



Arja Lilja



Mirikka Kokkola

Arja Lilja ja Mirikka Kokkola

## *Phytophthora*-lajien aiheuttamat uudet uhkat metsätaloudessa

**Lilja, A. & Kokkola, M.** 2005. *Phytophthora*-lajien aiheuttamat uudet uhkat metsätaloudessa. Metsätieteen aikakauskirja 3/2005: 335–345.

Tässä artikkelissa kuvataan *Phytophthora*-lajien aiheuttamia uusia tauteja ja niiden biologiaa, joka poikkeaa suuresti muista tuhosisenistä ja näin tekee tämän suvun vaikeaksi, mutta mielenkiintoiseksi tutkimuskohteeksi.

Leppiä tuhoava *Phytophthora* on kahden lajin risteymä, josta on löytynyt morfologialtaan ja kromosomiluvultaan erilaisia alalajeja: *P. alni* subsp. *alni*, *P. alni* subsp. *multiformis* ja *P. alni* subsp. *uniformis*. Leppien tauti on osoittautunut helposti leviäväksi ja paikallisesti merkittäväksi tuhona aiheuttajaksi. Se on myös muuttanut alueiden ekologiaa, kun kuolleet lepät ovat korvautuneet muilla puulajeilla.

Tammen äkkikuolema (SOD) on ollut nopeasti leviävä tauti Amerikassa. Taudin aiheuttaja *P. ramorum* on tunnettu 1993 lähtien Euroopassa heiden ja alppiruusun patogeenina. Viime vuosina sitä on löytynyt sekä Britanniaasta että Hollannista myös tammilta ja muilta puulajeilta alueilla, joissa se on levinnyt puihin aluskasvillisuudesta.

Heterotallisena lajina *P. ramorum*illa on kaksi paritumistyyppiä. Euroopassa esiintyvät kannat ovat pääosin tyyppiä A1 ja amerikkalaiset kannat enimmäkseen tyyppiä A2. Molempia tyyppiä on kuitenkin satunnaisesti tavattu molemmilla mantereilla. Tämä todistaa sen, että *P. ramorum* on kulkeutunut Aasiasta useamman kerran sekä Amerikkaan että Eurooppaan.

Taudin torjunnan kannalta on hankalaa *P. ramorum*-mikrobin moni-isäntäisyys. KTTK:n kasvin-tarkastuslaboratorio on löytänyt *P. ramorum*ia paitsi maahan tuoduista koristekasveista, myös kotimaassa tuotetuista alppiruusuista. Suomen luonnosta *P. ramorum*-lajia tai *P. alni*-alalajiryhmän edustajia ei ole vielä eristetty, mutta mikäli ne pääsevät lisääntyneen kasvituonnin myötä maahan, ne voivat olla uhka puillemme.

Asiasanat: kasvitaudit, metsätuhot, mikrobit, sienitaudit, patogeenit, *Phytophthora*, torjunta

Yhteystiedot: Arja Lilja, METLA, Vantaan tutkimuskeskus, PI 18, 01301 Vantaa;

Mirikka Kokkola, KTTK, Kasvintarkastusyksikkö, PL 42, 00501 Helsinki

Sähköposti arja.lilja@metla.fi, mirikka.kokkola@kttk.fi

Hyväksytty 14.9.2005

## I Johdanto

Maassa elävät *Phytophthora*-mikrobit aiheuttavat maailmanlaajuisesti vakavia kasvitauteja. Suvun tieteellinen nimi tarkoittaaakin kasvintuhoojaa. Nämä mikrobit kuuluvat munasieniin ja tartuttavat kasveja siittiömäisillä vedessä uivilla parveilutiöillä ja muistuttavat elinkierroltaan enemmän leviä kuin varsinaisia sieniä. Viimeaikainen tutkimus onkin osoittanut, että ne ovat geneettisesti lähempänä leviä kuin sieniä, joiksi niitä vielä historiallisista syistä nimitetään (Baldauff ym. 2000).

Yksi tunnetuimmista ja maailman haitallisimmista kasvitautilien aiheuttajista lienee moni-isäntäinen *P. cinnamomi*, joka tunkeutuu puihin juurien kautta. Lajin oletetaan olevan kotoisin Afrikasta ja Papua-Uudesta-Guineasta (Brasier ja Hansen 1992). Sitä tavataan myös Australiassa ja Amerikan länsirannikolla sekä Kanadan Brittiläisessä Kolumbiassa. Etelä-Afrikassa ja Australiassa laji on taloudellisesti merkittävä, koska se tuhoaa mm. eukalyptusviljelmiä (Sinclair ym. 1987). Euroopassa laji on liitetty rauta- (*Quercus ilex*) ja korkkitammien (*Q. suber*) harsuuntumiseen ja kuolemiseen (Robin ym. 1998, Sanchez ym. 2002).

Kansainvälinen kauppa ja lisääntynyt matkailu lisäävät riskiä kasvitautilien kulkeutumisesta maasta toiseen. Mansikan nahka- ja tyvimädän sekä koivun levälaikkutaudin aiheuttaja *P. cactorum* kulkeutui Suomeen 1990-luvun alussa ja on siitä lähtien haitannut mansikan viljelyä ja koivun taimien kasvatusta taimitarhoilla (Hantula ym. 1997, 2000, Lilja ym. 1998).

## 2 Lepän *Phytophthora*

### 2.1 Leppien harsuuntuminen

Alkujaan hyväkuntoisten lehtipuiden nopea harsuuntuminen ja kuoleminen ovat oireita, joiden aiheuttaja on usein *Phytophthora*-sukuun kuuluva mikrobi. Viime vuosisadan loppupuolelta asti huolta on aiheuttanut vesistöjen varrella kasvaneiden leppien huono kunto Euroopassa (Brasier ym. 1995, Gibbs ym. 1999). Suurin osa kuolevista puista on

ollut tervaleppiä (*Alnus glutinosa*), mutta tautia on esiintynyt myös harmaalepällä (*A. incana*) ja Italian lepällä (*A. cordata*) (Gibbs 1995, Cech ja Brandstetter 1999, Ilona ym. 2000, Santini ym. 2001, Streito ym. 2002, Jung ja Blaschke 2004). Kuolevista leppistä saatiinkin eristettyä *Phytophthora*-sukuun kuuluva mikrobi, joka kuvattiin omaksi lajikseen vasta hiljattain (Brasier ym. 2004a). Siihen asti taudinaiheuttaja tunnettiin yleisesti lepän *Phytophthorana* (Alder *Phytophthora*) (Gibbs ym. 2003).

### 2.2 Esiintyminen Euroopassa

Taudin tutkimus alkoi vuonna 1993 Britanniasta, jossa jokivarsien leppikoiden kuoleminen uhkasi alueiden ekologista tasapainoa, kun lepät korvaantuivat muilla puulajeilla (Gibbs ym. 1999, 2003). Perinteisesti huonokuntoiset lepät oli uudistettu jokipenkoilla vesomalla, mutta tautialueilla kantovesat kuolivat nopeasti (Gibbs ym. 2003). Tauti esti myös kuolleiden leppien korvaamisen istutustaimilla, sillä saastuneilla alueilla lepäntaimet menehtyivät muutamassa vuodessa (Gibbs ym. 2003). Leppä korvautui usein varjostusta lisäävillä puulajeilla mikä vaikuttaa hyönteispopulaation kautta joen kalakantaan. Esimerkiksi lohet ovat katoamassa paikoista, joissa niitä on pyydetty ikiaikoja (Gibbs suul.).

Oireellisia leppiä on löydyntä myös Belgiasta, Hollannista, Irlannista, Itävallasta, Unkarista, Italiasta, Ranskasta, Saksasta sekä Ruotsista. Tauti on osoittautunut helposti leviäväksi ja paikallisesti merkittäväksi tuhonaiheuttajaksi (Gibbs 1995, Cech ja Brandstetter 1999, Olsson 1999, Ilona ym. 2000, Santini ym. 2001, Streito ym. 2002, Jung ja Blaschke 2004). Paitsi Britanniassa, myös Ranskassa ja Saksassa on tehty laajat kartoitukset leppien harsuuntumisesta. Ranskassa lepän *Phytophthoraa* esiintyi yli puolella niistä 108 koealueesta, joissa huonokuntoisia tervaleppiä kasvoi (Streito ym. 2002). Saksassa vastaavasti tutkituista 185 näytealasta tervaja harmaaleppien harsuuntumisen aiheuttajana oli 90-prosenttisesti tämä sama taudinaiheuttaja (Jung ja Blaschke 2004). Ruotsissa esiintymät ovat keskittyneet Göteborgin alueelle (Olsson 1999).

### 2.3 Taudin oireet ja risteymän vanhemmat

Taudin ensioireita ovat harsuuntumisen lisäksi pieni-lehtisyys, latvuston ruskettuminen ja puiden rungoille syntyvät nk. tervatäplät, joista vuotaa tummaa nestettä (kuva 1). Samankaltaisia oireita hedelmäpuilla (*Prunus*, *Malus*) ja kastanjalla (*Castanea dentata*) aiheuttaa *P. cambivora*, jota lepiltä eristetty *Phytophthora* morfologialtaan muistuttaa (Erwin ja Ribeiro 1991, Brasier ym. 1995). Lepän *Phytophthora* onkin risteymä *P. cambivorasta* ja *P. fragariaesta*, joista jälkimmäinen tunnetaan mansikan ja vadelman patogeena (Erwin ja Ribero 1991, Brasier ym. 1999). Lajien välisen risteytymisen todistaa se, että lepän *Phytophthoran* DNA:ssa on ITS-alueen emäsjärjestyksessä jaksoja, jotka ovat peräisin useammasta lajista (Brasier ym. 1999). Vain hybridi on selvästi patogeeninen lepälle. Testiolosuhteissa se on aiheuttanut oireita myös muilla lehtipuulajeilla, mutta luonnossa lajiristeyttä on tavattu vain lepällä (Brasier ja Kirk 2001, Santini ym. 2003).

### 2.4 Erilaiset hybridit ja uudet alalajit

Lepän *Phytophthorasta* tunnetaan morfologialtaan, lämpötilavaatimuksiltaan ja patogeenisuudeltaan erilaisia kantoja. Ensimmäisenä Britanniasta eristettyä kantaa on pidetty standardina, jota tosin esiintyy myös muualla Euroopassa (Gibbs ym. 2003). Laajimmalle levinnyt standardikanta on kuvattu äskettäin omaksi lajikseen *P.alni* subsp. *alni*. Standardista poikkeavat kannat ovat saaneet nimet *P.alni* subsp. *uniformis* ja *P.alni* subsp. *multiformis*. Ensin mainittu alalaji, Ruotsin kanta, on morfologialtaan ja lämpötilavaatimuksiltaan hyvin yhtenäinen, ja sen munaitiot ovat erilaisia kuin muilla alalajeilla (Olsson 1999, Brasier ym. 2004a). *P.alni* subsp. *multiformis* sen sijaan on nimensä mukaan monimuotoisempi, ja siihen kuuluvat sekä Hollannissa, Saksassa että Britanniassa esiintyneet kannat (Brasier ym. 2004a).

Ruotsissa jokivarren lepestä on eristetty *P.alni* subsp. *uniformis*-alalajia edustavien kantojen lisäksi kantoja, jotka ovat identtisiä standardikannan, *P.alni* subsp. *alni*, kanssa (Olsson 1999, Brasier ym. 2004a). Tämä alalaji on eristetty rantalepistä alueelta, jossa oli aikoinaan englantilaisen puutavarakaup-



Kuva 1. Tervatäpliä lepän rungossa Göteborgissa (A. Lilja).

piaan tukikohta. Todennäköisesti mikrobi on siirtynyt maasta toiseen laivojen painolastivedessä tai mukana kulkeutuneessa maassa tai kasvinosissa.

### 2.5 Hybridien kromosomimäärä ja niiden elinkelpoisuus

Geneettisesti *P.alni* alalajit poikkeavat toisistaan siten, että niiden kromosomien määrä on lajiristeyksessä osittain tai täydellisesti kahdentunut. Koska kaikki *Phytophthorat* ovat diploideja, *P.alni* subsp. *alni* on lähinnä tetraploidi ( $n = 18-22$ ) ja siten kykenemätön saattamaan meiosisia metafasia pitämälle. Muilla alalajeilla kromosomien määrä sen sijaan vaihtelee 10 ja 20 välillä (Brasier ym. 1999). Vaikka suoranaisia todisteita asiasta ei ole, Delcán ja Brasier (2001) arvelevat eri alalajien syntyneen, kun lajien välinen hybridisaatio on osittain purkautunut tai on tapahtunut uusia risteymiä hybridien välillä tai hybridin ja sen kantamuotojen välillä. Lepän *Phytophthoran* löytyminen istutetuilta taimilta viittaa siihen, että hybridisaatio on tapahtunut taimitarhaoloissa (Santini ym. 2001, Gibbs ym. 2003, Jung ja Blaschke 2004).

Risteymän vanhemmista *P. fragariae* ei ole eurooppalainen laji, vaan se on todennäköisesti kulkeutunut Eurooppaan muualta tuotujen kasvien tai maan mukana (Brasier ja Hansen 1992). *P. cambivora* sen sijaan on Euroopassa kauan tunnettu kastanjan mustetaudin aiheuttajana (Ribeiro ja Erwin 1996). Risteytymisen seurauksena syntyneillä lajeilla patogeenisuus usein lisääntyy ja isäntäkasvilaji tai lajisto vaihtuu kuten *P. alni*-alalajiryhmällä. On myös mahdollista, että somaattisesti tai suvullisesti syntyneet hybridit ovat alkuperäisiä mikrobeja menestyksekkäämpiä muuttuvassa ympäristössä. Risteytymien kyky lisääntyä suvullisesti on kuitenkin rajallinen. Useimmat *P. alni*-munaitiöt abortoituvat ja jäljelle jääneidenkin munaitiöiden itäminen on heikkoa (Delcan ja Brasier 2001). *Phytophthora* tartuttavat kuitenkin kasveja pääosin suvuttomien parveiluitiöiden välityksellä ja voivat siten levittää tautia myös uusissa elinympäristöissä ilman suvullista astetta (Ribeiro ja Erwin 1996, Delcan ja Brasier 2001).

## 3 Tammen äkkikuolema

### 3.1 *Phytophthora ramorum*

Saksassa ja Hollannissa alppiruusulla (*Rhododendron*) ja heidellä (*Viburnum*) versolaikkuja ja lakastumista 1990-luvulta alkaen aiheuttanut *Phytophthora* kuvattiin uutena lajina tämän vuosisadan alussa (Werres ym. 2001). Kuvattu laji, *P. ramorum* on osoittautunut vaaralliseksi kasvintuhoojaksi, joka Amerikassa on tappanut tammia (mm. *Quercus agrifolia*, *Q. chrysolepis*, *Q. kelloggii*, *Q. parvula* var. *shrevei*) ja parkkitammia (*Lithocarpus densiflorus*) laajoilla alueilla (Rizzo ym. 2002, Murphy ja Rizzo 2003). Oireina tammilla esiintyy tummia kuoliolaikkuja ja koroja rungossa, ja niistä saattaa vuotaa tummaa, punertavaa nestettä. Alttiiden puiden lehdistö ruskettuu muutamassa viikossa, minkä vuoksi tauti on nimetty tammen äkkikuolemaksi (Sudden oak death, SOD). Koko puun kuoleminen vie kuitenkin kuukausia tai jopa vuosia.

### 3.2 Tammen äkkikuolema Pohjois-Amerikassa

Tammen äkkikuoleman leviämistä USA:n länsirannikolla ovat edistäneet sikäläiset metsätyypit ja ilmasto (Guo ym. 2005). Kuolevia tammia ja parkkitammia löytyi vuonna 1995 ensimmäisenä San Franciscon alueelta Kalifornian rannikolta, mutta sittemmin tauti on levinnyt Oregoniin saakka (Gohen ym. 2002, Rizzo ym. 2002, Aldhouse 2004). Oregonin koillisosasta löytyi yhdeksän 0.2–4.5 ha aluetta, joissa parkkitammia oli kuollut tai oli kuolemassa (Goheen ym. 2002). Vuonna 2002 epidemian laajuus metsäalueilla USA:ssa laskettiin olevan yli 600 km<sup>2</sup> (Gohen ym. 2002, Kelly 2002, Appiah ym. 2004). Nykyisin taudinaiheuttajaa on löytynyt Kanadasta asti, missä se on eristetty taimitarhakasveista mm. kamelialta Brittiläisessä Kolumbiassa (Sudden oak ...2004a).

### 3.3 *Phytophthora ramorum* Euroopassa

Euroopassa *P. ramorum*ia on pidetty lähinnä koristepensaiden lehtilaikkujen aiheuttajana, joka myöhemmässä vaiheessa leviää myös oksiin ja varsiin tummina kuoliolaikkuina ja vähitellen tappaa isäntänsä (ks. kuva 2) (Werres ym 2001, Man In'T Weld ym. 2002, Moralejo ja Werres 2002, Orlikowski ja Szkuta 2002, De Merlier ym. 2003, Beales ym 2004a,b, Pogoda ja Werres 2004, Žerjav ym. 2004). Viime aikoina sitä on kuitenkin löytynyt myös useammalta harsuuntuneelta puulta, jotka ovat olleet tammia tai kastanjoita (*Phytophthora* ...2004a, b, *Ramorum*...2004, Sudden oak...2004b). Koristepensaissa *P. ramorum* on tavattu useimmissa EU-maissa. Suomesta se löytyi alppiruusuista ensimmäisen kerran toukokuussa 2004.

### 3.4 *Phytophthora ramorum*in pariatumistyypit

Eurooppalaisten ja amerikkalaisten *P. ramorum*-kantojen morfologian ja sekvensoitujen DNA-alueiden (ITS, *cox II* ja *nad 5*) samankaltaisuudet osoittavat, että ne ovat samaa lajia (Werres ym. 2001, Ivors ym. 2004). Laji on heterotallinen eli tuottaa suvullisia



**Kuva 2.** Kuoliolaikka alpiuruusun latvassa (A. Lilja).

munaitiöitä vain silloin, kun molemmat pariuutumistyyppit, A1 ja A2, kohtaavat. Lajin alkuperäisessä kuvauksessa pariuutus onnistui vain, kun siihen käytettiin toisen heterotallisen lajin, *P. cryptogean* A2-pariuutumistyyppiä (Werres ym. 2001). Suurimman osan Euroopasta eristetyistä kannoista oletetaan taten olevan A1-tyyppiä, kun taas amerikkalaiset kannat ovat olleet pääosin tyyppiä A2 (Brasier 2003, Werres ja Zielke 2003). Belgiassa on kuitenkin eristetty koristekasveja tuottavalta taimitarhalla heidän laikuista *P. ramorum*, joka pariuutustesteissä tuotti munaitiöitä usemman heterotallisen lajin A1-tyyppin kanssa ja oli siten todennäköisesti A2-pariuutumistyyppiä (Werres ja De Merlier 2003). Oregonissa taas on esiintynyt A1-pariuutumistyyppiä edustavia isolaatteja (Hansen ym. 2003). Ivorsin ym. (2004) tekemässä AFLP-sormenjälkianalyysissä amerikkalaiset ja eurooppalaiset kannat muodostivat yleensä omat ryhmänsä, ja oregonilaiset kannat olivatkin lähempänä eurooppalaisia kuin amerikkalaisia *P. ramorum*-kantoja.

### 3.5 Pariuutumistyyppien patogeenisuus ja muut *Phytophthora*-lajit

Eurooppalaiset A1-pariuutumistyyppiä olevat kannat, joita oli eristetty Belgiasta, Saksasta, Hollannista, Espanjasta ja Britanniasta näyttävät AFLP-sormenjälkianalyysin perusteella olevan geneettisesti jonkin verran heterogeenisiä ja muodostavat keskenään toisistaan poikkeavia ryhmiä. Sen sijaan amerikkalaiset A2-kannat olivat suurimmaksi osaksi hyvin samanlaisia; 75 % kannoista oli täysin samanlaisia ja ne edustivat todennäköisesti samaa kloonია (Ivors ym. 2004). Kaiken kaikkiaan amerikkalaiset ja eurooppalaiset kannat ovat kuitenkin olleet geneettisesti melko samanlaisia, ja se on näkynyt myös testattaessa *P. ramorum*in kykyä infektoida eri isäntäkasveja: ratkaisevampaa oireiden ankaruuden kannalta on ollut isäntäkasvin alttius kuin testattavan kannan tyyppi (De Gruyter ym. 2002, Hansen ja Sutton 2002, Ivors ym. 2004). Kuitenkin oregonilaiset A1-pariuutumistyyppiä edustavat kannat olivat heidän taimitarhaimille patogeenisempia kuin A2-kannat, jotka oli eristetty metsästä korkkitammelta. Korkkitammelle aiheutuneet oireet sen sijaan eivät riippuneet kantojen alkuperästä, vaan kaikki testatut mikrobit olivat yhtä haitallisia (Parke ja Roth 2004).

Se, että Euroopassa ei ole esiintynyt tammella samanlaista epidemiaa kuin Kaliforniasta alkanut tammen äkkikuolema Amerikassa, ei siis selity eri pariuutumistyyppien erilaisella patogeenisuudella. Euroopassa monet muut *Phytophthora*-lajit, kuten *P. gonapodyides*, *P. cactorum*, *P. cambivora*, *P. cinnamomi*, *P. citricola*, *P. megasperma*, *P. syringae* ja melko äskettäin kuvatut *P. quercina*, *P. europaea*, *P. pseudosyringae*, *P. psychrophila* ja *P. uliginosa*, on voitu yhdistää huonokuntoisiin tammiin (Jung ym. 1996, 1999, 2002, 2003, Robin ym. 1998, Hansen ja Delatour 1999, Sanchez ym. 2002, Vettraino ym. 2002). Tosin viime aikoina *P. ramorum* on eristetty myös Euroopassa yksittäisiltä tammilta (*Q. cerris*, *Q. falcata*, ja *Q. ilex*) alueilla, joilla patogeeni on levinnyt saastuneesta aluskasvillisuudesta puihin (Brasier ym. 2004b, *Phytophthora ramorum* ...2004b, c, d, e.).

Aiemmat yritykset pariuuttaa *P. ramorum*in eurooppalaisia A1-kantoja ja amerikkalaisia A2-kantoja laboratoriossa ovat epäonnistuneet (Werres ja

Zielke 2003). Äskettäin pariutus kuitenkin onnistui eli tuotti munaitiöpesäkkeitä, kun mikrobin agar-alustoilla kasvavista eri pariutumistyyppiä olevista rihmastoista leikatut palat pantiin päällekkäin ja ne murskattiin seokseksi (Brasier ja Kirk 2004). Samoin syntyi munaitiöitä, kun alppiruusun oksanpalasiin tartutettiin keinotekoisesti molemmat pariutustyytit (Werres ja Zielke 2003).

Suvullinen lisääntyminen mahdollistaa entistä patogeenisempien kantojen syntymisen, kuten on tapahtunut esim. perunaruton aiheuttajalle (*P. infestans*) sekä Suomessa että muualla maailmassa (Erwin ja Ribeiro 1996). Toinen patogeenisuutta lisäävä tekijä voi olla somaattinen risteytyminen muiden *Phytophthora*-lajien kanssa, joilla on yhteinen isäntäkasvi *P. ramorum*in kanssa.

### 3.6 Isäntäkasvit

*P. ramorum* kuuluu sekä Amerikassa että Euroopassa vaarallisiin kasvintuhoajiin, jonka leviämistä viranomaiset yrittävät estää. Laaja isäntäkasvilajisto hankaloittaa suuresti *P. ramorum*in torjuntaa. Sitä esiintyy luonnossa lukuisilla puulajeilla ja puuvartisilla pensailla ja varvuilla eri heimoista kuten vaahterakasvit (Aceraceae), sumakkikasvit (Anacardiaceae), koivukasvit (Betulaceae), kuusamakasvit (Caprifoliaceae), kanervakasvit (Ericaceae), pyökki- kasvit (Fagaceae), hevoskastanjakasvit (Hippocastanaceae), laakerikasvit (Lauraceae), öljypuukasvit (Oleaceae), mäntykasvit (Pinaceae), kielopuukasvit (Pittosporaceae), esikkakasvit (Primulaceae), paat- samakasvit (Rhamnaceae), ruusukasvit (Rosaceae) ja marjakuusikasvit (Taxaceae), suosypressikasvit (Taxodiaceae) ja teekasvit (Theaceae) (Hong 2003, *Phytophthora ramorum*...2003, Appiah ym. 2004, Henricot ja Prior 2004). Lainsäädäntö koskee tällä hetkellä 21 kasvilajia ja seitsemää kokonaista sukua, jotka ovat erityisen alttiita *P. ramorum*ille (Komis- sion päätös väliaikaisista...2002, 2004).

Puiden lisäksi *P. ramorum*in isäntäkasveja ovat mm. kamelia (*Camellia japonica*), kalmia (*Kalmia latifolia*), vaiverot (*Pieris formosa* var. *forrestii*, *P. japonica*), leukotti (*Leucothoe* sp.), sireeni (*Syringa vulgaris*), marjakuusi (*Taxus baccata*), puolukka (*Vaccinium vitis-idaea*) ja kanerva (*Calluna vulgaris*) (Kaminski ja Werres 2003, Werres ja DeMerlier

2003, Lane ym. 2004, Orlikowski 2005). Lisäksi sitä on eristetty mm. amerikkaiselta metsätähdeltä (*Trientalis latifolia*), oravanmarjalta (*Maianthemum racemosum*) ja pensasruusulta (*Rosa gymnocarpa*) (Hong 2003, Hüberli ym. 2004, 2005). Myös sian- puolukat (*Arctostaphylos uva-ursi*) kuuluvat alttiisiin kasveihin. Mustikka (*V. myrtillus*) on ollut laboratorionkokeissa hyvin altis, mutta siitä ei tois- taiseksi ole löydetty luonnollista tartuntaa (Gryter ym. 2002).

Euroopan eri maissa *P. ramorum* on yleensä löy- detty ensimmäiseksi heideltä tai alppiruusulta (Werres ym. 2001, Orlikowski ym. 2002, De Merlier ym. 2003, Heiniger ym. 2004, Henricot ja Prior 2004, Žerjav ym. 2004). Huoli metsäpuiden terveydestä on Euroopassakin aiheellinen, vaikka laboratorion- kokeissa eurooppalaiset metsä- (*Q. robur*) ja talvi- tammi (*Q. petraea*) ovat olleet kestävämpiä kuin Amerikassa luontaisesti kasvavat tammilajit (De- latour ym. 2002, Rizzo ym. 2002, Brasier 2003, *Phytophthora*...2004f,b). Lisäksi viimeaikaiset kar- toitukset ovat varmistaneet sen infektoivan Euroo- passassa myös puna- (*Q. rubra*), etelän puna- (*Q. falca- ta*), rauta- (*Q. ilex*), ja turkintammia (*Q. cerris*), sekä pyökkejä (*Fagus sylvatica*) ja jalo- (*Castanea sativa*) ja hevoskastanjoita (*Aesculus hippocastanum*) (Bra- sier ym. 2004b, First... 2004, *Phytophthora* ...2004a, b, *Ramorum*...2004, Sudden.Oak...2004b). Meillä aloitetuissa testeissä on ollut mukana metsätammi, rauduskoivu (*Betula pendula*) ja tervaleppä, joihin jälkimmäisiin syntyi nopeasti leviävä kuoliolaikku runkoon alueelle, johon patogeeni tartutettiin. Myös tammilla kasvussa oleviin oksiiin tartutettu rihmasto sai aikaan tummia laikkuja (Lilja ym. 2005). Osaan tammista tuli pieniä laikkuja myös runkoon, mutta puiden väliset erot olivat suuret, kuten myös oli ollut *Q. agrifoliolla*, jolla alttiutuu tartuntaan oli riippuvai- sempi yksilöistä kuin puiden alkuperästä (Dodd ym. 2005).

Amerikassa *P. ramorum* on vioittanut jo mainit- tujen tammilajien ja parkkitammien lisäksi mm. punapuita (*Sequoia sempervirens*), douglaskuu- sia (*Pseudotsuga menziesii*), vaahteroita (*Acer macrophyllum*), kesävihreitä hevoskastanjoita (*A. californica*), laakeripuita (*Umbellularia californi- ca*), orapaatsamia (*Rhamnus californica*, *R. purshia- na*), kuusamia (*Lonicera hispidia*) ja mansikkapuita (*Arbutus menziesii*) (Davidson ym. 2002a, Knight



**Kuva 3.** *Phytophthora ramorum*in sporangioita (A. Lilja).

2002, Hong 2003, Phytophthora...2003, Hansen ym. 2005). Viimeisemmissä testeissä Hansen ym. (2005) saivat patogeenin tarttumaan 80 %:iin testatuista 49 isäntäkasvilajista, jotka olivat joko puita tai pensaita.

### 3.7 Leviäminen ja lähilaji

Britanniassa ja Hollannissa *P. ramorum*in infektoimat puut ovat kasvaneet paikoilla, joissa patogeenia on ollut aluskasvillisuudessa (Henricot ja Prior 2004). Myös Oregonissa *P. ramorum* saatiin eristetyksi paitsi parkkitammista myös aluskasvillisuudessa esiintyneistä lehtilaukuista, joita oli Amerikassa luontaisesti kasvavissa alppiruusuissa (*R. macrophyllum*) ja eräässä pensasmustikkalajissa (*Vaccinium ovatum*) (Gohen ym. 2002). Epidemiologisessa tutkimuksessa, jossa tarkasteltavina olivat Kalifornian ikivihreät metsäalueet, tauti levisi vain sadeaikana, jolloin patogeeni löytyi helposti sekä sadevedestä, maasta, karikkeesta että jokivedestä. Sporangioita eli parveiluitiöpesäkkeitä (ks. kuva 3) ja kestoitiöitä muodostui pääosin laakeripuun lehtiin, sen sijaan tammen (*Q. agrifolia*) rungoilta ja lehdiltä niitä ei havaittu (Davidson ym. 2005).

Lajinkehityksellisesti lähinnä *P. ramorum*ia on selvästi *P. lateralis*, joka tunnetaan ennen kaikkea lawsoninsypressin (*Chamaecyparis lawsoniana*) pa-

togeenina (Erwin ja Ribeiro 1996, Martin ja Tooley 2003, Ivors ym. 2004, Kroon ym. 2004). Paitsi, että *P. lateralis* on homotallinen, se eroaa *P. ramorum*ista siinäkin, että se infektoi isäntänsä pääosin juurten kautta (Erwin ja Ribeiro 1996). *P. ramorum*in sporangiot taas syntyvät kasvien maanpäällisiin osiin ja näin parveiluitiöt leviävät kostealla säällä myös ilmateitse (Davidson ym. 2002b). Kosteassa osa kestoitiöstä, joita sieni tuottaa nopeasti kasveissa, säilytti itävyytensä yli kuukauden ajan; sen sijaan parveiluitiöt menehtyivät nopeammin (Davidson ym. 2002b). Taudinaiheuttajan on todettu pysyvän hengissä myös jalkineissa kulkeutuneessa maassa kosteina vuodenaikoina (Tjosvold ym. 2002).

## 4 Alkuperä ja torjunta

Monet *Phytophthor*at ovat lähtöisin Aasiasta. Sieltä ne ovat vähitellen levinneet maasta toiseen kaupan ja liikenteen mukana ja maiden sisällä siirrettäessä kasveja paikasta toiseen (Brasier ja Hansen 1992, Appiah ym. 2004). Todisteena voidaan pitää mm. sitä, että esim. mansikalta peräisin olevien *P. cactorum* kantojen on todettu olevan useassa Euroopan maassa geneettisesti yhtenäisiä eli ne edustavat yhtä ainoaa kloonaa (Hantula ym. 1997, 2000). Myös *P. ramorum* on kulkeutunut kasvikaupan mukana useamman kerran sekä Amerikkaan että Eurooppaan. Siitä on todisteena A1- ja A2-pariutustyyppien löytyminen molemmilta mantereilta (Werres ym. 2001, Hansen ym. 2003, Werres ja De Merlier 2003).

Paras keino suojata metsiämme uusilta tuhona aiheuttajilta onkin panostaa kasvintarkastukseen. Karanteenilistalla olevien lajien osalta kuten esim. *P. ramorum*in osalta valvonta onkin jatkuvaa ja torjuntatoimet, joista määrätään EU:n komission päätöksissä (2002/757/EY ja 2004/426/EY), ovat ankaria. Saastunut kasviero hävitetään polttamalla tai hautaamalla. Taimitarhoilla hävitetään ja asetetaan karanteeniin myös sairaiden kasvien ympärillä olevia alttiita kasveja. Torjuntaan sisältyy myös kasvialustan käsittelyjä, desinfiointia ja viljelyrajoituksia.

KTTK:n kasvintarkastuslaboratorio on löytänyt *P. ramorum*in paitsi maahan tuoduista koristekasveista, myös kotimaassa tuotetuista alppiruusuista.

Suomen luonnosta *P. ramorum* tai *P. alni*-alalajiryhmän edustajia ei ole vielä eristetty, mutta mikäli ne pääsevät lisääntyneen kasvuun myötä maahamme, ne voivat olla uhka puillemme, sillä molempia on esiintynyt alueilla, joiden ilmasto ei suuresti poikkea omastamme.

## 5 Metsätaloudellinen merkitys

Taudit alentavat taimitarhojen tuottoa, metsien kasvua, puutavaran laatua ja tukkipuun määrää. Kuolleet puut aiheuttavat paitsi materiaalisia tappioita, suurentunutta hyönteistuhon ja metsäpalojen riskiä, varsinkin kun kyse on laajoista metsäaloista kuten tammen äkkikuolema-epidemiassa. Puiden kuollessa eroosio ja soistuminen voimistuvat ja ravinteita huuhtoutuu. Myös puulajien korvautumisesta toisilla kuten *P. alni* subsp. *alni* tapauksessa Britannian jokitöyräillä aiheutuu ekologisia ongelmia, kun eliöyhteisön tasapaino horjuu olosuhteiden muuttuessa (Gibbs ym. 1999, 2003). Kasvitaudit vaikuttavat myös maisemallisiin arvoihin (Holdenrieder ym. 2004).

## 6 Uudet tuhonaiheuttajat

Britanniassa, missä uusien *Phytophthora*-lajien aiheuttamia tauteja on tutkittu kaikkein eniten Euroopassa, on viime aikoina havaittu, että torjuntatoimet ovat alkaneet tehotta ja hidastaa mm. *P. ramorum*in leviämistä (Gibbs ym. 2003, Sudden oak...2004b). Työ ei kuitenkaan näytä loppuvan, sillä äskettäin on Cornwallista löydetty uusi laji, joka on alustavasti nimetty *Phytophthora kernovia*eksi ja tunnetaan sen lisäksi *P. kernovi*in ja *Phytophthora* taksoni C:n nimillä. Taudinaiheuttajan arvellaan olevan *P. ramorum*ia tuhoisampi pyökille ja mahdollisesti tartuttavan myös metsätammea (Pest risk analysis...2005, Sudden...2004a). Tulevaisuudessa *Phytophthora*-lajien monimuotoisuus ja kyky sopeutua uusiin olosuhteisiin ja levitä tehokkaasti paikasta toiseen antaa jatkuvasti haasteita sekä kasvintarkastuksesta vastaaville viranomaisille että tutkimukselle.

## Kirjallisuus

- Aldhouse, J.R. 2004. *Phytophthora ramorum*, the current position of ramorum dieback disease and sudden oak death disease. *Scottish Forestry* 58: 3–7.
- Appiah, A.A., Jennings, P. & Turner, J.A. 2004. *Phytophthora ramorum*: one pathogen and many diseases, an emerging threat to forest ecosystems and ornamental plant life. *Mycologist* 18: 145–150.
- Baldauf, S.L., Roger, A.J., Wenk-Siefert, L. & Doolittle, W.F. 2000. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. *Science* 290: 972–977.
- Beales, P.A., Brokenshire, T., Barnes, A.V., Barton, V.C. & Hughes, K.J.D. 2004a. First report of ramorum leaf blight and dieback (*Phytophthora ramorum*) on *Camellia* spp. in the UK. *Plant Pathology* 53: 524.
- , Schlenzig, A. & Inman, A.J. 2004b. First report of ramorum bud and leaf blight (*Phytophthora ramorum*) on *Syringa vulgaris* in the UK. *Plant Pathology* 53: 525.
- Brasier, C.M. 2003. Sudden oak death exhibits transatlantic differences. *Mycological Research* 107: 258–259.
- & Hansen, E. 1992. Evolutionary biology of *Phytophthora*. Part II. Phylogeny, speciation and population structure. *Annual Review of Phytopathology* 30: 173–200.
- & Kirk, S.A. 2001. Comparative aggressiveness of standard and variant hybrid alder phytophthoras, *P. cambivora* and other *Phytophthora* species on bark of *Alnus*, *Quercus* and other woody hosts. *Plant Pathology* 50: 218–229.
- & Kirk, S.A. 2004. Production of gametangia by *Phytophthora ramorum* in vitro. *Mycological Research* 108: 823–827.
- , Rose, J. & Gibbs, J.N. 1995. An unusual *Phytophthora* associated with alder mortality in Britain. *Plant Pathology* 44: 999–1007.
- , Cooke, D.E.L. & Duncan, J.M. 1999. Origin of a new *Phytophthora* pathogen through interspecific hybridization. *Proceedings of the National Academy of Science, U.S.A.* 96: 5878–5883.
- , Kirk, S., Delcan, J., Cooke, D.E.L., Jung, T. & Man In't Veld, W.A. 2004a. *Phytophthora alni* sp. nov. and its variants: designation of emerging heteroploid hybrid pathogens spreading on *Alnus* trees. *Mycological Research* 108: 1172–1184.



- , Denman, S., Rose, J., Kirk, S.A., Hughes, K.J.D., Griffin, R.L., Lane, C.R., Inman, A.J. & Webber, J. F. 2004b. First report of ramorum bleeding canker on *Quercus falcata* caused by *Phytophthora ramorum*. *Plant Pathology* 53: 804.
- Cech, Th.L. & Brandstetter, M. 1999. *Phytophthora*-Erlensterben – Aktuelle Situation in Österreich. *Forstschutz Aktuell* 23/24, 16–19.
- Davidson, J.M., Garbelotto, M., Koike, S.T. & Rizzo, D.M. 2002a. First report of *Phytophthora ramorum* on Douglas fir in California. *Plant Disease* 86: 1276.
- , Rizzo, D.M., Garbelotto, M., Tjosvold, S. & Slaughter, G.W. 2002b. *Phytophthora ramorum* and sudden oak death in California: II Transmission and survival. USDA Forest Service, General Technical Report PSW-GTR-184: 741–749.
- , Wickland, A. C., Patterson, H.A., Falk, K.R. & Rizzo, D.M. 2005. Transmission of *Phytophthora ramorum* in mixed-evergreen forest in California. *Phytopathology* 95: 587–596.
- Delcán, J. & Brasier, C.M. 2001. Oospore viability and variation in zoospore and hyphal tip derivatives of the hybrid alder *Phytophthoras*. *Forest Pathology* 31: 65–83.
- Delatour, C., Saurat, C., Husson, C., Loos, R. & Schenk, N. 2002. Discovery of *Phytophthora ramorum* on *Rhododendron* sp. in France and experimental symptoms on *Quercus robur*. Sudden Oak Death Science Symposium 15–18 December 2002, Monterey, CA
- De Gruyter, H., Baayen, R., Meffert, J., Bonants, P. & van Kuik, F. 2002. Comparison of pathogenicity of *Phytophthora ramorum* isolates from Europe and California. Sudden Oak Death Science Symposium 15–18 December 2002, Monterey, CA.
- De Merlier, D., Chandelier, A. & Caverlier, M. 2003. First report of *Phytophthora ramorum* on *viburnum* in Belgium. *Plant Disease* 87: 203.
- Dodd, R.S., Hüberli, D., Douhovnikoff, V., Harnik, T.Y., Afzal-Rafi, Z. & Gerbelotto, M. 2005. Is variation in susceptibility to *Phytophthora ramorum* correlated with population genetic structure in coast live oak (*Quercus agrifolia*)? *New Phytologist* 165: 203–214.
- Erwin, D.C. & Ribeiro, O.K. 1996. *Phytophthora* diseases worldwide. APS Press, St. Paul, Minnesota. s. 258–261 ja 327–330.
- First infected oak found in Sussex. Forestry Commission. 2004. News release 6390. 2 s.
- Gibbs, J.N. 1995. *Phytophthora* root disease of alder in Britain. *EPPO Bulletin* 25: 661–664.
- , Lipscombe, M.A. & Peace, A.J. 1999. The impact of *Phytophthora* disease on riparian populations of common alder (*Alnus glutinosa*) in southern Britain. *European Journal of Forest Pathology* 29: 39–50.
- , van Dijk, C. & Webber, J. 2003. *Phytophthora* diseases of alder in Europe. *Forestry Commission Bulletin* 126: 1–82.
- Gohen, E.M., Hansen, E.M., Kanaskie, A., McWilliams, M.G., Oserbauer, N. & Sutton, W. 2002. Sudden oak death caused by *Phytophthora ramorum* in Oregon. *Plant Disease* 86: 441.
- Guo, Q.H., Kelly, M. & Graham, C.H. 2005. Support vector machines for predicting distribution of sudden oak death in California. *Ecological modelling* 182: 75–90.
- Hantula, J., Lilja, A. & Parikka, P. 1997. Genetic variation and host specificity of *Phytophthora cactorum* in Europe. *Mycological Research* 101: 565–572.
- , Lilja, A., Nuorteva, H., Parikka, P. & Werres, S. 2000. Pathogenicity, morphology and genetic variation of *Phytophthora cactorum* from strawberry, apple, rhododendron, and silver birch. *Mycological Research* 104: 1062–1068.
- Hansen, E.M. & Delatour, C. 1999. *Phytophthora* species in oak forests of north-east France. *Annales des Sciences Forestières* 56: 539–547.
- & Sutton, W. 2002. Log inoculations to assess tree susceptibility to sudden oak death. *Phytopathology* 92: S33.
- , Parke, J.L. & Sutton, W. 2005. Susceptibility of Oregon forest trees and shrubs to *Phytophthora ramorum*: A comparison of artificial inoculation and natural infection. *Plant Disease* 89: 63–70.
- , Reeser, P.W., Sutton, W., Winton, L. & Osterbauer, N. 2003. First report of A1 mating type in North America. *Plant Disease* 87: 1267.
- Heiniger, U., Theile, F. & Stadler, B. 2004. Erstfund von *Phytophthora ramorum* in Switzerland. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*. 155: 53–54.
- Holdenrieder, O., Pautasso, M., Weisberg, P., Lonsdale, D. 2004. Tree diseases and landscape process: the challenge of landscape pathology. *Trends in Ecology & Evolution* 19(8): 446–452.
- Hong, C. 2003. Sudden oak death. Virginia Cooperative Extension, Publication 450–801. Virginia State University, Virginia, 4 s.
- Hüberli, D., Reuther, K.D., Smith, A., Swain, S & Tse,

- J.G. 2004. First report of foliar infection of *Rosa gymnocarpa* by *Phytophthora ramorum*. *Plant Disease* 88: 430.
- , Ivors, K.L., Smith, A., Tse, J.G. & Garbelotto, M. 2005. First report of foliar infection of *Maianthemum racemosum* by *Phytophthora ramorum*. *Plant Disease* 89: 204.
- Ilona, S., Nagy, Z., Bakonyi, J. & Érsek, T. 2000. First report of *Phytophthora* root and collar rot of alder in Hungary. *Plant Disease* 84: 1251.
- Ivors, K.L., Hayden, K.J., Bonants, P.J.M., Rizzo, D.M. & Garbelotto, M. 2004. AFLP and phylogenetic analyses of North American and European populations of *Phytophthora ramorum*. *Mycological Research* 108: 378–392.
- Jung, T. & Blaschke, M. 2004. *Phytophthora* root and collar rot in Bavaria: distribution, modes of spread and possible management strategies. *Plant Pathology* 53: 197–208.
- , Blaschke, H. & Neumann, P. 1996. Isolation, identification and pathogenicity of *Phytophthora* species from declining oak stands. *European Journal of Forest Pathology* 26: 253–272.
- , Cooke, D.E.L., Blaschke, H., Duncan, J.M. & Osswald, W. 1999. *Phytophthora quercina* sp. nov., causing root rot of European oaks. *Mycological Research* 103: 785–798.
- , Hansen, E.M., Winton, L., Osswald, W. & Delatour, C. 2002. Three new species of *Phytophthora* from European oak forests. *Mycological Research* 106: 397–411.
- , Nechwatal, J., Cooke, D.E.L., Hartmann, G., Blaschke, M., Osswald, W., Duncan, J.M. & Delatour, C. 2003. *Phytophthora pseudosyringae* sp. nov., a new species causing root and collar rot of deciduous tree species in Europe. *Mycological Research* 107: 772–789.
- Kaminski, K. & Werres, S. 2003. Schaderreger an Bäumen und Strauchern. *AFZ der Wald, Allgemeine Forst Zeitschrift für Waldwirtschaft und Umweltvorsorge* 58: 930–933.
- Kelly, N.M. 2002. Monitoring sudden oak death in California using high resolution imagery. Proceedings of the fifth symposium on oak woodlands: Oaks in California's changing landscape, San Diego, California, October 22–25. Albany, CA. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station, 2002. General Technical report PSW 184: 799–810.
- Knight, J. 2002. Fears mount as oak blight infects redwoods. *Nature* 415: 251.
- Komission päätös väliaikaisista kiireellisistä kasvinsuojelutoimenpiteistä *Phytophthora ramorum* Werres, De Cock & Man in't Veld sp. nov. -organismien yhteisöön kulkeutumisen ja siellä leviämisen estämiseksi (2002/757/EY). Euroopan yhteisöjen virallinen lehti L 137: 37–39.
- Komission päätös väliaikaisista kiireellisistä kasvinsuojelutoimenpiteistä *Phytophthora ramorum* Werres, De Cock & Man in't Veld sp. nov. -organismien yhteisöön kulkeutumisen ja siellä leviämisen estämiseksi tehdyn päätöksen 2002/757/EY muuttamisesta (2004/426/EY). Euroopan yhteisöjen virallinen lehti L 189: 1–3.
- Kroon, L.P.N.M., Bakker, van den Bosch, G.B.M., Bonants, P.J.M. & Flier, W.G. 2004. Phylogenetic analysis of *Phytophthora* species based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Fungal Genetics and Biology* 41: 766–782.
- Lane, C.R., Beales, P.A., Hughes, K.J.D., Tomlinson, J.A., Inman, A.J. & Warwick, K. 2004. First report of *ramorum* dieback (*Phytophthora ramorum*) on container-grown English yew (*Taxus baccata*) in England. *Plant Pathology* 53: 522.
- Lilja, A., Kokkola, M., Hantula, J. & Parikka P. 2005. *Phytophthora ramorum* and a homothallic *Phytophthora* sp. pathogenic to tree seedlings. Abstract. SNS-meeting 28–31.08.2005 Biri, Norge.
- , Karjalainen, R., Parikka, P., Kammiovirta, K. & Nuorteva, H. 1998. Pathogenicity and genetic variation of *Phytophthora cactorum* from silver birch and strawberry. *European Journal of Plant Pathology* 104: 529–535.
- Man In't Veld, W.A., Gruyter, H. & de Haas, A.M. 2002. *Phytophthora ramorum*: een bedreiging voor inheemse bomen en struiken? *Gewasbescherming* 33: 145–149.
- Martin, F.N. & Tooley, P.W. 2003. Phylogenetic relationships of *Phytophthora ramorum*, *P. nemorosa*, and *P. pseudosyringae*, three species recovered from aereas in California with Sudden oak death. *Mycological Research* 107: 1379–1391.
- Moralejo, E. & Werres, S. 2002. First report of *Phytophthora ramorum* on *Rhododendron* in Spain. *Plant Disease* 86: 1052.
- Murphy, S.K. & Rizzo, D.M. 2003. First report on canyon live oak in California. *Plant Disease* 87: 315.

- Olsson, C.H.B. 1999. Occurrence of the alder (*Alnus glutinosa* L.) decline in Sweden and affinities of the casual *Phytophthora* pathogen as assessed by isozyme analysis. In: C.H.B. Olsson 1999. Diagnosis of root-infecting *Phytophthora* spp. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae Agraria* 161(IV): 1–17.
- Orlikowski, L.B. 2005. New hosts of *Phytophthora ramorum* in Poland: occurrence and plant colonization. *Integrated Control in Protected Crops, temperate Climate, IOBC/wprs Bulletin* 28: 191–194.
- & Szkuta, G. 2002. First record of *Phytophthora ramorum* in Poland. *Phytopathologia Polonica* 25: 69–79.
- Parke, J.L. & Roth, M.L. 2004. Relative virulence of *Phytophthora ramorum* isolates in Oregon. *Phytopathology* 94: 81.
- Pest risk analysis. 2005. *Phytophthora kernoviae*. Saata-  
vissa: <http://www.defra.gov.uk/plant/pra/forest.pdf>.  
(Viitattu 13.5.2005)
- Phytophthora ramorum* Werres, de Cock & Man  
in't Veld. pest risk assesment for Oregon. 2003.  
[www.cnr.berkeley.edu/comtf/html/bibliography.html](http://www.cnr.berkeley.edu/comtf/html/bibliography.html)
- Phytophthora ramorum* in Amerikkaanse eik. 2004a.  
*Gewasbescherming* 35(2): 126.
- Phytophthora ramorum* a threat to our trees, woodland  
and heathland. 2004b. [http://www.defra.gov.uk/plant/  
pestnote/newram.pdf](http://www.defra.gov.uk/plant/pestnote/newram.pdf).
- Pogoda, F. & Werres, S. 2004. Histological studies of  
*Phytophthora ramorum* in *Rhododendron* twigs. *Can-  
adian Journal of Botany* 82: 1481–1489.
- Ramorum disease: Update. Forestry Commission. 2004.  
News release 6540. 3 s.
- Rizzo, D.M., Garbelotto, M., Davidson, J.M. & Slaughter,  
G.W. 2002. *Phytophthora ramorum* as the cause of  
extensive mortality of *Quercus* spp. and *Lithocarpus*  
*densiflorus* in California. *Plant Disease* 86: 205–214.
- Robin, C., Desprez-Loustau, M.L., Capron, G. 1998. First  
record of *Phytophthora cinnamomi* on cork and holm  
oaks in France and evidence of pathogenicity. *Annales  
of Forest Science* 55: 869–883.
- Santini, A., Barzanti, G.P. & Capretti, P. 2001. A new  
*Phytophthora* root disease in Italy. *Plant Disease* 85:  
560.
- , Barzanti, G.P. & Capretti, P. 2003. Susceptibility  
of some mesophilic hardwoods to alder phytophthora.  
*Journal of Phytopathology – Phytopathologische  
Zeitschrift* 151: 406–410.
- Sanchez, M.E., Caetano, P., Ferraz, J. & Trapero, A. 2002.  
*Phytophthora* diseases of *Quercus ilex* in south-wes-  
tern Spain. *Forest Pathology* 32: 5–18.
- Sinclair, W.A., Lyon, H.H. & Johnson, W.T. 1987. Di-  
seases of trees and shrubs. Cornell University Press,  
Ithaca, Japan. s. 288–291.
- Streito, J.-C., Legrand, Ph., Tabary, F. & De Villartay, G.J.  
2002. *Phytophthora* disease of alder (*Alnus glutinosa*)  
in France: investigations between 1995 and 1999. *For-  
est Pathology* 32: 179–191.
- Sudden oak death questions and answers – (SOD). Canadi-  
an Food Inspection Agency Plant Products Directorate  
Plant Health Division. 2004a. [http://www.inspection.  
gc.ca/english/plaveg/protect/pestrava/sodmsc/questi-  
onse.shtml](http://www.inspection.gc.ca/english/plaveg/protect/pestrava/sodmsc/questionse.shtml).
- Sudden oak death (*Phytophthora ramorum*) discovered  
on trees in Europa. 2004b. *Mycological Research* 108:  
1108–1109.
- Tjosvold, S.A., Chambers, D.L., Davidson, J.M. & Riz-  
zo, D.M. 2002. Incidence of *Phytophthora ramorum*  
inoculum found in soil collected from a hiking trail  
and hiker's shoes in a California park. Sudden Oak  
Death Science Symposium 15–18 December 2002,  
Monterey, CA.
- Vettraino, A.M., Barzanti, P., Bianco, M.C., Ragazzi, A.,  
Capretti, P., Paoletti, E., Luisi, N., Anselmi, N. & Van-  
nini, A. 2002. Occurrence of *Phytophthora* species in  
oak stands in Italy and their association with declining  
oak trees. *Forest Pathology* 32: 19–28.
- Werres, S. & Zielke, B. 2003. First studies on the pairing  
of *Phytophthora ramorum*. *Journal of Plant disease and  
Protection* 110: 129–130.
- & De Merlier, D. 2003. First detection of *Phytophthora*  
*ramorum* mating type A2 in Europe. *Plant Disease* 87:  
1266.
- , Marwitz, R., Man In't Veld, W.A., De Cock, W.A.M.,  
Bonants, P.J.M., De Weert, Themann, K., Ilieva, E. &  
Baayen, R.P. 2001. *Phytophthora ramorum* sp. nov.,  
a new pathogen on *Rhododendron* and *Viburnum*.  
*Mycological Research* 105: 115–1165.
- Žerjav, M., Munda, A., Lane, C.R., Barnes, A.V. &  
Hughes, K.J.D. 2004. First report of *Phytophthora*  
*ramorum* on container-grown plants of *rhododendron*  
and *viburnum* in Slovenia. *Plant Pathology* 53: 523.

## 85 viitettä