuum</i>	y ^a	Cook és Anderson (1960)
<i>C. annuum</i>	y ^a	Cook (1963), Nagai (1971), Nagai és Smith (1968)
<i>C. chinense</i>	v ¹ , v ²	Simmonds és Harrison (1959)
<i>C. angulosus</i>		Singh és Chenulu (1985)
<i>C. barbatum</i>		Horváth (1984a)
<i>C. cardenasii</i>		Horváth (1984a)
<i>C. eximium</i>		Horváth (1984a)
<i>C. flexuosum</i>		Horváth (1986)
<i>C. microcarpum</i>		Singh és Chenulu (1985)
<i>C. pubescens</i>		Horváth (1984a)
<i>Datura stramonium</i>		Horváth (1984a)
<i>Lycopersicon chilense</i>		Thomas (1981)
<i>L. hirsutum</i>	1 recesszív	Thomas (1981), Thomas és McGrath (1988)
<i>L. peruvianum</i>		Thomas (1981)
<i>L. pimpinellifolium</i>		Thomas (1981)
<i>Nicotiana benavidesi</i>	1 domináns	Berbec és Glazewska (1988)
<i>N. knightiana</i>		Sievert (1972)
<i>N. lequiana</i>		Sievert (1972)
<i>N. miersii</i>		Sievert (1972)
<i>N. noctiflora</i>		Sievert (1972)
<i>N. otophora</i>		Sievert (1972)
<i>N. raimondii</i>		Berbec (1988)
<i>N. thyrsoflora</i>		Sievert (1972)
<i>N. tabacum</i>		Endemann (1955), Sievert (1972)
<i>N. tomentosa</i>		Sievert (1972)
<i>N. wigandioides</i>		Sievert (1972)
<i>Solanum abacayense</i>		Ruiz De Galarreta <i>et al.</i> (1998)
<i>S. acaule</i>		Ruiz De Galarreta <i>et al.</i> (1998)
<i>S. andeanum</i>		Ruiz De Galarreta <i>et al.</i> (1998)
<i>S. brachistotrichum</i>		Ruiz De Galarreta <i>et al.</i> (1998)
<i>S. brevidens</i>		Gibson <i>et al.</i> (1990), Valkonen <i>et al.</i> (1992),
Rezisztens fajok	Rezisztenciagének	Irodalom
<i>S. brevidens</i>		Horváth <i>et al.</i> (1996),

<i>S. cardiophyllum</i>		Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>Solanum chacoense</i>	Ny _{chc}	Webb és Hougas (1959)
<i>S. chacoense</i>		Christoff (1958)
		Ross (1961),
		Webb és Hougas (1959),
		Webb és Shultz (1961)
<i>S. chaucha</i>		Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. demissum</i>	Ny _{dms}	Cockerham (1970)
<i>Solanum demissum</i>		Ross (1961), Bősze et al. (1996),
		Warwick és Demski (1988),
		Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. etuberosum</i>		Valkonen et al. (1992)
<i>S. fendleri</i> ssp. <i>arizonicum</i>		Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. fernandezianum</i>		Valkonen et al. (1992)
<i>S. hougasii</i>	Ry _{hou}	Cockerham (1970)
<i>S. microdontum</i>	Ry	Cockerham (1970)
<i>S. multiinterruptum</i>		Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. pascoense</i>		Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. phureja</i>		Webb és Hougas (1959)
<i>S. pinnatisectum</i>		Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. polytrichon</i>		Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. sanctae-rosae</i>		Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. stoloniferum</i>	Ry, Ryn	Ross (1961)
<i>S. stoloniferum</i>	Ry _{sto} , Ry _{sto} ⁿ⁻¹ , Ry _{sto} ^{na}	Cockerham (1970)
<i>S. stoloniferum</i>	Ry _{stor} ^{na} , Ryn _{sto} ⁿ⁻² , Na _{sto}	Cockerham (1970)
<i>S. stoloniferum</i>		Horváth és Wolf (1994, 1996),
		Horváth (1995b),
		Bősze et al. (1996),
		Ruiz De Galarreta et al. (1998)
<i>S. sambucinum</i>		Webb és Hougas (1959)
<i>S. tuberosum</i>		Bagnall és Bradley (1958),
		Cociu et al. (1984),
		Webb és Shultz (1961)
<i>S. tuberosum</i>	Na _{tbr} , Nc _{sto}	Cockerham (1970)
<i>S. verrucosum</i>		Webb és Hougas (1959)

A fent felsorolt rezisztenciaforrásokban fellelhető gének a hiperszenzitív rezisztencia és az extrém rezisztencia kialakításában vesznek részt.

A rezisztenciára történő nemesítés szempontjából fontosnak mutatkoznak a *Solanum stoloniferum* különböző származékai, amelyet

korábbi vizsgálatok is megerősítene (Horváth és Wolf 1991, 1995, Barker 1996, Bősze et al. 1996). Horváth (1990a, 1995b), Horváth és Hoekstra (1989, 1990), Ritter et al. (1998) több botanikailag új vad *Solanum* fajjal és számos burgonyapatogén vírussal végeztek vizsgálatokat.

Ismert, hogy a *Solanum stoloniferum* Ry rezisztenciagénjével rendelkező növények immunisak a PVY^{NTN} fertőzéssel szemben (Lönhárd et al. 1995).

2.6.1.2 Biotechnológiai módszerek alkalmazása

Cockerham (1970) ismerte fel először *Solanum stoloniferum* vad fajban a PVY-nal szemben rezisztenciát hordozó Ry_{sto} gént. Ry_{sto} génnel transzformált burgonya növények rezisztensnek bizonyultak a PVY fertőzésével szemben, a kórokozó jelenlétét a transzformált növényben sem szimptomatológiailag, sem bioteszttel, sem szerológiailag, sem pedig PCR eljárással nem lehetett kimutatni (Hinrichs et al. 1998).

A kórokozótól származtatott rezisztencia kialakítására gyakran alkalmazott módszer a köpenyfehérjét kódoló gén beépítése a növényi genomba (Lawson et al. 1990, Kollar et al. 1993, Malnoe et al. 1994, Smith et al. 1994, 1995, Sudarsono et al. 1995, Rousselle et al. 1997). Stark és Beachy (1989) transzgén dohánynövényt hoztak létre, amelybe a dohányra nem patogén szója mozaik vírus (soybean mosaic *potyvirus*, SbMV) köpenyfehérje génjét építették be. A kísérlet eredményeként az

így előállított növények két szerológiailag különböző, de a dohányra patogén *potyvirus*s (PVY és TEV) szemben rezisztensek voltak.

Van Der Heuvel et al. (1994) kísérleteket végeztek transzgenikus rezisztens növények előállítására. Az így létrehozott dohánynövények rezisztensek voltak a PVY^{NTN} vírussal történő fertőzéssel szemben.

Zhang et al. (1997) transzgenikus burgonya növényeket állítottak elő *Favorita* és *Tiger Head* fajtákból, amelyek a PVY és a PLRV köpenyfehérje génjét tartalmazták. A növényeket mechanikailag mesterségesen valamint *Myzus persicae* levéttetű vektor segítségével, PVY-al és PLRV-vel inokulálták. A fertőzés eredményességét DAS-ELISA módszerrel vizsgálták. Megállapították, hogy a transzformált növényekben a PVY koncentráció 52,5-90%-al alacsonyabb volt mint a kontrollként használt növényekben.

Malnoe et al. (1997) PVY köpenyfehérje gént tartalmazó transzgenikus *Bintje* burgonyafajtával végzett kísérletek során megállapította, hogy vírusfertőzés esetén nagy a vírus rekombinánsok létrejöttének a valószínűsége.

A PVY^N törzs köpenyfehérje génjét hordozó transzgen *Bintje* burgonyafajtát PVY^O törzsszel fertőzték. Megállapították, hogy a PVY^O vírus a replikációja során PVY^N köpenyfehérjébe enkapszidálódik (*Farinelli et al.* 1999).

Kísérleteket végeztek a PVY replikáz génjének a beépítésével, ezek során megállapították, hogy az így kialakított rezisztencia specifikus csak a felhasznált izolátummal szemben biztosít védelmet a vírusreplikáció gátlásával (*Audy et al.* 1994, *Kim et al.* 1996).

Dohány protoplastba a PVY teljes genomjának DNS másolatát (cDNS) ültették be. A regenerált transzgénikus növények közül 5 rezisztens vonalat sikerült izolálni (*Legavre et al. 1994*).

A PVY P1 génjét vitték át Pito burgonyafajtába és ezek a növények rezisztensnek bizonyultak az eredetileg felhasznált vírussal szemben (*Maki-Valkama et al. 1996*). A transzgénikus úton előállított rezisztencia perspektivikus, de a fenn álló ökológiai veszélyei miatt csak laboratóriumi kísérletekben alkalmazható.

2.6.2 Keresztvédetség (cross protection)

A keresztvédetség egy olyan védekezési forma, amelynek során ugyanahhoz a vírusfajhoz tartozó gyengébb vírustörzs megakadályozza egy súlyosabb törzs fertőzését ugyanabban a gazdanövényben. A PVY törzscsoportjaival végzett kísérletek során megállapították, hogy a gyengébb törzsek (C-törzs, normál v. O-törzs) nem nyújtanak védelmet a virulensebb törzsekkel (anomale v. An-törzs, dohányérbarnulás v. N-törzs) szemben (*Horváth 1969c*).

A PVY négy fő törzscsoportjával (O, C, N, An) szemben (*Horváth 1966c, 1966d, 1967a, 1967b*) vizsgálták a keresztvédetség kialakulásának a lehetőségét. A kísérlethez *Nicotiana tabacum* cv. *Xanthi-nc* növényeket használtak. Az első inokulációt követő 10-14. napon fertőzték felül a növényeket a Mona Lisa és a Rosalie

burgonyafajtákból származó PVY^{NTN} izolátumokkal. Megállapították, hogy a PVY egyetlen törzscsoportja sem nyújtott védelmet PVY^{NTN} izolátumokkal szemben (Beczner *et al.* 1984). A keresztvédetség a gyakorlatban nem alkalmazható a PVY^{NTN} törzsével szemben.

2.6.3 Agrotechnikai védekezés

A burgonya nemesítése és termesztése során alapvető az egészséges és fertőzésmentes vetőgumó használata (Horváth 1972a, Ross 1986).

Az egészséges burgonya termesztéséhez figyelembe kell venni a természeti adottságokat. A vetőgumó termesztés esetén szükséges az izolációs távolság betartása mert a gyakorlatban már 2-3 km-es izolációs sáv védelmet nyújt a vektorok betelepülésétől. Fontos a gyomszabályozás kérdése is, mert számos gyomnövény rezervoárnövénye a PVY-nak (Spaar és Kleinhempel, 1985).

A vírusokkal szembeni preventív megelőzési módszerek közé tartozik a vetési és betakarítási időpontok legkedvezőbb megválasztása. A korai ültetési időpont azzal az előnnyel jár, hogy kedvező időjárási viszonyok között a növények gyorsan fejlődnek és a levéltetvek megjelenésének időpontjára a vírusfertőzéssel szemben már viszonylag kevésbé fogékonyak (korrezisztencia). Késői ültetési időpont esetén már nem számolhatunk tömeges levéltetű-gradációval, amely súlyos fertőzést kialakulásához vezetne (Horváth 1966a, 1966e, 1968a, 1972a, 1999).

A fertőzés továbbterjedése megakadályozható még korai száreltávolítással is. A száreltávolításnak meg kell előznie a vírusnak a gumóba történő transzlokálódását. Ez a módszer a nagyobb hatékonyság érdekében kombinálható a korai ültetéssel. A burgonyatermesztésben széles körben alkalmazott módszer a negatív szelekció, amelynek lényege, hogy a már megfertőződött növényt mielőbb eltávolítják az egészséges növények közül és megsemmisítik. Ezzel a módszerrel a vírus továbbterjedése megakadályozható (Horváth 1967e, 1968a, 1968b, 1972a, 1999).

2.6.4 Kémiai védekezés

Mint ismert, a vírus terjedésében nagy szerepe van a levéltetű vektoroknak, így a vírusok terjedésének megakadályozása a levéltetvek ellen megfelelő időben végzett inszekticides védekezéssel érhető el. Az inszekticides védekezési eljárások különösen laboratóriumokban és üvegházakban hatékonyak. Nagyobb problémát jelent a szabadföldi körülmények közötti védekezés a levéltetvek gradációjának nyomonkövetése az optimális védekezés időpontjának a megválasztása miatt. A nem-perzisztens (stylet-borne) vírusok átvitelét szisztemikus inszekticidekkel nem lehet teljesen meggátolni (Horváth 1972a, 1968b).

Az antibiotikumok levéltetvekre gyakorolt hatását Jayaraj *et al.* (1967) vizsgálta. Kísérleteiben a terramycin 0,2 %-os koncentrációban lényegesen csökkentette az *Aphis fabae* egyedszámát. Az imágók nem

pusztultak el a permetezés hatására, de a termékenységük az első generációban 97 %-al csökkent.

Johnson (1941) a teljes tejjel, a főlözött tejjel és különböző tejszármarékokkal egymagukban vagy emulgeátorokkal végzett kísérletei során ezen anyagok fertőzésgátló tulajdonságát tapasztalta a mechanikailag és vektorokkal átvihető vírusok esetében.

Bradley et al. (1962) szerint szabadföldi kísérleti körülmények között eredményesen lehet védekezni finomított ásványolaj-permetezéssel a PVY ellen. Megállapították, hogy az olaj a permetezések során bejut a sejtközötti járatokba, és a permetezés után mintegy 15 perc múlva már eljut az epidermiszrétegbe a légzőnyílásokig (*Külps* 1968). A vírusátvitel gátlása egyrészt akkor jelentkezik, amikor a levéltetvek szűrő-szívó száj szervükkel átszűrják az olajréteget, valamint amikor az epidermiszsejtek között levő olaj és a vektor szívószáj szerve érintkezik. *Powell et al.* (1998) szerint a táplálkozásgátló komló α sav és komló β sav az ásványi olajjal (Sunoco 7E) ellentétben nem gátolja szignifikánsan a PVY átvitelét.

A szintetikus vírusinhibitorok közül, az 5-azahidouracilt (DHT) a növények könnyen felveszik és az gyorsan transzlokálódik a floem- és xilem szövetekben. A DHT több vírus replikációját gátolja (pl. PVY). Eredményesen alkalmazták 0,15% koncentrációban szabadföldi körülmények között is burgonyában (*Horváth* 1999).

2.7 Vírusmentesítés, terápia

A már fertőződött növények vírusmentesítésére több módszer áll rendelkezésre, de ezek az eljárások csak laboratóriumi körülmények között valósíthatók meg. A hőkezelés során a fertőzött növényeket, ill. azok vegetatív részeit hosszabb ideig a vírusok számára kedvezőtlen hőmérsékleten (36-52 °C) tartják. A hidegkezelés (6 °C) elsősorban a burgonya orsósgumójúságát okozó viroiddal (potato spindle tuber viroid, PSTVd) szemben alkalmazható. A burgonya egy elsődleges levélkezdeményt (levélprimordiumot) is tartalmazó merisztémái a vírusoktól általában mentesek. A mentesség oka feltehetően az, hogy a tenyésztés hatására a sejtek anyagcsere- és növekedési folyamatai megváltoznak, ezáltal a vírusok replikációjához szükséges enzimek nem állnak rendelkezésre, így a vírus szaporodása gátlódik (*Dudits és Heszky 1990*). Újabban a hőterápiát és a merisztématenyésztést együttesen alkalmazzák vírusmentesítésben.

Az alkalmazott kemoterápiás anyagokat *Gáborjányi és Tóbiás (1986a, 1986b)* ismerteti. A kemoterápiában nagy előrelépést jelentett egy szintetikus ribozidnak (nukleozid-analog), a virazolnak vagy más néven a ribavirinnek az alkalmazása. Sterilen szűrve, 205 µM-os koncentrációban alkalmazva a fertőzött burgonyamerisztémák táptalajában, a 100%-os fertőzöttséget 9-29 %-ra sikerült csökkenteni (*Dudits és Heszky 1990*). Ezek a módszerek kombinált alkalmazásuk esetén a leghatékonyabbak.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1 Rezisztenciavizsgálatok

3.1.1 A vizsgálati anyag

3.1.1.1 Növények

Kísérleteket végeztünk a burgonya géncentrumából, Dél-Amerika különböző országaiból származó rövidnappalos gumóképző vad *Solanum* fajok és származékok vírus fogékonyságára, ill. rezisztenciájára vonatkozóan (6. táblázat) (8.-9. ábra). A kísérletekhez a magokat az Egyesült Államokból a Sturgeon Bay-ben lévő burgonya génbankból kaptuk (*Bamberg et al.* 1996). Ezek a *Solanum* fajok és származékok többnyire botanikailag újak és a rezisztencia tulajdonságaik szempontjából ismeretlenek.



8. ábra. Vad *Solanum* fajok változatos gumói



9. ábra. Vad *Solanum* csiranövények

6. táblázat. A vizsgált *Solanum* fajok és származékok eredete

Faj	Származék (PI.)	Származás*	
		Ország	Hely
<i>Solanum achacachense</i> Cárdenas	558032	BOL	-
<i>S. acroscopicum</i> Ochoa	230495	PER	TAC
<i>S. acroscopicum</i> Ochoa	365314	PER	ARE
<i>S. albicans</i> (Ochoa) Ochoa	568914	PER	ANC
<i>S. albicans</i> (Ochoa) Ochoa	568915	PER	CAJ
<i>S. albicans</i> (Ochoa) Ochoa	590888	PER	ANC
<i>S. albicans</i> (Ochoa) Ochoa	590891	PER	ANC
<i>S. albicans</i> (Ochoa) Ochoa	590892	PER	ANC
<i>S. albicans</i> (Ochoa) Ochoa	590893	PER	ANC
<i>S. albicans</i> (Ochoa) Ochoa	590897	PER	ANC
<i>S. albornozii</i> Corell	498206	ECU	LOJ
<i>S. albornozii</i> Corell	561635	ECU	LOJ
<i>S. ambosinum</i> Ochoa	498210	PER	ANC
<i>S. ambosinum</i> Ochoa	498212	PER	ANC
<i>S. ambosinum</i> Ochoa	498213	PER	ANC
<i>S. ambosinum</i> Ochoa	568916	PER	HUO
<i>S. ambosinum</i> Ochoa	568917	PER	PAS
<i>S. andreanum</i> Baker	567819	ECU	SUC
<i>S. arnezii</i> Cárdenas	545846	BOL	CHU
<i>S. arnezii</i> Cárdenas	545847	BOL	CHU
<i>S. arnezii</i> Cárdenas	545880	BOL	CHU
<i>S. arnezii</i> Cárdenas	545958	BOL	CHU
<i>S. blanco-galdosii</i> Ochoa	498214	PER	ANC
<i>S. buesii</i> Vargas	568922	PER	CUZ
<i>S. cacetanum</i> Ochoa	584492	COL	CAQ
<i>S. chancayense</i> Ochoa	338615	PER	LIM
<i>S. chancayense</i> Ochoa	442699	PER	LIM
<i>S. chilliasense</i> Ochoa	567821	ECU	EO
<i>S. clarum</i> Corell	275202	GTM	TOT
<i>S. coelestipetalum</i> Vargas	473354	PER	APU
<i>S. coelestipetalum</i> Vargas	590904	PER	CUZ
<i>S. demissum</i> Lindl.	225711	COL	BOY
<i>S. demissum</i> Lindl.	275207	MEX	CHH
<i>S. demissum</i> Lindl.	347760	MEX	MOR
<i>S. demissum</i> Lindl.	347762	MEX	MEX
<i>S. demissum</i> Lindl.	498016	MEX	MEX
<i>S. demissum</i> Lindl.	545763	MEX	OAX
<i>S. demissum</i> Lindl.	545764	MEX	VER
<i>S. demissum</i> Lindl.	545766	MEX	MEX
<i>S. demissum</i> Lindl.	545767	MEX	MEX
Faj	Származék (PI.)	Származás*	

		Ország	Hely
<i>Solanum demissum</i> Lindl.	558051	MEX	-
<i>S. demissum</i> Lindl.	558386	MEX	MEX
<i>S. demissum</i> Lindl.	558387	MEX	MEX
<i>S. demissum</i> Lindl.	558388	MEX	MIC
<i>S. doddsii</i> Corell	545857	BOL	COC
<i>S. doddsii</i> Corell	545858	BOL	COC
<i>S. doddsii</i> Corell	545859	BOL	COC
<i>S. doddsii</i> Corell	545860	BOL	COC
<i>S. doddsii</i> Corell	545861	BOL	COC
<i>S. dolichocremastrum</i> Bitter	498234	PER	ANC
<i>S. dolichocremastrum</i> Bitter	498235	PER	ANC
<i>S. dolichocremastrum</i> Bitter	498236	PER	ANC
<i>S. dolichocremastrum</i> Bitter	498237	PER	ANC
<i>S. flahaultii</i> Bitter	558111	COL	BOY
<i>S. flahaultii</i> Bitter	570620	COL	CUN
<i>S. flahaultii</i> Bitter	583316	COL	BOY
<i>S. flahaultii</i> Bitter	583317	COL	BOY
<i>S. gardarillasii</i> Cárdenas	265866	BOL	COC
<i>S. gardarillasii</i> Cárdenas	283076	BOL	COC
<i>S. gardarillasii</i> Cárdenas	545862	BOL	COC
<i>S. gardarillasii</i> Cárdenas	545863	BOL	COC
<i>S. gardarillasii</i> Cárdenas	545864	BOL	COC
<i>S. hoopesii</i> Hawkes et K. A. Okada	545881	BOL	CHU
<i>S. hoopesii</i> Hawkes et K. A. Okada	545882	BOL	CHU
<i>S. hypacarthrum</i> Bitter	473477	PER	LIM
<i>S. immite</i> Dunal	458401	PER	LIM
<i>S. immite</i> Dunal	498245	PER	LL
<i>S. incamayoense</i> K. A. Okada et A. M. Clausen	473060	ARG	SAL
<i>S. incamayoense</i> K. A. Okada et A. M. Clausen	473066	ARG	SAL
<i>S. incamayoense</i> K. A. Okada et A. M. Clausen	473067	ARG	SAL
<i>S. incamayoense</i> K. A. Okada et A. M. Clausen	473068	ARG	SAL
<i>S. incamayoense</i> K. A. Okada et A. M. Clausen	473069	ARG	SAL
<i>S. incamayoense</i> K. A. Okada et A. M. Clausen	473070	ARG	SAL
<i>S. irosinum</i> Ochoa	568985	PER	CAJ
<i>S. lignicaule</i> Vargas	275273	PER	CUZ
<i>S. lignicaule</i> Vargas	310993	PER	CUZ
<i>S. lignicaule</i> Vargas	473351	PER	CUZ
<i>S. lignicaule</i> Vargas	498253	PER	CUZ
<i>S. limbaniense</i> Ochoa	473468	PER	-
<i>S. lobbianum</i> Bitter	567840	COL	CAL
<i>S. longicornicum</i> Bitter	208780	CRI	CAR
<i>S. marinasense</i> Vargas	458380	PER	CUZ
Faj		Származék (PL.)	Származás*

		Ország	Hely
<i>Solanum marinasense</i> Vargas	498254	PER	CUZ
<i>S. marinasense</i> Vargas	498255	PER	APU
<i>S. matehualae</i> Hjert. et T. R. Tarn	498050	MEX	SLP
<i>S. matehualae</i> Hjert. et T. R. Tarn	570625	MEX	SLP
<i>S. medians</i> Bitter	310994	PER	LIM
<i>S. medians</i> Bitter	320260	PER	LIM
<i>Solanum scabrifolium</i> Ochoa	365363	PER	HOU
<i>S. sogarandinum</i> Ochoa	365360	PER	ANC
<i>S. solisii</i> Hawkes	473472	ECU	TUN
<i>S. stoloniferum</i> Schltld. et Bouchét	558472	MEX	MEX
<i>S. stoloniferum</i> Schltld. et Bouchét	558473	MEX	OAX
<i>S. stoloniferum</i> Schltld. et Bouchét	558475	MEX	OAX
<i>S. stoloniferum</i> Schltld. et Bouchét	558476	MEX	OAX
<i>S. stoloniferum</i> Schltld. et Bouchét	558477	MEX	MIC
<i>S. subpanduratum</i> Ochoa	498289	VEN	MER
<i>S. sucubunense</i> Ochoa	583320	COL	CAU
<i>S. tarnii</i> Hawkes et Hjert.	498046	MEX	HID
<i>S. tarnii</i> Hawkes et Hjert.	498048	MEX	HID
<i>S. tarnii</i> Hawkes et Hjert.	545742	MEX	VER
<i>S. tarnii</i> Hawkes et Hjert.	545808	MEX	HID
<i>S. tarnii</i> Hawkes et Hjert.	570641	MEX	HID
<i>S. tarnii</i> Hawkes et Hjert.	570642	MEX	HID
<i>S. tundalomense</i> Ochoa	473471	ECU	TUN
<i>S. tundalomense</i> Ochoa	473474	ECU	LOJ
<i>S. tundalomense</i> Ochoa	473475	ECU	LOJ
<i>S. tundalomense</i> Ochoa	473476	ECU	LOJ
<i>S. tuquerrense</i> Hawkes	567849	ECU	CAR
<i>S. tuquerrense</i> Hawkes	583300	ECU	CAR
<i>S. tuquerrense</i> Hawkes	583310	COL	NAR
<i>S. tuquerrense</i> Hawkes	584483	ECU	PIC
<i>S. tuquerrense</i> Hawkes	590926	COL	NAR
<i>S. ugentii</i> Hawkes et K. A.	546030	BOL	CHU
<i>S. ugentii</i> Hawkes et K. A.	546032	BOL	CHU

*ARG: Argentína (SAL: Salta), BOL: Bolívia (CHU: Chuquisaca, COC: Cochabamba), COL: Columbia (BOY: Boyacá, CAL: Caldas, CAQ: Caqueta, CAU: Cauca, CUN: Cundinamarca, NAR: Narino), CRI: Costa Rica (CAR: Cartago), ECU: Ecuador (CAR: Carchi, EO: El Oro, LOJ: Loja, PIC: Pichiancha, SUC: Sucumbios, TUN: Tungurahua), GTM: Guatemala (TOT: Totonicapán), MEX: Mexikó (CHH: Chihuahua, HID: Hidalgo, MEX: Mexico, MIC: Michoacán, MOR: Morelos, OAX: Oaxaca, SLP: San Luis Potosí, VER: Veracruz), PER: Peru (ANC: Ancash, APU: Apurímac, ARE: Arequipa, CAJ: Cajamarca, CUZ: Cusco, HUC: Huánuco, LIM: Lima, LL: La Libertad, PAS: Pasco, TAC: Tacna), VEN: Venezuela (MER: Mérida), -: nem ismert a származási hely

3.1.1.2 Vírus

A fertőzésekhez a vektormentes üvegházunkban *Nicotiana tabacum* *Xanthi-nc* növényeken fentartott PVY^{NTN} törzs Maradona izolatumát használtuk fel. A vírustörzset *Beczner et al.* (1984) izolálta és identifikálta, amelyet a Veszprémi Egyetem, Georgikon Mezőgazdaságtudományi Kar, Növénykórtani és Növényvirológiai Tanszék virológiai üvegházában tartjuk fenn. A fertőzéshez szükséges szövetnedvet, a vírusra jellemző hólyagos mozaik és érnekrózis tüneteket mutató levelekből nyertük, amelyek a növények felső harmadából származtak. A víusról és annak biológiájáról részletesebb információkat az irodalmi áttekintés c. fejezet tartalmazza.

3.1.2 Vizsgálati módszerek

3.1.2.1 Inokuláció és szimptomatológia

A vetőtálcában történő kelést követően a 4-6 leveles *Solanum* növényeket cserepekbe ültettük. A növények neveléséhez homokkal kevert steril "B" típusú virágföldet használtunk. A növényeket 8-10 leveles állapotban virológiai üvegházunkban fentartott vírusizolátumokkal mechanikailag mesterségesen inokuláltuk. A levelekből nyert szövetnedvet 1:1 arányban Sørensen foszfát pufferrel

(6,7 mM, pH 7,2) hígítottuk, majd az e módon előkészített vírust tartalmazó szövetnedvvel minden *Solanum* fajból, ill. származékból 7-7 növényt fertőztünk. Növényenként 4-6 levelet karborundummal beszórtunk, és a vírusokat tartalmazó pufferral hígított szövetnedvvel a leveleket üvegspatula segítségével bedörzsöltük. Az inokulált növények vírussal szembeni magatartását vizuálisan szimptomatológiailag értékeltük. Feljegyeztünk minden az inokulált leveleken jelentkező lokális vagy primer és a nem inokulált növényi részekben jelentkező szisztémikus vagy szekunder tünetet. Az immundiagnosztikai és a molekuláris biológiai módszerek megjelenését megelőzően az egyes vírusok elkülönítése csak a tünettanuk alapján volt lehetséges. Mivel más módszerek nem álltak rendelkezésre ezért ebben az időben a vírusok rendszerezése főképpen az általuk okozott tünetek alapján történt.

3.1.2.2 Szerológiai módszerek

A mechanikai inokulációt követő 5. héten a *Solanum* származékokból görgőspréssel kinyert, mintapufferrel ötszörösére hígított szövetnedvet DAS-ELISA (Double Antibody Sandwich Enzyme Linked Immuno Sorbent Assay) szerológiai módszerrel vizsgáltuk (*Clark és Adams 1977*). A vizsgálatot Boehringer Mannheim és a Loewe Biochemica "Potato Virus Y" kitjeivel azok receptúrája szerint végeztük. A fotometrálas 405 nm-en Labsystems Multiscan RC ELISA readeren

történt. Negatívnak tekintettük azokat a mintákat, amelyek esetében a mért extinkciós értékek nem haladták meg a negatív kontroll extinkciós értékének a kétszeresét.

3.1.2.3 Visszaizolálás (Bioteszt)

A vírus visszaizoláláshoz (back inoculation) *Nicotiana tabacum* cv. *Xanthi-nc* növényeket használtunk. A *Xanthi-nc* dohány a PVY propagatív gazdája. A PVY^{NTN} fertőzés hatására jellegzetes tünetek alakulnak ki: levélhólyagosodás, mozaikfoltosság, érkivilágosodás, amely később nekrotizálódik (érnekrózis) (10. ábra).

A visszaizolálás sok esetben érzékenyebb mint a szerológiai módszerek, mivel a növényben (szövetnedvben) esetleg alacsony koncentrációban jelenlévő vírus a propagatív gazdában felszaporodik és jellegzetes tüneteket okoz, így előfordulhat, hogy az ELISA vizsgálat során negatívnak talált minta a bioteszt során pozitív reakciót ad. A tünettani eredmények értékelése során, negatívnak tekintettük azokat a mintákat, amelyeknél a PVY^{NTN} törzsre jellemző tünetek nem alakultak ki.



10. ábra. A PVY^{NTN} törzs levélhólyagosodás, mozaikfoltosság, érkivilágosodás tünete *Nicotiana tabacum* cv. *Xanthi-nc* tesztnövényen

Extrém rezisztensnek (immunisnak) tekintettük azokat a *Solanum* fajokat ill. származékokat, amelyek a szimptomatológiai vizsgálat során sem lokális sem szisztemikus tüneteket nem mutattak, a szerológiai vizsgálattal a vírus jelenlétét nem tudtuk kimutatni, továbbá a bioteszt eredménye is negatív volt.

3.2 Molekuláris virológiai vizsgálatok

3.2.1 Vizsgálati anyag

Németországból és Magyarország földrajzilag eltérő területeiről, különböző növényeken izolált PVY^{NTN} törzs izolátumokat vizsgáltunk. A németországi izolátumokat a Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen intézmény bocsájtotta rendelkezésünkre. A célunk az volt, hogy a különböző helyről származó NTN-törzs izolátumokat összehasonlítsuk a köpenyfehérje gén és a 3' vég nem kódoló régió nukleotid sorrendjének alapján. Mindez új ismereteket nyújt az egyes izolátumok filogenetikai hovatartozásáról és genetikai variabilitásáról.

Vizsgálataink során a következő izolátumokat alkalmaztuk:

- Ke-9 jelű izolátumot Magyarországon, Zala Megyében, Keszthelyen Murillo burgonyafajtán Wolf István izolálta.
- Ka-2 jelű izolátumot Magyarországon, Hajdó-Bihar Megyében, Kabán Murillo burgonyafajtán Wolf István izolálta.
- D-6 jelű izolátumot Magyarországon, Bács-Kiskun Megyében, Dunaegyházán Murillo burgonyafajtán Wolf István izolálta.
- RM jelű izolátumot Magyarországon, Győr-Moson-Sopron Megyében, Röjtökmuzsajon Murillo burgonyafajtán izoláltam.
- MM jelű izolátumot Magyarországon, Somogy Megyében, Marietapusztán Murillo burgonyafajtán izoláltam.

- PV-0410 jelű izolátumot Németországban Hesse-ben Nicola burgonyafajtán H. L. Weidemann izolálta.
- PV-0446 jelű izolátumot Németországban paradicsomon J. Dalchow izolálta.

3.2.2 Vizsgálati módszerek

3.2.2.1 Össz-nukleinsav kivonás, tisztítás

A tüneteket mutató fiatal *Nicotiana tabacum* cv. *Xanthi-nc* levelekből vett mintát az - RNS-ek sérülékenysége miatt - hűtött eszközökben (jégen) teljes nukleinsav kivonó pufferben feltártuk. A propagatív gazdanövények sejtalkotóit, fehérjéit többlépcsős fenolos majd kloroformos extarkcióval távolítottuk el. Az összes nukleinsav kivonása abszolút alkohollal történt. Szárítást követően a nukleinsavat steril bidesztillált vízben visszaoldottuk és -80°C -on tároltuk.

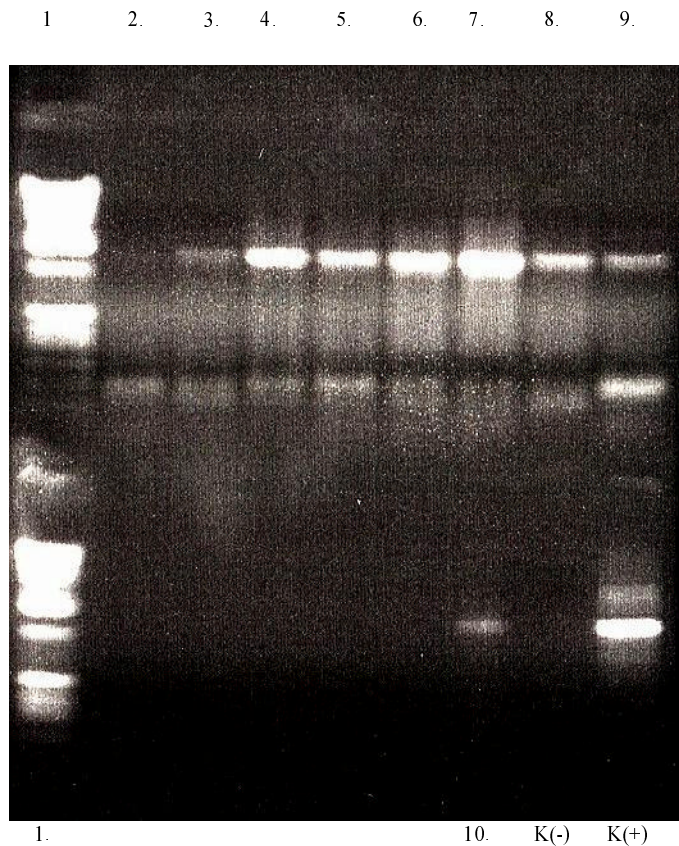
3.2.2.2 DNS másolat (cDNS) készítése reverz transzkripcióval

A tisztított és visszaoldott nukleinsav mintában lévő vírus RNS-ről poli T indító szekvenciákkal (primer) olyan DNS másolatokat hoztunk létre, amelyek komplementerek a vírus RNS nukleotidjaival.

3.2.2.3 Polimeráz láncreakció (PCR)

A vírusgenom köpenyfehérje régiója és a 3' vég nem kódoló régiója az egyes PVY törzsek között a legnagyobb eltérést mutatja. Ezért a PCR reakció során ezt a cDNS szakaszt szaporítottuk fel. A polimeráz láncreakció Perkin Elmer készülékben történt. A köpenyfehérje gén 5' végén 5'-GGG AAT TCC GCG GAA ATG ACA CAA TCG ATG CAG GAG-3', 5'-GGG AAT TCC GCG GAA ATG ACA CAA TTG ATG CAG GAG-3' degenerált primert használtunk, a 3' vég nem kódoló régió végén polyT (5'-CGGGGATCCTCGAGAAGC(T)₁₇-3') primert alkalmaztunk. A reakcióelegy tartalmazta a cDNS-t, a köpenyfehérje gén kiemeléséhez szükséges foszforilált oligonukleotidokat, a Promega cég által gyártott puffereket, a nukleotid keveréket és a hőstabil Taq polimeráz enzimet. A PCR ciklus során a DNS denaturálása (a másodlagos szerkezet fellazítása) 94 °C-on 15 másodpercig történt, az anellálás (a két komplementer DNS szál szétválása) 45 °C-on 30 másodpercig tartott és a polimerizációt (sokszorosítás) 72 °C-on 3 percig

végeztük. A kívánt DNS mintamennyiség eléréséhez ezt a ciklust 40-szer ismételtük. A kapott PCR termékeket gélelektroforézissel ellenőriztük (11. ábra).



11. ábra. A PCR termékek gélelektroforézise

1.: Méret marker, 2.: PVY burgonya izolátum, 3.: Ke-9, 4.: RM, 5.: D-6, 6.: Ka-2, 7.: MM, 8.: PVY^{NTN} Szlovén izolátum, 9.: PV-0410, 10.: PV-0446, K(-): negatív kontroll, K(+): pozitív kontroll

3.2.2.4 A DNS hasítása restrikciós endonukleázokkal

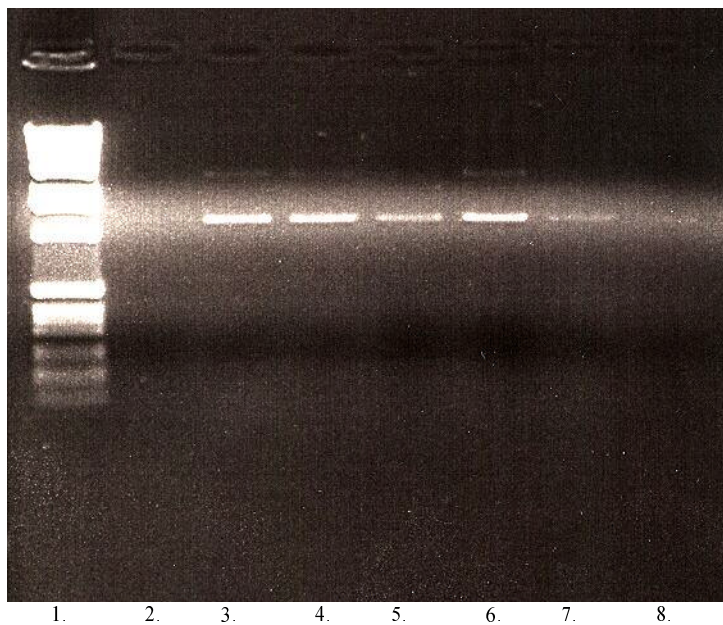
A polimerizációval megsokszorozott nukleinsavat Sac II és Bam HI restrikciós endonukleázokkal hasítottuk. Az enzimes emésztés 37 °C-on 1 órán át tartott.

3.2.2.5 Agarózgél elektroforézis

A hasítás során létrejött DNS-fragmentumokat 1%-os agarózgélben - egyenáramú elektromos térben - elektroforézissel választottuk szét. A DNS molekulák a negatív pólustól a pozitív pólus irányába mozognak. Az elválasztás gyorsasága és a termékek távolsága a DNS fragmentum nagyságától függ. Az elektroforézishez fluoreszcens festék (etidium-bromid) tartalmú agarózgél használtunk. A DNS-molekulák a festék hatására UV fényben láthatóvá váltak. A kívánt sávokat a gélből szikével kivágtuk. A gélsíkokat visszaoldottuk és tisztítottuk. A DNS darabokat (inszert) vizes oldatba vittük.

3.2.2.6 Rekombináns plazmidok előállítása

A DNS szakaszt pBluescript SK+ plazmidba (Stratagene Inc.) (vektor) építettük be, amelyet előzőleg SacII és BamHI restrikciós endonukleázokkal hasítottunk. A defoszforiláció következtében a plazmid nem tudott visszazáródni. A ligáláshoz T4 DNS ligázt használtunk, ami az inszertet az azonos enzimekkel hasított ún. ragadós végekkel beépítette a plazmidba (*Sambrook et al. 1989*) (12. ábra).



12. ábra. A tisztított inszertek ellenőrzése gélelektroforézissel.

1.: Méret marker, 2.: Ke-9, 3.: RM, 4.: D-6, 5.: Ka-2, 6.: MM,
7.: PV-0410, 8.: PV-0446

3.2.2.7 A rekombináns plazmidok baktérium sejtekbe építése

A rekombináns plazmidot *Escherichia coli* DH5 α (Stratagene Inc.) plazmidmentes baktérium sejtekbe építettük be. A kompetens sejtek előállítását, tisztítását valamint a rekombináns plazmidok hősokkal történő sejtbejuttatását *Sambrook et al.* (1989) szerint történt. A baktérium szuszpenziót egyenletesen ampicillin antibiotikumot tartalmazó LB táptalajra vittük. A táptalajon csak azok a baktériumok voltak képesek osztódni amelyek ampicillin rezisztenciagént hordoztak. A lemezekon elhelyezkedő baktérium kolóniákat ún. „blue-white” szelekcióval vizsgáltuk. Azok a baktérium telepek, amelyek kék színűek voltak tartalmazták ugyan a plazmidot, de ebben az esetben az inszert nem épült be a plazmidba. A fehér telepek esetében egy a plazmidban lévő enzimműködésért felelős gén kifejeződése az inszert beépülése miatt gátolt. Ezért a továbbiakban ezeket a baktérium kolóniákat használtuk fel.

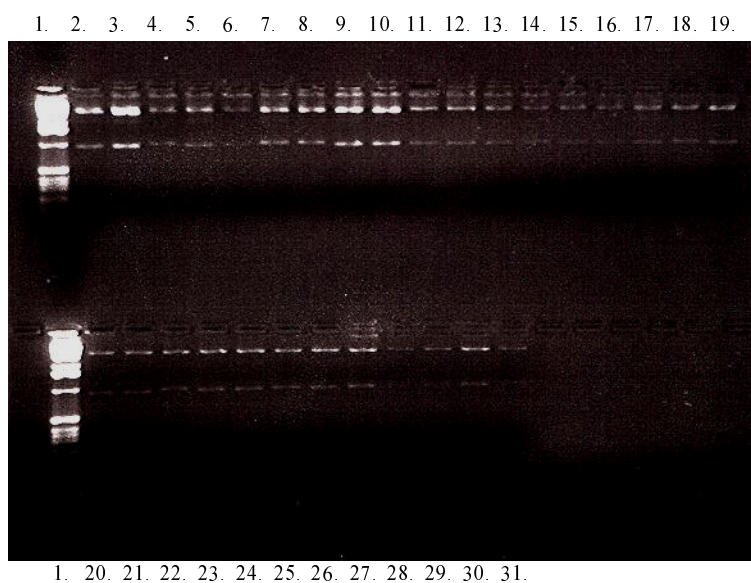
3.2.2.8 A rekombináns plazmidok felszaporítása

Az inszerteket tartalmazó fehér telepeket ampicillin tartalmú folyékony LB táptalajba oltottuk (*Sambrook et al.* 1989). Az *E. coli* baktériumokat egy éjszakán át 37 °C-on rázattuk, így biztosítva a baktériumok optimális életfeltételeit és ezáltal gyors osztódásukat. A

baktériumokkal együtt a bennük lévő rekombináns plazmidok is oly mértékben felszaporodtak (klónozás), hogy megfelelő mennyiséget kaptunk a szekvencia analízishez.

3.2.2.9 A plazmidok tisztítása

Első lépésként centrifugálással elkülönítettük a baktériumsejteket a táptalajtól. A további vizsgálatokhoz szükséges volt a baktériumsejtek elpusztítása, és az oldat tisztítása a sejtörmelékektől és a sejtalkotóktól. Ezt követően a tisztított rekombináns plazmidot SacII és BamHI restrikciós endonukleázokkal emésztettük. Így vizsgálható mennyiségben hozzájutottunk a vírus RNS-ről átírt köpenyfehérje gén DNS másolatához, amelyet a nukleotid sorrend meghatározásához használtunk fel. A tisztított nukleinsavak ellenőrzése gélelektroforézissel történt (13. ábra).



13. ábra. A tisztított DNS gélelektroforézise

1.: Méret marker, 2-5.: Ke-9, 6-9.: RM, 10-14.: D-6, 15-17.: Ka-2,
18-20.: MM, 21-25.: PV-0410, 26-31.: PV-0446

3.2.2.10 A köpenyfehérje gén nukleotid sorrendjének a meghatározása

A tisztított DNS minta nukleotid sorrendjét a Szegedi Biológiai Központban automata szekvenálóval határozták meg. A kapott adatok feldolgozása a "Wisconsin Genetics Computer (GCG) Package Version 9.1." számítógépes programcsomaggal történt. A szekvenciák összehasonlításához az EMBL/GenBank adatbázisát használtuk. A filogenetikai törzsfa megrajzolása a DRAWTREE programmal történt.

4. EREDMÉNYEK

4.1 Rezisztenciavizsgálatok

Kísérleteink során 41 *Solanum* faj 115 származékának vírusfogékonyságát ill. vírusellenállóságát vizsgáltuk a PVY^{NTN} fertőzéssel szemben (7. táblázat).

A vizsgált fajok közül a *Solanum acroscopicum* (PI. 365314), a *S. albornozii* (PI. 498206), a *S. ambosinum* (PI. 498212, 498213), a *S. arnezii* (PI. 545880), a *S. cacetanum* (PI. 584492), a *S. solisii* (PI. 473472), a *S. stoloniferum* (PI. 558472, 558476), a *S. subpanduratum* (PI. 498289), a *S. sucubunense* (PI. 583320) és a *S. tarnii* (PI. 498046, 545742, 570642) származékai extrém rezisztenciát (immunitást) mutattak.

Lokális hiperszenzitív reakciót egyetlen származék esetében sem tapasztaltunk.

A *Solanum albornozii* (PI. 561635), *S. ambosinum* (PI. 568917), *S. demissum* (PI. 275207, 545767), *S. doddsii* (PI. 545859, 545860) *S. dolichocremastrum* (PI. 498234), *S. incamayoense* (PI. 473069), *S. lignicaule* (PI. 310993, 473351) *S. matehualae* (PI. 570625) *S. medians* (PI. 310994), *S. tarnii* (PI. 498046) esetében szisztemikus látens fertőzést állapítottunk meg, mert a megbetegedett növényeken tünetek nem voltak láthatók, a kórokozót azonban szerológiai módszerrel és/vagy bioteszttel ki tudtuk mutatni.

A további fajok és származékok lokális és/vagy szisztemikus tüneteket mutattak a fertőzés hatására. Így megfigyeltünk lokális és szisztemikus klorózis, mozaik, hólyagosodás, levéltorzulás, érkivilágosodás, érnekrózis, nekrotikus léziós, levélle hullás, szisztemikus mozaik, levéldeformáció, érnekrózis tüneteket (14. ábra). A szerológiai vizsgálat során a minták extinkciós értékei meghaladták a negatív kontroll extinkciós értékének a kétszeresét és a bioteszt során a tesztnövényeken a PVY^{NTN} törzsre jellemző tünetek alakultak ki.



14. ábra. A PVY^{NTN} törzs által okozott mozaik és levéltorzulás tünetek
Solanum chancayense (PI. 338615) növényen

7. táblázat. Vad *Solanum* fajok reakciója a PVY^{NTN} törzssel szemben

Fajok	Származékok	Tünetek *		ELISA	B.**
		Lokális	Szisztemikus		
<i>Solanum achacachense</i>	558032	Led, NI	M	3,444	+
<i>Solanum acroscopicum</i>	230495	-	Ldef	3,601	-
<i>Solanum acroscopicum</i>	365314	-	-	0,178	-
<i>Solanum albicans</i>	568914	-	M	3,424	+
<i>Solanum albicans</i>	568915	-	Ldef, Vc, M	3,562	+
<i>Solanum albicans</i>	590888	-	Ldef, Vc, M	3,549	+
<i>Solanum albicans</i>	590891	Vc	Ldef, M, NI, M	3,428	+
<i>Solanum albicans</i>	590892	M	Ldef, M, Vc	3,437	+
<i>Solanum albicans</i>	590893	NI	M	1,263	+
<i>Solanum albicans</i>	590897	-	Ldef, Vc, M, NI	3,075	+
<i>Solanum albornozii</i>	498206	-	-	0,149	-
<i>Solanum albornozii</i>	561635	-	-	1,151	+
<i>Solanum ambosinum</i>	498210	-	M, Vc, Ldef	3,449	+
<i>Solanum ambosinum</i>	498212	-	-	0,254	-
<i>Solanum ambosinum</i>	498213	-	-	0,153	-
<i>Solanum ambosinum</i>	568916	-	Ldef, Vc, M	3,159	+
<i>Solanum ambosinum</i>	568917	-	-	0,161	+
<i>Solanum andreanum</i>	567819	-	Led	1,571	+
<i>Solanum arnezii</i>	545846	-	Ldef, M, Vc, NI	3,736	+
<i>Solanum arnezii</i>	545847	-	M	1,548	+
<i>Solanum arnezii</i>	545880	-	-	0,152	-
<i>Solanum arnezii</i>	545958	NI	Ldef, M, Vc	4,000	+
<i>Solanum blanco-galdosii</i>	498214	-	M, Led	1,922	+
<i>Solanum buesii</i>	568922	Ch	Led	1,985	+
<i>Solanum cacetanum</i>	584492	-	-	0,154	-
<i>Solanum chancayense</i>	338615	-	M, Led	1,983	+
<i>Solanum chancayense</i>	442699	-	D	0,840	+
<i>Solanum chilliasense</i>	567821	-	M, Ldef	1,731	+
<i>Solanum clarum</i>	275202	-	M, Ldef	2,806	+
<i>Solanum coelestipetalum</i>	473354	-	M	0,364	+
<i>Solanum coelestipetalum</i>	590904	Led	Ch, M	0,408	+
<i>Solanum demissum</i>	225711	NI	NI	3,324	+
<i>Solanum demissum</i>	275207	-	-	2,580	+
<i>Solanum demissum</i>	347760	NI	NI	3,072	+
<i>Solanum demissum</i>	347762	NI	NI	3,328	+
<i>Solanum demissum</i>	498016	NI	NI	1,195	+
<i>Solanum demissum</i>	545763	-	Vc, M, Ldef	3,428	+
<i>Solanum demissum</i>	545764	-	M, Vc, Ldef	3,273	+
<i>Solanum demissum</i>	545766	-	Vc, M, Ldef	3,329	+
<i>Solanum demissum</i>	545767	-	-	3,429	+
Fajok	Származékok	Tünetek *		ELISA	B.**

			Lokális	Szisztemikus		
<i>Solanum demissum</i>	558051	-	Vc, M		3,562	+
<i>Solanum demissum</i>	558386	-	Vn, Nl, Vc, M, Ldef		2,616	+
<i>Solanum demissum</i>	558387	-	Vc, Vn, Nl, M, Ldef		3,437	+
<i>Solanum demissum</i>	558388	-	Ldef, Nl		3,150	+
<i>Solanum doddsii</i>	545857	-	M		3,531	+
<i>Solanum doddsii</i>	545858	-	M		3,833	+
<i>Solanum doddsii</i>	545859	-	-		3,657	+
<i>Solanum doddsii</i>	545860	-	-		3,330	+
<i>Solanum doddsii</i>	545861	-	M		3,507	+
<i>Solanum dolichocremastrum</i>	498234	-	-		3,531	+
<i>Solanum dolichocremastrum</i>	498235	Vn	M		3,441	+
<i>Solanum dolichocremastrum</i>	498236	-	Ch, M		0,410	+
<i>Solanum dolichocremastrum</i>	498237	M	M		3,137	+
<i>Solanum flahaultii</i>	558111	M	M, Ldef		2,539	+
<i>Solanum flahaultii</i>	570620	M	M, Ldef		3,352	+
<i>Solanum flahaultii</i>	583316	M	M, Ldef		3,438	+
<i>Solanum flahaultii</i>	583317	M	M, Ldef		3,836	+
<i>Solanum gandarillasii</i>	265866	-	M		2,553	+
<i>Solanum gandarillasii</i>	283076	Ldef, Nl	M, Nl		0,978	+
<i>Solanum gandarillasii</i>	545862	M	M, Ldef		1,030	+
<i>Solanum gandarillasii</i>	545863	-	M		0,450	+
<i>Solanum gandarillasii</i>	545864	M	M		0,508	+
<i>Solanum hoopesii</i>	545881	Ch	Nl		2,013	+
<i>Solanum hoopesii</i>	545882	M, Ldef	M, Bli, Ldef		1,734	+
<i>Solanum hypacarthrum</i>	473477	-	M, Ch, Vn		1,833	+
<i>Solanum immite</i>	458401	Ch	M, Ldef		2,424	+
<i>Solanum immite</i>	498245	Ch	M, Ldef		2,228	+
<i>Solanum incamayoense</i>	473060	-	Ldef		1,494	+
<i>Solanum incamayoense</i>	473066	-	M		0,815	+
<i>Solanum incamayoense</i>	473067	M	M, Bli, Ldef		1,917	+
<i>Solanum incamayoense</i>	473068	-	Ch, Vc, Vn		1,625	+
<i>Solanum incamayoense</i>	473069	-	-		1,641	+
<i>Solanum incamayoense</i>	473070	-	M		0,584	+
<i>Solanum irosinum</i>	568985	-	M, Ldef		2,080	+
<i>Solanum lignicaule</i>	275273	-	Ldef		1,470	+
<i>Solanum lignicaule</i>	310993	-	-		2,172	+
<i>Solanum lignicaule</i>	473351	-	-		1,472	+
<i>Solanum lignicaule</i>	498253	-	M		1,315	+
<i>Solanum limbaniense</i>	473468	-	M, Ldef		1,628	+
<i>Solanum lobbianum</i>	567840	-	M, Bli		2,069	+
<i>Solanum longicornicum</i>	208780	-	M, Ldef		1,760	+
<i>Solanum marinasense</i>	458380	-	Ldef		1,837	+
Fajok		Származékok	Tünetek*		ELISA	B.**

			Lokális	Szisztémikus		
<i>Solanum marinasense</i>	498254	-		Ldef	1,934	+
<i>Solanum marinasense</i>	498255	-		Ldef	2,275	+
<i>Solanum matehualae</i>	498050	-		M	1,654	+
<i>Solanum matehualae</i>	570625	-		-	2,008	+
<i>Solanum medians</i>	310994	-		-	1,999	+
<i>Solanum medians</i>	320260	Ch		M, Ch	1,910	+
<i>Solanum scabrifolium</i>	365363	-		M, Ch	1,157	+
<i>Solanum sogarandinum</i>	365360	-		M, Ldef	1,530	+
<i>Solanum solisii</i>	473472	-		-	0,134	-
<i>Solanum stoloniferum</i>	558472	-		-	0,173	-
<i>Solanum stoloniferum</i>	558473	-		Ldef	3,396	+
<i>Solanum stoloniferum</i>	558475	-		Ldef, Vn	3,421	+
<i>Solanum stoloniferum</i>	558476	-		-	0,151	-
<i>Solanum stoloniferum</i>	558477	Led		-	3,592	+
<i>Solanum subpanduratum</i>	498289	-		-	0,139	-
<i>Solanum sucubunense</i>	583320	-		-	0,130	-
<i>Solanum tarnii</i>	498046	-		-	0,372	+
<i>Solanum tarnii</i>	498048	-		-	0,237	-
<i>Solanum tarnii</i>	545742	-		-	0,186	-
<i>Solanum tarnii</i>	545808	Led		M, NI	3,467	+
<i>Solanum tarnii</i>	570641	-		M, Ldef	0,310	+
<i>Solanum tarnii</i>	570642	-		-	0,193	-
<i>Solanum tundalomense</i>	473471	-		M	1,466	+
<i>Solanum tundalomense</i>	473474	-		M, Ch, Ldef	0,468	+
<i>Solanum tundalomense</i>	473475	-		M, Ldef	1,629	+
<i>Solanum tundalomense</i>	473476	-		M	1,545	+
<i>Solanum tuquerrense</i>	567849	-		M, Ldef	1,499	+
<i>Solanum tuquerrense</i>	583300	-		M, Ldef	1,485	+
<i>Solanum tuquerrense</i>	583310	-		M, Ldef	1,642	+
<i>Solanum tuquerrense</i>	584483	-		M, Ldef	0,999	+
<i>Solanum tuquerrense</i>	590926	-		M, Ldef	1,639	+
<i>Solanum ugentii</i>	546030	M, Led		M, Ldef	3,373	+
<i>Solanum ugentii</i>	546032	M		NI	4,000	+
negatív kontroll					0,132	
pozitív kontroll					4,000	

* Ch: chlorosis (klorózis), M: mosaic (mozaik), Bli: blistering (hólyagosodás), Ldef: leaf deformation (levéltorzulás), Led: leaf drop (levéllehullás), Vc: vein clearing (érkivilágosodás), Vn: vein necrosis (érnekrózis), NI: necrotic lesions (nekrotikus léziók), D: plant death (a növény elhalása)

**B.: Bioteszt, +: van tünet, -: tünetmentes; A vastagon kiemelt fajok ill. származékok extrém rezisztenciát mutattak a PVY^{NTN} fertőzés hatására.

4.2 Molekuláris virológiai vizsgálatok

A vizsgálat során 7 PVY^{NTN} izolátum (lásd 3.2.1 fejezet) köpenyfehérje génjének 611 bázis hosszúságú szakaszát és a 3' vég nem kódoló régióját jellemeztük molekuláris módszerekkel (15.-28. ábrák). Először határoztuk meg ezen hazai izolátumok köpenyfehérje génjének és a 3' vég nem kódoló régiójának nukleotid sorrendjét. A köpenyfehérje gén a tapasztalatok alapján a *potyvirusok* egyik legváltozékonyabb régiója ezért kiválóan alkalmas a vírus genetikai változékonyságának a meghatározására. Az eredményeket összehasonlítva megállapítottuk, hogy az egyes izolátumok között a köpenyfehérje gén nukleotid sorrendje alapján jelentős eltérés nem volt (29. ábra). A 3' vég nem kódoló régiót összehasonlítva még az előzőtől is kisebb eltérést tapasztaltunk (31. ábra). Ennek magyarázata a 3' vég nem kódoló régió viszonylagos állandósága, azaz a mutációk gyakorisága ebben a régióban alacsonyabb.

A kapott adatok számítógépes feldolgozását követően összehasonlítottuk az adatbankban lévő más már ismert PVY izolátum szekvenciákkal, ezáltal megállapítva filogenetikai hovatartozásukat, mind a köpenyfehérje gén első szakasza, mind pedig a 3' vég nem kódoló régió alapján (30., 32. ábrák).

Megvizsgáltuk a különböző izolátumok filogenetikai hovatartozását a köpenyfehérje gén aminosav sorrendje alapján (33.-34. ábrák). A filogenetikai törzsfákon mindhárom esetben jól elkülönülnek egymástól a különböző eredetű PVY izolátumok és a PVY^{NTN} törzs izolátumok.

```

1   GGAAATGACA CAATTGATGC AGGAGGAAGC ACTAAGAAGG ATGCAAAACA
51  AGAGCAAGGT AGCATTCAAC CAAATCTCAA CAAGGAAAAG GAAAAGGACG
101 TGAATGTTGG AACATCTGGA ACTCATACTG TGCCACGAAT TAAAGCCATC
151 ACGTCCAAAA TGAGAATGCC CAAGAGTAAA GGTTCAACTG TACTAAATTT
201 GGAACACTTA CTCGAGTAAG CTCCGCAGCA AATTGACATC TCAAATACTC
251 GAGCAACTCA ATCACAGTTT GATACGTGGT ATGAAGCAGT ACAACTTGCA
301 TACGACATAG GAGAAACTGA AATGCCAACT GTGATGAATG GGCTTATGGT
351 TTGGTGCATT GAAAATGGAA CCTCGCCAAA CATCAACGGA GTTTGGGTTA
401 TGATGGATGG AGATGAACAA GTCGAATACC CACTGAAACC AATCGTTGAG
451 AATGCAAAAC CAACACTTAG GCAAATCATG GCACATTTCT CAGATGTTGC
501 AGAAGCGTAT ATAGAAATGC GCAACAAAAA GGAACCATAT ATGCCACGAT
551 ATGGTTTAGT TCGTAATCTG CGCGATGGAA GTTTGGCTCG CTATGCTTTT
601 GACTTTTATG A

```

15. ábra. A PVY^{NTN} törzs Ke-9 izolátum köpenyfehérje génjének (cDNS) nukleotid sorrendje

```

1   TGTAGTGTCT CTCCGGACGA TATATAAGTA TTTACATATG CAGTAAGTAT
51  TTTGGCTTTT CCTGTACTAC TTTTATCATA ATTAATAATC AGTCTGAATA
101 TTAATAATAG ATAGAGGTGG CAGGGTGATT TCGTCATTGT GGTGACTCTA
151 TCTTTTAATT CCGCATTATT AAGTCTTAGA TAAAAGTGCC GGGTTGTCGT
201 TGTTGTGGAT GATTCATCGA TTAGGTGATG TTGCGATTCT GTCGTAGCAG
251 TGAATATGTC TGGATCTATC TGCTTGGGTG GTGTTGTGAT TTCGTCATAA
301 CAGTGACTGT AAACCTCAAT CAGGAGAC

```

16. ábra. A PVY^{NTN} törzs Ke-9 izolátum 3' vég nem kódoló régiójának (cDNS) nukleotid sorrendje

1	GGAAATGACA	CAATCGATGC	AGGAGGAAGC	CACAAGAAGG	ATGCAAAACA
51	AGAGCAAGGT	AGCATTCAAC	CAAATCTCAA	CAAGGAAAAG	GAAAAGGACG
101	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCATACTG	TGCCACGAAT	TAAAGCCATC
151	ACGTCCAAA	TGAGAATGCC	CAAGAGTAAA	GGTGCAACTG	TACTAAATTT
201	GGAACACTTA	CTCGAGTATG	CTCCACAGCA	AATTGACATC	TCAAATACTC
251	GAGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCGGT	ACAACTTGCA
301	TACGACATAG	GAGAACTGA	AATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
351	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	CATCAACGGA	GTTTGGGTTA
401	TGATGGATGG	AGATGAACAA	GTCGAATACC	CACTGAAACC	AATCGTTGAG
451	AATGCAAAAC	CAACACTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
501	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
551	ATGGTTTAGT	TCGTAATCTG	CGCGATGGAA	GTTTGGCTCG	CTATGCTTTT
601	GACTTTTATG	A			

17. ábra. A PVY^{NTN} törzs Ka-2 izolátum köpenyfehérje génjének (cDNS) nukleotid sorrendje

1	TGTAGTGTCT	CTCCGGACGA	TATATAAGTA	TTTACATATG	CAGTAAAGTAT
51	TTTGGCTTTT	CCTGTACTAC	TTTTATCATA	ATTAATAATC	AGTTTGAATA
101	TTACTAATAG	ATAGAGGTGG	CAGGGTGATT	TCGTCATTGT	GGTGACTCTA
151	TCTTTTAATT	CCGCATTATC	AAGTCTTAGA	TAAAAGTGCC	GGGTTGTCGT
201	TGTTGTGGAT	GATTCATCGA	TTAGGTGATG	TTGCGATTCT	GTCGTAGCAG
251	TGACTATGTC	TGGATCTATC	TGCTTGGGTG	GTGTTGTGAT	TTCGTCATAA
301	CAGTGACTGT	AAACTTCAAT	CAGGAGAC		

18. ábra. A PVY^{NTN} törzs Ka-2 izolátum 3' vég nem kódoló régiójának (cDNS) nukleotid sorrendje

```

1   GGAAATGACA CAATTGATGC AGGAGGAAGC ACTAAGAAGG ATGCAAAACA
51  AGAGCAAGGT AGCATTCAAC CAAATCTCAA CAAGGAAAAG GAAAAGGACG
101 TGAATGTTGG AACATCTGGA ACTCATACTG TGCCACGAAT TAAAGCTATC
151 ACGTCCAAAA TGAGAATGCC CAAGAGTAAA GGTGCAACTG TACTAAATTT
201 GGAACACTTA CTCGAGTATG CTCCACAGCA AATTGACATC TCAAATACTC
251 GAGCAACTCA ATCACAGTTT GATACGTGGT ATGAAGCGGT ACAACTTGCA
301 TACGACATAG GAGAAACTGA AATGCCAACT GTGATGAATG GGCTTATGGT
351 TTGGTGCATT GAAAATGGAA CCTCGCCAAA CATCAACGGA GTTTGGGTTA
401 TGATGGATGG AGATGAACAA GTCGAATACC CACTGAAACC AATCGTTGAG
451 AATGCAAAAC CAACACTTAG GCAAATCATG GCACATTTCT CAGATGTTGC
501 AGAAGCGTAT ATAGAAATGC GCAACAAAAA GGAACCATAT ATGCCACGAT
551 ATGGTTTAGT TCGTAATCTG CGCGATGGAA GTTTGGCTCG CTATGCTTTT
601 GACTTTTATG A

```

19. ábra. A PVY^{NTN} törzs D-6 izolátum köpenyfehérje génjének (cDNS) nukleotid sorrendje

```

1   TGTAGTGTCT CTCCGGACGA TATATAAGTA TTTACATATG CAGTAAGTAT
51  TTTGGCTTTT CCTGTACTAC TTTTATCATA ATTAATAATC AGTTTGAATA
101 TTAATAATAG ATAGAGGTGG CAGGGTGATT TCGTCATTGT GGTGACTCTA
151 TCTTTTAATT CCGCATTATT AAGACTTAGA TAAAAGTGCC GGGTTGTCGT
201 TGTTGTGGAT GATTCATCGA TTAGGTGATG TTGCGATTCT GTCGTAGCAG
251 TGAATATGTC TGGATCTATC TGCTTGGGTG GTGTTGTGAT TTCGTCATAA
301 CAGTGACTGT AAACCTCAAT CAGGAGAC

```

20. ábra. A PVY^{NTN} törzs D-6 izolátum 3' vég nem kódoló régiójának (cDNS) nukleotid sorrendje

1	GGAAATGACA	CAATCGATGC	AGGAGGAAGC	ACTAAGAAGG	ATGCAAAACA
51	AGAGCAAGGT	AGCATTCAAC	CAAATCTCAA	CAAGGAAAAG	GAAAAGGACG
101	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCATACTG	TGCCACGAAT	TAAAGCTATC
151	ACGTCCAAA	TGAGAATGCC	CAAGAGTAAA	GGTGCAACTG	TACTAAATTT
201	GAAACACTTA	CTCGAGTATG	CTCCACAGCA	AATTGACATC	TCAAATACTC
251	GAGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCGGT	ACAACTTGCA
301	TACGACATAG	GAGAACTGA	AATGCCGACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
351	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	CATTAACGGA	GTTTGGGTTA
401	TGATGGATGG	AGATGAACAA	GTCGAATACC	CACTGAAACC	AATCGTTGAG
451	AATGCAAAAC	CAACACTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
501	GGAAGCGTAT	ATAGAAAATG	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
551	ATGGTTTAGT	TCGTAATCTG	CGCGATGGAA	GTTTGGCTCG	CTATGCTTTT
601	GACTTTTATG	A			

23. ábra. A PVY^{NTN} törzs RM izolátum köpenyfehérje génjének (cDNS) nukleotid sorrendje

1	TGTAGTGTCT	CTCCGGACGA	TATATAAGTA	TTTACATATG	CAGTAAGTAT
51	TTTGGCTTTT	CCTGTACTAC	TTTTATCATA	ATTAATAATC	AGTTTGAATA
101	TTACTAATAG	ATAGAGGTGG	CAGGGTGATT	TCGTCATTGT	GGTGACTCTA
151	TCTTTTAATT	CCGCATTATT	AAGTCTTAGA	TAAAAGTGCC	GGGTTGTCGT
201	TGTTGTGGAT	GATTCATCGA	TTAGGTGATG	TTGCGATTCT	GTCGTAGCAG
251	TGACTATGTC	TGGATCTATC	TGCTTGGGTG	GTGTTGTGAT	TTCGTCATAA
301	CAGTGACTGT	AAACTTCAAT	CAGGAGAC		

24. ábra. A PVY^{NTN} törzs RM izolátum 3' vég nem kódoló régiójának (cDNS) nukleotid sorrendje

```

1   GGAAATGACA CAATTGATGC AGGAGGAAGC GCTAAGAAGG ATGCAAAACA
51  AGAGCAAGGT AGCATTCAAC CAAATCTCAA CAAGGAAAAG GAAAAGGACG
101 TGAATGTTGG AACATCTGGA ACTCATACTG TGCCACGAAT TAGAGCTATC
151 ACGTCCAAAA TGAGAATGCC CAAGAGTAAA GGTGCAACTG TACTAAATTT
201 GGAACACTTA CTCGAGTATG CTCCACAGCA AATTGACATC TCAAATACTC
251 GAGCAACTCA ATCACAGTTT GATACGTGGT ATGAAGCGGT ACAACTTGCA
301 TACGACATAG GAGAAACTGA AATGCCAACT GTGATGAATG GGCTTATGGT
351 TTGGTGCAAT GAAAATGGAA CCTCGCCAAA CATCAACGGA GTTTGGGTTA
401 TGATGGATGG AGATGAACAA GTCGAATACC CACTGAAACC AATCGTTGAG
451 AATGCAAAAC CAACACTTAG GCAAATCATG GCACATTTCT CAGATGTTGC
501 AGAAGCGTAT ATAGAAATGC GCAACAAAAA GGAACCATAT ATGCCACGAT
551 ATGGTTTAGT TCGTAATCTG CGCGATAGAA GTTTGGCTCG CTATGCTTTT
601 GACTTTTATG A

```

21. ábra. A PVY^{NTN} törzs MM izolátum köpenyfehérje génjének (cDNS) nukleotid sorrendje

```

1   TGTAGTGTCT CTCCGGACGA TATATAAGTA TTTACATATG CAGTAAGTAT
51  TTTGGCTTTT CCTGTACTAC TTTTATCATA ATTAATAATC AGTTTGAATA
101 TTAATAATAG ACAGAGGTGG CAGGGTGATT TCGTCATTGT GGTGACTCTA
151 TCTTTTAATT CCGCATTATT AAGTCTTAGA TAAAAGTGCC GGGTTGTCGT
201 TGTTGTGGAT GATTCATCGA TTAGGTGATG TTGCGATTCT GTCGTAGCAG
251 TGAATATGTC TGGATCTATC TGCTTGGGTG GTGTTGTGAT TTCGTCATAA
301 CAGTGACTGT AAACCTCAAT CAGGAGAC

```

22. ábra. A PVY^{NTN} törzs MM izolátum 3' vég nem kódoló régiójának (cDNS) nukleotid sorrendje

1	GGAAATGACA	CAATCGATGC	AGGAGGAAGC	ACTAAGAAGG	ATGCAAAACA
51	AGAGCAAGGT	AGCATTCAAC	CAAATCTCAA	CAAAGAAAAG	GAAAAGGACG
101	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCATACTG	TGCCACGAAT	TAAAGCTATC
151	ACGTCCAAA	TGAGAATGCC	CAAGAGTAAA	GGTGCAACTG	TACTAAATTT
201	GGAACACTTA	CTCGAGTATG	CTCCACAGCA	ATTTGACATC	TCAAATACTC
251	GAGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCGGT	ACAACTTGCA
301	TACGACATAG	GAGAACTGA	AATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
351	TTGGTGCAAT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	CATCAACGGA	GTTTGGGTTA
401	TGATGGATGG	AGATGAACAA	GTCGAATACC	CACTGAAACC	AATCGTTGAG
451	AATGCAAAAC	CAACACTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
501	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
551	ATGGTTTAGT	TCGTAATCTG	CGCGATGGAA	GTTTGGCTCG	CCATGCTTTT
601	GCCTTTTATG	A			

25. ábra. A PVY^{NTN} törzs PV-0410 izolátum köpenyfehérje génjének (cDNS) nukleotid sorrendje

1	TGTAGTGTCT	CTCCGGACGA	TATATAAGTA	TTTACATATG	CAGTAAGTAT
51	TTTGGCTTTT	CCTGTACTAC	TTTTATCATA	ATTAATAATC	AGTTTGAATA
101	TTACTAATAG	ATAGAGGTGG	CAGGATGATT	TCGTCATTGT	GGTGACTCTA
151	TCTTTTAATT	CCGCATTATT	AAGTCTTAGA	TAAAAGTGCC	GGGTTGTCGT
201	TGTTGTGGAT	GATTCATCGA	TTAGGTGATG	TTGCGATTCT	GTCGTAGCAG
251	TGACTATGTC	TGGATCTATC	TGCTTGGGTG	GTGTTGTGAT	TTCGTCATAA
301	CAGTGACTGT	AAACTTCAAT	CAGGAGAC		

26. ábra. A PVY^{NTN} törzs PV-0410 izolátum 3' vég nem kódoló régiójának (cDNS) nukleotid sorrendje

```

1   GGAAATGACA CAATTGATGC AGGAGGAAGC ACTAAGAAGG ATGCAAAACA
51  AGAGCAAGGT ATCATTCAAC CAAATCTCAA CAAGGAAAAG GAAAAGGACG
101 TGAATGTTGG AACATCTGGA ACTCATACTG TGCCACGAAT TAAAGCTATC
151 ACGTCCAAAA TGAGAATGCC CAAGAGTAAA GGTGCAACTG TACTAAATTT
201 GGAACACTTA CTCGAGTATG CTCCACAGCA AATTGACATC TCAAATACTC
251 GAGCAACTCA ATCACAGTTT GATACGTGGT ATGAAGCGGT ACAACTTGCA
301 TACGACATAC GAGAAACTGA AATGCCAACT GTGATGAATG GGCTTATGGT
351 TTGGTGCATT GAAAATGGAA CCTCGCCAAA CATCAACGGA GTTTGGGTTA
401 TGATGGATGG AGATGAACAA GTCGAATACC CACTGAAACC AATCGTTGAG
451 AATGCAAAAC CAACACTTAG GCAAATCATG GCACATTTCT CAGATGTTGC
501 AGAAGCGTAT ATAGAAATGC GCAACAGAAA GGAACCATAT ATGCCACGAT
551 ATGGTTTAGT TCGTAATCTG CGCGATGGAA GTTAGGCTCG CTATGCTTTT
601 GACTTTTATG A

```

27. ábra. A PVY^{NTN} törzs PV-0446 izolátum köpenyfehérje génjének (cDNS) nukleotid sorrendje

```

1   TGTAGTGTCT CTCCGGACGA TATATAAGTA TTTACATATG CAGTAAGTAT
51  TTTGGCTTTT CCTGTACTAC TTTTATCATA ATTAATAATC AGTTTGAATA
101 TTAATAATAG ATAGAGGTGG CAGGGTGATT TCGTCATTGT GGTGACTCTA
151 TCTTTTAATT CCGCATTATT AAGTCTTAGA TAAAAGTGCC GGGTTGTCGT
201 TGTTGTGGAT GATTCATCGA TTAGGTGATG TTGCGATTCT GTCGTAGCAG
251 TGAATATGTC TGGATCTATC TGCTTGGGTG GTGTTGTGAT TTCGTCATAA
301 CAGTGACTGT AAACCTCAAT CAGGAGAC

```

28. ábra. A PVY^{NTN} törzs PV-0446 izolátum 3' vég nem kódoló régiójának (cDNS) nukleotid sorrendje

	1				50
RM	GGAAATGACA	CAATCGATGC	AGGAGGAAGC	ACTAAGAAGG	ATGCAAAAACA
PVY ^H	GGAAATGACA	CAATCGATGC	AGGAGGAAGC	ACTAAGAAGG	ATGCAAAAACA
D-6	GGAAATGACA	CAATTGATGC	AGGAGGAAGC	ACTAAGAAGG	ATGCAAAAACA
MM	GGAAATGACA	CAATTGATGC	AGGAGGAAGC	GCTAAGAAGG	ATGCAAAAACA
PV-0446	GGAAATGACA	CAATTGATGC	AGGAGGAAGC	ACTAAGAAGG	ATGCAAAAACA
Ka-2	GGAAATGACA	CAATCGATGC	AGGAGGAAGC	CACAAGAAGG	ATGCAAAAACA
PV-0410	GGAAATGACA	CAATCGATGC	AGGAGGAAGC	ACTAAGAAGG	ATGCAAAAACA
Ke-9	GGAAATGACA	CAATTGATGC	AGGAGGAAGC	ACTAAGAAGG	ATGCAAAAACA
PVY ^{Fr}	GCAAATGACA	CAATTGATGC	AGGAGGAAGC	AACAAGAAAAG	ATGCAAAAACC
PVY ^{Ko}	GGAAATGACA	CAATCGATGC	AGGAGGAAGC	ACTAAGAAGG	ATGCAAAAACA
PVY ^{Ag}	GCAAATGATA	CAATTGATGC	AGGAGGAAAC	AACAAGAAAAG	ATGCAAAAACC
PVY ^{It}	GCAAACGACA	CAATTGATGC	TGGAGGGAGC	AGTAAGAAAAG	ATGCGAAGCC

	51				100
RM	AGAGCAAGGT	AGCATTCAAC	CAAATCTCAA	CAAGGAAAAG	GAAAAGGACG
PVY ^H	AGAGCAAGGT	AGCATTCAAC	CAAATCTCAA	CAAGGAAAAG	GAAAAGGACG
D-6	AGAGCAAGGT	AGCATTCAAC	CAAATCTCAA	CAAGGAAAAG	GAAAAGGACG
MM	AGAGCAAGGT	AGCATTCAAC	CAAATCTCAA	CAAGGAAAAG	GAAAAGGACG
PV-0446	AGAGCAAGGT	ATCATTCAAC	CAAATCTCAA	CAAGGAAAAG	GAAAAGGACG
Ka-2	AGAGCAAGGT	AGCATTCAAC	CAAATCTCAA	CAAGGAAAAG	GAAAAGGACG
PV-0410	AGAGCAAGGT	AGCATTCAAC	CAAATCTCAA	CAAAGAAAAG	GAAAAGGACG
Ke-9	AGAGCAAGGT	AGCATTCAAC	CAAATCTCAA	CAAGGAAAAG	GAAAAGGACG
PVY ^{Fr}	AGAGCAGGGC	AGCATCCAGC	CAAACCCGAA	CAAAGGAAAAG	GATAAGGATG
PVY ^{Ko}	AGAGCAAGGT	ATCATTCAAC	CAAATCCCAA	CAAGGAAAAG	GAAAAGGACG
PVY ^{Ag}	AGAGCAAAGC	AGCATAACGT	CAAACCTGAG	TAAGGGAAAA	GATAAAGATG
PVY ^{It}	AGAACAGGAT	AGCATCCAAC	CAAGTTCTAA	CAAGGGAAAAG	GATAAGGACG

	101				150
RM	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCATACTG	TGCCACGAAT	TAAAGCTATC
PVY ^H	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCATACTG	TGCCACGAAT	TAAAGCTATC
D-6	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCATACTG	TGCCACGAAT	TAAAGCTATC
MM	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCATACTG	TGCCACGAAT	TAGAGCTATC
PV-0446	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCATACTG	TGCCACGAAT	TAAAGCTATC
Ka-2	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCATACTG	TGCCACGAAT	TAAAGCCATC
PV-0410	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCATACTG	TGCCACGAAT	TAAAGCTATC
Ke-9	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCATACTG	TGCCACGAAT	TAAAGCCATC
PVY ^{Fr}	TTAATGCAGG	CACATCTGGG	ACACATACTG	TGCCGAGAAT	CAAGGCTATC
PVY ^{Ko}	TGAATGTTGG	AACATCTGGA	ACTCACACTG	TGCCACGAAT	TAAGGCTATC
PVY ^{Ag}	TGAATGTTGG	CACATCTGGG	ACACATACTG	TGCCGAGAAT	CAAGGCTATC
PVY ^{It}	TGAATGCTGG	TACATCTGGG	ACACATACTG	TACCAAGAAT	AAAGGCTATA

	151				200
RM	ACGTCCAAAA	TGAGAATGCC	CAAGAGTAAA	GGTGCAACTG	TACTAAATTT
PVY ^H	ACGTCCAAAA	TGAGAATGCC	CAAGAGTAAA	GGTGCAGCTG	TACTAAATTT
D-6	ACGTCCAAAA	TGAGAATGCC	CAAGAGTAAA	GGTGCAACTG	TACTAAATTT
MM	ACGTCCAAAA	TGAGAATGCC	CAAGAGTAAA	GGTGCAACTG	TACTAAATTT
PV-0446	ACGTCCAAAA	TGAGAATGCC	CAAGAGTAAA	GGTGCAACTG	TACTAAATTT
Ka-2	ACGTCCAAAA	TGAGAATGCC	CAAGAGTAAA	GGTGCAACTG	TACTAAATTT
PV-0410	ACGTCCAAAA	TGAGAATGCC	CAAGAGTAAA	GGTGCAACTG	TACTAAATTT
Ke-9	ACGTCCAAAA	TGAGAATGCC	CAAGAGTAAA	GGTTCAACTG	TACTAAATTT
PVY ^{Fr}	ACGTCCAAAA	TGAGAATGCC	CACAAGCAAG	GGAGCAACCG	TGCCAAACTT
PVY ^{Ko}	ACGTCCAAAA	TGAGAATGCC	CACAAGCAAG	GGAGCAACCG	TGCTAAATTT
PVY ^{Ag}	ACGTCCAAAA	TGAGAATGCC	CAGAAGCAAG	GGAGTAGCCG	CGCTCAACTT
PVY ^{It}	ACGTCAAAAA	TGAGAATGCC	TAAAAGCAAA	GGAGCAGCCG	CGCTGAACTT

	201				250
RM	GAAACACTTA	CTCGAGTATG	CTCCACAGCA	AATTGACATC	TCAAATACTC
PVY ^H	GAAACACTTG	CTCGAGTATG	CTCCACAGCA	AATTGACATC	TCAAATACTC
D-6	GGAACACTTA	CTCGAGTATG	CTCCACAGCA	AATTGACATC	TCAAATACTC
MM	GGAACACTTA	CTCGAGTATG	CTCCACAGCA	AATTGACATC	TCAAATACTC
PV-0446	GGAACACTTA	CTCGAGTATG	CTCCACAGCA	AATTGACATC	TCAAATACTC
Ka-2	GGAACACTTA	CTCGAGTATG	CTCCACAGCA	AATTGACATC	TCAAATACTC
PV-0410	GGAACACTTA	CTCGAGTATG	CTCCACAGCA	ATTGACATC	TCAAATACTC
Ke-9	GGAACACTTA	CTCGAGTAAG	CTCCGCAGCA	AATTGACATC	TCAAATACTC
PVY ^{Fr}	AGAACATTTG	CTTGAGTATG	CTCCACAACA	AATTGATATT	TCAAATACTC
PVY ^{Ko}	AGAACACTTG	CTTGAGTATG	CTCCACAACA	AATTGTTATT	TCAAATACTC
PVY ^{Ag}	AGAACACTTG	CTCGAGTATG	CTCCACAACA	AATTGACATC	TCAAATACTC
PVY ^{It}	AGAACACTTA	CTCGAGTATG	CTCCACAACA	GATAGACATC	TCAAATACTC

	251				300
RM	GAGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCGGT	ACAACCTTGCA
PVY ^H	GAGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCGGT	ACAACCTTGCA
D-6	GAGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCGGT	ACAACCTTGCA
MM	GAGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCGGT	ACAACCTTGCA
PV-0446	GAGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCGGT	ACAACCTTGCA
Ka-2	GAGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCGGT	ACAACCTTGCA
PV-0410	GAGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCGGT	ACAACCTTGCA
Ke-9	GAGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCAGT	ACAACCTTGCA
PVY ^{Fr}	GGGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAGGCAGT	GCGGATGGCA
PVY ^{Ko}	GGGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAGGCAGT	GCGGATGGCA
PVY ^{Ag}	GGGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAGGCGGT	GCGGATGGCA
PVY ^{It}	GGGCAACTCA	ATCACAGTTT	GATACGTGGT	ATGAAGCAGT	GCGGATGGCA

	301				350
RM	TACGACATAG	GAGAAACTGA	AATGCCGACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
PVY ^H	TACGACATAG	GAGAAACTGA	AATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
D-6	TACGACATAG	GAGAAACTGA	AATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
MM	TACGACATAG	GAGAAACTGA	AATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
PV-0446	TACGACATAC	GAGAAACTGA	AATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
Ka-2	TACGACATAG	GAGAAACTGA	AATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
PV-0410	TACGACATAG	GAGAAACTGA	AATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
Ke-9	TACGACATAG	GAGAAACTGA	AATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
PVY ^{Fr}	TACGACATAG	GAGAAACTGA	GATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
PVY ^{Ko}	TACGACATAG	GAGAAACTGA	GATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
PVY ^{Ag}	TACGACATAG	GACAAACTGA	GATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT
PVY ^{It}	TACGACATAG	GGGAAACAGA	AATGCCAACT	GTGATGAATG	GGCTTATGGT

	351				400
RM	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	CATTAACGGA	GTTTGGGTTA
PVY ^H	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	CATCAACGGA	GTTTGGGTTA
D-6	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	CATCAACGGA	GTTTGGGTTA
MM	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	CATCAACGGA	GTTTGGGTTA
PV-0446	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	CATCAACGGA	GTTTGGGTTA
Ka-2	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	CATCAACGGA	GTTTGGGTTA
PV-0410	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	CATCAACGGA	GTTTGGGTTA
Ke-9	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	CATCAACGGA	GTTTGGGTTA
PVY ^{Fr}	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	TGTCAACGGA	GTTTGGGTTA
PVY ^{Ko}	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	TGTCAACGGA	GTTTGGGTTA
PVY ^{Ag}	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	TATCAACGGA	GTTTGGGTTA
PVY ^{It}	TTGGTGCATT	GAAAATGGAA	CCTCGCCAAA	TGTCAACGGA	GTTTGGGTTA

	401				450
RM	TGATGGATGG	AGATGAACAA	GTCGAATACC	CACTGAAACC	AATCGTTGAG
PVY ^H	TGATGGATGG	AGATGAACAA	GTCGAATACC	CACTGAAACC	AATCGTTGAG
D-6	TGATGGATGG	AGATGAACAA	GTCGAATACC	CACTGAAACC	AATCGTTGAG
MM	TGATGGATGG	AGATGAACAA	GTCGAATACC	CACTGAAACC	AATCGTTGAG
PV-0446	TGATGGATGG	AGATGAACAA	GTCGAATACC	CACTGAAACC	AATCGTTGAG
Ka-2	TGATGGATGG	AGATGAACAA	GTCGAATACC	CACTGAAACC	AATCGTTGAG
PV-0410	TGATGGATGG	AGATGAACAA	GTCGAATACC	CACTGAAACC	AATCGTTGAG
Ke-9	TGATGGATGG	AGATGAACAA	GTCGAATACC	CACTGAAACC	AATCGTTGAG
PVY ^{Fr}	TGATGGATGG	GAATGAACAA	GTTGAGTACC	CGTTGAAACC	AATCGTTGAG
PVY ^{Ko}	TGATGGATGG	GAATGAACAA	GTTGAGTACC	CGTTGAAACC	AATCGTTGAG
PVY ^{Ag}	TGATGGATGG	GAATGAACAA	GTTGAATACC	CGTTGAAACC	AATTGTTGAG
PVY ^{It}	TGATGGATGG	AAGTGAACAA	GTTGAATATC	CGTTGAAACC	AATCGTTGAG

	451				500
RM	AATGCAAAAC	CAACACTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
PVY ^H	AATGCAAAAC	CAACACTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
D-6	AATGCAAAAC	CAACACTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
MM	AATGCAAAAC	CAACACTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
PV-0446	AATGCAAAAC	CAACACTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
Ka-2	AATGCAAAAC	CAACACTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
PV-0410	AATGCAAAAC	CAACACTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
Ke-9	AATGCAAAAC	CAACACTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
PVY ^{Fr}	AATGCAAAAC	CAACCCTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
PVY ^{Ko}	AATGCAAAAC	CAACCCTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
PVY ^{Ag}	AATGCAAAAC	CAACCCTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC
PVY ^{It}	AATGCAAAAC	CGACCCTTAG	GCAAATCATG	GCACATTTCT	CAGATGTTGC

	501				550
RM	GGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
PVY ^H	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
D-6	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
MM	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
PV-0446	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAGAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
Ka-2	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
PV-0410	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
Ke-9	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
PVY ^{Fr}	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
PVY ^{Ko}	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
PVY ^{Ag}	AGAAGCGTAC	ATAGAAATGC	GCAACAAGAA	GGAACCATAT	ATGCCACGAT
PVY ^{It}	AGAAGCGTAT	ATAGAAATGC	GCAACAAAAA	GGAACCATAC	ATGCCACGAT

	551				600
RM	ATGGTTTAGT	TCGTAATCTG	CGCGATGGAA	GTTTGGCTCG	CTATGCTTTT
PVY ^H	ATGGTTTAGT	TCGTAATCTG	CGCGATGGAA	GTTTGGCTCG	CTATGCTTTT
D-6	ATGGTTTAGT	TCGTAATCTG	CGCGATGGAA	GTTTGGCTCG	CTATGCTTTT
MM	ATGGTTTAGT	TCGTAATCTG	CGCGATAGAA	GTTTGGCTCG	CTATGCTTTT
PV-0446	ATGGTTTAGT	TCGTAATCTG	CGCGATGGAA	GTTAGGCTCG	CTATGCTTTT
Ka-2	ATGGTTTAGT	TCGTAATCTG	CGCGATGGAA	GTTTGGCTCG	CTATGCTTTT
PV-0410	ATGGTTTAGT	TCGTAATCTG	CGCGATGGAA	GTTTGGCTCG	CCATGCTTTT
Ke-9	ATGGTTTAGT	TCGTAATCTG	CGCGATGGAA	GTTTGGCTCG	CTATGCTTTT
PVY ^{Fr}	ATGGTTTAAT	TCGAAATCTG	CGGGATATGG	GTTTAGCGCG	TTATGCCTTT
PVY ^{Ko}	ATGGTTTAAT	TCGAAATCTG	CGGGATGTGG	GTTTAGCGCG	TTATGCCTTT
PVY ^{Ag}	ATGGTTTAAT	TCGAAATCTG	CGGGATATAA	GTCTAGCGCG	CTATGCCTTT
PVY ^{It}	ATGGTTTAGT	TCGAAACTTG	CGGGATGGAA	GTTTAGCGCG	CTATGCCTTT

	601	611
RM	GACTTTTATG A	
PVY ^H	GACTTTTATG A	
D-6	GACTTTTATG A	
MM	GACTTTTATG A	
PV-0446	GACTTTTATG A	
Ka-2	GACTTTTATG A	
PV-0410	GCCTTTTATG A	
Kc-9	GACTTTTATG A	
PVY ^{Fr}	GACTTTTATG A	
PVY ^{Ko}	GACTTTTATG A	
PVY ^{Ag}	GACTTTTATG A	
PVY ^{It}	GACTTTTATG A	

29. ábra. Az általunk vizsgált PVY^{NTN} törzs izolátumok és a génbankban található egyéb PVY izolátumok [PVY^H: PVY^{NTN}/Magyarország (m95491), PVY^{Fr}: PVY/Franciaország (d00441), PVY^{Ko}: PVY/Korea (u06789), PVY^{Ag}: PVY/Argentína (x14136), PVY^{It}: PVY/Olaszország (u10378)] köpenyfehérje gén azonos szakaszainak összehasonlítása a nukleotid sorrend alapján

30. ábra. Az általunk vizsgált PVY^{NTN} törzs izolátumok és a génbankban található egyéb PVY izolátumok filogenetikai törzsfája a köpenyfehérje gén azonos szakaszainak összehasonlítása alapján

	1				50
PVY ^H	~TG TAGTGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACAT	ATGCAGTAAG
PVY ^{It}	TTGTAGTGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACAT	ATGCAGTAAG
PV-0446	~TG TAGTGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACAT	ATGCAGTAAG
RM	~TG TAGTGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACAT	ATGCAGTAAG
D-6	~TG TAGTGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACAT	ATGCAGTAAG
Ka-2	~TG TAGTGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACAT	ATGCAGTAAG
Ke-9	~TG TAGTGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACAT	ATGCAGTAAG
MM	~TG TAGTGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACAT	ATGCAGTAAG
PV-0410	~TG TAGTGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACAT	ATGCAGTAAG
PVY ^{Ag}	~TG TAGTGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACGT	ATGCAGTAAG
PVY ^{Tu}	TTGTGATGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACGT	ATGCAGTAAG
PVY ^{Fr}	~TG TAGTGTC	TCTCCGGACG	**ATATATAA	GTATTTACAT	ATGCAGTAAG
PVY ^{Ko}	~TG TAGTGTC	TCTCCGGACG	ATATATATAA	GTATTTACAT	ATGCAGTAAG

	51				100
PVY ^H	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATCAGTTTGA
PVY ^{It}	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATCAGTTTGA
PV-0446	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATCAGTTTGA
RM	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATCAGTTTGA
D-6	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATCAGTTTGA
Ka-2	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATCAGTTTGA
Ke-9	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATCAGTCTGA
MM	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATCAGTTTGA
PV-0410	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATCAGTTTGA
PVY ^{Ag}	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATCAGTTTGA
PVY ^{Tu}	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	GTAAC TAATA	ATCAGTTTGA
PVY ^{Fr}	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATC*GTTTGA
PVY ^{Ko}	TATTTTGGCT	TTTCCTGTAC	TACTTTTATC	ATAATTAATA	ATC*GTTTGA

	101				150
PVY ^H	ATATTACTAA	TAGATAGAGG	TGGCAGGGTG	ATTTCGTCAT	TG*TGGTGAC
PVY ^{It}	ATATTACTAA	TAGATAGAGG	TGGCAGGGTG	ATTTCGTCAT	TG*TGGTGAC
PV-0446	ATATTACTAA	TAGATAGAGG	TGGCAGGGTG	ATTTCGTCAT	TG*TGGTGAC
RM	ATATTACTAA	TAGATAGAGG	TGGCAGGGTG	ATTTCGTCAT	TG*TGGTGAC
D-6	ATATTACTAA	TAGATAGAGG	TGGCAGGGTG	ATTTCGTCAT	TG*TGGTGAC
Ka-2	ATATTACTAA	TAGATAGAGG	TGGCAGGGTG	ATTTCGTCAT	TG*TGGTGAC
Ke-9	ATATTACTAA	TAGATAGAGG	TGGCAGGGTG	ATTTCGTCAT	TG*TGGTGAC
MM	ATATTACTAA	TAGACAGAGG	TGGCAGGGTG	ATTTCGTCAT	TG*TGGTGAC
PV-0410	ATATTACTAA	TAGATAGAGG	TGGCAGGATG	ATTTCGTCAT	TG*TGGTGAC
PVY ^{Ag}	ATATTACTAA	TAGATAGAGG	TGGCAGGGTG	ATTTCGTCAT	TG*TGGTGAC
PVY ^{Tu}	ATATTATTA	TAGATAGAGG	TGGCAGGGTG	ATTTCGTCAT	TG*TGGTGAC
PVY ^{Fr}	ATATTACTGG	CAGATAGGGG	TGGTATAGCG	ATTCCGTCGT	TGTTAGTGAC
PVY ^{Ko}	ATATTACTAA	TAGATAGGGG	TGGTATAGTG	ATTTCGTCAT	TGTTGGTGAC

	151				200
PVY ^H	TCTATCTGTT	AATTCCGCAT	TATTAAGTCT	TAGATAAAAAG	TGCCGGGTTG
PVY ^{It}	TCTATCTGTT	AATTCCGCAT	TATTAAGTCT	TAGATAAAAAG	TGCCGGGTTG
PV-0446	TCTATCTTTT	AATTCCGCAT	TATTAAGTCT	TAGATAAAAAG	TGCCGGGTTG
RM	TCTATCTTTT	AATTCCGCAT	TATTAAGTCT	TAGATAAAAAG	TGCCGGGTTG
D-6	TCTATCTTTT	AATTCCGCAT	TATTAAGACT	TAGATAAAAAG	TGCCGGGTTG
Ka-2	TCTATCTTTT	AATTCCGCAT	TATCAAGTCT	TAGATAAAAAG	TGCCGGGTTG
Ke-9	TCTATCTTTT	AATTCCGCAT	TATTAAGTCT	TAGATAAAAAG	TGCCGGGTTG
MM	TCTATCTTTT	AATTCCGCAT	TATTAAGTCT	TAGATAAAAAG	TGCCGGGTTG
PV-0410	TCTATCTTTT	AATTCCGCAT	TATTAAGTCT	TAGATAAAAAG	TGCCGGGTTG
PVY ^{Ag}	TCTATCTGTT	AATTCCGCAT	TATTAAGTTT	TAGGTAAAA*	TGCCGGGTTG
PVY ^{Tu}	TCTATCTGTT	ATTTCTGTAT	TATTAAGTTT	AGTATAAAAAG	TGCCGGGTTG
PVY ^{Fr}	CTTAGCTGTC	GGTCTGTAT	TATTAAGTCT	TAGATAAAAA	GTGCCGGGTT
PVY ^{Ko}	TCTATCTTTT	AATTCCGCAT	TATTAAGTCT	TAGATAAAAA	GTGCCGGGTT

	201				250
PVY ^H	TCGTTGTTGT	GGATGATTCA	TCGATTAGGT	GATGTTGCGA	TTCTGTCGTA
PVY ^{It}	TCGTTGTTGT	GGATGATTCA	TCGATTAGGT	GATGTTGCGA	TTCTGTCGTA
PV-0446	TCGTTGTTGT	GGATGATTCA	TCGATTAGGT	GATGTTGCGA	TTCTGTCGTA
RM	TCGTTGTTGT	GGATGATTCA	TCGATTAGGT	GATGTTGCGA	TTCTGTCGTA
D-6	TCGTTGTTGT	GGATGATTCA	TCGATTAGGT	GATGTTGCGA	TTCTGTCGTA
Ka-2	TCGTTGTTGT	GGATGATTCA	TCGATTAGGT	GATGTTGCGA	TTCTGTCGTA
Ke-9	TCGTTGTTGT	GGATGATTCA	TCGATTAGGT	GATGTTGCGA	TTCTGTCGTA
MM	TCGTTGTTGT	GGATGATTCA	TCGATTAGGT	GATGTTGCGA	TTCTGTCGTA
PV-0410	TCGTTGTTGT	GGATGATTCA	TCGATTAGGT	GATGTTGCGA	TTCTGTCGTA
PVY ^{Ag}	TCGTTGTTGT	GGATGATTCA	TCGATTAGGT	GATGCTGCGA	TTTCGTCGTA
PVY ^{Tu}	TCGTTGTTGT	AGATGAACCA	TCGATTAGGT	GATGTTGCGA	TTTTGTCGTA
PVY ^{Fr}	GTTGTTGTGT	GAATGATCTA	TCGATTAGGT	GATGCTGTGA	TTCTGTCATA
PVY ^{Ko}	GTTGTTGTGT	GGATGATTCA	TCGATTAGGT	GATGTTGCGA	TTCTGTCGTA

	251				300
PVY ^H	GCAGTGACTA	TGTCTGGATC	TATCTGCTTG	GGTGGTGTTG	TGATTTTCGTC
PVY ^{It}	GCAGTGACTA	TGTCTGGATC	TATCTGCTTG	GGTGGTGTTG	TGATTTTCGTC
PV-0446	GCAGTGACTA	TGTCTGGATC	TATCTGCTTG	GGTGGTGTTG	TGATTTTCGTC
RM	GCAGTGACTA	TGTCTGGATC	TATCTGCTTG	GGTGGTGTTG	TGATTTTCGTC
D-6	GCAGTGACTA	TGTCTGGATC	TATCTGCTTG	GGTGGTGTTG	TGATTTTCGTC
Ka-2	GCAGTGACTA	TGTCTGGATC	TATCTGCTTG	GGTGGTGTTG	TGATTTTCGTC
Ke-9	GCAGTGACTA	TGTCTGGATC	TATCTGCTTG	GGTGGTGTTG	TGATTTTCGTC
MM	GCAGTGACTA	TGTCTGGATC	TATCTGCTTG	GGTGGTGTTG	TGATTTTCGTC
PV-0410	GCAGTGACTA	TGTCTGGATC	TATCTGCTTG	GGTGGTGTTG	TGATTTTCGTC
PVY ^{Ag}	GCAGTGACTA	TGTCTGGATC	TATCTGCTTG	GGTGATGTTG	TGATTTTCGTC
PVY ^{Tu}	GCAGTGACTA	TGTCTGGATC	TATCTACTTG	GGTGGTGTTG	TGATTCTGTC
PVY ^{Fr}	GCAGTGACTA	TGTCTGGATT	TAGTTACTTG	GGTGATGCTG	TGATTCTGTC
PVY ^{Ko}	GCAGTGACTA	TATCTGGATC	TATCTGCTTG	GGTGGTGTTG	TGATTTTCGTC

	301			332
PVY ^H	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
PVY ^{It}	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
PV-0446	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
RM	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
D-6	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
Ka-2	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
Ke-9	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
MM	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
PV-0410	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
PVY ^{Ag}	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
PVY ^{Tu}	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
PVY ^{Fr}	ATAGCAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC
PVY ^{Ko}	ATAACAGTGA	CTGTAAACTT	CAATCAGGAG	AC

31. ábra. Az általunk vizsgált PVY^{NTN} törzs izolátumok és a génbankban található egyéb PVY izolátumok [PVY^H: PVY^{NTN}/Magyarország (m95491), PVY^{It}: PVY/Olaszország (u10378), PVY^{Ag}: PVY/Argentína (x14136), PVY^{Tu}: PVY/Törökország (16), PVY^{Fr}: PVY/Franciaország (d00441), PVY^{Ko}: PVY/Korea (u06789)] 3' végem kódoló régiójának összehasonlítása a nukleotid sorrend alapján

32. ábra. Az általunk vizsgált PVY^{NTN} törzs izolátumok és a génbankban található egyéb PVY izolátumok filogenetikai törzsfája a 3' vég nem kódoló régió összehasonlítása alapján

	1				50
PVY ^{Ag}	ANDTIDAGGN	NKKDAKPEQS	SIQSNLSKGG	DKDVNVGTSG	THTVPRIKAI
PVY ^{It}	ANDTIDAGGS	SKKDAKPEQD	SIQPSSNKGG	DKDVNAGTSG	THTVPRIKAI
D-6	GNDTIDAGGS	TKKDAKQEQG	SIQPNLNKEK	EKDVNVGTSG	THTVPRIKAI
RM	GNDTIDAGGS	TKKDAKQEQG	SIQPNLNKEK	EKDVNVGTSG	THTVPRIKAI
PVY ^H	GNDTIDAGGS	TKKDAKQEQG	SIQPNLNKEK	EKDVNVGTSG	THTVPRIKAI
Ka-2	GNDTIDAGGS	HKKDAKQEQG	SIQPNLNKEK	EKDVNVGTSG	THTVPRIKAI
Ke-9	GNDTIDAGGS	TKKDAKQEQG	SIQPNLNKEK	EKDVNVGTSG	THTVPRIKAI
MM	GNDTIDAGGS	AKKDAKQEQG	SIQPNLNKEK	EKDVNVGTSG	THTVPRIRAI
PV-0410	GNDTIDAGGS	TKKDAKQEQG	SIQPNLNKEK	EKDVNVGTSG	THTVPRIKAI
PV-0446	GNDTIDAGGS	TKKDAKQEQG	IIQPNLNKEK	EKDVNVGTSG	THTVPRIKAI
PVY ^{Fr}	ANDTIDAGGS	NKKDAKPEQG	SIQPNPNKGG	DKDVNAGTSG	THTVPRIKAI
PVY ^{Ko}	GNDTIDAGGS	TKKDAKQEQG	IIQPNPNKEK	EKDVNVGTSG	THTVPRIKAI
	51				100
PVY ^{Ag}	TSKMRMPRSK	GVAALNLEHL	LEYAPQQIDI	SNTRATQSQF	DTWYEA VRMA
PVY ^{It}	TSKMRMPKSK	GAAALNLEHL	LEYAPQQIDI	SNTRATQSQF	DTWYEA VRMA
D-6	TSKMRMPKSK	GATVLNLEHL	LEYAPQQIDI	SNTRATQSQF	DTWYEA VQLA
RM	TSKMRMPKSK	GATVLNLKHL	LEYAPQQIDI	SNTRATQSQF	DTWYEA VQLA
PVY ^H	TSKMRMPKSK	GAAVLNLKHL	LEYAPQQIDI	SNTRATQSQF	DTWYEA VQLA
Ka-2	TSKMRMPKSK	GATVLNLEHL	LEYAPQQIDI	SNTRATQSQF	DTWYEA VQLA
Ke-9	TSKMRMPKSK	GSTVLNLEHL	LE*APQQIDI	SNTRATQSQF	DTWYEA VQLA
MM	TSKMRMPKSK	GATVLNLEHL	LEYAPQQIDI	SNTRATQSQF	DTWYEA VQLA
PV-0410	TSKMRMPKSK	GATVLNLEHL	LEYAPQQFDI	SNTRATQSQF	DTWYEA VQLA
PV-0446	TSKMRMPKSK	GATVLNLEHL	LEYAPQQIDI	SNTRATQSQF	DTWYEA VQLA
PVY ^{Fr}	TSKMRMPTSK	GATVPNLEHL	LEYAPQQIDI	SNTRATQSQF	DTWYEA VRMA
PVY ^{Ko}	TSKMRMPTSK	GATVLNLEHL	LEYAPQQIVI	SNTRATQSQF	DTWYEA VRMA

	101				150
PVY ^{Ag}	YDIGQTEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNING	VWVMMDGNEQ	VEYPLKPIVE
PVY ^{It}	YDIGETEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNVNG	VWVMMDGSEQ	VEYPLKPIVE
D-6	YDIGETEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNING	VWVMMDGDEQ	VEYPLKPIVE
RM	YDIGETEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNING	VWVMMDGDEQ	VEYPLKPIVE
PVY ^H	YDIGETEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNING	VWVMMDGDEQ	VEYPLKPIVE
Ka-2	YDIGETEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNING	VWVMMDGDEQ	VEYPLKPIVE
Ke-9	YDIGETEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNING	VWVMMDGDEQ	VEYPLKPIVE
MM	YDIGETEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNING	VWVMMDGDEQ	VEYPLKPIVE
PV-0410	YDIGETEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNING	VWVMMDGDEQ	VEYPLKPIVE
PV-0446	YDIRETEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNING	VWVMMDGDEQ	VEYPLKPIVE
PVY ^{Fr}	YDIGETEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNVNG	VWVMMDGNEQ	VEYPLKPIVE
PVY ^{Ko}	YDIGETEMPT	VMNGLMVWCI	ENGTSPNVNG	VWVMMDGNEQ	VEYPLKPIVE

	151				200
PVY ^{Ag}	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLIRNL	RDISLARYAF
PVY ^{It}	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLVRNL	RDGSLARYAF
D-6	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLVRNL	RDGSLARYAF
RM	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLVRNL	RDGSLARYAF
PVY ^H	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLVRNL	RDGSLARYAF
Ka-2	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLVRNL	RDGSLARYAF
Ke-9	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLVRNL	RDGSLARYAF
MM	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLVRNL	RDRSLARYAF
PV-0410	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLVRNL	RDGSLARHAF
PV-0446	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLVRNL	RDGS*ARYAF
PVY ^{Fr}	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLIRNL	RDMGLARYAF
PVY ^{Ko}	NAKPTLRQIM	AHFSVVAEAY	IEMRNKKEPY	MPRYGLIRNL	RDVGLARYAF

	201
PVY ^{Ag}	DFY
PVY ^{It}	DFY
D-6	DFY
RM	DFY
PVY ^H	DFY
Ka-2	DFY
Ke-9	DFY
MM	DFY
PV-0410	AFY
PV-0446	DFY
PVY ^{Fr}	DFY
PVY ^{Ko}	DFY

33. ábra. Az általunk vizsgált PVY^{NTN} törzs izolátumok és a génbankban található egyéb PVY izolátumok köpenyfehérje gén azonos szakaszán kódolt aminosav sorrendjének összehasonlítása

Az aminosavak rövidítései:

A: alanin (Ala)	I: izoleucin (Ile)
R: arginin (Arg)	L: leucin (Leu)
N: aszparagin (Asn)	K: lizin (Lys)
D: aszparaginsav (Asp)	M: metionin (Met)
C: cisztein (Cys)	P: prolin (Pro)
F: fenilalanin (Phe)	S: szerin (Ser)
G: glicin (Gly)	Y: tirozin (Tyr)
Q: glutamin (Gln)	T: treonin (Thr)
E: elutaminsav (Glu)	W: triptofán (Trp)
H: hisztidin (His)	V: valin (Val)

34. ábra. Az általunk vizsgált PVY^{NTN} törzs izolátumok és a génbankban található egyéb PVY izolátumok filogenetikai törzsfája a köpenyfehérje gén azonos szakaszának aminosavsorrend összehasonlítása alapján

5. KÖVETKEZTETÉSEK, JAVASLATOK

Vizsgálataink során 115 *Solanum* származék vírusfogékonyságát vizsgáltuk meg. Eddig 101 új kompatibilis gazda-vírus kapcsolatot tártunk fel. A PVY^{NTN} törzs ismeretlen új gazdanövényeit írtuk le [*Solanum achacachense* (PI. 558032), *S. acroscopicum* (PI. 230495), *S. albicans* (PI. 568914, 568915, 590888, 590891, 590892, 590893, 590897), *S. albornozii* (PI. 561635), *S. ambosinum* (PI. 498210, 568916, 568917), *S. andreanum* (PI. 567819), *S. arnezii* (PI. 545846, 545847, 545958), *S. blanco-galdosii* (PI. 498214), *S. buesii* (PI. 568922), *S. chancayense* (PI. 338615, 442699), *S. chilliasense* (PI. 567821), *S. clarum* (PI. 275202), *S. coelestipetalum* (PI. 473354, 590904), *S. demissum* (PI. 225711, 275207, 347760, 347762, 498016, 545763, 545764, 545766, 545767, 558051, 558386, 558387, 558388), *S. doddsii* (PI. 545857, 545858, 545859, 545860, 545861), *S. dolichocremastrum* (PI. 498234, 498235, 498236, 498237), *S. flahaultii* (PI. 558111, 570620, 583316, 583317), *S. gandarillasii* (PI. 265866, 283076, 545862, 545863, 545864), *S. hoopesii* (PI. 545881, 545882), *S. hypacrarthrum* (PI. 473477), *S. immite* (PI. 458401, 498245), *S. incamayoense* (PI. 473060, 473066, 473067, 473068, 473069, 473070), *S. irosinum* (PI. 568985), *S. lignicaule* (PI. 275273, 310993, 473351, 498253), *S. limbaniense* (PI. 473468), *S. lobbianum* (PI. 567840), *S. longicornicum* (PI. 208780), *S. marinasense* (PI. 458380, 498254, 498255), *S. matehualae* (PI. 498050, 570625), *S. medians* (PI. 310994, 320260), *S. scabrifolium* (PI. 365363), *S. sogarandinum* (PI. 365360), *S. stoloniferum* (PI. 558473, 558475,

558477), *S. tarnii* (PI. 498046, 545808, 570641), *S. tundalomense* (PI. 473471, 473474, 473475, 473476), *S. tuquerrense* (PI. 567849, 583300, 583310, 584483, 590926), *S. ugentii* (PI. 546030, 546032)] és szimptomatológiailag jellemeztük a növények reakcióit a vírusfertőzéssel szemben. Ezek az eredmények hozzájárultak a PVY gazdanövénykörének teljesebb megismeréséhez, ezáltal a vírus biológiájának és ökológiájának jobb megértéséhez. A különböző PVY törzsek gazdanövénykörét az elmúlt évtizedekben számos kutató vizsgálta. A gazdanövénykörrel alkotott fontosabb ismereteket *Edwardson és Christie (1997)* összegzi. Munkájukból kitűnik, hogy az új rezisztenciaáttörő tulajdonságú PVY^{NTN} törzssel szemben fogékony növényekről viszonylag kevés adat áll rendelkezésre és ezért van nagy jelentősége az általunk végzett vizsgálatoknak.

A PVY^{NTN} törzs látens gazdanövényeit írtuk le [*Solanum albornozii* (PI. 561635), *S. ambosinum* (PI. 568917), *S. demissum* (PI. 275207, 545767), *S. doddsii* (PI. 545859, 545860), *S. dolichocremastrum* (PI. 498234), *S. incamayoense* (PI. 473069), *S. lignicaule* (PI. 310993, 473351), *S. matehualae* (PI. 570625), *S. medians* (PI. 310994), *S. tarnii* (PI. 498046)], amelyek az adott körülmények között nem mutatattak tüneteket a vírusfertőzés hatására. Ezek az eredmények felhívják a figyelmet a látens gazdák (vírusrezervoárok) jelentőségére a fertőzési lánc kialakításában. Bár ezek a fajok és származékok Európában természetes közegben nem fordulnak elő, de számos vizsgálat alátámasztja a hazai *Solanaceae* növény családba tartozó virofób

növények vírusepidemiológiai jelentőségét (Salamon 1989, Kazinczi et al. 1998, Takács et al. 2000).

A PVY^{NTN} törzssel szemben 14 immunis vad *Solanum* fajt ill. származékot írtunk le [*Solanum acroscopicum* (PI. 365314), *S. albornozii* (PI. 498206), *S. ambosinum* (PI. 498212, 498213), *S. arnezii* (PI. 545880), *S. cacetanum* (PI. 584492), *S. solisii* (PI. 473472), *S. stoloniferum* (PI. 558472, 558476), *S. subpanduratum* (PI. 498289), *S. sucubunense* (PI. 583320), *S. tarnii* (PI. 498046, 545742, 570642)], amelyek mint rezisztenciaforrások felhasználhatóak a burgonyanemesítésben új PVY^{NTN} rezisztens burgonyafajták előállítására. A rezisztenciára történő nemesítés jelentősége napjainkban felértékelődött. A vírusokkal szembeni hatékony védekezés csak rezisztens fajták termesztésével lehetséges. Ezek alkalmazásával csökkenthető a vektorok ellen felhasznált inszekticidek mennyisége és megvalósítható a környezetkímélő növényvédelem. Vad *Solanum* fajok felhasználására a burgonyanemesítésben számos példa van. Ígéretesek a gyakorlatban már alkalmazott *S. stoloniferum* különböző származékai, amelyet korábbi vizsgálatok is megerősítenek (Horváth 1994, Horváth és Wolf 1991, 1994, 1995, Bősze et al. 1996). Magyarországon a törvények jelenleg tiltják a genetikailag módosított növények használatát a köztermesztésben. Ezért különösen fontosak az általunk feltárt immunis vad fajok és származékok. Ezek a burgonya géncentrumából származó rövidnappalos gumóképző vad fajok, így korlátozás nélkül felhasználhatók a burgonyanemesítés során rezisztencia tulajdonságok bevitelére.

Eredményeink rámutatnak arra, hogy a rezisztencia tulajdonságok fajon belül is lényegesen eltérhetnek egymástól. A vizsgált *Solanum* fajok esetében a *S. tarnii* származékai (PI. 498046, 545808, 570641) fogékonyak voltak, ezzel ellentétben a PI. 498048, 545742, 570642 származékok extrém rezisztenciát mutattak a PVY^{NTN} törzs fertőzésével szemben. Hasonló eredményeket tapasztaltunk a *S. acroscopicum*, *S. albornozii*, *S. ambosinum*, *S. arnezii* és *S. stoloniferum* fajok és származékaik esetében is. Ezek a megfigyelések a fajon belüli genetikai eltérésekre és azok jelentőségére hívják fel a figyelmet. Továbbá vizsgálataink rámutatnak a természetvédelem jelentőségére és a biodiverzitás megőrzésének fontosságára.

Az általunk szimptomatológiailag jellemzett fogékony vad *Solanum* fajok és származékok tünettanuk szerint mint diagnosztikai tesztnövények és propagatív gazdanövények felhasználhatók. Ezzel ellentétben az extrém rezistens (immunis) származékok fogékonyságuk alapján a mint differenciáló tesztnövények alkalmazhatóak.

A Magyarország különböző területeiről származó és a külföldi PVY^{NTN} törzs izolátumok köpenyfehérje gén nukleotid sorrendjének az összehasonlítása során nagyfokú homológiát tapasztaltunk. Ebből azt a következtetést vonhatjuk le, hogy vírusgenom ezen régiója genetikailag stabil, azaz viszonylag alacsony a mutációk bekövetkezésének a valószínűsége a vírus replikációja során. Ezért a PVY^{NTN} törzs köpenyfehérje génje kísérleti növényekben alkalmas a patogéntől származtatott rezisztencia kialakítására úgy, hogy a növény az eddig ismert más PVY^{NTN} izolátumokkal szemben is védettséget fog adni. Ilyen

transzgenikus növények felhasználhatóak a biotechnológiai kutatásokban a rezisztencia tulajdonságok valamint a vírus biológiájának jobb megismeréséhez, ill a módszerek tovább fejlődésével a későbbiekben esetleg köztermesztésbe vonhatók. Vírus köpenyfehérje génnel transzformált növények létrehozására számos kísérletet végeztek, amelynek során megállapították, hogy a patogéntől származó gén beépítése hatékony védelmet nyújthat az adott vírus fertőzésével szemben (*Van Der Heuvel et al. 1994, Zhang et al. 1997*). Más kutatók hasonló vizsgálataik eredményeként felhívják a figyelmet a patogéntől származtatott rezisztencia ökológiai veszélyére. Kísérleteik során megállapították, hogy nagy a valószínűsége a vírus rekombinánsok létrejöttének ezért ezek a növények csak laboratóriumi kísérletekben alkalmazhatók (*Malnoe et al. 1997, Farinelli et al. 1999*).

A köpenyfehérje gén és a 3' vég nem kódoló régió nukleotid sorrendje és a köpenyfehérje gén aminosav sorrendje alapján az általunk vizsgált izolátumok és a *Beczner et al. 1984* által izolált és *Thole et al 1993* által molekulárisan jellemzett PVY^{NTN} törzs izolátum határozottan elkülönül a más törzsekhez tartozó izolátumoktól. Így megállapítható, hogy az általunk vizsgált izolátumok a szimptomatológiai és a szerológiai tulajdonságaikon túlmenően a molekuláris jellemzőik alapján is a PVY^{NTN} törzshöz tartoznak.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

1. Szimptomatológiai, szerológiai és bioteszt módszerekkel megvizsgáltuk 115 dél-amerikai rövidnappalos gumóképző vad *Solanum* faj ill. származék vírusfogékonyságát a PVY^{NTN} törzsével szemben. Százegy eddig ismeretlen új kompatibilis gazda-vírus kapcsolatot tártunk fel. A növényeket szimptomatológiaiailag jellemeztük és a PVY^{NTN} törzs új gazdanövényeiként írtuk le.
2. A fent említett módszerekkel a PVY^{NTN} törzssel szemben 14 immunis vad *Solanum* fajt ill. származékot (*Solanum acroscopicum* PI. 365314, *S. albornozii* PI. 498206, *S. ambosinum* PI. 498212, 498213, *S. arnezii* PI. 545880, *S. cacetanum* PI. 584492, *S. solisii* PI. 473472, *S. stoloniferum* PI. 558472, 558476, *S. subpanduratum* PI. 498289, *S. sucubunense* PI. 583320, *S. tarnii* PI. 498046, 545742, 570642) tártunk fel, amelyek rezisztenciaforrásként felhasználhatóak a burgonyanemesítésben új PVY^{NTN} rezisztens burgonyafajták előállítására.
3. Rezisztenciavizsgálataink során egy adott fajon belül is a származékok között lényeges eltérést tapasztaltunk a rezisztencia tulajdonságokban. A *Solanum* fajok közül a *S. tarnii* származékai (PI. 498046, 545808, 570641) fogékonyak voltak, ezzel ellentétben a PI. 498048, 545742, 570642 származékok extrém rezisztenciát mutattak a PVY^{NTN} törzs fertőzésével szemben. Hasonló eredményeket tapasztaltunk a *S. acroscopicum*, *S. albornozii*, *S. ambosinum*, *S. arnezii* és *S. stoloniferum* fajok és származékaik

esetében is. Ezek az eredmények rámutatnak a fajon belüli genetikai különbségekre.

4. A vizsgálat során 7 PVY^{NTN} izolátum köpenyfehérje génjének 611 bázis hosszúságú szakaszát és a 3' vég nem kódoló régióját molekuláris szempontból jellemeztük. Az izolátumok között nagy eltérést a nukleotid sorrendben nem tapasztaltunk. Ezért a PVY^{NTN} törzs köpenyfehérje génje kísérleti növényekben alkalmas a patogéntől származtatott rezisztencia kialakítására. Ilyen transzgénikus növények felhasználhatóak a biotechnológiai kutatásokban a rezisztencia tulajdonságok valamint a vírus biológiájának jobb megismeréséhez.
5. A nukleotid sorrend ismeretében felállítottuk az általunk molekulárisan jellemzett PVY^{NTN} izolátumok és adatbankban szereplő izolátumok filogenetikai törzsfáját a köpenyfehérje gén azonos szakaszának nukleotid sorrendje és a 3' vég nem kódoló régió nukleotid sorrendje, valamint a köpenyfehérje gén azonos szakaszának aminosav sorrendje alapján. Mindhárom esetben a vizsgált izolátumok a *Becner et al.* (1984) által leírt és *Thole et al.* (1993) által molekulárisan jellemzett magyarországi PVY^{NTN} izolátummal együtt elkülönülnek a különböző eredetű PVY izolátumoktól. Így megállapítható hogy ezek az izolátumok a szimptomatológiai és szerológiai tulajdonságaikon túl a molekuláris jellemzőik alapján is a PVY^{NTN} törzshöz tartoznak.

7. SUMMARY

1. The reaction of 115 different accessions of tuber bearing South-American wild *Solanum* species and accessions have been studied. Hundred and one new compatible host-virus relations between *Solanum* species and PVY^{NTN} have been found. *Solanum* species and accessions have been symptomatologically characterised.
2. Among the *Solanum* species and accessions 14 were immune (*Solanum acroscopicum* PI. 365314, *S. albornozii* PI. 498206, *S. ambosinum* PI. 498212, 498213, *S. arnezii* PI. 545880, *S. cacetanum* PI. 584492, *S. solisii* PI. 473472, *S. stoloniferum* PI. 558472, 558476, *S. subpanduratum* PI. 498289, *S. sucubunense* PI. 583320, *S. tarnii* PI. 498046, 545742, 570642) to the PVY^{NTN} infection. Therefore, these accessions can be used for resistance breeding.
3. Essential difference in the resistance property among accessions have been found. Out of the *Solanum* species and accessions of *S. tarnii* (PI. 498046, 545808, 570641) were systemically susceptible. PI. 498048, 545742, 570642 accessions showed immunity to PVY^{NTN} infection. It was experienced the same thing by several accessions of *S. acroscopicum*, *S. albornozii*, *S. ambosinum*, *S. arnezii* and *S. stoloniferum*. This showed genetic differences among the accessions in a species.
4. The CP gene and 3' non-translated region of 7 PVY^{NTN} isolates were PCR amplified and cloned. Nucleotide sequences of CP region and 3' non-translated region were first determined by these Hungarian

isolates. After the sequence analysis, no essential differences could be found among the isolates. So the CP gene could be used in biotechnology in pathogen-derived resistance.

5. Homology of nucleotide and amino acid sequences were high among the PVY^{NTN} isolates. The phylogenetic tree showed some differences among the isolates from GenBank and EMBL sequence database and our PVY^{NTN} isolates. This shows differences among other PVY isolates, strains and our PVY^{NTN} isolates.

8. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton szeretném kifejezni köszönetemet témavezetőmnek, Dr. Horváth József akadémikusnak, atyai pártfogásáért, aki fáradságot és lehetetlent nem ismerve segítette munkámat. Önzetlenül tanított a virológia tudományára. Embersége és szakmai odaadása példáján megszeretette velem ezt az érdekes tudományágot.

Köszönettel tartozom Dr. Gáborjányi Richard professzor úrnak, aki sok hasznos szakmai tanácsával látott el.

Köszönöm Dr. Kazinczi Gabriella tudományos főmunkatársnak a sok közös munkát és a szakmai segítségét, amit a kísérletekhez és az értekezés megírásához nyújtott.

Köszönöm Dr. Balázs Ervin akadémikusnak, hogy lehetőséget biztosított a gödöllői Mezőgazdasági Biotechnológiai Központban a molekuláris vizsgálatok elvégzésére.

Köszönetet mondok Dr. Palkovics Lászlónak, aki megismertetett a molekuláris virológiai módszerekkel és a kísérletek során irányította és segítette munkámat.

Köszönöm Marton Ágnes és Molnár Katalin laboránsoknak, a rezisztenciavizsgálatokban nyújtott segítséget.

Köszönetet szeretnék mondani a Növénykórtani és Növényvirológiai Tanszék munkatársainak, akik kellemes baráti légkört teremtettek a tanszéken az eltelt évek alatt mindenben támogattak és segítettek szakmai ismereteim bővülését.

Hálásan köszönöm a családomnak, hogy biztos és kiegyensúlyozott háttérrel teremtettek és mindenkor támogattak céljaim megvalósításában. Az önzetlen segítségük nélkül ez az értekezés nem születhetett volna meg.



9. IRODALOMJEGYZÉK

- Akhatova, F. K. - Elliseeva, Z. N. - Katin, I. A.:* 1980. Reservoirs of potato virus Y. Rev. Plant Pathol. 59, 875.
- Anderson, C. W.:* 1954. Viruses of vegetable crops and miscellaneous plants in Florida. Proceedings Florida Hortic. Soci. 67, 102-105.
- Anderson, C. W.:* 1959. A study of field sources and spread of five viruses of peppers in central Florida. Phytopathology 49, 97-101.
- Anderson, C. W. - Corbett, M. K.:* 1957. Viruses diseases of peppers in central Florida survey results 1955. Plant Dis. Rep. 41, 143-147.
- Atreya, C. D. - Atreya, P. L. - Thornbury, D. W. - Pirone, T. P.:* 1992. Site-directed mutations in the potyvirus HC-Pro gene affect helper component activity, virus accumulation, and symptom expression in infected tobacco plants. Virology 191, 106-111.
- Audy, P. - Palukaitis, P. - Slack, S. A. - Zaitlin, M.:* 1994. Replicase-mediated resistance to potato virus Y in transgenic tobacco plants. Mol. Plant-Microbe Interact. 7, 15-22.
- Badami, R. S. - Kassanis, B.:* 1959. Some properties of three viruses isolated from a diseased plant of *Solanum jasminoides* Paxt. from India. Ann. Appl. Biol. 47, 90-97.
- Bagnall, R. H. - Bradley, R. H. E.:* 1958. Resistance to potato virus Y in the potato. Phytopathology 48, 121-125.
- Bala, S. - Bhargava, K. S.:* 1977. Potato virus C- the cause of mosaic in eggplant (*Solanum melongena* L.). Z. Pflanzenkr. Pflanzensch. 84, 342-344.
- Bamberg, J. B. - Martin, M. W. - Schartner, J. J. - Spooner, D. M.:* 1996. Inventory of tuber-bearing *Solanum* species, Catalog of Potato germplasm 1996. Potato Introduction Station, Sturgeon Bay. USA. pp. 110.
- Barradas, M. M. - Alexandre, M. A. V. - Vicente, M.:* 1979. Solenaceas silvestres como hospedeiras experimentais de virus II. *Solanum lycocarpum* St. Hil. *S. mammosum* L. *S. robustum* Wendl. Arq. Inst. Biol. Sao Paulo 46, 117-126.
- Barker, H.:* 1996. Inheritance of resistance to potato viruses Y and A in progeny obtained from potato cultivars gene Ry: evidence for a new gene to PVA. Theor. Appl. Genet. 93:710-716.
- Bawden, F. C.:* 1936. The viruses causing top necrosis (acronecrosis) of the potato. Ann. Appl. Biol. 23, 487-497.
- Bawden, F. C. - Kassanis, B.:* 1947. The behaviour of some naturally occurring strains of potato virus Y. Ann. Appl. Biol. 34, 503-516.
- Beczner L. - Förster H. - Romhányi L. - Dezséry M.:* 1982. A burgonya gumó nekrotikus gyűrűsfoltosság betegség fellépése Magyarországon. Növényvédelmi Tud. Napok, Budapest 1982. p. 4.
- Beczner, L. - Horváth, J. - Romhányi, I. - Förster, H.:* 1984. Studies on the etiology of tuber necrotic ringspot disease in potato. Potato Res. 27, 339-352.

- Bell, A. C.: 1982. The bulb and potato aphid *Rophalossiphonius latysiphon* (Davidson), as a vector of non-persistent potato viruses. Record Agricultural Research 30, 1-3.
- Bellardi, M. G. - Bertaccini, A. - Marani, F.: 1988. A PVY isolate infecting *Ranunculus*. Phytopathologia Mediterranea 27, 157-162.
- Bem, F. - Varveri, C. - Elefthiradis, I. - Karafyllidis, D.: 1999. First report of occurrence of potato tuber necrotic ringspot disease in Greece. Plant Dis. 83:488.
- Berbec, A.: 1988. Morphology, cytogenetics and resistance of amphidiploid *Nicotiana ramondii* MacBride x *N. tabacum* L. (F1 cv Zamojska 4 x LB-838) to potato virus Y. Genet. Polon. 29, 41-45.
- Berbec, A. - Glazewska, Z.: 1988. Transfer of resistance to potato virus Y from *Nicotiana benevidesii* Goodspeed to *N. tabacum* L. Genet. Polon. 29, 323-333.
- Bishop, G. W. - Landis, B. J. - Peterson, A. G. - Simpson, G. W.: 1966. Recent advances in potato insect research. Potato Handbook 11, 34-45.
- Blanc, S. - Lopez-Moya, J.-J. - Pirrone, T. P.: 1997. La transmission par pucerons du tabacco vein mottling virus necessite une interaction entre HC-Pro et la protéine de capsid. Sixiemes Rencontres de Virologie Végétale, Aussois, France. Résumés, 48.
- Bode, O.: 1968. Kartoffel (In: Pflanzliche Virologie II. ed. Klinkowski, M.). Akademie-Verlag Berlin 1968. 31-69. pp.
- Bode, O. - Völk, J.: 1957. Beobachtungen über einen neuen Stamm des Kartoffel-Y-Virus. Kartoffelbau 8, 140-141.
- Boudazin, G. - Le Romancer, M. - Weimann, D. O.: 1995. Localisation de deux épitopes sur la capsid du virus Y de la pomme de terre. Annal Tabac 27, 51-57.
- Bősze, Z. - Kazinczi, G. - Horváth, J.: 1996. Reaction of unknown *Solanum stoloniferum* Schlecht. et Bche and *Solanum demissum* Lindl. accessions to the tuber necrosis strain of potato Y *Potyvirus* (PVY^{NTN}). Acta Phytopath. et Entomol. Hung. 3 1, 169-174.
- Bradley, R. H. E.: 1954. Studies on the mechanism of transmission of potato virus Y by the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulz.) (*Homoptera: Aphidae*). Canad. J. Zool. 32, 64-73.
- Bradley, R. H. E.: 1968. Tobacco leaf veins as sources of a cucumber mosaic virus for aphids. Virology 34, 172-173.
- Bradley, R. H. E. - Wade, C. V. - Wood, F. A.: 1962. Aphid transmission of potato virus Y inhibited by oil. Virology 18, 327-329.
- Brandes, E. W. - Bercks, R.: 1965. Gross morphology and serology as a basis for classification of elongated viruses. Adv. Virus Res. 11, 1-24.
- Bruna de Tosso, A. - Santilli, V. - Espejo, R.: 1973. Enfermedad del ají y pimiento causada por el virus Y de la papa. Agricultura Técnica 33, 195-203.
- Buturovic, D. - Kuš, M.: 1989. The occurrence of potato tuber ring necrotic disease in Yugoslavia. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Bologna 1989. p. 6.
- Buturovic, D. - Kuš, M.: 1990. The occurrence of potato tuber ring necrotic disease in Yugoslavia. Potato Res. 33, 138.
- Butzonich, I. P. - Montes, L. - Induni, S. - Alonso, S. I.: 1984. *Solanum sisymbriifolium* Lam. reservorio natural del virus Y de la papa en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires. Fitopatologia 19, 89-92.

- Canto, T. - Ellis, P. - Bowler, G. - López-Abella, D.*: 1995. Production of monoclonal antibodies to potato virus Y helper component-protease and their use for strain differentiation. *Plant Dis.* 79, 234-237.
- Carter, W.*: 1962. *Insects In Relation To Plant Disease*. Interscience Publishers, New York 1962. 705. pp.
- Carrington, J. C. - Dougherty, W. G.*: 1987. Small nuclear inclusion protein encoded by a plant potyvirus genome is a protease. *J. Gen. Virol.* 61, 2540-2548.
- Chachulska, A. M.*: 1998. Potato virus Y phylogeny and engineered virus resistance. Ph.D. Thesis, Warsaw 1998. pp. 106.
- Chagas, C. M. - Grill, M. - Noronha, A. B. - Vincent, M.*: 1978. Solanaces silvestres como hospedeiras experimentais de virus I. *Solanum ciliatum* Lam., *S. palinacanthum* Dun., e *S. varium* Dun. *Arq. Inst. Biol. Sao Paulo* 45, 177-182.
- Chagas, C. M. - Vincent, M. - Alba, A. P. C. - July, J. R.*: 1977. *Solanum atropurpureum* Schrank, a natural reservoir of potato virus Y (PVY). *Phytopath. Z.* 90, 147-151.
- Chamberlain, E. E.*: 1954. Plant virus disease in New Zealand. *Bulletin Department Science Industrial Research New Zealand* 108, 44-231.
- Christie, S. R.*: 1969. Nicotiana hybrid developed as a host for plant viruses. *Plant Dis. Rep.* 53, 939-941.
- Christie, S. R. - Crawford, W. E.*: 1978. Plant virus range of *Nicotiana benthamiana*. *Plant Dis. Rep.* 53, 939-941.
- Christoff, A.*: 1958. The virus diseases of the fruit trees in Bulgaria. *Phytopath. Z.* 3, 381-436.
- Clark, M. F. - 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.
- Clark, R. L. - Hill, J. H.*: 1977. A new tomato virus disease induced by co-infection with tobacco mosaic and potato Y viruses. *Phytopathology News* 12, 203.
- Cociu, V. - Minoiu, N. - Roman, R. - Cheorghiiu, E. - Isac, M. - Popescu, I.*: 1984. Investigations aimed at obtaining new plum varieties resistant to the plum pox virus. *Probl. Genet. Theor. Appl.* 16, 59-67.
- Cockerham, G.*: 1970. Genetical studies on resistance to potato virus X and Y. *Heredity* 25, 309-348.
- Cook, A. A.*: 1963. Genetics of response in pepper to three strains of potato virus Y. *Phytopathology* 53, 720-722.
- Cook, A. A. - Anderson, C. W.*: 1960. Inheritance of resistance to potato virus Y derived from two strains of *Capsicum annum*. *Phytopathology* 50, 73-75.
- Costa, A. S. - Carvalho, A. M. B. - Kitajama, E. W.*: 1960. Risco do tomateiro em Sao Paulo, causada por estripe do virus Y. *Bragantia* 19, 1111-1128.
- Dale, W. T.*: 1954. Sap-transmissible mosaic disease of solanaceous crops in Trinidad. *Ann. Appl. Biol.* 41, 240-247.
- Dalmay, T. - Balázs, E.*: 1990. Nucleotide sequence of an altered virulence potato virus Y coat protein gene (PVY^H strain). *Nucleic Acids Res.* 18, 6721.

- Darby, J. F. - Larson, R. H. - Walker, J. C.: 1951. Variation in virulence and properties of potato virus Y strains. Research Bulletin Wisconsin Agricultural Experiment Station 177, 1-32.
- De Bokx, J. A. - Huttinga, H.: 1981. Potato virus Y. CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses. 242, 1-4.
- Dedic, P. - Kanak, E. - Nohejl, J.: 1988. Unusual strain of PVY with necroses on potato tubers. Proc. 11th Czechoslovak Plant Prot. Conf. Nitra 1988. pp. 179-180.
- Delgado-Sanchez, S. - Grogan, R. G.: 1966. Purification and properties of potato virus Y. Phytopathology 56, 1397-1404.
- Dermastia, M.: 1995. Cytokinin patterns in healthy and PVY^{NTN} infected potato (*Solanum tuberosum* L. cv. Igor). Proc. EAPR Virology Section Meeting, Bled 1995. pp. 147-150.
- DiFanzo, C. D. - Ragsdale, D. W. - Radcliffe, E. B. Gudmestad, N. C. - Secor, G. A.: 1997. Seasonal abundance of aphid vectors of potato virus Y in the Red River Valley of Minnesota and North Dakota. J. Econom. Entomol. 90, 824-831.
- Dolenc, J. - Dermastia, M.: 1998. Systemic infection with PVY^{NTN} does not severely alter meristem activity in susceptible potato cultivar 'Igor'. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Baden 1998. pp. 14-15.
- Dudits D. - Heszky L.: Növénybiotechnológia. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest 1990. 308 pp.
- Dykstra, T. P. - Whietaker, W. C.: 1938. Experiments on the transmission of potato viruses by vectors. J. Agr. Res. 57, 319-334.
- Easton, G. D. - Larson, R. H. - Hougas, R. W.: 1958. Immunity to virus Y in the genus *Solanum*. Wisconsin Agric. Exp. Sta. Research Bulletin 205, 1-32.
- Edwardson, J. R.: 1974. Some properties of the potato virus Y group. Florida Agric. Exp. Sta. Monograph No. 4, 1-398.
- Edwardson, J. R. - Christie, R. G. - Ko, N. J.: 1984. Potyvirus cylindrical inclusions Subdivision-IV. Phytopathology 74, 1111-1114.
- Edwardson, J. R. - Christie, R. G.: 1991. The Potyvirus Group. Volumes I-IV, Florida Agric. Exp. Sta., Monograph 16.
- Edwardson, J. R. - Christie, R. G.: 1997. Viruses infecting peppers and other solanaceous crops. Volume II, Florida Agricultural Experiment Station, Monograph 18-II.
- Ellis, P. - Stace-Smith, R. - de Viliers, G.: 1997. Identification and geographic distribution of serotypes of potato virus Y. Plant Dis. 81, 481-484.
- Endemann, W.: 1955. Resistance to strains of virus Y in tobacco. Ber. Inst. Tabak 2, 57-76.
- Eskarous, J. K. - Habib, H. M. - Kistah, A. A. - Ismail, M. H.: 1983. A strain of potato virus Y isolated from *Solanum nigrum* var. *judiacum* in Egypt. Phytopathol. Medit. 22, 53-58.
- Farinelli, L. - Malnoe, P. - Collet, G. F.: 1992. Heterologous encapsidation of potato virus Y strain O (PVY^O) with the transgenic coat protein of PVY strain N (PVY^N) in *Solanum tuberosum* cv. Bintje. Bio Technology 10, 1020-1025.

- Feldman, J. M. - Gracia, O.*: 1972. Studies on weed plants as sources of viruses III. Natural infections of some weeds with tobacco mosaic, cucumber mosaic and potato Y viruses. *Phytopathol. Z.* 73, 251-255.
- Felsenstein, J.*: 1988. Phylogenies from molecular sequences: inference and reliability. *Ann. Rev. Genet.* 22, 521-565.
- Felsenstein, J.*: 1991. PHYLIP (Phylogenetic Inference Package) Manual version 3.4. University of Washington, Seattle, USA, 1991
- Fiedorow, Z.*: 1974. Isolation of potato virus Y^O, Y^N, X from the complexes by means of test plants. *Rev. Plant Pathol.* 55, 2579.
- Fritzsche, R. - Schmelzer, K. - Schmid, T. B.*: 1967. Prüfung der Eignung von *Tetranychus urticae* Koch als Vektor der pflanzenpathogener Viren. *Arch. Pflanzenschutz* 3, 89-100.
- Fritzsche, R. - Karl, E. - Proeseler G.*: 1972. Tierische Vektoren pflanzenpathogener Viren. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1972. 521. pp.
- Garbacewska, G. - Felczak, P. - Chranowska, M. - Kerlan, C.*: 1998. Reaction of potato cultivars and test plants to PVY infection on submicroscopical level. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Baden 1998. pp. 12-13.
- Gáborjányi R.*: 1996. Vírusok. In: Érsek T. és Gáborjányi R. (eds.) Növénykórtani Mikrobiológia. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest 1996. pp. 14-49.
- Gáborjányi R.*: 1999. A vírusgenom szerveződése és a vírusok replikációja. In: Horváth J. - Gáborjányi R. (eds) Növényvírusok és virológiai vizsgálati módszerek. Mezőgazda Kiadó 1999. pp. 216-241.
- Gáborjányi R. - Tóbiás I.*: 1986a. A vírusfertőzés inhibitorai és a vírusbioszintézist gátló anyagok. *Növénytermelés* 35, 139-146.
- Gáborjányi R. - Tóbiás I.*: 1986b. A növényi vírusok elleni kémiai védekezés lehetőségei: indukált antivirális anyagok és kemoterápiás szerek. *Növénytermelés* 35, 341-350.
- Gebre Selassie, K - Marchoux, G. - Dellecolle, B. - Pochard, E.*: 1985. Variabilité naturelle des souches du virus Y de la pomme de terre dans les cultures de piment du Sud-est de la France. Caractérisation et classification en pathotypes. *Agronomie* 5, 621-630.
- Ghena, N.*: 1966. Study of strain of virus Y isolated from potato vars. cultivated in Romania. *Analele Institutului de Cercetari Pentru Protectia Plantelor* 4, 89-99.
- Gibson, R. W. - Pehu, E. - Woods, R. D. - Jones, M. G. K.*: 1990. Resistance to potato virus Y and potato virus X in *Solanum brevidens*. *Ann. Appl. Biol.* 116, 151-156.
- Gooding, G. V. - Bing, W. W.*: 1970. Serological identification of potato Y virus and tobacco etch virus using immunodiffusion plates containing sodium dodecyl sulphate. *Phytopathology* 60, 1293.
- Gooding, G. V. - Tolin, S. A.*: 1973. Strains of potato virus Y affecting flue-cured tobacco in the southeastern United States. *Plant Dis. Rep.* 57, 200-204.
- Goodman, R. M. - McDonald, J. G. - Horne, R. W. - Bancroft, J. B.*: 1976. Assembly of flexuous plant viruses and their proteins. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B.* 276, 173-179.
- Gugerli, P. - Fries, A.*: 1983. Characterization of monoclonal antibodies to potato virus Y and their use for virus detection. *J. Gen. Virol.* 64, 2471-2477.

- Hamilton, M. A.*: 1932. On three new virus diseases of *Hyocymus niger*. *Ann. Appl. Biol.* 19, 550-567.
- Harrison, B. D. - Roberts, I. M.*: 1971. Pinwheels and crystalline structures induced by atropa mild mosaic virus with particles 925 nm long. *J. Gen. Virology* 10, 71-78.
- Hataya, T. - Inoue, A. K. - Oshima, K. - Shikata, E.*: 1994. Characterization and strain identification of a potato virus Y isolate non-reactive with monoclonal antibodies specific to the ordinary and necrotic strains. *Intervirology* 37, 12-19.
- Heinze, K.*: 1950. Zur Übertragung pflanzlicher Viruskrankheiten durch Blattläuse. *Nachrbl. Dtsch. PflSchDienst* 2, 49-53.
- Heinze, K.*: 1959a. Neue Gelegenheitsüberträger für das Gurkenmosaik Virus (Marmor cucumeris), das Y-virus der Kartoffel (Marmor upsilon), die Tomatenstauche (dwarfing of tomato) und ein neuer Überträger für die Vergilbungskrankheit der Rübe (*Corium betae*). *Z. Naturforsch.* 14s, 414-415.
- Heinze, K.*: 1959b. Beitrag zur Ermittlung neuer Überträger für phytopathogene Viren. *Z. PflKrankh.* 66, 391-395.
- Heinze, K.*: 1960. Versuche zur Übertragung nichtpersistenter und persistenter Viren durch Blattläuse. *Nachrbl. Dtsch. PflSchDienst* 12, 119-121.
- Hellmann, G. M. - Thornbury, D. W. - Hyebert, E. - Shaw, J. G. - Pirone, T. P. - Rhoads, R. E.*: 1983. Cell-free translation of tobacco vein mottling virus RNA. II. Immunoprecipitation of products by antisera to cylindrical inclusions, nuclear inclusion and helper component proteins. *Virology* 124, 434-444.
- Hiniostroza-Orihuela, A. M.*: 1975. Some characteristics of infectious RNA from potato virus Y. *Virology* 67, 276-278.
- Hinrichs, J. - Berger, S. - Shaw, J. G.*: 1998. A hypersensitive response-like mechanism is involved in resistance of potato plants bearing the Ry_{sto} gene to the potyviruses potato virus Y and tobacco etch virus. *J. Gen. Virol.* 79, 167-176.
- Hoggan, I. A.*: 1927. Cytological studies on virus diseases of solanaceous plants. *J. Agric. Res.* 35, 651-671.
- Hollings, M.*: 1957. Investigation of chrysanthemum viruses II. Virus B (mild mosaic) and chrysanthemum latent virus. *Ann. Appl. Biol.* 45, 589-602.
- Hollings, M.*: 1959. Host range studies with fifty-two plant viruses. *Ann. Appl. Biol.* 47, 98-108.
- Horváth, J.*: 1963. Neuere Beiträge zum Vorkommen von Kartoffelviren mit besonderer Rücksicht auf die Komplexinfektionen. *Acta Agronom. Acad. Sci. Hung.* 12, 67-81.
- Horváth, J.*: 1964. Ergebnisse der identifizierung von mechanisch übertragbaren Kartoffelviren an Testpflanzen, mit besonderer Rücksicht auf Vergleichsuntersuchungen. *Acta Agronom. Acad. Sci. Hung.* 13, 103-135.
- Horváth, J.*: 1966a. Data on the possibilities of controlling potato virus. I. General survey of the methods of control and the virus infection of experimental potato varieties. *Acta Agr. Acad. Sci. Hung.* 15, 177-186.
- Horváth, J.*: 1966b. A burgonyát fertőző vírusok differenciálásának módszerei és a burgonya Y-vírusterzsek (Marmor upsilon Holmes) tulajdonságai. *Kandidátusi Ért. Tézisei.*, Rostok-Budapest 1966. 16 pp.
- Horváth, J.*: 1966c. Studies on strains of potato virus Y. I. Strain C. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.* 1, 125-138.

- Horváth, J.*: 1966d. Studies on strains of potato virus Y. 2. Normal strain. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 1, 333-352.
- Horváth, J.*: 1966e. 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. Studies on strains of potato virus Y. 3. Strain causing browning of midribs in tobacco. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 2, 95-108.
- Horváth, J.*: 1967b. Studies on strains of potato virus Y. 4. Anomalous strain. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 2, 195-210.
- Horváth, J.*: 1967c. Virulenzdifferenzen verschiedener Stämme und Isolate des Kartoffel-Y Virus an *Capsicum*-Arten und Varietäten. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 2, 17-37.
- Horváth, J.*: 1967d. 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.*: 1967e. Data on the possibilities of controlling potato virus. III. Examinations with the Dutch method. Acta Agr. Acad. Sci. Hung. 16, 75-86.
- Horváth, J.*: 1968a. Data on the possibilities of controlling potato virus. IV. Examinations with summer planting method. Acta Agr. Acad. Sci. Hung. 17, 115-129.
- Horváth, J.*: 1968b. A növényvírusok elleni védekezés lehetőségei, különös tekintettel a burgonyavírusokkal szembeni preventív módszerekre. Agrártud. Közl. 27, 55-67.
- Horváth, J.*: 1968c. Two new host plants for potato virus Y, potato virus X and potato aucuba mosaic virus. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 2, 195-210.
- Horváth, J.*: 1969a. Studies on the host range of potato virus Y. Proc. 6th Conf. Czechoslovak Plant Virologists., Olomouc 1967. pp.157-175.
- Horváth, J.*: 1969b. Symptoms evoked by different strains of potato virus Y on *Nicotiana* species resistant to *Peronospora tabacina* Adam. Acta Agr. Acad. Sci. Hung. 18, 55-66.
- Horváth, J.*: 1969c. Cross protection the with four strains of potato virus Y in *Nicotiana tabacum* L. cv. Samsun. Zbl. Bakt. 2. Abt. 123, 249-252.
- Horváth, J.*: 1972a. Növényvírusok, vektorok, vírusátvitel. Akadémiai Kiadó, Budapest 1972. 515 pp.
- Horváth, J.*: 1972b. *Lycium*-Arten als neue Testpflanzen für verschiedene Pflanzenviren. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 7, 343-351.
- Horváth, J.*: 1974. *Browallia* species as new hosts of various plant viruses. Acta Botanica Acad. Sci. Hung. 20, 281-293.
- Horváth, J.*: 1979. New artificial hosts and non-hosts of plant viruses and their role in the identification and separation of viruses. IX. Potyvirus group (Subdivision-III): Potato virus Y, turnip mosaic virus and watermelon mosaic virus (strain 2 or general strain). Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 14, 157-173.
- Horváth, J.*: 1981a. New data on the virus susceptibility of plants 1. *Solanaceae* (*Capsicum*, *Datura*, *Nicotiana*, *Petunia* and *Scopolia* species). Botanikai Közlemények 68, 181-185.
- Horváth, J.*: 1981b. New data on the virus susceptibility of plants 2. *Solanaceae* (*Solanum* species). Bot. Közl. 68, 265-271.

- Horváth, J.: 1981c. Reaction of *Physalis* species to plant viruses VI. *Physalis curassavica* L. as new experimental plant in plant virology. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 16, 327-337.
- Horváth, J.: 1983. Reaction of *Physalis* species to plant viruses VII. Additional data on the virus susceptibility of *Physalis minima* L. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 18, 209-216.
- Horváth J.: 1984a. Paprika (*Capsicum* L.) fajok és -varietások vírusrezisztenciája: Új inkompatibilis (hiperszenzitív) gazda-vírus kapcsolatok. Kertgazdaság 16, 93-95.
- Horváth J.: 1984b. Burgonyagéncentrumok: A rezisztenciagének és víruspatogének forrásai. In: Csaba Gy.(szerk.). A biológia aktuális problémái. Medicina Könyvkiadó., Budapest 1984. 30, 153-185.
- Horváth, J.: 1985. Reaction of *Physalis* species to plant viruses X. *Physalis lanceifolia* Nees as a new host to some mechanically transmissible viruses. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 20, 103-107.
- Horváth, J.: 1986. Compatible and incompatible relations between *Capsicum* species and viruses. I. Review. Acta Phytopath. et Entomol. Hung. 21, 35-49.
- Horváth, J.: 1987. Reaction of wild *Solanum* species to different viruses. J. Indian Potato Assoc. 14, 104-108.
- Horváth, J.: 1988. Potato gene centres, wild *Solanum* species, viruses and aphid vectors. Acta Phytopath. et Entomol. Hung. 23, 423-448.
- Horváth, J.: 1990a. Reaction of three new wild *Solanum* species from Peru to six potato viruses. 11th Triennial Conf. EAPR, Edinburgh (UK) 1990. pp. 540-541.
- Horváth, J.: 1990b. *Solanum demissum* P.I. 230579 a true seed host for some potato viruses. 11th triennial Conf. EAPR, Edinburgh (UK) 1990. pp. 267-268.
- Horváth, J.: 1991. *Lycium* species (Family: *Solanaceae*) as new experimental hosts of plant viruses. Acta Phytopath. et Entomol. Hung. 26, 353-365.
- Horváth, J.: 1994. Reaction of *Solanum stoloniferum* to cucumber mosaic Cucumovirus. Acta Phytopath. et Entomol. Hung. 29: 105-108.
- Horváth J.: 1995a. A szántóföldi növények betegségei. Mezőgazda Kiadó, Budapest 1996. 328 pp.
- Horváth, J.: 1995b. Extreme and complex resistance to infection by the NTN strain of potato Y Potyvirus and other viruses in genotypes of tuber-bearing *Solanum stoloniferum*. Potato Res. 38, 425.
- Horváth, J.: 1999. Növényvirológia. PATE GMK (egyetemi jegyzet), Keszthely 1999. 237 pp.
- Horváth, J. - Besada, W. H.: 1980. Preservation of some plant viruses by dehydration over anhydrous calcium chloride (CaCl₂). Z. PflKrankheiten 87: 463-472.
- Horváth, J. - Hoekstra, R.: 1989. Reaction of some new Bolivian tuber-bearing *Solanum* species to different potato pathogenic viruses. Acta Phytopath. et Entomol. Hung. 24, 351-362.
- Horváth, J. - Hoekstra, R.: 1990. Reactions of newly-developed Bolivian tuber-bearing *Solanum* species to viruses. Potato Res. 33, 145-146.
- Horváth J. - Solymosy F.: 1962. Tesztnövények alkalmazásának jelentősége a burgonya vírusbetegségeinek kimutatásában. Növénytermelés 11, 369-376.

- Horváth, J. - Wolf, I.*: 1991. Reaction of *Solanum stoloniferum* accessions to potato virus Y and henbane mosaic virus. *Indian J. Virology* 7, 176-178.
- Horváth, J. - Wolf, I.*: 1994. Resistance of new *Solanum stoloniferum* accessions to potato Y *Potyvirus*. 2nd Ann. Newsl. ISHS-Vegetable Virus Working Group. Wellesbourne 1994. p. 19.
- Horváth, J. - Wolf, I.*: 1995. Extreme and complex resistance to infection by NTN strain of potato Y *Potyvirus* and other viruses in genotypes of tuber-bearing *Solanum stoloniferum*. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Bled 1995. pp. 29-31.
- Horváth, J. - Wolf, I.*: 1996. Extreme and complex resistance to infection by NTN strain of potato Y *Potyvirus* and other viruses in genotypes of tuber-bearing *Solanum stoloniferum*. *Potato Res.* 39, in press.
- Horváth, J. - Francsics, I. - Bősze, Z. - Wolf, I. - Pocsai, E.*: 1996. Serological investigations on the symptomless accessions of *Solanum brevidens* infected by the NTN strain of potato Y *Potyvirus* (PVY^{NTN}). 13th Triennial Conf. EAPR, Veldhoven, The Netherlands 1996. pp.166-167.
- Horváth, J. - Salamon, P. - Wolf, I. - Kollber, M.*: 1988. Henbane mosaic *potyvirus* pathogenic to wild and cultivated potato. *Potato Res.* 31, 311-320.
- Horváth J. - Wolf I. - Kadlicskó S. - Pintér Cs. - Lesemann, D. E. - Weidemann, H. L.*: 1991. Bogyó nekrotikus gyűrűsfoltosság, egy deviáns burgonya Y-vírus (potato virus Y) tünete. 37. Növényvéd. Tud. Napok., Budapest 1991. p. 88.
- Huttinga, H.*: 1975. Properties of viruses of the potyvirus group 3. A comparison of buoyant density, S value, particle morphology, and molecular weight of the coat protein subunit of 10 viruses and virus isolates. *Neth. J. Plant Pathol.* 81, 58-63.
- Iglisch, I. - Gunkel, W.*: 1970. Zur Biologie und Vektorleistung der "Schwarzen Blattläuse". (Arten aus der *Aphis fabae*-Gruppe sensu lato /Homoptera: Aphididae/. *Z. Angew. Zoologie* 57, 69-95.
- Jayaraj, S. - Ehrhardt, P. - Schmuttere, H.*: 1967. The effect of certain antibiotics on reproduction of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *Ann. Appl. Biol.* 59, 13-21.
- Johnson, J.*: 1941. Chemical inactivation and the reactivation of plant virus. *Phytopathology* 31, 679-701.
- Kaczmarek, U.*: 1976. Host and test plants of of potato viruses. *Biuletyn Instytutu Ziemiaca* 18, 85-110.
- Kahn, R. P. - Monroe, R. L.*: 1963. Detection of the tobacco vein necrosis strain of potato virus Y in *Solanum cardenasii* and *S. andigenum* introduced into the United States. *Phytopathology* 53, 1356-1359.
- Kazinczi, G. - Horváth, J.*: 1998. *Solanum nigrum* L. as a new experimental host of melandrium yellow fleck *bromovirus* and sowbane mosaic *sobemovirus*. *Acta Phytopathol. Hung.* 33, 27-30.
- Kennedy, J. S. - Day, M. F. - Eastop, V. F.*: 1962. A conspectus of aphids as vectors of plant viruses. Commonwealth Institute Entomology, London 1962 114 pp.
- Kerlan, C.*: 1993. Potato tuber necrotic ringspot disease. A review. PTRND letter, Le Rhen (France) 1993. pp. 1-4.
- Khatri, H. L. - Sekhon, I. S.*: 1974. Studies on a virus causing mosaic disease of chilli. *Indian J. Mycology Plant Pathology* 4, 121-125.

- Khurana, S. M. P. - Singh, M. N. - Nagaich, B. B.:* 1979. A strain of potato virus Y inciting mosaic disease in pansy. *J. Indian Potato Assoc.* 6, 228-230.
- Kim, Y. H. - Park, E. K. - Paek, K. H. - Chae S. Y. - Kang, S. W.:* 1996. Characteristics of resistance to potato virus Y in transgenic tobacco plants mediated with complementary DNA (cDNA) of PVY replicase genes. 1996 Coresta Congress, Yokohama, Japan, Information Bulletin, 162.
- Kishtah, A. A. A.:* 1970. Insect vectors of virus Y infecting potato plants in Egypt. Faculty of Agriculture, Ain Shams University. Thesis. Cairo 1970.
- Kitajima, E. W. - Camargo, I. J. B. - Costa, A. S.:* 1968. Intranuclear crystals and cytoplasmic membranous inclusions, associated with infection by two Brazilian strains of potato virus Y. *Journal Electron Microscopy* 17, 144-153.
- Klinkowski, M. - Schmelzer, K.:* 1960. A necrotic type of potato virus Y. *Am. Potato J.* 37, 221-228.
- Klinkowski, M. - Schmidt, H. E.:* 1968. Unkräuter und Ruderalpflanzen. (In: *Pflanzliche Virologie II.* ed. *Klinkowski, M.*). Akademie Verlag, Berlin 1968. 304-307. pp.
- Kollar, A. - Thole, V. - Dalmay, T. - Salamon, P. - Balázs, E.:* 1993. Efficient pathogen-derived resistance induced by integrated potato virus Y coat protein gene in tobacco. *Biochimie* 75, 623-629.
- Kuš, M.:* 1993. A new technology preventing basic seed potato from reinfection by the necrotic strain of PVY^N in Slovenia. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Paris 1993. pp. 348-349.
- Kuš, M.:* 1995. Investigations of the sensitivity of potato cultivars to tuber necrotic ringspot strain of potato virus Y (PVY^{NTN}). Proc. EAPR Virology Section Meeting, Bled 1995. pp. 135-138.
- Kuš, M.:* 1998. Extreme sensitivity to necrotic strain of PVY^N with variety Cita. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Baden 1998. pp. 20-21.
- Külps, G.:* 1968. Untersuchungen zur Schutzwirkung von Ölen bei der Virusübertragung durch Blattläuse. *Z. PflKrankheiten.* 75, 213-217.
- Lain, S. - Martin, M. T. - Riechmann, J. L. - Garcia, J. A.:* 1991. Novel catalytic activity associated with positive strand RNA virus infection: nucleic acid-stimulated ATPase activity of a plum pox potyvirus helicase-like protein. *J. Virol.* 65, 1-6.
- Laird, E. F. - Dickson, R. C.:* 1963. Tobacco etch virus and potato virus Y in pepper, their host plants and insect vectors in Southern California. *Phytopathology* 53, 48-52.
- Lawson, C. - Kaniewski, W. - Haley, L. - Rozman, R. - Newell, C. - Sanders, P. - Tuner, N. E.:* 1990. Engineering resistance to mixed virus infection in a commercial potato cultivar: resistance to potato virus X and potato virus Y in transgenic Russet Burbank. *Bio/Technology* 8, 127-134.
- Legavre, T. - Maia, I. G. - Casse-Delbart, F. - Bernardi, F. - Robaglia, C.:* 1996. Switches in the mode of transmission select for or against a poorly aphid-transmissible strain of potato virus Y with reduced helper component and virus accumulation. *J. Gen. Virol.* 77, 1343-1347.
- Le Romancer, M. - Kerlan, C.:* 1990. Une nouvelle affectino d'origine virali sur pomme de terre: la maladie des nécroses annulaires superficelles des tubercules. 2ème Congrès de la Société Française de Phytopathologie, Montpellier 1990.

- Le Romancer, M. - Kerlan, C.:* 1991. La maladie des nécroses annulaires superficelles des tubercules: une affection de la pomme de terre due au virus Y. *Agronomie* 11, 889-900.
- Le Romancer, M. - Kerlan, C.:* 1992. Potato tuber necrotic ringspot disease: genetical approach of the phenomenon and studies about hypersensitive or extreme susceptible behaviour of several cultivars. Proc. of the EAPR Virology Section Meeting, Vitoria-Gasteiz, Spain, 1992. pp. 91-95.
- Le Romancer, M. - Kerlan, C. - Nedellec, M.:* 1993. Potato tuber necrotic ringspot disease (PTNRD): A comprehensive study of genetic basis of the necrosis phenomenon. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Paris 1993. pp. 348-349.
- Le Romancer, M. - Kerlan, C. - Nedellec, M.:* 1994. Biological characterization of various geographical isolates of potato virus Y inducing superficial necrosis on potato tubers. *Plant Pathology* 43, 138-144.
- Li, X. H. - Valdez, P. - Olvera, R. E. - Carrington, J. C.:* 1997. Functions of the tobacco etch virus RNA polymerase (NIb): subcellular transport and protein-protein interaction with Vpg/proteinase (NIa). *J. Virol.* 71, 1598-1607.
- Ling, K. - Namba, S. - Gonsalves, C. - Slightom, J. L. - Gonsalves, D.:* 1991. Protection against detrimental effects of potyvirus infection in transgenic tobacco plants expressing the papaya ringspot virus coat protein gene. *Bio/Technology* 9, 752-758.
- Loughnane, J. B.:* 1933. Insect transmission of virus A of potatoes. *Nature* 131, 838.
- Loughnane, J. B.:* 1939. *Myzus ornatus*, a vector of potato viruses. *Nature* 144, 785-786.
- Lönhárd, M. - Horváth, S. - Polgár, Zs. - Wolf, I.:* 1995. Results, possibilities and problems in potato breeding for resistance to PVY in Hungary. 9th Proc. EAPR Virology Section Meeting, Bled 1995. pp. 31-34.
- Lytaeva, G. K.:* 1971. Plants- reservoirs of potato virus Y. *Review Plant Pathology* 51, 2770.
- Maassen, H.:* 1966. Über den Nachweis eines für Deutschland neuen persistenten Erdbeervirus. *Phytopath. Z.* 57, 138-144.
- Mahajan, S. - Dolja, V. - Carrington, J. C.:* 1996. Roles of the sequence encoding tobacco etch virus capsid proteins in genome amplification: requirements for the translation process and a dis-active element. *J. Gen. Virol.* 77, 869-877.
- MacLeod, D. J.:* 1962. Mosaic and streak viruses of the potato. Canada Department Agriculture Publication 1150, 1-80.
- Maia, I. G. - Haenni, A.-L. - Bernardi, F.:* 1996. Potyviral HC-Pro: a multifunctional protein. *J. Gen. Virol.* 77, 1335-1341.
- Maki-Valkama, T. - Pehu, T. - Valkonen, J. - Lehto, K. - Pehu, E. - Zaitlin, M.:* 1996. Characterization of the P1 gene mediated resistance in transgenic potato plants. Xth International Congress of Virology, Jerusalem, Israel. Abstracts 180.
- Makkouk, K. M. - Gumpf, D. J.:* 1975. Characterisation of the protein and nucleic acid of potato virus Y strains isolated from pepper. *Virology* 63, 336-344.
- Makkouk, K. M. - Gumpf, D. J.:* 1976. Characterisation of potato virus Y strains isolated from pepper. *Phytopathology* 66, 576-581.

- Malnoe, P. - Jakab, G. - Droz, E. - Vaistu, F.:* 1997. Risk assessment: the evolution of a viral population in transgenic plants. 3rd Ifgene Workshop, Dornach, Switzerland 1997. pp. 4-9.
- Malnoe, P. - Farinelli, L. - Collet, G. F. - Reust, W.:* 1994. Small scalefield tests with transgenic potato, cv. Bintje, to test resistance to primary and secondary infections with potato virus Y. *Plant Mol. Biol.* 25, 936-975.
- Marchoux, G. - Gebre Selassie, K - Quiot, J. B.:* 1976. Observations préliminaires concernant les souches et les plantes réservoirs du virus Y de la pomme de terre dans le sud-est de la France. *Agricultural Conspectus. Scientificus* 39, 541-552.
- Marco, S.:* 1987. Potato virus Y in *Solanum khasianum*. *Phytoparasitica* 15, 80.
- Masuta, C. - Nishimura, M. - Morishita, H. - Hataya, T.:* 1999. A single amino acid change in viral genome-associated protein of potato virus Y correlates with resistance breaking in 'virgin A mutant' tobacco. *Phytopathology* 89, 118-123.
- McDonald, J. G. - Singh R. P.:* 1993. Assessment of North American isolates of PVY^N for strains that induce tuber ring necrosis disease. *Amer. Potato J.* 70, 827.
- McDonald, J. G. - Wong, E. - Henning, D. - Tao, T.:* 1997. Coat protein and 5' nontranslated region of a variant of potato virus Y. *Can. J. of Plant Pathol.* 19, 138-144.
- McKinney, H. H.:* 1952. Two strains of tobacco-mosaic virus, one which is seed borne in an etch immune pungent pepper. *Plant Dis. Rep.* 36, 184-187.
- Miki, T. - Oshima, N.:* 1972. On the size of the protein subunits in potato virus Y. *J. Gen. Virol.* 15, 179-182.
- Moghal, S. M. - Francki, R. I. B.:* 1976. Towards a system for the identification and classification of potyviruses I. Serology and amino acid composition of six distinct viruses. *Virology*, 73, 350-362.
- Monasterios de la Torre, T.:* 1966. Presence of viruses in Bolivian potatoes. *Turrialba* 16, 257-260.
- Mostafawy, M.:* 1967. Morfologie, Biologie und phytopathologische Bedeutung der Gattung *Appelia* C. B. (*Aphidoidea: Aphididae*). II. *Z. Angew. Zool.* 54, 439-515.
- Murayama, D. - Yamada, M. - Sato, M.:* 1953. Immunological studies on the potato virus diseases IV. Detection of potato viruses X and Y in the plants affected with the virus-like diseases. *Memoirs Faculty Agriculture Hokkaido University* 1, 427-441.
- Nagai, H.:* 1971. Novas variedades de pimentao resistentes ao mosaico causados por virus Y. *Bragantia* 30, 91-100.
- Nagai, H. - Smith, P.:* 1968. Reaction of pepper varieties to naturally occurring viruses in California. *Plant Dis. Rep.* 52, 928-930.
- Nielsen, S. L.:* 1992. Ringpletnekrosesyge kartoffelknolde (Tuber necrotic ringspot disease in potato). *Tidsskr. Planteavl.* 86, 201-202.
- Ohsima, K. - Sako, K. - Hiraishi, C. - Nakagawa, A. - Matsuo, K. - Ogawa, T. - Shikata, E. - Sako, N.:* 2000. Potato tuber necrotic ringspot disease occurring in Japan: Its association with potato virus Y necrotic strain. *Plant Dis.* 84, 1109-1115.
- Ouchterlony, O.:* 1968. Hand book of Immunodiffusion and Immunoelectrophoresis. Ann. Arbor Science Publishers, Inc. Ann Arbor 215. pp.

- Pepelnjak, M.*: 1993. Potato virus Y^{NTN} on tomato. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Paris 1993. p. 350.
- Pepelnjak, M.*: 1995. Testing the susceptibility of potato cultivars to potato tuber necrotic ringspot disease in Slovenia. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Bled 1995. pp. 151-155.
- Pirone, T. P.*: 1991. Viral genes and gene products that determine insect transmissibility. *Virology* 2:81-87
- Pocsai E.*: 1998. A szántóföldi növények vírusmentesítési rendszere. *Növényvédelem* 35, 419-428.
- Pontis, R. E. - Feldman, J. M.*: 1963. A common weed *Physalis viscosa* a new host for potato virus Y. *Plant Dis. Rep.* 47, 22.
- Powell, G. - Hardie, J. - 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.
- Procenko, A. E.*: 1970. A natural classification of phytopathogenic viruses. *Phytopathol. Z.* 68, 41-54.
- Providenti, R. - Schroeder, W. T.*: 1972. Natural occurrence of bean yellow mosaic virus in *Proboscidea jussieui*. *Plant Dis. Rep.* 56, 548-550.
- Radtke, W.*: 1984. Schwellungen an Kartoffelknollen beobachtet: Ursache unbekannt. *Der Kartoffelbau* 35, 24-25.
- Ravnikar, M. - Petrovic, N. - Dermastia, M. - Kovac, M.*: 1995. The physiology of potato infected with the Slovenian isolate of PVY^{NTN} grown ex vitro and in vitro. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Bled 1995. pp.155-158.
- Riechmann, J. L. - Lain, S. - Garcia, J. A.*: 1992. Highlights and prospects of potyvirus molecular biology. *J. Gen. Virol.* 73, 1-16.
- Ritter, E. - Legorburu, F. J. - Carrasco, A. - Ruiz De Galarreta.*: 1998. Wild *Solanum* species as resistance sources against different viruses of potato. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Baden 1998. pp.1-2.
- Robaglia, C. - Durand-Tardif, M. - Tronchet, M. - Boudazin, G. - Astier-Manificier, S. - Casse-Delbart, F.*: 1989. Nucleotide sequence of potato virus Y (N strain) genomic RNA. *J. Gen. Virology* 70, 93 5-947.
- Roberts, F. M.*: 1940. Studies on the feeding methods and penetration rates of *Myzus persicae* Sulz., *Myzus circumflexus* Buckt. and *Macrosiphum gei* Koch. *Ann. Appl. Biol.* 27, 348- 358.
- Roque, A. F. - Adsuar, J.*: 1941. Studies on the mosaic of the mosaic of peppers (*Capsicum frutescens*) in Puerto Rico. *Journal Agriculture University Puerto Rico* 25, 40-50.
- Ross, A. F.*: 1948. Local lesions with potato virus Y. *Phytopathology* 38, 930-932.
- Ross, H.*: 1961. Breeding for virus resistance in the potato. *Eur. Potato J.* 1,1-19.
- Ross, H.*: 1986. *Potato Breeding - Problems and Perspectives.* Verlag Paul Parey, Berlin and Hamburg 1986.132 pp.
- Rothacker, D. - Witt, I. K.*: 1958. Untersuchungen über das Verhalten zentral- und sudamerikanischer Kartoffel-Species nah infection mit dem Rippenbraune-Stamm des Y-Virus (RBV). *Züchter* 29, 271-276.

- Rousselle, P. - Chauvin, L. - Robaglia, - Albouy, J. - Rousselle-Bourgeois, F. - Tourneur, C.:* 1997. Transformation génétique de la pomme de terre pour la résistance au PVY (potyvirus). Sixièmes Rencontres de Virologie Végétale, Aussois, France. Résumés, 78.
- Ruiz De Galarreta, J. I. - Carrasco, A. - Salazar, A. - Barrena, I. - Iturritxa, E. - Marquinez, R. - Legorburu, F. J. - Ritter, E.:* 1998. Wild *Solanum* species as resistance sources against different pathogens of potato. *Ptato Res.* 41, 57-68.
- Salaman, R. N.:* 1930. Virus disease of potato: streak. *Nature* 126, 241.
- Salaman, R. N.:* 1937. Acquired immunity against the 'Y' potato virus. *Nature* 139, 924-925.
- Salaman, R. N.:* 1938. The fight against potato disease. *Journal Ministri Agriculture* 14, 881-889.
- Salamon, P.:* 1989. Termesztett és vadon élő burgonyafélék vírusbetegségei és vírusai magyarországon. Az uborka mozaikvírus (CMV) természetes gazdái a Solanaceae fajok körében. *Növényvédelem* 25, 97-111.
- Salazar, L. F.:* 1996. Potato viruses and their control. Intern. Potato Center, Lima, Peru 1996. 213. pp.
- Salazar, L. F. - Bartolini, I. - Flores, V.:* 2000. Evidence for the existence of PVY^{NTN} in the Andes and a hypothesis towards its origin. *Fitopatología* 35, 87-90.
- Sambrook, J. - Fritsch, E. F. - Maniatis, T.:* 1989. Molecular cloning. A laboratory manual (2nd ed.) Cold Spring Harbour Laboratory Press, New York 1989.
- Sangar, R. B. S. - Agrawal, H. O. - Nagaich, B. B.:* 1996. Effect of NPK on the translocation of potato viruses X and Y in potato. *Journal of Potassium Research* 12, 83-86.
- Santos-Pulgar, R. - Weathers, L. G.:* 1977. A disease of *Dahlia variabilis* caused by potato Y. *Proc. Amer. Phytopathol. Soc.* 4, 210-211.
- Sastry, K. S. - Sastry, K. S. M. - Singh, S. J. - Nayudu, M. V.:* 1974. A mosaic disease of eggplant (*Solanum melongena*). *Phytopathol. Medit.* 13, 176-178.
- Schiessendoppler, E.:* 1990. PVY as causal agent of tuber necrotic ring disease. 11th Triennial Conf. Edinburgh 1990. pp. 194-195.
- Schiessendoppler, E.:* 1992. Potato tuber necrotic ringspot disease. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Vitoria-Gasteiz 1992. p. 90.
- Schiessendoppler, E.:* 1993. PTNRD-causing agent - specific response of varieties to infection - studies on a natural indicator plant. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Paris 1993. pp. 346-347.
- Schiessendoppler, E.:* 1998. Epidemiology of potato viruses in Austria. Proc. EAPR Virology Section Meeting, Baden 1998. pp. 7-8.
- Schmelzer, K.:* 1967. Wirte des Kartoffel-Y und des Tabak mosaik Virus asserhalb der Solanaceen. *Phytopathologische Zeitschrift* 60, 301-315.
- Schmutterer, H.:* 1956. Die Grüne Laubheuschrecke *Tettigonia viridissima* L., eine Überträgerin des Tabkmosaikvirus. *Z. PflKrankheiten* 36, 9.
- Schmutterer, H.:* 1960. Zur Kenntnis der Beissinsekten als Überträger pflanzlicher Viren. Teil. I. *Z. Ang. Entomol.* 47, 416-439.
- Schulz, J. T.:* 1963. *Tetranychus telarius* (L.), a new vector of virus Y. *Plant Dis. Rep.* 47, 594-596.

- Serra, M. C. - Weidemann, H. L.:* 1997. First report of potato tuber necrotic ringspot disease caused by PVY^{NTN} in Portugal. *Plant Disease* 81, 694.
- Shukla, D. D. - Ward, C. W.:* 1989. Identification and classification on the basis of coat protein sequence data and serology. *Arch. Virol.* 106, 171-200.
- Shukla, D. D. - Frenkel, M.J. - Ward, C. W.:* 1991. Structure and function of the potyvirus genome with special reference to the coat protein coding region. *Can. J. Plant Pathol.* 13, 178-179.
- Shukla, D. D. - Ward, C. W. - Brunt, A. A.:* 1994. *The Potyviridae*. CAB International, Wallingford 1994. 516 p.
- Siaw, M. F. E. - Shahabuddin, M. - Ballard, S. - Shaw, J. G. - Rhoads, R. E.:* 1985. Identification of a protein covalently linked to the 5' terminus of tobacco vein mottling virus RNA. *Virology* 142, 134-143.
- Sievert, R. C.:* 1972. Sources of resistance to potato virus Y in the genus *Nicotiana*. *Tobacco Science* 92, 106-108.
- Simmonds, N. W. - Harrison, E.:* 1959. The genetics of reaction to pepper veinbanding virus. *Genetics* 44, 1281-1289.
- Simons, J.:* 1956. The pepper veinbanding mosaic virus in the Everglades area of south Florida. *Phytopathology* 46, 53-57.
- Simons, J.:* 1960. Factors affecting field spread of potato virus Y in south Florida. *Phytopathology* 50, 424-428.
- Simons, J. - Conover, R. N. - Walters, J. M.:* 1956. Correlation of occurrence of potato virus Y with areas of potato production in Florida. *Phytopathology* 50, 424-428.
- Singh, S. - Chenulu, V. V.:* 1980. Studies on resistance to virus diseases in *Capsicum* species. I. Sources of resistance to potato viruses X and Y. *Indian Phytopathol.* 33, 574-576.
- Singh, S. - Chenulu, V. V.:* 1985. Studies on resistance to virus diseases in *Capsicum* species. III. Inheritance of resistance to potato virus Y. *Indian Phytopathol.* 38, 479-483.
- Singh M. - Singh, R. P.:* 1997. Potato virus Y detection: sensitivity of RT-PCR depends on the size of fragment amplified. *Canadi. J. Plant Pathol.* 19, 149-155.
- Skofenko, A. A. - Kushnirenko, O. A. - Kolomiyetz, L. I.:* 1974. High-virulence for tobacco isolate of potato virus Y. *Mikrobiologicheskii Zhurnal* 36, 792-794.
- Smith, H. A. - Swaney, S. L. - Parks, T. D. - Wernsman, E. A. - Dougherty, W. G.:* 1994. Transgenic plant virus resistance mediated by untranslatable sense RNAs: Expression, regulation, and fate of nonessential. *Plant Cell* 6, 1441-1453.
- Smith, H. A. - Powers, H. - Swaney, S. L. - Brown, C. - Dougherty, W. G.:* 1995. Transgenic potato virus Y resistance in potato: Evidence for an RNA-mediated cellular response. *Phytopathol.* 85, 864-870.
- Smith, K. M.:* 1931 a. Studies on potato virus diseases. IX. Some further experiments on the insect transmission of potato leafroll. *Ann. Appl. Biol.* 18, 141-157.
- Smith, K. M.:* 1931b. Composite nature of certain potato viruses of the mosaic group. *Nature* 127, 702.
- Smith, K. M.:* 1949. Virus diseases of the tomato. *Journal Ministry Agriculture* 56, 119-122.

- Smith, K M. - Dennis, R. W. G.: 1940. Some notes on a suspected variant of *Solanum* virus 2 (potato virus Y). Ann. Appl. Biol. 27, 65-70.
- Sommerreyns, G.: 1967. Les Virus Des Vegetaux. 2nd edition. 1967. 345. pp.
- Souza-Dias, J. A. C.: 2000. Potato viruses: threats for the global market. Summa Phytopathol. 26, 160-168.
- Spaar, D. - Hamann, U.: 1977. Das A-Virus-Mosaik der Kartoffel. (In: Pflanzliche Virologie 2 eds. Schmelzer, K. - Spaar, D.). Akademie Verlag, Berlin 1977. 74-77. pp.
- Spaar, D. - Kleinhempel, H.: 1985. Bekämpfung von Viruskrankheiten der Kulturpflanzen. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin 1985. 440 pp.
- Stark, D. M. - Beachy, R. N.: 1989. Protection against *potyvirus* infection in transgenic plants: Evidence for broad spectrum resistance. Bio/Technology 7, 1257-1262.
- Steinbach, P. - Hamann, U.: 1989. Symptome und Ursache einer wenig bekannten Ringnekrose der Kartoffelknolle. Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz 3, 223-232.
- Stelzner, G. - Schwalb, H.: 1942/43. Reaktion einer Reihe von Solanaceen auf Infektion mit A-, Y-, und X-virus der Kartoffel unter Berücksichtigung ihrer Brauchbarkeit als Testpflanze. Phytopathol. Z. 14, 497-511.
- Sudarsono - Woloshuk, S. L. - Xiong, Z. - Hellmann, G. M. - Wernsman, E. A. - Weissinger, A. K. - Lommel, S. A.: 1993. Nucleotide sequence of the capsid protein cistrons from six potato virus Y (PVY) isolates infecting tobacco. Arch. Virol. 132, 161-170.
- Sudarsono - Young, J. B. - Woloshuk, S. L. - Parry, D. C. - Hellmann, G. M. - Wernsman, E. A. - Lommel, S. A. - Weissinger, A. K.: 1995. Transgenic Burley and fluecured tobacco with resistance to four necrotic isoletes of potato virus Y. Phytopathol. 85, 1493-1499.
- Sugiura, M. - Bandaranayake, C. M. - Hemachandra, G. H.: 1975. Chilli virus diseases in Sri Lanka. Tropical Agric. Res. Center, Technical Bulletin 8, 1-62.
- Suteri, B. D. - Joshi, G. C. - Bala, S.: 1979. Some ornamentals and weeds as reservoirs of potato virus Y and cucumber mosaic virus in Kumaon. Indian Phytopathol. 32, 640.
- Szirmai J.: 1958. A burgonya Y-vírusának érbarnulást okozó változata a dohánykultúrákban. Növénytermelés 7, 341-350.
- Takács, A. - Horváth, J. - Kazinczi, G. - Pribék, D.: 2000. Die Virusanfalligkeit verschiedener Unkräuter der Gattung *Solanum*. Z. PflKrankh. PflSchutz, Sonderh. XVII, 173-175.
- Thole, V. - Dalmay, T. - Burgyán, J. - Balázs, E.: 1993. Cloning and sequencing of potato virus Y (Hungarian isolate) genomic RNA. Gene 123,149-156.
- Thomas, J. E.: 1981. Resistance to potato virus Y in *Lycopersicon* species. Aust. Plant. Pathol. 10, 67-68.
- Thomas, J. E. - Mc Grath, D. J.: 1988. Inheritance of resistance to potato virus Y in tomato. Aust. J. Agric. Res. 39, 475-479.
- Thomson, A. D.: 1979. Infection of *Solanum laciniatum* with potato viruses X and Y. New Zealand Journal Agricultural Research 22, 183-184.
- Thornberry, H. H.: 1966. Index of plant virus diseases. USDA Agriculture Handbook No. 307, 1-446.

- Tomassoli, L. - Lumia, V. - Cerato, C. - Ghedini, R.: 1998. Occurrence of potato tuber necrotic ringspot disease (PTNRD) in Italy. *Plant Disease* 82, 350.
- Tordo, M. J. V. - Chachulska, A. M. - Fakhfakh, M. - Le Romancer, M., Robaglia, C. - Astier-Manificier, S.: 1995. Sequence polymorphism in the 5' NTR and in the P1 coding region of potato virus genomic RNA. *J. Gen. Virology* 76, 939-949.
- Valkonen, J. P. T.: 1994. Natural genes and mechanisms for resistance to viruses in cultivated and wild potato species (*Solanum* spp.). *Plant Breeding* 112, 1-16.
- Valkonen, J. P. T.: 1997. Novel resistances to four potyviruses in tuber-bearing potato species, and temperature-sensitive expression of hypersensitive resistance to potato virus Y. *Ann. Appl. Biol.* 130, 91-104.
- Valkonen, J. P. T. - Brigenti, G. - Salazar, L. F. - Pehu, E. - Gibson, R. W.: 1992. Interactions of the *Solanum* spp. of the Etuberosa group and nine potato infecting viruses and a viroid. *Ann. Appl. Biol.* 120, 301-313.
- Van Der Heuvel, J. F. J. M. - Van Der Vlugt, R. A. A. - Verbeek, M. - De Haan, P. T. - Huttinga, H.: 1994. Characteristics of a resistance-breaking isolate of potato virus Y causing potato tuber necrotic ringspot disease. *Plant Pathology* 100, 347-356.
- Van Dijk, P. - Cuperus, C.: 1989. Reactions of *Nicotiana* species to potato viruses A, X, and Y and tobacco mosaic virus in relation to their taxonomy and geographical origin. *Neth. J. Plant Pathol.* 95, 343-356.
- Van Hoof, H. A.: 1977. Determination of the infection pressure of potato virus Y^N. *Netherlands Journal Plant Pathology* 83, 123-127.
- Van Hoof, H. A.: 1980. Aphid vectors of potato virus Y^N. *Neth. J. Plant Pathol.* 86, 159-162.
- Verchot, J. M. - Herndon K. L. - Carrington, J. C.: 1992. Mutational analysis of the tobacco etch potyviral 35-kDa proteinase: Identification of essential residues and requirements for autoproteolysis. *Virology* 190, 298-306.
- Vicchi, V.: 1997. PVY^{NTN} virus responsible for potato tuber necrosis ringspot disease. *Informatore Agrario* 53, 89-90.
- Vicchi, V. - Fini, P. - Cardoni, M. - Filippini, P. - Mazzanti, C.: 1997. Identification of an isolate of PVY (PVY^{NTN}) responsible for potato tuber necrosis ringspot disease' in variety Arsy. *Sementi Elette* 43, 21-24.
- Villalon, B.: 1987. TAM Rio Grande Gold Sweet. A new virusresistant, Yellow wax pepper cultivar. *Phytopathology* 77, 644.
- Vovlas, C. - Castellano, M. A.: 1987. Infezioni di PVY e CMV su *Solanum aviculare* Forster. *Informatore Fitopatologico* 37, 51-53.
- Völk, J.: 1959. Zur Übertragung des Y-virus durch Insekten und Kontakt. *Z. PflKrankheiten* 66, 563-571.
- Ward, C.W. - Weiller, G. F. - Shukla, D.D. - Gibbs, A.: 1994. Molecular systematics of the Potyviridae, the largest plant virus family. In: Gibbs, A. J. - Calisher, C. H. - Garcia-Arenal, F. (Eds). *Molecular basis of evolution*. Cambridge University Press, Cambridge pp. 477-576.
- Warwick, D. - Demski, J. W.: 1988. Susceptibility and resistance of soybeans to peanut stripe virus. *Plant. Dis.* 72, 19-21.
- Webb, R. E. - Hougas, R. W.: 1959. Preliminary evaluation of *Solanum* species and species hybrids for resistance to disease. *Plant. Dis. Rep.* 43, 144-151.

- Webb, R. E. - Schultz, E. S.: 1961. Resistance of *Solanum* species to potato viruses A, X, Y. Am. Potato J. 38, 137-142.
- Weidemann, H. L.: 1985. Ringsymptome an Kartoffelknollen: Kartoffelvirus Y als vermutliche Ursache. Der Kartoffelbau 36, 356-357.
- Weidemann, H. L. - Maiss, E.: 1996. Detection of the potato tuber necrotic ringspot strain of potato virus Y (PVY^{NTN}) by reverse transcription and immunocapture polymerase chain reaction. J. Plant Dis. Protec. 103, 337-345.
- Weidemann, H. L. - Maiss, E. - Ruffert, C.: 1995. Identification of the tuber necrotic ringspot strain of potato virus Y (PVY^{NTN}). Proc. EAPR Virology Section Meeting, Bled 1995. pp. 105-108.
- Weilguny, H. - Singh, R. P.: 1998. Separation of slovenian isolates of PVY^{NTN} from the North American isolates of PVY^N by a 3-primer PCR. J. of Virol. Meth. 71, 57-68.
- Whitman, H. K. - Black, L. L.: 1975. Epidemiology of virus diseases of bell peppers in Louisiana. Proc. Amer. Phytopath. Soc. 2, 143.
- Wolf I. - Horváth S.: 2000. A burgonya Y-vírus (potato Y potyvirus, PVY) törzseinek előfordulása burgonya-termőterületeken Magyarországon. Növényvédelem 36, 449-453.
- Wolf I. - Horváth S. - Polgár Zs.: 1998. Hazai nemesítésű burgonyafajták rezisztenciája a burgonya levélsodródás (potato leafroll) luteovirussal és a burgonya Y (potato Y potyvirus) NTN törzsével szemben. Növényvédelmi Tud. Napok, Budapest 1998. p.138.
- Wright, D. M.: 1992. Potato tuber necrotic ring disease. Plant Dis. Notice. Hatching Green 74, 1-4.
- YoungHee, J. - JaeHeung, J. - KyungHwa, C. - HyunSoon, K. - YoungSub, Y. - Hyouk, J.: 1997. An effective detection of potato virus Y using RT-PCR technique. Korean Journal of Plant Pathol. 13, 219-224.
- Zschüttig, H. G. - Horváth, J.: 1968. Ein Beitrag zur Verwendung des *Solanum demissum* Bastards A6 als Testpflanze für den Nachweis des Kartoffel-Y-Virus. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 3, 311-320.
- Zhang, H. - Peng, X. - Song, Y. - Li, T.: 1997. Resistance to mixed PVY and PLRV infection in potato cultivars expressing dual PVY and PLRV coat protein genes. Acta Botanica Sinica 39, 236-240.