

## Uus probleemistik dendropatoloogias – uued ja invasiivsed patogeenid

Rein Drenkhan<sup>1\*</sup>, Kalev Adamson<sup>1</sup>, Tiia Drenkhan<sup>1</sup>,  
Ahto Agan<sup>2</sup> ja Marili Laas<sup>1</sup>

Drenkhan, R., Adamson, K., Drenkhan, T., Agan, A., Laas, M. 2017. New problems in dendropathology – new and invasive pathogens. – Forestry Studies | Metsanduslikud Uurimused 67, 50–71. ISSN 1406-9954. Journal homepage: <http://mi.emu.ee/forestry.studies>

**Abstract.** During the last decades, several new and invasive tree pathogens have arrived in the northern Europe, damaging forest and verdant trees. New and invasive species (e.g. *Lecanosticta acicola*, *Dothistroma septosporum*, *Diplodia sapinea*, *Hymenoscyphus fraxineus*) are considered to cause economic loss and be an important threat to biodiversity. Once the alien species have entered into ecosystem, then it is very difficult to eliminate them. Therefore, it is important to discover new and invasive pathogens from forests and from imported plant material as early as possible. For that reason, the research team of Estonian forest pathologists has worked out a survey strategy with permanent plots across Estonia – for early detection of new pathogens, which essentially includes molecular monitoring of pathogens. An important task in developing of early detection methods for new and invasive pathogens is working out of quick detection methods by creating original PCR primers. Crucial is also the analyses of pathogens biology, of their spreading and finding of all their potential hosts in new for them environment in northern Europe. In cooperation studies with our foreign partners, the Estonian forest pathologists have analysed populations of *D. septosporum*, *L. acicola* and *H. fraxineus*. The population genetic methods give data about the pathogens diversity, vitality and betray potential pathways of them to northern Europe. This information serves for building up the control strategy and helps to find and test resistant tree species progenies. Early detection, molecular monitoring and pathways detection of new and invasive pathogens are currently the most important research tasks of the forest pathology team working in Estonian University of Life Sciences.

**Key words:** forest pathology, invasion, pathway of pathogens, global trade, *Dothistroma* needle blight (*Dothistroma septosporum*), Brown spot needle blight (*Lecanosticta acicola*), Diplodia tip blight (*Diplodia sapinea*, syn. *D. pinea* and *Sphaeropsis sapinea*), ash dieback (*Hymenoscyphus fraxineus*).

**Authors' addresses:** <sup>1</sup>Estonian University of Life Sciences, Kreutzwaldi 5, 51014 Tartu, Estonia; <sup>2</sup>Tartu University, Ravila 14, 50411 Tartu, Estonia; \*e-mail: rein.drenkhan@emu.ee

### Sissejuhatus

Balti- ja Põhjamaade metsad seisavad silmitsi suureneva ohuga uute patogeenide ees. Nende, nn invasiivsete patogeenide koloniseerimisprotsessi on vallandanud peamiselt kliima soojenemine ja kasvav majanduse globaliseerumine. Viimasel aastaküm-

nel on Balti- ja Põhjamaades dokumenteeritud ligi tosin uut ja invasiivset puude haiguse tekitajat, sealhulgas ka mitu Euroopas karantiinsena tuntud liiki, nt okaspuudel punavöötaud (*Dothistroma septosporum* (Dorog.) M. Morelet), pruunvöötaud (*Lecanosticta acicola* (Thümen) A. Sydow), valgevöötaud (*Cyclaneusma minus*

(Butin) DiCosmo, Peredo & Minter), männi-võrsevähk (*Diplodia sapinea* (Fr.) Fuckel, syn. *D. pinea* (Desm.) Kickx.), ebatsuugapudetõbi (*Phaeocryptopus gaeumannii* (T.Rohde) Petrak) ja lehtpuudel saaresurm (*Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) (Baral *et al.*, 2014), jalakasurm (*Ophiostoma novo-ulmi* Brasier), kaskedel *Cryptosporella betulae* (Tul. & C. Tul.) L.C. Mejía & Castl., *Prosthemium betulinum* Kunze (Drenkhan & Hanso, 2009a,b, 2010a; Hanso & Drenkhan, 2007, 2008; Müller *et al.*, 2009; Rytkönen *et al.*, 2011; Solheim & Vuorinen, 2011). Invasiivsete patogeenide saabumine võib toimuda tasahilju ning nad võivad eluneda meil nähtamatult isegi aastaid. Latentse faasi läbimise järel patogeenile soodsates tingimustes, kui tema populatsioon on plahvatuslikult kasvanud ja metsapuude kriitiline taluvuspiir ületatud, järgnevad sellele tõsised kahjustused – nagu näitaksid punavöötaudi ja saaresurma juhtumid (Drenkhan & Hanso, 2009b; Drenkhan *et al.*, 2017a). Invasiivsed (e tulnuk-) liigid on tuntud kui ühed maailma loodusliku mitmekesisuse suurimad ohustajad, nt saaresurm Euroopas (Pautasso *et al.*, 2013). Saaresurma puhul ilmneb esmalt otsene kahju saarepuude hukkumise näol, kuid kahju on ka kaudne: see tähendab saarest sõltuvate liikide vähenemist või kadumist, nt kasvõi saare leherootsude saprotroofne looduslik lagundaja *Hymenoscyphus albidus*, mille kadumist on registreeritud mitmetel saaresurma kahjustusega aladel Euroopas (Hietala *et al.*, 2013). Sarnaselt on juhtunud ka jalakatega (*Ulmus* spp. L.), kus ammu tuntud jalakasurma tekitava patogeeni liigi vaheldumise (*Ophiostoma ulmi* (Buisman) Melin & Nannf. versus *O. novo-ulmi*) järel on, esiteks, jalakate populatsioon kahanenud ning, teiseks, ka sellest puuliigist sõltuvate teiste liikide arvukus vähenenud (Stenlid *et al.*, 2011).

Invasiivsed haigused on seotud kliimamuutustega, ennekõike selle soojenemisega (Hanso & Drenkhan, 2013). Ühe Põhjala riigi jaoks, nagu Eesti, pole ju põhja poolt mingeid olulisi invasioone karta, lõuna-

maadest aga, nende suure elurikkuse tõttu, küll. Esiteks, soojeneva ilmastiku lainel saabuvad Põhja-Euroopasse uued haigused, milliseid olid varem takistanud külmad talved. Teiseks, erakordsed, taimedele harjumatud kliimamuutused nõrgestavad neid ja muudavad nad vastuvõtlikumaks uutele haigustele, millistega neil puudusid varasemad kontaktid ja seepärast ka immuunsus. Kõige selle tõttu on ohtlike võõrliikide invasioon kasvanud viimastel aastakümnetel eksponentsiaalselt (Roques *et al.*, 2009; Santini *et al.*, 2013). On arvatud, et globaalsest kaubandusest tingituna, s.t otsese inimtegevuse tagajärjel on uued patogeenid alates 1980 aastatest isegi 70% juhtudest saabunud Euroopasse just nakatunud elustaimedega (Santini *et al.*, 2013). Muidugi puudutab see eelkõige põllumajandust, aiandust ja asulate haljastust.

Aastane majanduslik kahju, tingituna invasiivsetest liikidest ulatub Euroopas hinnanguliselt 12 miljardi euronit (The European Network..., 2017). Kui aga mõni invasiivne patogeen on juba märkamatult asustanud mingi ala, on teda sealt väga keeruline elimineerida. Toimetulekuks ohtlike liikide invasiooniga tuleb koos taimse elusmaterjali (istikud jms) ning puittoodete impordi kasvava mahuga tuleb analüüsida ja arvestada järgmiste ettepanekutega: 1. teha vastavaid muudatusi taimekarantiini tingimustes ja seadusandluses, ning 2. otsida senisest efektiivsemaid meetodeid ja võimalusi invasiivsete patogeenide varajaseks avastamiseks. Seadusandluse põhimõtted vajavad ülevaatamist sellest aspektist, et bioloogiline (nt elustaimed koos substraadiga) kaup ei tohiks Euroopa Liidus vabalt (s.o kontrollimatult) ringelda, sest viimase käigus tuuakse kaasa ohtlike mikroorganisme (Santini *et al.*, 2013). Seepärast loob diagnostiliste meetodite täiustamine efektiivsema ja ühtlasi ka ökonoomsema võimaluse invasiivsete patogeenide varajaseks tuvastamiseks imporditavas bioloogilises materjalis. See peab sisaldama ka praktilise rakendamise seisukohast olulist, vaid geneetiliste meeto-

dite abil lahendatavat võimalust morfoloogiliselt väga sarnaste patogeenide eristamiseks, nt kaks punavöötaudi tekitajat *Dothistroma septosporum* versus *D. pini* Hulbary (Barnes *et al.*, 2004). Vajalik on juba saabunud invasiivsete patogeenide päritolu ning levikuteede väljaselgitamine, sest ilmselt on meile oodata veel uutegi patogeenide invasiooni ja me peame õppima, kuidas teha nende saabumine meie aladele võimalikult raskeks. Ühtlasi tõstab see ka majanduspoliitilist ja ühiskondlikku teadlikkust taimse materjali kontrollimata impordiga seotud riskidest. Patogeeni levimisteede ja päritolu analüüsiks kasutatakse tänapäeval populatsioonigeneetilisi meetodeid, mis võimaldavad mõista ja määratleda invasiivsete liikide võimalikke saabumisviise (Grünwald *et al.*, 2017). Sel teel osutub võimalikuks analüüsida ka patogeenide geneetilist mustrit ning eristada patogeenide seas enamlevinud genotüüpe, s.h ohtlikke ja vähemohlikke. Kõik see võimaldab paremini mõista nendest tulenevaid ohte ning seista nende ohtude vastu. Varajane diagnostika, s.h patogeenide molekulaarne seire ning invasiivsete liikide levikuteede analüüs ongi Eesti Maaülikooli metsapatoloogia töörühma praeguse aja olulisim uurimissuund.

On mõistetav, et patogeenidest ja kahjurputukatest tingitud kahjustustega kahaneb puude ja puistute juurdekasv või see lõpeb isegi puude või puistute hukkumisega. Äsjases Inglismaal tehtud uurin-gus Korsika männi (*Pinus nigra* ssp. *laricio* (Poir.) Maire) tervisliku seisundi kohta selgus, et nimetatud puuliik kaotas ainuüksi punavöötaudi tõttu terve puistuga võrreldes 31,8% kõrguskasvus (Mullett & Brown, 2018). Samuti on teada, et kahjurite ja patogeenide tõttu emiteerivad kahjustatud puistud süsinikku enam kui seovad (Kurz *et al.*, 2008), biootilistest kahjustajatest tingitud häiringud mõjutavad seega märkimisväärselt ka metsa süsiniku üldist varu või selle muutusi (Hicke *et al.*, 2012). Teiseks näiteks hinnati hiljuti ühe võrreldava metsaala piires Põhja-Ameerikas juure-

mädanikest tingitud süsiniku emissiooni võrreldavaks isegi tulekahju ja lageraie mõjuga (Healey *et al.*, 2016). Värske kliimapolitiika valguses on süsinikul majandusprotsessides aga kõrge hind.

Käesoleva ülevaateartikli eesmärgid on:

- 1) anda ülevaade Eestisse levinud olulisematest uutest ja invasiivsetest puude haigustest ning nende seni teadaolevatest levikuteedest meile;
- 2) hinnata nende ohtlikkust ning seoseid kliimamuutuste ja inimtegevusega;
- 3) põhjendada patogeenide uurimise, eriti diagnostika ja seire olulisust;
- 4) esitada lühidalt sellealase uurimistöö seniseid olulisimaid praktilisi väljun-deid.

## Uute invasiivsete ja ohtlike haiguste uurimistulemustest meil ja mujal

### Punavöötaud (tekitajad *Dothistroma septosporum* ja *D. pini*)

Teadaolevalt tekitab maailmas mändide ohtlikku okkahaigust punavöötaudi kaks morfoloogiliselt väga lähedast seeneliiki, *Dothistroma septosporum* ja *D. pini*. Molekulaarseid meetodeid kasutamata on neid peaaegu võimatu eristada. *D. septosporum* on globaalse levikuga, esinedes kõikjal seal, kus kasvab mände. Seevastu *D. pini* on levinud vaid kahes piirkonnas – Põhja-Ameerika keskosas ning Lõuna- ja Kesk-Euroopas, kusjuures tema kõige lähedasem levikupiirkond Eestile asus teadaolevalt Ukrainas (Drenkhan *et al.*, 2016b). Põhja-Euroopas, sealhulgas Baltikumis on levinud ainult *D. septosporum*, teist sõsarliiki siin ei ole seni leitud (Joonis 1).

Hiljuti koostasid 66 teadlast kokku 33 riigist R. Drenkhani juhtimisel andmebaasi (Drenkhan *et al.*, 2016b), kuhu koguti seni teadaolev informatsioon punavöötaudi tekitajate globaalse leviku kohta. Selgus, et punavöötaudi tekitajad *D. septosporum*'i ja *D. pini*'t on leitud maailmas 76 maal, sugukonna männilised (Pinaceae) kokku 109

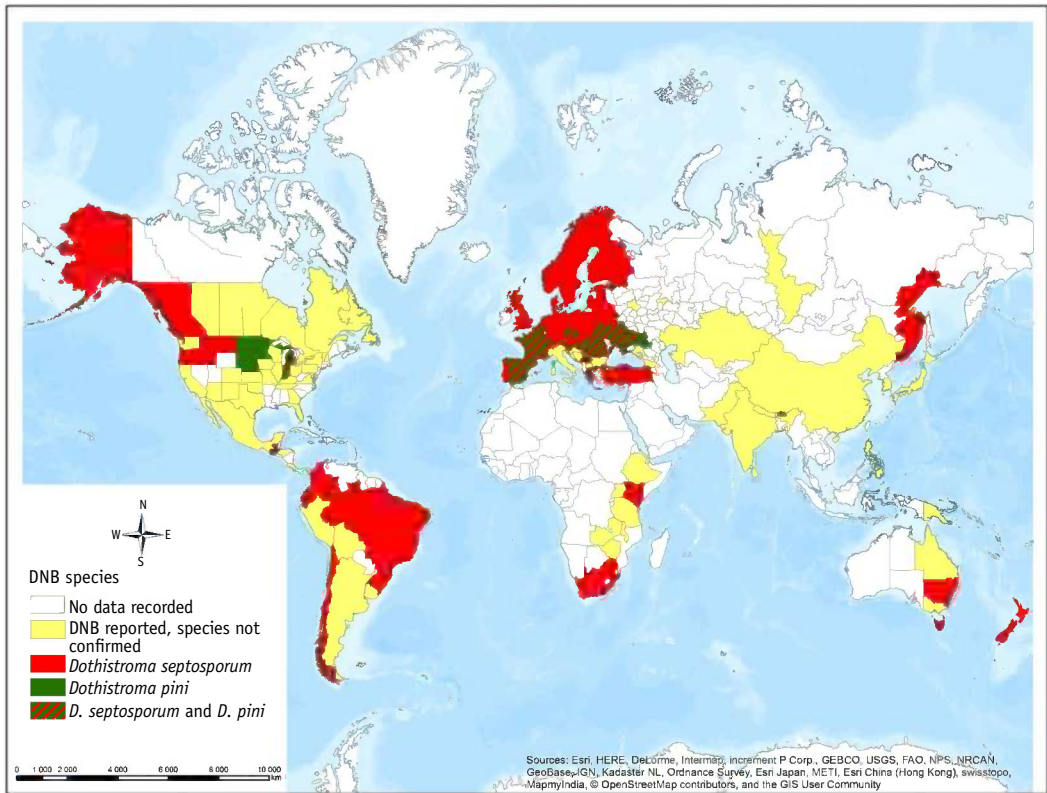
erinevalt liigilt. Peaaegu kõik männiliigid (*Pinus* spp. L.) võivad potentsiaalselt kannatada punavöötaudi läbi. Haigust ennast on diagnoositud tänaseks aga 95 männiliigil. Lisaks perekond männile esineb punavöötaudi aga veel teistelgi okaspuudel: kuuskedel (*Picea* A. Dietr.), seeditel (*Cedrus* Link), lehistel (*Larix* Mill.), nulgudel (*Abies* Mill.) ja ebatsuugadel (*Pseudotsuga* Carr.) (Dubin & Walper, 1967; Bassett, 1969; Lang & Karadžić, 1987; Drenkhan *et al.*, 2014a; Mullett & Fraser, 2015). Üldnimetatud globaalsest andmebaasist järeldub, et enim kahjustab punavöötaud mägi- (*P. mugo* Turra) ja musta mändi (*P. nigra* Arn.) ning nende alamliike, mistõttu nende liikide kasvatamist meie aladel tuleks oluliselt vähendada (Drenkhan *et al.*, 2016b).

Teaduslikust ja ka praktilisest aspektist lähtudes on oluline tundma õppida invasiivsete patogeenide päritolu – selleks, et paremini mõista nende levikustrateegiat ja sellest lähtuvalt kohandada tõrjemeetodeid. Varasematest hüpoteesidest ühes peeti punavöötaudi põlvnemise piirkonnaks mägimetsi Kesk-Ameerikas (Evans, 1984), teises hoopis Himaalajat Kesk-Aasias (Ivory, 1994). Mõlema piirkonna kohta, eriti aga Aasia kohta tervikuna oli vähe teaduslikku informatsiooni, sh populatsiooniuuringuid (Drenkhan *et al.*, 2016b). Sellest johtuvalt viidi Eesti Maaülikooli metsapatoloogide juhtimisel läbi laiaulatuslik mikrosatelliitidel põhinev populatsioonianalüüs Põhja- ja Ida Euroopast, Kaug-Ida Aasiast ning Bhutanist pärinevatest haigusproovidest isoleeritud punavöötaudi tekitaja tüvedel. Analüüs kinnitas, et geneetiliselt kõige mitmekesisemad populatsioonid paiknesid Baltikumis, Loo-de-Venemaal ja Soomes. Suur geneetiline mitmekesisus on aga tunnuseks kas seene pikaajalisele elunemisele antud piirkonnas või põlvnemisele sealt. Sellest võib järeldada, et hoopiski hariliku männi (*P. sylvestris* L.) metsad Põhja-Euroopas võivad olla punavöötaudi päritolupiirkonnaks maailmas (Adamson, 2017). Sama hüpotees oli hiljuti

püstitatud ka mõnes teises teadustöös, kus viidati *D. septosporum*'i ajaloolise levikuala võimalikkusele just nimelt Euroopas (Drenkhan *et al.*, 2013; Barnes *et al.*, 2014; Mullett *et al.*, 2017) ja mitte Aasias, nagu varem oli arvanud Ivory (1994). Oluline täiendav argument selle kinnituseks on tähelepanek, et harilik mänd Põhja-Euroopas ei kannata oluliselt punavöötaudi tõttu, mis viitab patogeeni ja peremeestaime kohastumisele teineteisega pika koosseksiteerimise kestel. Veelgi enam, punavöötaudi tekitaja (*D. septosporum*) kui liigi esmakirjeldus pärineb St. Peterburgist 1910. aastal (Doroguine, 1911), seene vanim herbaariumist tuvastatud leid aga Taanist 1880. aastast (Drenkhan *et al.*, 2016b).

Esimest korda kogu Põhja-Euroopa jaoks, pärast peaaegu sajandipikkust vaheaega, dokumenteeriti *D. septosporum*'i esinemine Eesti Maaülikooli metsapatoloogide poolt Järvselja Agali arboretumis mustadel mändidel alles 2006. aastal. Juba järgmisel aastal oli patogeen asustanud ka hariliku männi ning levinud mitmele poole Lõuna-Eestis, 2008. aasta sügiseks aga hõivatud juba kogu Eesti (Drenkhan & Hanso, 2009b). Kõnealune puhang pole raugenud siiani. Siiski on oluline märkida, et punavöötaudi tekitaja varasemad leiud enne 2006. aastat Eesti aladelt puuduvad, seega peame jätkuvalt punavöötaudi tekitajat uueks ja invasiivseks liigiks.

Tänaseks on punavöötaudi Eestis dokumenteeritud 10 peremeestaimel, s.h harilikul männil, millel aga senini tõsisemaid kahjustusi ei ole täheldatud. Puhangueelne, nõ harjumuspärane männiokaste saproobne ja patogeenne mikroelustik on punavöötaudi tekitaja massilise esinemise tõttu viimastel aastatel aga täielikult segi paisatud. Mida see on kaasa toonud puude füsioloogilisele toimetulekule, vajab alles uurimist. Meile introductseeritud männi eksootlikud tekitab punavöötaud suurimat kahju mägimännile, mustale männile, siberi seederännile (*P. sibirica* Du Tour) ja kollasele männile (*P. ponderosa* Dougl. Ex P. et C. Laws). Vähem vastuvõtlikuks



Joonis 1. Punavöötaudi geograafiline levik. Selle erinevate tekitajate levikualad on näidatud värvilistena: valge – informatsioon puudub; kollane – punavöötaudi esineb, kuid tekitaja liik on seni eristamata; punane – levinud on ainult *Dothistroma septosporum*; roheline – levinud on ainult *D. pini*; viirutatud – levinud on *D. septosporum* ja *D. pini* (Drenkhan et al., 2016b järgi, vaata ka: <http://arcgis.mendelu.cz/monitoring/>).

Figure 1. The geographic distribution of *Dothistroma* needle blight (DNB). Different colours show DNB species distribution (according to Drenkhan et al., 2016b, see also map: <http://arcgis.mendelu.cz/monitoring/>).

kõnealuse patogeeni suhtes on osutunud makedoonia mänd (*P. peuce* Griseb), keerdmänd (*P. contorta* Dougl. Ex Loud.), konksmänd (*P. mugo* subsp. *uncinata* (Ramond) Domin.), alpi seedermand (*P. cembra* L.) ja hall nulg (*Abies concolor* (Gord. & Glend) Hildebr.) (Drenkhan & Hanso, 2009b; Drenkhan et al., 2014a; Drenkhan et al., 2016b). Lisaks on meil dokumenteeritud punavöötaudi serbia kuusel (*Picea omorika* (Pancic) Purkyne) (Luha, 2016), ehkki kodumaal, s.o Balkanil seda seent serbia kuuselt leitud ei ole.

Punavöötaudi tekitaja populatsiooni-analüüsi värskemaid tulemusi võib raken-

duslikult tõlgendada nii, et range karantiini kehtestamine punavöötaudile Põhja-Euroopa metsades pole vajalik. Küll aga tuleks seda karmistada impordi ja ekspordiga tegelevates taimlates ja puukoolides, et vältida patogeeni uue ja võõra, teadmata päritoluga geneetilise materjali saabumist ja selle tulemusena kujunevate virulentsemate (ohtlikumate) seenetüvede teket. Ühtlasi tuleks jälgida ja vältida ka teise punavöötaudi tekitaja *D. pini* introductseerimist Põhja-Euroopasse, sest selle liigi patogeensus siin on teadmata. Lisaks leidis globaalse andmestiku läbitöötamisel kinnitust see, et väljaspool musta- ja mägi-

männi looduslikku areaali Euroopas tuleks piirata nende männiliikide kasvatamist (k.a haljastuses), seejuures Põhja-Euroopas tuleks eelistada punavöötaudi suhtes vähem vastuvõtlikku harilikku mändi või selle vorme haljastuses.

### **Pruunvöötaud (tekijaja *Lecanosticta acicola*)**

Pruunvöötaud on mändidel esinev okka-haigus, mille tekitajaks on Euroopa ja Vahe-meremaade Taimekaitseorganisatsiooni (EPPO) poolt A2 karantiinsete (s.o ohtlike) patogeenide nimekirja kantud kottseen *Lecanosticta acicola* (EPPO, 2008). Maaailmas on pruunvöötaudi seni dokumenteeritud enam kui 30 erineval männiliigil (Tainter & Baker, 1996; Sinclair & Lyon, 2005), kuid potentsiaalselt võivad sellesse nakatuda kõik männiliigid (EPPO, 2010). Haigusest tabandunud okkad varisevad enneaegselt, mis aeglustab puude kasvu ja vähendab ka haljastuses kasutatavate puude dekoratiivset väärtust, kurnab puud ning sageli viib need hukkumiseni (Kais, 1975; Sinclair & Lyon, 2005). Patogeeni esmakirjeldus pärineb Põhja-Ameerikast 1876. aastast (Thümen, 1878). Täna on pruunvöötaud levinud ka Aafrikas (Patton, 1997), Aasias (Suto & Ougi, 1998) ja Euroopas (EPPO, 2008). Põhja-Euroopa jaoks avastati patogeeni esmakordselt Tallinna Botaanikaaias 2008. aastal (Drenkhan & Hanso, 2009b). Järgnesid leiud Leedus 2009. aastal (Markovskaja *et al.*, 2011) ja Lätis 2012. aastal (EPPO, 2012). Seni puuduvad pruunvöötaudi esinemise kohta tõendid Venemaalt, Soomest ja Skandinaaviast.

Patogeenil on kaks paarumistüüpi idiomorfi, MAT1-1 ja MAT1-2, milliste koosinemise ainult tagab seenele sugulise arengujärgu eoste tekkevõimaluse (Janoušek *et al.*, 2014). Sugulisel paljunemisel tekivad eosed levivad õhuvooludega ning võivad nakatada peremeestaimi ka kaugel asuvatel aladel (Siggers, 1944; Kais, 1971). Valdavalt levib haigusetekitaja siiski aga suguta arengujärgu eostega ehk koniididega, mis levivad peamiselt vihmapiirsmete,

udu või kastega ja reeglina vaid väikeste vahemaade taha, s.o enamasti sama või lähedalasuva puu okastele (Skilling & Nicholls, 1974; Janoušek *et al.*, 2014). Kleepuva pinnaga koniidide levik on võimalik ka putukate, loomade ja tööriistadega (Skilling & Nicholls, 1974). Suurte vahemaade taha levib patogeeni aga ka koos nakatunud taimedega, kuna haiguse latentsses faasis (s.o enne haigusümptoomide avaldumist) pole taime nakatumine visuaalselt tuvastatav ja haige taime eksport sellega välditav (Skilling & Nicholls, 1974; EPPO, 2010).

On tõenäoline, et ka Eestisse levis patogeeni nakatunud taimse materjaliga (Adamson *et al.*, 2015a). Alates patogeeni esmaavastamisest Tallinna Botaanikaaias on Eesti Maaülikooli metsapatoloogide poolt läbi viidud seiret seene leviku ning tema peremeestaimede väljaselgitamiseks nii Eestis kui ka Põhja-Lätis. Täna on pruunvöötaudi tekitaja levinud üle kogu Eesti, kahjustades erinevaid haljastuses kasvatatavaid eksoot-männiliike, eelkõige jällegi mägimändi. Eksoot-männiliikidest on Eestis nakatanud veel *P. ponderosa*, *P. mugo* subsp. *uncinata*, *P. mugo*, *Pinus × rhaetica* Brügger ja *Pinus mugo* var. *pumilio* (Adamson *et al.*, 2015a, 2018a).

2016. aasta sügisel avastati Eestis esmakordselt ka kodumaise hariliku männi haigestumine pruunvöötaudi (Adamson *et al.*, 2018a). Euroopas on enne seda märgatud pruunvöötaudi harilikul männil veel Austrias (Cech & Krehan, 2008; EPPO, 2015) ja Sloveenias (Jurc & Jurc, 2010), kuid Põhja-Euroopa jaoks on meie leiu puhul tegemist esmasleiuuga. Seni on hariliku männi nakatumine Eestis teada vaid ühes puistus, kus patogeeni levis nakatunud mägimändidelt läheduses kasvavate harilike mändide looduslikule uuendusele (Adamson *et al.*, 2018a). Molekulaarselt oleme seal tuvastanud ka harilikku mändi nakatanud patogeeni olulisemad haplotüübid. Kuna harilik mänd on üks Põhja-Euroopa majanduslikult olulisemaid puuliike, on siin nimetatud leid suure tähtsusega, mis muudab seire ja edaspidise situatsioonianalüü-

si veelgi olulisemaks. Lähiaastad näitavad, kui ohtlikuks kahjustajaks pruunvöötaud meie looduslikule männile kujuneb (Laas, 2017).

Ka nimetatud invasiivsele liigile iseloomulikult on tema geneetiline mitmekesisus Eestis väike (Laas, 2017). Kuigi teadaolevalt paljuneb patogeen Eestis peamiselt suguta arengujärguna, ei saa välistada ka sugulise arengujärgu teket, sest Eestis on juba kindlaks tehtud *L. acicola* mõlema paarumistüübi olemasolu. Suguline arengujärk suurendaks patogeeni geneetilise mitmekesisuse kasvu, mille tagajärjel selekteeruksid välja siinsetele kliimatingimustele enam kohastunud seenetüved. Teine paarumistüüp – MAT1-2 – tuvastati Eestis märksa hiljem kui esimene, vastavalt 2010. ja 2014. aastal (Adamson *et al.*, 2015a). Teise paarumistüübi hilisem Eestisse jõudmine ning muudki pruunvöötaudi tekitaja Eestis levimise iseärasused viitavad patogeeni mitmekordsele impordile ning inimese osalusele selles.

### **Männi-võrsevähk (tekitaja *Diplodia sapinea*)**

*Diplodia sapinea* (Fr.) Fuckel on universaalne patogeen, mille esmakirjeldus pärineb Prantsusmaalt 1842. aastal (Eldridge, 1957; Punithalingam & Waterston, 1970; Waterman, 1943). Patogeen kahjustab eelkõige perekond männi liike, kuid võib esineda ka seedri, nulu, lehise, elupuu (*Thuja*), kadaka (*Juniperus*), kuuse ja ebatsuuga perekondadesse kuuluvatel okaspuudel, kogu maailmas teadaolevalt enam kui 30 okaspuuliigil (Swart & Wingfield, 1991; Blaschke & Cech, 2007). Varem tunti sama haiguseteket nimega *Sphaeropsis sapinea* Fr.: Fr./Dyko & Sutton ning *Diplodia pinea* (Desm.) Kickx. all. Sensatsioonilise leiuna on männi-võrsevähki (*D. sapinea*) tekitavat seent hiljuti määratud ka hariliku pöõgi võrsetel (*Fagus sylvatica* L.) (Zlatković *et al.*, 2017). Kõige vastuvõtlikumad sellele haiguseteketajale on siiski erinevad männiliigid, sh meie kodumaine harilik mänd. Tõeliselt universaalse patogeeni nakatab *D. sapi-*

*nea* kasvavatel puudel nii käbisid (sh seemneid), võrseid, okkaid, juuri, tekitab männipuidus puidusinetust, rikkudes sellega tarbepuitu ning avaldab seega kahjulikku mõju metsa- ja puidutööstusele, millele lisandub kahju ka linnade jm. haljastusele. Võrsete suremine aasta-aastalt põhjustab puude kängumist ning on vähendanud siiski ellu jäänud puude juurdekasvu isegi kuni 55% võrra (Bihon *et al.*, 2011). Peavõrse hukkumine võib põhjustada ka mitmeladvaste puude arenemist, rikkudes sellega nende väljanägemise. Patogeeni varajast avastamist uutal aladel lihtsustab käbide varajane nakatumine ning omapäraste hästimärgatavate mustade poolümarate viljakehade ilmumine käbidele. Tõeliselt rohkete avaldumisvormide tõttu on ta igati ära teeninud vähihaiguse nime, suurima kahju tõttu mändide võrsetele aga just männi-võrsevahi nime. Seepärast pakume selles artiklis esmakordselt välja ka haiguse eestikeelse nime – männi-võrsevähk. Männi-võrsevähk on ohtlik haigus ka männiseemikutele taimlates, patogeeni esinemist Eesti taimlates on registreeritud alates 2015. aastast.

Eestis leiti männi-võrsevähki esmakordselt mustal männil 2007. aastal (Hanso & Drenkhan, 2009), harilikul männil, mägimännil ning valgekoorelisel männil (*P. leucodermis* Ant.) aga alates 2012. aastast (Adamson *et al.*, 2015b).

### **Männi-võrsevahi sümptomid ja patogeeni identifitseerimine**

Mitmed *Diplodia* liigid sarnanevad omavahel morfoloogiliste tunnuste poolest (Smith & Stanosz, 2006), nende eristamiseks on vaja kasutada liigispetsiifilisi molekulaarseid markereid. Markerid lihtsustavad ühtlasi haiguseteketaja monitooringut.

Männi-võrsevahi kõige iseloomulikumaks tunnuseks noortel puudel on võrsete või võrsetippude kuivamine (ingl. k. *Diplodia* tip blight, *Sphaeropsis* tip blight või *Diplodia* shoot blight), mis sümptomite poolest vaid mõneti sarnaneb okaspuuvõrsevähiga (*Gremmeniella abietina*). Män-

ni-võrsevähile iseloomulikuks tunnuseks on aga vahel kahjustatud võrsete okastel esinev hallikas toon, vanemate puude okkad on võrreldes tervete võrsete okastega aga ka kuni poole lühemad (vt Drenkhan & Adamson, 2013).

### **Männi-võrsevähivi levimine ja bioloogilise materjali testimine**

Soodsate tingimuste korral levivad männi-võrsevähivi tekitaja eosed Eestis kogu vegetatsiooniperioodi jooksul (Kalder, 2015). Kirjanduse andmetel on männi-võrsevähiki siiski määratud ka visuaalselt tervetest võrsetest, okastest, käbidest, seemnetelt, pungadelt ja tüvedelt (Stanosz *et al.*, 2005; Luchi *et al.*, 2014). Metsapatoloogilise seire proovide analüüsimise tulemused *D. sapinea* esinemist Eestis endofüüdina hariliku männi okka- ja võrsekudedes (andmed kuni 2014. aastani) siiski ei kinnitanud. Eestisse imporditud visuaalsete sümptomiteta puidust männi-võrsevähivi nakkust ei ole tuvastatud, küll aga taimsest elusmaterjalist (Luha, 2016).

Lisaks eelnevale levivad männi-võrsevähivi nakkust mitmed putukkahjurid, nende hulgas ürasaklased (Scolytinae) (Whitehill *et al.*, 2007) ja kärsaklased (Curculionidae) (Drenkhan *et al.*, 2017c). Eesti Maaülikooli metsapatoloogia labori tingimustes uuriti, kas Põhja-Euroopa metsades laialt levinud kahjurputukas harilik männikärsakas (*Hyllobius abietis* L.) on võimeline levitama männi-võrsevähivi tekitajat *D. sapinea*'d. Tulemustest selgus, et patogeeni mütseel (eoseid ei testitud!) säilitab elujõulisuse ka peale putuka seedetrakti läbimist (Drenkhan *et al.*, 2017c).

### **Sauresurm (tekitaja *Hymenoscyphus fraxineus*)**

Sauresurma kutsub esile invasiivne kotseen *Hymenoschyphus fraxineus*, selle anamorf (suguta arengujärk) on *Chalara fraxinea*. Sauresurma fenomeni ja selle tekitajat kirjeldati esmakordselt Poolas 2000-ndate aastate alguses (Kowalski, 2006). *Chalara fraxinea* teleomorfi (sugulise paljunemise

arengujärku) kirjeldati esmakordselt 2009. aastal nimetuse *Hymenoscyphus albidus* all (Kowalski & Holdenrieder, 2009). Seejärel nimetati sauresurma tekitaja ümber *H. pseudoalbidus*'eks ja lõpuks *H. fraxineus*'ks (Baral *et al.*, 2014). Pikka aega tuntakse Euroopas sauresurma tekitaja sugulasliiki *H. albidus*. Geneetiliselt on *H. albidus* ja *H. fraxineus* väga lähedased, morfoloogiliselt raskesti eristatavad liigid (Queloz *et al.*, 2011). Arvatakse, et tegemist on seene päritolu kodumaalt Kaug-Idast Euroopasse introductseeritud liigiga (Zhao *et al.*, 2012). Euroopas nakatab sauresurm massiliselt harilikku saart, lisaks sellele Euroopa liikidest veel ahtalehist saart (*F. angustifolia* Vahl.), ameerika saart (*F. americana* L.), pensilvaania saart (*F. pennsylvanica* Marsh.) ning Kaug-Ida päritolu mandžuuria saart (*F. mandshurica* Rupr.), hiina saart (*F. chinensis* Roxb.) ja Kesk-Aasia päritolu sogdi saart (*F. sogdiana* Bge.) (Kirisits *et al.*, 2009; Drenkhan & Hanso, 2010b; Drenkhan *et al.*, 2012, 2017a).

Kuna sauresurm on viimasel aastakümnel tekitanud väga tõsist kahju hariliku saare Euroopa populatsioonile ning ohustab siin ka mitmeid teisi saareliike, on tänapäevaks põhjalikult uuritud patogeeni geneetilist mitmekesisust – nii Euroopas kui ka Jaapanis, viimases kui patogeeni võimaliku algse kodumaa piirkonnas. Vastava töö tulemused viitavad sellele, et Euroopasse jõudnud *H. fraxineus* pärineb ainult kahest nimetatud seene erinevast isendist, millised ongi olnud aluseks seene Euroopa populatsioonile (McMullan *et al.*, 2017). Iga järgnev uus introduktsioon suurendab seene geneetilist mitmekesisust, muutes patogeeni kohanemisvõimet ja agressiivsust. Kaudse kahjuna hariliku saarega kaasnevale elustikule on *H. fraxineus* oma agressiivsema paljunemisstrateegia tulemusena (Cross *et al.*, 2017) kas täielikult hävitanud või tugevalt alla surunud Euroopas varasemalt laialdaselt esinenud saprotroofse sõsarliigi *H. albidus*'e. Meie uuringute tulemused näitavad, et Eesti soliidseimas seente herbaariumis (TAAM)



aastatel 1997–2006 Eestist kogutud ja esialgselt *H. albidus*'eks määratud 12 eksemplari osutusid kõik siiski juba *H. fraxineus*'eks (Drenkhan *et al.*, 2016a). Samast tööst selgus ka, et kõige vanem Eestist korjatud *H. fraxineus*'e viljakeha aastast 1997 (Drenkhan *et al.*, 2016a) on ühtlasi ka vanim teadaolev kõnealuse patogeeni leid kogu Euroopas. Esimesi tõsisemaid haigusümptomeid harilikul saarel märgati alles 2003. aastal Loode-Eestis (Ploompuu, 2007), s.o ca 6 aastat peale patogeeni viljakehade esmaleidu.

Ülemaailmselt kuulub *Hymenoschyphus*'e perekonda rohkem kui 150 liiki (Kirk *et al.*, 2008). Enamus nendest on saprotroofsed lagundajad, enne saaresurma kirjeldamist polnud ühelgi neist täheldatud võimet tekitada olulisi taimahaigusi (Wang *et al.*, 2006).

### Saaresurma tekitaja elutsükkel

Alustagem *H. fraxineus*'e elutsükli kirjeldamist perioodist, millal seene generatiivne areng toimub saproobina sügisel mahavarisenud saare leherootsul. Neile tekivad seene viljakehad, milledeks arenenud eosed levivad tuulega puude võradesse ja nakatavad seal lehti. Patogeeni sporulatsiooniperiood Eestis kestab tavaliselt juunist septembrini (Drenkhan *et al.*, 2017a). Aastatel 2010–2015 koguti Nõgiaru katsealalt aastaringiselt ja süstemaatiliselt saaresurma viljakehadega leherootsusi. Viljakehi esines nendel kõige varem 05. juunil (2013) ja kõige hiljem 20. septembril (2011). Kõige suurem viljakehade arv *ühe leherootsu kohta* esines ajavahemikus juulist augustikuu lõpuni. Suurimat eoste hulka viljakehades aga leiti juuli lõpust augustikuu keskpaigani. Eoste hulk sõltus oluliselt ilmastikutingimustest, eriti aga saaresurma tekitaja poolt vajatavast soojusest ja niiskusest. Saaresurma tekitaja viljakehad olid saare leherootsul nähtavad 81–85 päeva jooksul (Drenkhan *et al.*, 2017a), misjärel nad närbusid.

Cross *et al.* (2017) märgivad, et *H. fraxineus*'e puulehtedele kandunud eosed või-

vad olla sporulatsiooniperioodi alguses esmalt nõuinas olekus, muutudes agressiivselt idanevaks ja patogeenseks alles peale teatud eoste arvu kriitilise piiri ületamist lehe pindalaühiku kohta. On leitud, et *H. fraxineus*'e sporulatsiooniperioodi kõrgpunktis on eoste kontsentratsioon õhus kordades kõrgem kui seda on mõõdetud looduslikult esineval saprotroofselt sugulasliigil *H. albidus*'el ning suur saaresurma tekitaja eoste hulk on oluline konkurentsieelis nimetatud patogeeni paljude teiste lehtedel olevate seente ees (Cross *et al.*, 2017).

### Hariliku saare tervislik seisund Eesti metsades

Harilikku saart kasvab üksikute puude või puude gruppidega hajusalt kogu Eestis (Valk & Eilart, 1974; Laas, 1987; Kukk & Kull, 2005), kuid vaid harva moodustab ta puhtpuustuid. Meil, oma leviala põhjapiiri lähedal, kattis saar peapuuliigina epideemia eelsel ajal (1994) kogu metsamaa pindalast 0,4% (Aastaraamat Mets, 2004), 2013. aastaks on aga saare enamusega puistud vähenenud kuni 0,33%-ni (Raudsaar *et al.*, 2014). Hariliku saare osakaal on juba ajalooliselt olnud suurem Lääne-, eriti aga Loode-Eestis. Saare uuenemine toimub enamasti looduslikult (Valk & Eilart, 1974), mis on ilmselt üks põhjus saare-enamusega puistute vähesusele. Harilik saar on populaarne dekoratiivpuu ka haljastuses, kas siis üksikpuude või väikeste gruppidega (Kuusk *et al.*, 1996).

Võrreldes 1994. ja 2013. aastate aastaraamatute andmeid, selgub et saaresurma tõttu on saaresurma enamusega puistute pindala vähenenud, võrrelduna saaresurma-eelse ajaga 400–500 ha võrra, kuid antud number ei iseloomusta saare osakaalu vähenemist saarevähemusega puistutes.

Täpsemate kvalitatiivsete andmete saamiseks hinnati kahel aastal hariliku saare loodusliku uuenduse tervislikku seisundit Eestis arvataval saaresurma puhangu laienemise suunda markeerival Loode-Kagu suunalisel transsektil: Läänemaal, Viljandi-

maal ja Jõgevamaal. Katsealadeks valiti puistud, kus harilik saar moodustab vähemalt 50% puistu koosseisust. Noore hariliku saare tervist hinnati kolmel katsealal kokku 51 punktis (N = 2367 noort saart) 2013. ja 46 punktis (N = 1591) 2015. aastal. Terveteks hinnatud looduslikult uuenenud saaretaimede hulk oli 2013. aastal 51%, kuid 2015. aastal 41% ning haigestunud taimede osakaal vastavalt 41% (2013. aastal) ja 53% (2015. aastal), mis näitas kahjustuse jätkuvat süvenemist, kuid muutus ei olnud siiski statistiliselt oluline (Drenkhan *et al.*, 2017a). Mõningate teiste hinnangute järgi on Loode-Eestis hinnatud saarikute seis stabiilseks ning isegi taastuvaks loodusliku uuenduse kaudu (Ploompuu, 2013).

Samal ajal (vastavalt 2013. ja 2015. aastal) hinnati ka hariliku saare loodusliku uuenduse tervislikku seisundit lageraie (52 ala) ja vana metsa turbe all olevatel seirealadel (40 ala). Kui tervete taimede arvu võis mõlemal juhul lugeda sarnaseks, siis haigestunud taimede arv vana metsa all oli 19% võrra suurem ( $P < 0,05$ ) kui lageraie aladel hinnatud taimedel (Drenkhan *et al.*, 2017a). Ilmselt tulenes see saaresurma suuremast nakkuskoormusest vana metsa all ehk ka patogeeni sobivamast mikrokliimast.

Uuritute hulgas kõige tervem looduslikult uuenenud järglaste osakaaluga piirkond oli Jõgevamaa, kus terveid looduslikult uuenenud puid oli 58%. See näitaja oli statistiliselt oluliselt kõrgem kui Lääne- ja Viljandimaal, kus tervete looduslikult uuenenud noorte puude osakaal ulatus vastavalt 40 ja 44%-ni (Drenkhan *et al.*, 2017a).

Uuritud keskealistest ja vanadest saarepuudest (N = 118) hinnati terveteks 2013. ja 2015. aastal Loode-Eesti seirealal vaid 11%. Kesk- ja Kagu-Eestis oli tervete puude osakaal suurem (22%) (Drenkhan *et al.*, 2017a). Teises, mõni aasta varem (2009. aastal) Lõuna-Eestis alustatud uuringus selgus, et vanemaealiste saarepuistute tervislik seisund oli aastaks 2012 drastiliselt halvenenud ning 2013. aastal võis näha eelmise aastaga võrreldes vaid väheolulisi muutusi

(Lõhmus & Runnel, 2014). Aastaks 2012 olid selles uuringus peaaegu pooled esimese rinde puud surnud ning selliste puude osakaal, kus võrakahjustus oli alla 50% oli vaid 21% (Lõhmus & Runnel, 2014). Seega näitasid kaks erinevat analüüsi üsnagi sarnast tulemust.

Aastatel 2001–2002 toimunud lageraie järgselt raielangile jäetud täiskasvanud hariliku saare säilikpuude olukorda hinnati 41 raielangil Kesk- ja Ida-Eestis (Rosenvald *et al.*, 2015). Lageraie oli neil aladel seega läbi viidud saaresurma epideemia algusaastatel Eestis. Aastaks 2014 oli saarepuudest elus 65%, viimastest omakorda 15% puudest olid isegi väga heas seisukorras. Kõige tervemad olid sellised puud, mis olid raie-eelselt kasvanud puistu servades (põldude, teede ning metsasihtide ääres), nendest 32% olid väga heas tervislikus seisundis (Rosenvald *et al.*, 2015). Samas ka lageraiejärgselt langi metsapoolsetesse servadesse jäetud säilikpuude ellujäämisprotsent oli kõrge, kuid 5 aasta järel oli seal terveid puid vaid 13%. Kõige halvemas olukorras olid need saare säilikpuud, mis kasvasid raielankide keskosas, viis aastat peale raiet oli neist terveid vaid 10,5% (Rosenvald *et al.*, 2015). Sellest lähtuvalt oleks mõistlik jätta saare säilikpuud pigem raielangi serva, kus puud on ka varem kasvanud avatud tingimustes ning vältida säilikpuude jätmist raielangi keskele.

**Saareliikide tervislik seisund haljasaladel**  
Kolmeteistkümneme erineva Eestis kasvava saareliigi tervislikku seisundit hinnati 16 haljasalal kokku 415 erineval puul (Drenkhan *et al.*, 2017a). Saaresurma tuvastati nende hulgas kuuelt erinevalt liigilt: harilik saar, must saar (*F. nigra* Marsh.), pensilvaania saar, ameerika saar, mandžuuria saar ja sogdi saar (Drenkhan & Hanso, 2009a; Drenkhan *et al.*, 2015).

Kõige tervemad ja vaid üksikute sümptomitega saareliigid olid mandžuuria-, hiina-, teravatipuline (*F. longicuspis* Siebold ex Zucc.) ja õis-saar (*F. ornus* L.). Mõned sümptomaatilised (ka surnud) oksad tuvastati

sogdi-, paxi- (*F. paxiana* Lingelsh.) ja lauskarvalisel saarel (*F. holotricha* Koehne). Saaresurma tekitaja isoleeriti puhaskultuuri võrsetelt siiski vaid sogdi saarelt (Drenkhan *et al.*, 2015). Jõgisaare (*F. potamophila* Herder.) eluspuu võrsetest saaresurma tekitajat ei õnnestunud isoleerida, ehkki eelmise aasta leherootsudelt maapinnal leiti patogeeni viljakehi (Drenkhan *et al.*, 2015). Saaresurma kahjutusi võrsetel tuvastati veel ameerika-, mandžuuria-, musta-, ja pensilvaania saarelt, saare eksootlikud oli meil kõige enam kahjustatud must saar (Drenkhan & Hanso, 2010b).

### Invasiivsed dendropatogeened ohuallikana

Invasiivseid liike sh seenpatogeene peetakse kaasajal kogu maailmas üheks suurimaks ohuks nii majandusele kui ka looduslikule mitmekesisusele (Kenis & Branco, 2010). Invasiivsetest liikidest tingitud majanduslik kahju Euroopas on hinnanguliselt 12 miljardit eurot aastas (The European Network..., 2017) ja USA-s on hinnatud ainuüksi metsandusele invasiivsetest patogeenidest tingitud kahju 2,1 miljardi dollarini aastas (Pimentel *et al.*, 2000).

Invasiivsete patogeenide poolt tekitatava kahju hulgas eristatakse otseselt ja kaudselt kahju. Otseselt kahju näiteks võib tuua puude ja põõsaste defoliatsiooni, seda siis varasema varisemise ja/või fotosünteesiva pinna vähenemise näol. Invasiivsed patogeened võivad peremeestaimi massiliselt kahjustada, nagu see on äsja juhtunud hariliku saarega Euroopas. Rootsis on saaresurma tõttu harilik saar kantud isegi punasesse nimistusse (Stenlid *et al.*, 2011). Majandusliku kahju näiteks võib tuua invasiivse punavöötaudi tekitaja *D. septosporum*'i, mis põhjustab märkimisväärset kahju ka Uus-Meremaa eksoot-männikutes. 2000. aastail ulatus see rahalises väärtuses peaaegu 20 miljoni NZD-ni (Watt *et al.*, 2011) – tingituna massilisest okaste kaost ja puude juurdekasvu pidurdumisest.

Kaudne kahju avaldub invasiivsete organismide poolt antud paikkonna bioloogilisele mitmekesisusele tekitatud ebasoovitavate muutustena, kuid samuti patogeeni tõrjele ja, miks mitte, isegi ka uurin-gutele tehtavate kuludena. Näiteks bioloogilise mitmekesisuse häiringule võib tuua saaresurma, milline on võtnud üle saprotroofse loodusliku liigi *H. albidus*'e koha ökosüsteemis ning tõrjunud selle täiesti välja mitme Euroopa riigi seenestikust (Baral & Bemann, 2014). Pärast invasiivse patogeeni jõulist sisenemist ökosüsteemi ning massilist paljunemist on temaga väga keeruline toime tulla ning teda looduskeskkonnast eemaldada. Teise näitena *Pinus radiata* istandustes Tšiilis kulutatakse suuri summasid invasiivse *Fusarium circinatum*'i tõrjeks. Nimetatud patogeeni tõttu on seal mõningates kohtades isegi loobutud selle männiliigi kasvatamisest (Ahumada, 2016).

Invasiivsete organismidega toimetulekut raskendab ka see, et sageli käituvad nad uude keskkonda sisenedes hoopis teisiti kui oma algasel kodumaal. Näiteks Euroopas katastroofiliste tulemusteni jõudnud saaresurm (Drenkhan *et al.*, 2017b) oma looduslikul kodumaal Ida-Aasias tõsi-seid kahjutusi sealsete saareliikide puitunud kudedele ei tekitanud, esinedes seal pigem vaid lehtede haigusena ja kahjustades vaid üksikuid võrseid (Drenkhan *et al.*, 2017b).

Taimepatoloogias tuleb alati arvestada klassikalist haiguse kolmnurka, mille moodustavad peremeestaim, patogeen ning keskkond (Tainter & Baker, 1996). Varasema kooseksisteerimise kogemusega pärismaistel peremeestaimedel enamasti puuduvad kaitsemehhanismid invasiivsete haigustekitajatega võitlemiseks. Selles seisneb ka vajadus uute invasiivsete haigustekitajate päritolu uurimiseks – äkki võis mõni tema ulatuslikum epideemia evolutsiooni käigus varemgi meile ulatuda ja meie peremeestaimedel juba spetsiifilised resistentsusgeenid välja areneda. Sest kahe naaberepideemia vaheaeg võib mõnedel metsapuude haigustel olla mõõdetav isegi

sajandipikkuste vahedega. Tõrjestrategia väljakujundamisel oleks seda väga oluline teada. Teisalt, kodumaised puuliigid võivad olla ka hoopis vastupidavamad invasiivsete patogeenide rünnetele kui eksootpuuliigid, olles antud keskkonnatingimustega paremini kohastunud. Käimasolev kliima soojenemise periood loob uue keskkonna ka senini suhteliselt hästi kasvanud peremeestaimedel, näiteks võib tuua mägi-männi kahjutusi Põhja-Baltikumis (Drenkhan *et al.*, 2016a). Ka on punavöötaudi perekond nulu liikidel maailmas esmakordselt dokumenteeritud just Põhja-Baltikumis (Drenkhan *et al.*, 2014a), millele järgnes sama patogeeni leid teisegi uue perekonna – seedrite liikidel Ühendkuningriigis (Mullett & Fraser, 2016). Kõigil kolmel juhul olid haigestunud neil aladel kasvavad eksoot-puuliigid.

Kordades odavamaks majandusele tuleb hinnata uute invasiivsete patogeenide seiret ja ennetamist võrreldes nende tagajärgede likvideerimisega, mida sageli on juba väga keeruline teha.

### Kliimamuutused, globaalne kaubandus ja invasiivsed haigused

Uute invasiivsete haigusetikitajate saabumisele meist lõunapoolse jäävatest maadest on inimene tahtmatult kaasa aidanud lõunapoolse päritoluga võõrpuuliikide introduktiooni kaudu. Kliimamuutuse tõttu on ära langenud meie kliimale normaalsed talvekülmad, seega lõunast saabuvatele invasiivsetele patogeenidele vastavaid takistusi enam pole. Võõrpuuliikide introduktiooni tulemusena meile on patogeenidele nende kodumaal sobivaimaks osutunud substraat, millele nad on evolutsiooni käigus enim kohastunud, juba ees ootamas. Uueks ohuteguriks on tänapäeval globaalne kaubandus, mille käigus liigub arvestatav (nii massi kui liigilise koosseisu poolest) hulk bioloogilist materjali pikkade vahemaade taha (Santini *et al.*, 2013). Taimse materjali transpordil jäetakse pahatihti arvestama-

ta, et ka visuaalselt terved taimed võivad eneses peita nn latentsetes staadiumis patogeeni. Seesama kehtib ka teiste bioloogiliste materjalide puhul, nt kasvusubstraat, seemned, puit (kaubana ja pakendimaterjalina), jne. Invasiivsete haiguste risk metsanduses ja haljastuses on seepärast paari viimase sajandi jooksul pidevalt kasvanud, kliimamuutuste tendents soojenemise ja ka niiskuse kasvu suunas niisamuti. Niiskus teatavasti parandab oluliselt haigusetikitajate levimist ja aktiivsust. Teame juba praeguse haiguste invasiooni eelsest ajast, et rohkemate sademete korral sagedasemad ka ohtliku taimlahaiguse männi-pudetõve puhangud (Hanso & Drenkhan, 2012). Suurenevad kardetavasti ka meil alles väheuuritud niiskuselembeste patogeenide *Phytophthora*-kompleksi kahjustused taimlates, puukoolides ja metsakooslustes.

Sturrock *et al.* (2011) eristavad oma ülevaateartiklis kliimamuutustega seonduvate metsade kahjustuste kohta järgmisi aspekte: 1. kliima otsene mõju patogeenidele, nt punavöötaud; 2. kliima kaudne mõju patogeenidele, nt külmaseened (*Armillaria* sp.), ning 3. kompleksne mõju, käsitledes siin erinevate mõjufaktorite koosinemist, nt saaresurm Euroopas. Samas Klopffenstein *et al.* (2009), käsitledes kliimamuutuste mõju üksnes juuremädanike esinemisele, eristavad selles: a) otsest mõju peremeestaimi ja patogeeni arengule, nende ellujäämisele, paljunemisele, levikule; b) füsioloogilisi muutusi puu kaitsemehhanismides; c) kaudset mõju, mis seisneb peamiselt nii peremeestaimi kui patogeeniga kaasnevate mutualistide (organismid kahest erinevast, kasulikus kooselus elavast liigist) kui ka konkurentide arvukuse ja mõju muutustes.

Puuliikide ilmastiku- ja haiguskindlust tuleb analüüsida lootuses leida resistentsemaid puude järglasi. Sama kehtib ka eksoot-puuliikide sobivuse uurimise kohta meie aladele ja kliimasse. Selline lähenemine oleks nii majanduslikust kui ka ökoloogilisest aspektist lähtuvalt oluliselt säästvam kui permanentne, kontrollivaba

taimede import. Kohaliku päritoluga, meie keskkonnaga kohastunud puuliikide kasutamisel on taimede impordiga võrreldes mitu eelist: 1) suure tõenäosusega on meie oma taimed elujõulisemad, ja 2) kaob impordiga kaasnedu võiva uute patogeenide (või tuntud patogeenide uute genotüüpide) saabumise oht.

Globaalsest kaubandusest tulenevate ohtude teavitamiseks ja tõkestamiseks koostati 17 erinevast rahvusest kokku 70 metsapatoloogi poolt IUFRO konverentsil Montesclarose kloostrihis Valencias, Hispaanias 23.–27. mail 2011 nn Montesclarose deklaratsioon (IUFRO, 2011). See on tõlgitud ka eesti keelde ning võtab lühidalt kokku vastavad ohud metsaökosüsteemile ja -majandusele. Nimetatud deklaratsiooni valguses, invasiivsete patogeenide ohjeldamiseks on Soome metsapatoloogid välja pakkunud seadusandluse muutmise põhimõtted (Hantula *et al.*, 2014), mis sisaldab muuhulgas ka maksu kehtestamist elusa bioloogilise materjali (nt elustaimede) sisseveole, et võimaldada selle abil katta hilisemaid invasiivsetest patogeenidest tekkivaid kahjusid ning seeläbi parandada omamaist taimlamajandust.

### ***Hilismineviku ilmastikuekstremuste läbi tekkinud kahju***

Aastatel 1931–1939 valitses Põhja-Euroopas (sh ka Eestis) umbes dekaadipikkune suhteliselt soe periood (Vedin, 1990), millele järgnesid erakordselt külmad 1940ndate algusaastad. Selle tulemusena said kahjustada eelkõige viljapuud, metsa- ja pargipuudest aga ka saar ja tamm (Mathiesen, 1940). Siin ilmnid nimetatud kahjustused otsese ilmastiku ekstreemsuse tagajärjel, kuid millised olid ekstreemsetele aastatele järgnevad hilisemad kaudsed kahjud on teadmata, sest sõja tõttu analüüsi ei tehtud ega kirja pandud.

### **Invasiivsete haiguste varajane avastamine ja monitooring, molekulaardiagnostika ja populatsioonigeneetika roll selles**

Uute invasiivsete patogeenide saabumisel on oluline nende kiire avastamine ja nende käitumise seiramine meie keskkonnas. Uute patogeenide tuvastamiseks on Eesti Maaülikooli metsapatoloogia töörühm loonud üle-Eestilise metsapatogeenide seirevõrgustiku (vt. Drenkhan & Hanso, 2009b), mille punktides on alates 2007. aastast regulaarselt kogutud ja analüüsitud haigusproove. Nimetatud võrgustiku teenindamise baasil on Eestis kas varaselt avastatud ja/või saadud väärtuslikke teadmisi järgmiste invasiivsete patogeenide: *Diplodia sapinea*, *Lecanosticta acicola*, *Dothistroma septosporum*, *Cyclaneusma minus*, aga ka varem tundud ning invasiivsete hulka mitte arvatud, meie looduslike patogeenide *Gremmeniella abietina*, *Lophodermium seeditiosum*, *Phacidium infestans*, *Sclerophoma pithyophila* kohta. Seirevõrgustiku teenindamine on meile andnud operatiivset informatsiooni patogeenide leviku, nende esinemise, epideemiade alguse ja lõpu, kuid ka nende peremeestaimede eelistuste kohta. Nimetatud seirevõrgustiku abil saadud informatsiooni analüüs on olnud aluseks mitmete teadusartiklite avaldamisele Eestis ja laiemalt Põhja-Euroopas levivate haiguste kohta (Drenkhan *et al.*, 2014a, 2016a; Adamson *et al.*, 2015a,b). Ilma ülalviidatud seireta oleks meil olnud võimatu sedavõrd kiirelt ja efektiivselt tuvastada uusi invasiivseid patogeene juba enne seda, kui nad jõudsid tõsise epideemiana levima hakata. Veelgi enam, süsteemne seire võimaldas meil panustada vastava teabega looduskeskkonnas toimuvate muutuste jälgimise süsteemi.

Metsakahjustuste seire ilma konkreetsete patogeenide identifitseerimiseta on kasutu. Patogeenide tuvastamine haiguse hilisemas faasis esinevate selgete sümptomite, viljakehade ja eoste olemasolu korral on kordades lihtsam kui selle varane tuvastamine. Viimasel juhul on lahenduseks

oletatava patogeeni kiire viimine puhas-kultuuri ja selle määramine ja/või DNA-põhiste meetodite, k.a liigispetsiifiline PCR, Sangeri sekveneerimine ja uuema põlvkonna sekveneerimise (ingl. k. next generation sequencing) kasutamine patogeeni identifitseerimiseks või tema populatsiooniuuringuteks.

Liiga sageli oleme oma molekulaarses uurimistöös, kirjanduse baasil hangitud erinevate liigispetsiifiliste praimerite kasutamisel, sunnitud tõdema, et need ei tuvasta meil esinevaid patogeene tüvesid, või pole need piisavalt liigispetsiifilised, mistõttu oleme sunnitud olnud ise disainima ja testima DNA-põhiseid liigispetsiifilisi primereid. Eristamaks Euroopas levivat saaresurma tekitajat *H. fraxineus* tema algkodumaal Ida-Aasias levivast liinist loodi kaks uut liigispetsiifilist konventsionaalset ja üks real-time PCR praimer (Drenkhan *et al.*, 2016a, 2017b). Kõigele muule lisaks võimaldab uus konventsionaalne PCR praimer eristada saaresurma tekitajat mittepatoogeenset sõsarliigist *H. albidus*, samuti määrata viljakehadest, vanadest herbaareksplaridest, sümptomaatilistest võrsetest, leherootsudest ja lehtedelt nii Euroopa kui ka Ida-Aasia päritolu saaresurma tekitajat (Drenkhan *et al.*, 2016a). Varasemad praimerid seda ei võimaldanud. Nende uute praimerite abil on saaresurma uuringutes tehtud juba mitu olulist avastust: 1) leitud, et Euroopa teadaolevalt vanim saaresurma tekitaja viljakeha pärineb just nimelt Eestist ja 1997. aastast, ehk oluliselt enne massilist saarte hukkumise algust, 2) 1962. aastal Venemaalt kogutud herbaareksplaride esmakordsel molekulaarsel uurimisel tuvastati vanim teadaolev saaresurma tekitaja esinemine tema algkodumaal Kaug-Idas – see leid viib nimetatud patogeeni teadaoleva ajaloo Ida-Aasias ca 30 aastat varajasemaks kui selleks seni peetav nimetatud seene esmakordne kirjeldamine Jaapanis 1993. aastal (nime-tuse all *Lambertella albida*, Hosoya *et al.*, 1993), 3) tuvastati ka vanim Hiinast pärinev saaresurma tekitaja leid – ühest 2004.

aasta herbaariumi proovist (vt Drenkhan *et al.*, 2016a, 2017b). Ülalviidatud uued praimerid lihtsustavad ka imporditava saare istutusmaterjali analüüsimist selle monitooringul Euroopas ja miks mitte ka mujal (Drenkhan *et al.*, 2016a, 2017b).

Lisaks liigimäärangutele kasutatakse patogeene analüüsimisel metsapatoloogias üha enam populatsioonigeneetilisi meetodeid. Eesti Maaülikooli metsapatoloogid on põhjalikult uurinud punavöötaudi ja saaresurma tekitajate populatsioone Euroopas ja Aasias ning tuvastanud nende levikuteed ja genotüübid (Drenkhan *et al.*, 2013; Adamson, 2017; Sønstebø *et al.*, 2017; Adamson *et al.*, 2018b). Väga olulise ja uue informatsioonina teame nüüd, et saaresurm Euroopas ei pärine otse Kaug-Idast, kuid samuti seda, et Euroopas leviva patogeeni geenid on lähedasemad Kaug-Venemaa omadele kui Jaapnist pärinevatele (Sønstebø *et al.*, 2017) ning seda seisukohata toetab ka varasem analüüs võimalikust saaresurma levikust Euroopasse (Drenkhan *et al.*, 2014b). Värske analüüs teavitas meid Eestis leviva pruunvöötaudi tekitaja populatsioonist ja genotüüpidest (Laas, 2017).

### Praktiline väljund tehtud uuringutest: mis tehtud ja mida edasi teha?

Metsapatoloogilise uurimistöõ peamine eesmärk on varustada rakenduslikku metsakaitseüsteemi kui lõpuks tegeliku tõrje organiseerijat metsahaiguste tõrjeks vajaliku teadusliku informatsiooniga, eriti mis puudutab uute ohtude varajast avastamist ja bioloogilist taustinformatsiooni eduka tõrje läbiviimiseks.

Käesolevas artiklis esitatust lähtuvalt mõned üldisemad seisukohad:

- Kvaliteetne metsapatoloogiline monitooring võimaldab aegsasti (nüi rakenduslik-metsakaitsealises kui ka teadusliku uudsuse mõttes) tabada ära invasiivsete patogeene esmasaabumine Eestisse. Profülaktilist, s.o ennetavat tõrjet

tuleb lugeda efektiivsemaks haiguse tagajärgede likvideerimisest.

- Patogeenide populatsioonimustrite uurimine paljastab nende levikuteed, prognoosib ohtlikkust ja abistab peremees- taimede testimisel nende haiguskindluse aretustöös.
- IUFRO (2011) Montesclarose deklaratsioon tõstatas invasiivsetest patogeenidest tuleneva ohu ning ülemaailmse vajaduse parandada bioloogilise materjali impordiga seonduvat seadusandlust. Kaalumist väärib spetsiaalsete maksude kehtestamine bioloogilise importmaterjali (nt elustaimede) sisseveole.
- Metsa juurdekasvu ja tänapäeval eriti aktuaalse süsinikubilansi arvutusmudelitesse tuleb sisse viia patogeenide ja kahjurite (s.h invasiivsete) aspekt, mis on mõeldamatu ilma vastava uurimistöö jätkumiseta.

Spetsiifilisemad väljundid:

- Punavöötaudi tekitaja *D. septosporum*'i populatsiooniuuringud on kinnitanud patogeeni suurt mitmekesisust Eestis, mistõttu puudub vajadus nimetatud patogeeni säilitamiseks metsadele ohtlike karantiinsete organismide nimekirjas. Taimlates tuleb karantiinile vastavad tingimused säilitada, eriti kui seal tegeletakse imporditud puutaimede kasvatamisega.
- Suur oht seisneb teise punavöötauditüüpi haiguse tekitaja (*D. pini*) võimalikus sissetungis ja esimese, juba tuntud *D. septosporum*'i uute geenide tahtmatu sissetoomise võimaluses Kesk- ja Lõuna-Euroopast. Loobuda tuleks seepärast sealt eelkõige okaspuutaimede sissetoomisest.
- Pruunvöötaudi (*L. acicola*) igasuguse kahtluse korral (vt sümptomeid: Drenkhan & Adamson, 2013) tuleb rangelt loobuda nakatunud taimede levitamisest Eestis, rääkimata selliste taimede impordist. Taimlates ja puukoolides tuleb nakatunud taimed hävitada.

- Pruunvöötaudi tekitaja populatsioonianalüüs näitas, et patogeen on meile saabunud inimtegevuse tagajärjel ning et looduslikul teel saabumise võimalus on olnud vähetõenäoline.
- Männi-võrsevähk (*D. sapinea*) levib meil aga just looduslikult, seent esineb Eestis kõikjal. Olulisim on vältida nimetatud patogeeni levitamist käbide, seemnete ja elustaimedega. Patogeen on soojalembeline.
- Meie poolt juhitud invasiivsete haiguste globaalne analüüs soovitas praegusel invasiooni ajal pigem loobuda mägi- männi ja musta männi kasutamisest haljastuses, s.o uute taimede istutamisest, sest need puuliigid kannavad ja levitavad enim punavöö- ja ka pruunvöötaudi, kuid ka mõningaid teisi invasiivseid haigusi.
- Hariliku saare tervislik seisund äsja ilmselt kulmineerunud saaresurma epideemia ajal on stabiliseerunud, kuid jätkuvalt vilets. Sarnaselt kehva saare tervis. Hetkel kõige tervemad ja vaid üksikute sümptomitega saareliigid Eestis on: mandžuuria-, hiina-, teravatipuline- õis- ja jõgisaar. Loobuda tuleks elusate saaretaimede, aga ka toore saarepuidu impordist Ida-Aasiast, sest sellega kaasneb tõsine oht saaresurma uute tüvede lisandumiseks ja uuteks kahjustusteks.
- Haljasaladel saaresurma tõkestamiseks parim viis on saare lehtede koristamine ja põletamine, et minimeerida patogeenile paljunemiseks sobiva substraadi hulka. See on realselt teostatav vaid piiratud aladel, metsades ei ole see realselt teostatav.

Tulevikus peame olulisteks järgmisi ees- märke:

- Selekteerida oluliste haigusete kitajate kaupa resistentsemaid peremeespuude kloone, milleks konkreetsemalt kasutada olemasolevaid hariliku männi, kuuse ning saare järglaskatseid. Rajada tuleks juurde kohalikku päritolu puude

järglaskatse-alasid, arvestada vajadusega ka eksoot-puude geograafiliste katsekultuuride järele, et saaks testida nende haiguskindlust. Silmas pidada tuleks eesmärki eelistada kodumaise päritoluga puutaimede kasutamist nii metsades kui haljastuses.

- Jätkata patogeenide populatsioonianaalüüsi koos vastavate molekulaargeneetiliste määramisvõtete täiustamisega.
- Rakendusliku metsakaitse tarbeks jätkata patogeenide profülaktiliseks tõrjeks vajalike uuringutega.

### Kokkuvõte

Viimastel aastakümnetel on kliimamuutuste ning globaalse kaubanduse ja võõrpuuliikide introduktsiooni taustal Eestisse levinud mitmeid uusi patogeene, mis kahjustavad metsa- ja pargipuid. Uued ja invasiivsed haigused (nt pruunvöötaud, punavöötaud, männi-võrsevähk, saaresurm) on tõsiseks ohuks metsa- ja pargimajandusele, kuid ka looduse mitmekesisusele Eestis. Uute haigusetekiitajate puhul on esmatähtis nende kiire avastamine – seda nii imporditud taimsest materjalist kui ka loodusest. Oluline on tundma õppida invasiivsete patogeenide bioloogiat, levimisviise ja teada nende võimalikke peremeestaimi kui nende ohvreid ja levitajaid Eesti tingimustes. Potentsiaalsete kahjustuste ennustamiseks tuleb osata hinnata invasiivsete haigusetekiitajate agressiivsust, mille kohta on maailmas küll uuringuid tehtud, kuid mille tulemused väljaspool patogeenide looduslikku leviala võivad osutuda küllaltki erinevaks. Lisaks uutele invasiivsetele liikidele tegeletakse Eesti Maaülikoolis jätkuvalt ka ammutuntud patogeenide uurimisega, milliste käitumine niisamuti sõltub keskkonna ja kliima muutumisest.

Uuringud on näidanud, et enamasti nakatavad uued invasiivsed patogeenid esmalt eksoot-puuliike ning alles seejärel levivad kodumaistele liikidele. Kontrollimatu importimise asemel tuleks haljastu-

ses eelistada kodumaiseid liike ning võõrpuuliikide puhul eelistada Eesti oludes testitud järglaste istutusmaterjali.

Eesti Maaülikooli metsapatoloogia töörühm kogub ja analüüsib igal aastal proove kogu Eestit haaravast seirevõrgustikust, et avastada invasiivseid ja monitoorida kodumaiste patogeenide levikut ja aegsasti ära tunda epideemiatega algust. Haigusproovide analüüsimisel on möödapääsmatult olulisteks kujunenud molekulaarse diagnostika meetodid, mis võimaldavad täpselt tuvastada patogeeni ka alles haiguse latentse faasis ning edasi jälgida teda ka populatsiooniuuringutes. Seejuures üheks olulisimaks eesmärgiks on edasi arendada invasiivsete patogeenide varajast diagnostikat, s.o kiiret tuvastamist. Selleks on välja töötatud ja testitud mitmeid originaalseid PCR praimereid, mis hõlbustavad ohtlike patogeenide määramist.

Kaasaegses metsakaitstes on üha suurem roll geneetilistel uuringutel, mis annavad teavet patogeeni päritolu ja levikustrategia kohta, võimaldavad saada ülevaate populatsioonide geneetilisest mitmekesisusest ja selle suurenemise potentsiaalset ning aitavad tuvastada agressiivsemaid seentüvesid ja nende päritolu. Eesti Maaülikoolis on uuritud mitmete haiguste (puna-vöötaud, saaresurm, pruunvöötaud) tekitajate populatsioonigeneetikat, mis annab taustinformatsiooni vastavate patogeenide meile saabumise, nende elujõulisuse hindamisel, metsakaitse abinõude väljatöötamisel ning võimaldab leida patogeenide suhtes haiguskindlaid puukloone.

**Tänuõnad.** Täname sisukate ettepanekute ja paranduste eest Märt Hanso't. Käesoleva ülevaateartikli valmimist on toetanud: Norra-Eesti koostööprojekt EMP162, Eesti Teadusagentuuri projektid PSG136 ja IUT21-04, Eesti Maaülikooli baasitoetus P170053MIMK, RMK projekt T160148MIMK, Keskkonnainvesteeringute Keskuse projekt T160020MIMB, COST projektid DIAROD ja FRAXBACK.



## Kasutatud kirjandus

- Aastaraamat Mets 2002 (Yearbook Forest 2002). 2004. Keskkonnaministeerium (Ministry of the Environment, Republic of Estonia), Metsakaitse- ja metsauenduskeskus (Centre of Forest Protection and Silviculture). 152 pp. (In Estonian).
- Adamson, K. 2017. Distribution and population genetic analyses of the agents of invasive needle and shoot diseases of conifers in northern Europe. (Invasiivsete okka- ja võrsehaiguste levik ja nende tekitajate populatsioonide võrdlev analüüs okaspuudel Põhja-Euroopas). PhD Thesis, Tartu, Estonian University of Life Sciences. 160 pp.
- Adamson, K., Drenkhan, R., Hanso, M. 2015a. Invasive brown spot needle blight caused by *Lecanosticta acicola* in Estonia. – *Scandinavian Journal of Forest Research*, 30(7), 587–593.
- Adamson, K., Klavina, D., Drenkhan, R., Gaitnieks, T., Hanso, M. 2015b. *Diplodia sapinea* is colonizing the native Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the northern Baltics. – *European Journal of Plant Pathology*, 143(2), 343–350.
- Adamson, K., Laas, M., Drenkhan, R., Hanso, M. 2018a. Quarantine pathogen *Lecanosticta acicola*, observed at its jump from an exotic host to the native Scots pine in Estonia. – *Baltic Forestry*, 1. (Accepted 21.04.2017).
- Adamson, K., Mullett, M.S., Solheim, H., Barnes, I., Müller, M.M., Hantula, J., Vuorinen, M., Kačergius, A., Markovskaja, S., Musolin, D.L., Davydenko, K., Keča, N., Ligi, K., Priedite, R.D., Millberg, H., Drenkhan, R. 2018b. Looking for relationships between the populations of *Dothistroma septosporum* in northern Europe and Asia. – *Fungal Genetics and Biology*, 110, 15–25.
- Ahumada, R. 2016. *Fusarium circinatum* in Chile: Regulations and implications. Nov. 2016, Viterbo, Italy, COST Action FP1406 PINESTRENGTH meeting.
- Baral, H.-O., Bemmman, M. 2014. *Hymenoscyphus fraxineus* vs. *Hymenoscyphus albidus* – a comparative light microscopic study on the causal agent of European ash dieback and related foliicolous, stroma-forming species. – *Mycology*, 5, 228–290.
- Baral, H.-O., Queloz, V., Hosoya, T. 2014. *Hymenoscyphus fraxineus*, the correct scientific name for the fungus causing ash dieback in Europe. – *IMA Fungus*, 5, 79–80.
- Barnes, I., Crous, P.W., Wingfield, B.D., Wingfield, M.J. 2004. Multigene phylogenies reveal that red band needle blight is caused by two distinct species of *Dothistroma*, *D. septosporum* and *D. pini*. – *Studies in Mycology*, 50, 551–565.
- Barnes, I., Wingfield, M.J., Carbone, I., Kirisits, T., Wingfield, B.D. 2014. Population structure and diversity of an invasive pine needle pathogen reflects anthropogenic activity. – *Ecology and Evolution*, 4(18), 3642–3661.
- Bassett, C. 1969. *Larix decidua* a new host for *Dothistroma pini*. – *Plant Disease Reporter*, 53, 706.
- Bihon, W., Slippers, B., Burgess, T., Wingfield, M.J., Wingfield, B.D. 2011. Sources of *Diplodia pinea* endophytic infections in *Pinus patula* and *P. radiata* seedlings in South Africa. – *Forest Pathology*, 41(5), 370–375.
- Blaschke, M., Cech, T. 2007. Declining Scots pines: a consequence of the drought in 2003? (Absterbende Weisskiefern – eine langfristige Folge des Trockenjahres 2003). – *Forstschutz Aktuell*, 40, 32–34. (In German).
- Cech, T.L., Krehan, H. 2008. First report of *Lecanosticta*-disease of pine from Austrian forests. (*Lecanosticta*-Krankheit der Kiefer erstmals im Wald nachgewiesen). – *Forstschutz-Aktuell*, 4, 4–5. (In German).
- Cross, H., Sønstebo, J.H., Timmermann, V., Solheim, H., Børja, I., Kausrud, H., Carlsen, T., Rzepka, B., Wasak, K., Vivian-Smith, A., Hietala, A. 2017. Fungal diversity and seasonal succession in ash leaves infected by the invasive ascomycete *Hymenoscyphus fraxineus*. – *New Phytologist*, 213(3), 1405–1417.
- Doroguine, M. 1911. A cryptogamic disease of pines. (Une maladie cryptogamique du Pin). – *Bulletin Trimestriel de la Société – Mycologique de France*, 27, 105–106. (In French).
- Drenkhan, R., Adamson, K. 2013. Textbook of pine needle diseases. (Perekond männi (*Pinus*) okkahai-guste tekitajate lühimääraja). [WWW document]. URL [http://ph.emu.ee/~drenkhan/okas/man-ni\\_okkahai-guste\\_lyhimaaraja.pdf](http://ph.emu.ee/~drenkhan/okas/man-ni_okkahai-guste_lyhimaaraja.pdf) [Accessed 2 December 2017]. (In Estonian).
- Drenkhan, R., Hanso, M. 2009a. Decline of European ash in Estonia and elsewhere in Europe. (Harilikku saare allakäik Eestis ja mujal Euroopas). – *Eesti Loodus*, 3, 14–19. (In Estonian).
- Drenkhan, R., Hanso, M. 2009b. Recent invasion of foliage fungi of pines (*Pinus* spp.) to the northern Baltics. – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 51, 49–64.
- Drenkhan, R., Hanso, M. 2010a. New needle cast disease in Douglas fir. (*Uus pudetöbi ebatsugaal*). – *Eesti Mets*, 3, 21–23. (In Estonian).
- Drenkhan, R., Hanso, M. 2010b. New host species for *Chalara fraxinea*. – *New disease reports*, 22, 16.
- Drenkhan, T., Drenkhan, R., Hanso, M. 2012. The causal agent of ash dieback is actually another invasive ascomycete. (Sauresurma tekitaja on hoopis teine invasiivne kottseen). – *Eesti Loodus*, 10, 41–43. (In Estonian).
- Drenkhan, R., Hantula, J., Vuorinen, M., Jankovsky, L., Müller, M.M. 2013. Genetic diversity of *Dothistroma septosporum* in Estonia, Finland and Czech Republic. – *European Journal of Plant Pathology*, 136, 71–85.
- Drenkhan, R., Adamson, K., Jürimaa, K., Hanso, M. 2014a. *Dothistroma septosporum* on firs (*Abies* spp.) in the northern Baltics. – *Forest Pathology*, 44(3), 250–254.
- Drenkhan, R., Sander, H., Hanso, M. 2014b. Introduction of Mandshurian ash (*Fraxinus mandshurica* Rupr.) to Estonia: Is it related to the current epidemic on European ash (*F. excelsior* L.)? – *European Journal of Forest Research*, 133, 769–781.

- Drenkhan, R., Adamson, K., Hanso, M. 2015. *Fraxinus sogdiana*, a Central Asian ash species, is susceptible to *Hymenoscyphus fraxineus*. – Plant Protection Science, 51, 150–152.
- Drenkhan, R., Riit, T., Adamson, K., Hanso, M. 2016a. The earliest samples of *Hymenoscyphus albidus* vs. *H. fraxineus* in Estonian herbaria and the development of new species-specific PCR primers. – Mycological Progress, 15, 835–844.
- Drenkhan, R., Tomešova-Haataja, V., Fraser, S., Bradshaw, R. E., Vahalik, P., Mullett, M. S., Martin-Garcia, J., Bulman, L. S., Wingfield, M. J., Kirisits, T., Cech, T. L., Schmitz, S., Baden, R., Tubby, K., Brown, A., Georgieva, M., Woods, A., Ahumada, R., Jankovsky, L., Thomsen, I. M., Adamson, K., Marçais, B., Vuorinen, M., Tsopelas, P., Koltay, A., Halasz, A., La Porta, N., Anselmi, N., Kiesner, R. D., Markovskaja, S., Kačergius, A., Papazova-Anakieva, I., Risteski, M., Sotirovski, K., Lazarević, J., Solheim, H., Boroň, P., Braganca, H., Chira, D., Musolin, D. L., Selikhovkin, A. V., Bulgakov, T. S., Keča, N., Karadžić, D., Galovic, V., Pap, P., Markovic, M., Poljakovic Pajnik, L., Vasic, V., Ondruškova, E., Piškur, B., Sadiković, D., Diez-Casero, J. J., Solla, A., Millberg, H., Stenlid, J., Angst, A., Queloz, V., Lehtijarvi, A., Doğmus-Lehtijarvi, H. D., Oskay, F., Davydenko, K., Meshkova, V., Craig, D., Woodward, S., Barnes, I. 2016b. Global geographic distribution and host range of *Dothistroma*: a comprehensive review. – Forest Pathology, 46, 408–442.
- Drenkhan, R., Agan, A., Palm, K., Rosenvald, R., Jürisoo, L., Maaten, T., Padari, A., Drenkhan, T. 2017a. Overview of ash and ash dieback in Estonia. – Vasaitis, R., Enderle, R. (eds.). Dieback of European Ash (*Fraxinus* spp.) – Consequences and guidelines for sustainable management. SLU Service/Repro, Uppsala, Sweden, 115–124.
- Drenkhan, R., Solheim, H., Bogacheva, A., Riit, T., Adamson, K., Drenkhan, T., Maaten, T., Hietala, A.M. 2017b. *Hymenoscyphus fraxineus* is a leaf pathogen of local *Fraxinus* species in the Russian Far East. – Plant Pathology, 66(3), 490–500.
- Drenkhan, T., Voolma, K., Adamson, K., Sibul, I., Drenkhan, R. 2017c. The large pine Eevil *Hyllobius abietis* (L.) as a potential vector of the pathogenic fungus *Diplodia sapinea* (Fr.)Fueckel. – Agricultural and Forest Entomology, 19, 4–9.
- Dubin, H.J., Walper, S. 1967. *Dothistroma pini* on *Pseudotsuga menziesii*. – The Plant Disease Reporter, 51, 454.
- Eldridge, K.G. 1957. *Diplodia pinea* (Desm.) Kickx, a parasite on *Pinus radiata*. MSc Thesis, University of Melbourne, Australia. 68 pp.
- EPPO. 2008. *Mycosphaerella dearnessii* and *Mycosphaerella pini*. – EPPO Bulletin, 38(3), 349–362.
- EPPO. 2010. *Mycosphaerella dearnessii* and *Mycosphaerella pini*. – Data Sheets on Quarantine Pests, 7 pp. [WWW document]. URL [https://www.eppo.int/QUARANTINE/data\\_sheets/fungi/SCIRSP\\_ds.pdf](https://www.eppo.int/QUARANTINE/data_sheets/fungi/SCIRSP_ds.pdf) [Accessed 2 December 2017].
- EPPO. 2012. First report of *Mycosphaerella dearnessii* in Latvia. EPPO Reporting Service, 2012/168.
- EPPO. 2015. Outbreak of *Lecanosticta acicola* in Tyrol, Austria. EPPO Reporting Service. 2015/192.
- Evans, H. C. 1984. The genus *Mycosphaerella* and its anamorphs *Cercoseptoria*, *Dothistroma* and *Lecanosticta* on pines. CMI Mycol. Paper no. 153. Surrey, UK: Commonwealth Agricultural Bureau, 1102.
- Grünwald, N.J., Everhart, S.E., Knaus, B.J., Kamvar, Z.N. 2017. Best practices for population genetic analyses. – Phytopathology, 107(9), 1000–1010.
- Hanso, M., Drenkhan, R. 2007. Forest and city trees in affliction of weather extremes. (Metsa- ja linna-puud ilmastiku äärmuste vaevas). – Eesti Loodus, 58, 6–13. (In Estonian).
- Hanso, M., Drenkhan, R. 2008. First observations of *Mycosphaerella pini* in Estonia. Plant Pathology, 57, 1177.
- Hanso, M., Drenkhan, R. 2009. *Diplodia pinea* is a new pathogen on Austrian pine (*Pinus nigra*) in Estonia. – Plant Pathology, 58(4), 797–797.
- Hanso, M., Drenkhan, R. 2012. *Lophodermium* needle cast, insect defoliation and growth responses of young Scots pines in Estonia. – Forest Pathology, 42, 124–135.
- Hanso, M., Drenkhan, R. 2013. Simple visualization of climate change for improving the public perception in forest pathology. – Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused, 58, 37–45.
- Hantula, J., Müller, M.M., Uusivuori, J. 2014. International plant trade associated risks: Laissez-faire or novel solutions. – Environmental Science and Policy, 37, 158–160.
- Healey, S.P., Raymond, C.L., Lockman, I.B., Hernandez, A.J., Garrard, C., Huang, C. 2016. Root disease can rival fire and harvest in reducing forest carbon storage. – Ecosphere 7(11), e01569, doi:10.1002/ecs2.1569.
- Hicke, J.A. et al. 2012. Effects of biotic disturbances on forest carbon cycling in the United States and Canada. – Global Change Biology, 18, 7–34.
- Hietala, A.M., Timmermann, V., Borja, I., Solheim, H. 2013. The invasive ash dieback pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus* exerts maximal infection pressure prior to the onset of host leaf senescence. – Fungal Ecology, 6, 302–308.
- Hosoya, T., Otani, Y., Furuya, K. 1993. Materials for the fungus flora of Japan (46). – Transactions of the Mycological Society of Japan, 34, 429–32.
- IUFRO 2011. [WWW document]. URL <http://www.iufro.org/science/divisions/division-7/70000/publications/montesclaros-declaration/> [Accessed 2 December 2017].
- Ivory, H.M. 1994. Records of foliage pathogens of *Pinus* species in tropical countries. – Plant Pathology, 43(3), 511–518.
- Janoušek, J., Krumböck, S., Kirisits, T., Bradshaw, R. E., Barnes, I., Jankovsky, L., Stauffer, C. 2014. Development of microsatellite and mating type markers for the pine needle pathogen *Lecanosticta acicola*. – Australasian Plant Pathology, 43, 161–165.

- Jurc, D., Jurc, M. 2010. *Mycosphaerella dearnessii* occurs in Slovenia. – *Plant Pathology*, 59, 808.
- Kais, A.G. 1971. Dispersal of *Scirrhia acicola* spores in southern Mississippi. – *Plant Disease Reporter*, 55, 309–311.
- Kais, A.G. 1975. Fungicidal control of *Scirrhia acicola* on longleaf pine seedlings. – *Plant Disease Reporter*, 59, 686–688.
- Kalder, R. 2015. *Diplodia sapinea* distribution in Estonia. (*Diplodia sapinea* levik Eestis). MSc Thesis, Tartu, Estonian University of Life Sciences. 39 pp. (In Estonian with English summary).
- Kenis, M., Branco, M., 2010. Chapter 5: Impact of alien terrestrial arthropods in Europe. – *Alien terrestrial arthropods of Europe*. – *BioRisk*, 4(1), 51–71.
- Kirisits, T., Matlakova, M., Mottinger-Kroupa, S., Cech, T.L., Halmeschlager, E. 2009. The current situation of ash dieback caused by *Chalara fraxinea* in Austria. – *SDÜ Faculty Forestry Journ, Ser: A, Special Issue*, 97–119.
- Kirk, P.M., Cannon, P.F., Minter D.W., Stalpers, J.A. 2008. *Ainsworth and Bisby's Dictionary of The Fungi*. 10th edition. Wallingford, UK: CAB International.
- Klopfenstein, N.B., Kim, M.-S., Hanna, J.W., Richardson, B.A., Lundquist, J.E. 2009. Approaches to predicting potential impacts of climate change on forest disease: an example with Armillaria root disease. Research Paper RMRS-RP-76. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Kowalski, T. 2006. *Chalara fraxinea* sp. nov. associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. – *Forest Pathology*, 36(4), 264–270.
- Kowalski, T., Holdenrieder, O. 2009. The teleomorph of *Chalara fraxinea*, the causal agent of ash dieback. – *Forest Pathology*, 39, 304–308.
- Kukk, T., Kull, T. 2005. Atlas of the Estonian Flora. (Eesti taimede levikuatlas). Tartu, Estonia. 528 pp. (In Estonian).
- Kurz, W.A., Dymond, C.C., Stinson, G., Rampley, G.J., Neilson, E.T., Carroll, A.L., Ebata, T., Safranyik, L. 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. – *Nature*, 452, 987–990.
- Kuusik, V., Tabaka, L., Jankevičiene R. (eds.) 1996. Flora of the Baltic countries. II. Estonian Academy of Sciences, Institute of Zoology and Botany. Latvian Academy of Sciences, Institute of Biology. Lithuanian Academy of sciences, Lithuanian Institute of Botany. Eesti Loodusfoto AS, Tartu. 372 pp.
- Laas, E. 1987. Dendrology. (*Dendrologia*). Valgus, Tallinn. 824 pp. (In Estonian).
- Laas, M. 2017. Population genetic analysis of invasive disease agent *Lecanosticta acicola*. (Invasiivse pruunvöötaudi tekitaja *Lecanosticta acicola* populatsioonide geneetilise analüüsi). MSc Thesis, Tartu, Estonian University of Life Sciences. 70 pp. (In Estonian).
- Lang, K.J., Karadžić, D. 1987. Is *Dothistroma pini* a danger to *Pinus sylvestris*? – *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 106, 45–50.
- Lõhmus, A., Runnel, K. 2014. Ash dieback can rapidly eradicate isolated epiphyte populations in production forests: A case study. – *Biological Conservation*, 169, 185–188.
- Luchi, N., Longa, O., Danti, R., Capretti, P., Maresi, G. 2014. *Diplodia sapinea*: the main fungal species involved in the colonization of pine shoots in Italy. – *Forest Pathology*, 44(5), 372–381.
- Luha, E. 2016. Dangerous pathogens in imported timber and plants. (Ohtlikud patogeensed importpuidud ja -taimed). BSc Thesis, Tartu, Estonian University of Life Sciences. 33 pp. (In Estonian).
- Markovskaja, S., Kačergius, A., Treigienė, A. 2011. Occurrence of new alien pathogenic fungus *Mycosphaerella dearnessii* in Lithuania. – *Botanica Lithuanica*, 17(1), 29–37.
- Mathiesen, A. 1940. Tree care in the ash and oak stands after the cold 1940 winter. (Saare- ja tammepuistute hooldamisest pärast 1940. a. külma talve). – *Eesti Mets*, 20, 331–334. (In Estonian).
- Mcmullan, M., Rafiqi, M., Kaithakottil, G., Clavijo, B., Billham, L., Orton, E., Percival-Alwyn, L., Ward, B., Edwards, A., Saunders, D., Garcia, G., Wright, J., Verveij, W., Koutsovoulus, G., Yoshida, K., Hosoya, T., Williams, L., Jennings, P., Ios, R., Husson, C., Hietala, A., Vivian-Smith, A., Solheim, H., McClean, D., Fosker, C., Hall, N., Brown, J., Swarbreck, D., Blaxter, M., Downie, A., Clark, M.D. 2017. The ash dieback invasion of Europe was founded by two individuals from a native population with huge adaptive potential. [WWW document]. URL [www.biorxiv.org/content/early/2017/06/06/146746](http://www.biorxiv.org/content/early/2017/06/06/146746) [Accessed 2 December 2017].
- Müller, M.M., Hantula, J., Vuorinen, M. 2009. First observations of *Mycosphaerella pini* on Scots pine in Finland. – *Plant Disease*, 93, 322.
- Mullett, M.S., Fraser, S. 2016. Infection of *Cedrus* species by *Dothistroma septosporum*. – *Forest Pathology*, 46, 551–554.
- Mullett, M.S., Brown, A.V. 2018. Effect of dothistroma needle blight on needle and shoot lengths. *Forest Pathology*, 48(1), e12382. [WWW document]. URL <https://doi.org/10.1111/efp.12382> [Accessed 2 December 2017].
- Mullett, M.S., Brown, A.V., Fraser, S., Baden, R., Tubby, K.V. 2017. Insights into the pathways of spread and potential origins of *Dothistroma septosporum* in Britain. – *Fungal Ecology*, 26, 85–98.
- Patton, R.F. 1997. Brown spot needle blight. – Hansen, E.M., Lewis, K.J. (eds.). *Compendium of conifer diseases*. St. Paul (MN), American Phytopathological Society Press. 57 pp.
- Pautasso, M., Aas, G., Queloz, V., Holdenrieder, O. 2013. European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – A conservation biology challenge. – *Biological Conservation*, 158, 37–49.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., Morrison, D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. – *BioScience*, 50(1), 53–65.

- Ploompuu, T. 2007. Goodbye ash stands of Estonia. (Hüvasti, Eesti saarikud!) – Eesti Loodus, 58(8), 14–15. (In Estonian).
- Ploompuu, T. 2013. Ash dieback and ash stands. (Saareurm ja saarikud). – Eesti Loodus, 64(1), 54–55. (In Estonian).
- Punithalingam, E., Waterson, J.M. 1970. *Diplodia pinea*. Description of pathogenic fungi and bacteria no. 273. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, England. 2 pp.
- Queloz, V., Grünig, C.R., Berndt, R., Kowalski, T., Sieber, T.N. ja Holdenrieder, O. 2011. Cryptic speciation in *Hymenoscyphus albidus*. – Forest Pathology, 41, 133–142.
- Raudsaar, M., Pärt, E., Adermann, V. 2014. Forest Resources. – Yearbook Forest 2013. Estonian Environment Agency, 1–42.
- Roques, A., Rabitsch, W., Rasplus, J.-Y., Lopez-Vaamonde, C., Nentwig, W., Kenis, M. 2009. Alien terrestrial invertebrates of Europe. – Drake, J.A. (ed.). Handbook of alien species in Europe, DAI-SIE. Invading Nature, Series in Invasion Ecology, vol. 3. Springer, Berlin, Germany, 63–79.
- Rosenvald, R., Drenkhan, R., Riit, T., Lõhmus, A. 2015. Towards silvicultural mitigation of the European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback: The importance of acclimated trees in retention forestry. – Canadian Journal of Forest Research, 45(9), 1206–1214.
- Rytkönen, A., Lilja, A., Drenkhan, R., Gaitnieks, T., Hantula, J. 2011. First record of *Chalara fraxinea* in Finland and genetic variation among isolates sampled from Åland, mainland Finland, Estonia and Latvia. – Forest Pathology, 41, 169–174.
- Santini, A., Ghelardini, L., De Pace, C., Desprez-Loustau, M.L., Capretti, P., Chandelier, A., Cech, T., Chira, D., Diamandis, S., Gaitniekis, T., Hantula, J., Holdenrieder, O., Jankovsky, L., Jung, T., Jurc, D., Kirisits, T., Kunca, A., Lygis, V., Malecka, M.B., Schmitz, S., Schumacher, J., Solheim, H., Solla, A., Szabo, L., Tsopelas, P., Vannini, A., Vetterraino, A.M., Webber, J., Woodward, S., Stenlid, J. 2013. Biogeographical patterns and determinants of invasion by forest pathogens in Europe. – New Phytologist, 197, 238–250.
- Siggers, P.V. 1944. The brown spot needle blight of pine seedlings. – US Department of Agriculture Technical Bulletin, 870. 36 pp.
- Sinclair, W., Lyon, H.H. 2005. Diseases of trees and shrubs. 2nd ed. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Skilling, D.D., Nicholls, T.H. 1974. Brown spot needle disease – biology and control in Scotch pine plantations. – USDA Forest Science Research Paper, 109. 19 pp.
- Smith, D.R., Stanosz, G.R., 2006. A species-specific PCR assay for detection of *Diplodia pinea* and *D. scrobiculata* in dead red and jack pines with collar rot symptoms. – Plant disease, 90(3), 307–313.
- Solheim, H., Vuorinen, M. 2011. First report of *Mycosphaerella pini* causing Red Band Needle Blight on Scots pine in Norway. – Plant disease, 95(7), 875.
- Sønstebø, J.H., Vivian-Smith, A., Adamson, K., Drenkhan, R., Solheim, H., Hietala, A.M. 2017. Genome-wide population diversity in *Hymenoscyphus fraxineus* points to an eastern Russian origin of European Ash dieback. [WWW document]. URL <https://doi.org/10.1101/154492> [Accessed 2 December 2017].
- Stanosz, G.R., Smith, D.R., Albers, J. 2005. surveys for asymptomatic persistence of *Sphaeropsis sapinea* on or in stems of red pine seedlings from seven Great Lakes region nurseries. – Forest Pathology, 35(4), 233–244.
- Stenlid, J., Oliva, J., Boberg, J.B., Hopkins, A.J. 2011. Emerging diseases in European forest ecosystems and responses in society. – Forests, 2(2), 486–504.
- Sturrock, R.N., Frankel, S.J., Brown, A.V., Hennon, P.E., Kliejunas, J.T., Lewis, K.J., Worrall, J.J., Woods, A.J. 2011. Climate change and forest diseases. – Plant Pathology, 60, 133–149
- Suto, Y., Ougi D. 1998. *Lecanosticta acicola*, causal fungus of brown spot needle blight in *Pinus thunbergii*, new to Japan. – Mycoscience, 39, 319–325.
- Swart, W.J., Wingfield, M.J. 1991. Biology and control of *Sphaeropsis sapinea* on *Pinus* species in South Africa. – Plant Disease, 75, 761–766.
- Tainter, F.H., Baker, F.A. 1996. Principles of forest pathology. John Wiley & Sons, Hoboken, NY.
- The European Network on Invasive Alien Species (NOBANIS). 2017. [WWW document]. URL [www.nobanis.org](http://www.nobanis.org) [Accessed 2 December 2017].
- Thümen, F. 1878. *Fungorum Americanorum, triginta species novae*. – Flora, 61, 177–184.
- Valk, U., Eilart, J. 1974. Estonian Forests. (Eesti Metsad). Valgus, Tallinn. 308 pp. (In Estonian).
- Vedin, H. 1990. Frequency of rare weather events during periods of extreme climate. – Geografiska Annaler, 72A(2), 151–155.
- Wang, Z., Binder, M., Schoch, C.L., Johnston, P.R., Spatafora, J.W., Hibbett, D.S. 2006. Evolution of helotialean fungi (Leotiomycetes, Pezizomycotina): a nuclear rDNA phylogeny. – Molecular Phylogenetics and Evolution, 41(2), 295–312.
- Waterman, A.M. 1943. *Diplodia pinea*, the cause of disease of hard pines. – Phytopathology, 33, 1018–1031.
- Watt, S.M., Ganley, R.J., Kriticos, D.J., Manning, L.K. 2011. *Dothistroma* needle blight and pitch canker: The current and future potential distribution of two important diseases of *Pinus* species. – Canadian Journal of Forest Research, 41, 412–424.
- Whitehill, J.G.A., Lehman, J.S., Bonello, P. 2007. *Ips pini* (Curculionidae: Scolytinae) is a vector of the fungal pathogen, *Sphaeropsis sapinea* (Coelomyces), to Austrian pines, *Pinus nigra* (Pinaceae). – Environmental Entomology, 36, 114–120.
- Zhao, Y.-J., Hosoya, T., Baral, H.-O., Hosaka, K., Kakishima, M. 2012. *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, the correct name for *Lambertella albidus* reported from Japan. – Mycotaxon, 122, 25–41.
- Zlatković, M., Keča, N., Wingfield, M.J., Jami, F., Slippers, B. 2017. New and unexpected host associations for *Diplodia sapinea* in the Western Balkans. – Forest Pathology, 47(3), 1–11.

# New problems in dendro pathology - new and invasive pathogens

Rein Drenkhan, Kalev Adamson, Tiia Drenkhan, Ahto Agan and Marili Laas

## Summary

During the last decades, several new and invasive tree pathogens have entered the northern European, incl. Estonian ecosystems, supported by climate change and increasing global trade, e.g. represented on conifers by *Dothistroma septosporum*, *Lecanosticta acicola*, *Cyclaneusma minus*, *Diplodia sapinea*, *Phaeocryptopus gaeumannii* and on broad-leaves by *Hymenoscyphus fraxineus*, *Ophiostoma novo-ulmi*, *Cryptosporella betulae*, *Prosthemium betulinum* (Drenkhan & Hanso 2009a,b, 2010a; Hanso & Drenkhan, 2007, 2008; Müller *et al.*, 2009; Rytönen *et al.*, 2011; Solheim & Vuorinen, 2011). Currently, the invasive species are considered to cause enormous economic loss and be the most important threat to biodiversity (Pautasso *et al.*, 2013; www.nobanis.org). Once the alien species have entered into ecosystem, then it is very difficult to eliminate them. Therefore, it is important to discover new invasive pathogens as fast as possible. The early detection and correct species determination is the key issue to fight against them. For that reason, Estonian forest pathology research team has worked out survey strategy across Estonia for early detection of new pathogens, an approach, that essentially includes molecular monitoring of pathogens. Analyses of pathogens populations is similarly important for understanding their diversity, patterns and potential pathways to northern Europe. The obtained knowledge should serve as clearly valuable information for the basis of control strategy of invasive pathogens.

In this paper we aimed (1) to give an overview of the known by today most important invasive tree pathogens in Estonia and their potential pathways to the country; (2) to estimate the pathogens riskiness and connections with the climate change and anthropo-

genic activity; (3) to illustrate the relevance of the pathogens diagnostics and monitoring; (4) to present the most important practical outcomes of the research work of invasive pathogens, done up to now.

In the course of the precise pathogens detection two new species-specific conventional PCR assays were designed, and one real-time PCR probe for detection of the Asian *H. fraxineus* type (Drenkhan *et al.*, 2016a, 2017b). One of the important results of this work concerns new species-specific conventional PCR assays, which allow discrimination between *H. fraxineus* (a pathogen, which causes ash dieback disease) and its morphologically similar, but non-pathogenic, native in Europe species *H. albidus* (Drenkhan *et al.*, 2016a). Using these primers, the earliest (dated 1997, sampled in Estonia) specimen of *H. fraxineus* for Europe and the earliest for Asia (1962 sampled in Russian Far East) were determined (Drenkhan *et al.*, 2016a, 2017b). These newly designed primers and the probe will facilitate monitoring of the imported material of ash species in Europe and also outside it.

Not only the delicate species detection, but also involvement of population genetic methods provide needful information about invasive pathogens. The observed conspicuous differences in ITS rDNA sequences between the *H. fraxineus* isolates from Russian Far East and European populations suggest that the current ash dieback epidemic in Europe does not directly originate from the Russian Far East (Drenkhan *et al.*, 2017a). However, the population of *H. fraxineus* in Europe is genetically closer to the pathogen population in Russian Far East than in Japan (Sønstebo *et al.*, 2017), which is in contrast to the former opinions.

Among learned in the world *Dothistroma septosporum* populations, the genetically most diverse group comes from northern Europe and it may cite to the very old origination of the fungus in the European Scots pine forests (Adamson, 2017; Adamson *et al.*, 2018b). No indication was obtained that Asia (Russian Far East and Bhutan being the sampled areas) could be the origination region of *D. septosporum* and, surprisingly, the direction of the pathogen's pathway has been from northern Europe to East-Asia rather than in the opposite direction (Adamson, 2017; Adamson *et al.*, 2018b). Analyses of invasive *Lecanosticta acicola* populations, to the contrary, indicated a low genetic diversity in Estonia, but both mating types of *L. acicola* were already present in northern Baltics since 2014 (Adamson *et al.*, 2015a; Laas, 2017), indicating the growing potential of that pathogen's vitality. Recently, *L. acicola* was for the first time in northern Europe observed already

on native *P. sylvestris* (Adamson *et al.*, 2018a). *L. acicola* has clearly spread to Estonia by anthropogenic activity, whereby another invasive pathogen *Diplodia sapinea* has spread naturally from South to North and, possibly, on the wave of climate changing (Drenkhan & Hanso, 2009b; Adamson *et al.*, 2015a,b).

From meteorological extremities the both antipodes, as freezing but also warming periods during the winters of the 20th century had caused in Estonia serious forest pathological consequences (Hanso & Drenkhan, 2013). Winter warmings have diminished earlier restrictions for the southern pathogens caused by cold winters. In addition, increasing global trade, when biological material is moved fast from one geographical location to another, rises the risks involved in the international plant trade and climate change. Increased political and public awareness are needed to meet these threats.

*Received December 4, 2017, revised March 2, 2018, accepted March 13, 2018*