

Prace przeglądowe

Antagonistyczne interakcje między grzybami saprotroficznymi a geohelmindami. 1. Grzyby saprotroficzne w walce biologicznej z nicieniami fitopatogenicznymi**Antagonistic interactions between saprotrophic fungi and geohelminths. 1. Saprotrophic fungi in the biological control of phytopathogenic geohelminths****Kinga Mazurkiewicz-Zapałowicz¹, Lidia Kołodziejczyk²**¹Zakład Hydrobiologii, Zachodniopomorski Uniwersytet Technologiczny, ul. Kazimierza Królewicza 4, 71-550 Szczecin²Katedra i Zakład Biologii i Parazytologii Medycznej, Pomorska Akademia Medyczna, Al. Powstańców Wielkopolskich 72, 70-11 Szczecin

Adres do korespondencji: Kinga Mazurkiewicz-Zapałowicz, Zakład Hydrobiologii, Zachodniopomorski Uniwersytet Technologiczny, ul. Kazimierza Królewicza 4, 71-550 Szczecin; E-mail: kmazurkiewicz@zut.edu.pl

ABSTRACT. The state of knowledge on the possible antagonism between soil saprotrophic fungi and phytopathogenic nematodes of the genera *Meloidogyne*, *Heterodera*, and *Globodera* is reviewed basing on the literature and our own research. Mycelial colonisation of various developmental stages of these geohelminths is the most common factor thought to reduce their populations in nature. The following parasitic fungi can be found on the cysts, eggs, as well as the larvae of the nematodes: *Paecilomyces lilacinus*, *Verticillium chlamydosporium*, *Cylindrocarpon destructans*, *Pochonia chlamydosporia*, *Fusarium* spp., and *Penicillium* spp. The fungi invade the nematodes, such as *Heterodera*, *Globodera*, or *Meloidogyne*, „passively” penetrating through the natural orifices of the cysts, eggs, and larvae of the host. Equally frequent, however, is a biochemical action of the fungi prior to colonisation, which is linked with production of mycotoxins or hydrolytic enzymes. Such an active way of fungal penetration of various stages of the phytopathogenic nematodes has been observed in *Pochonia chlamydosporia*, *Penicillium verrucosum* var. *cyclopium*, *P. frequentans*, *Sclerotinia rolfsii*, *Rhizoctonia solani*, and *Fusarium* spp. Triacylglycerols (TAG), phenols, as well as trichothecene, T-2, have been found in the metabolites extracted from mycelia of these species. Predation by fungi is also a factor that may reduce a population of phytopathogenic nematodes. This form of antagonism is characteristic for nematocidal fungi of the genera *Arthrobotrys* and *Dactylella*. These fungi form shrinking rings and hooks in their mycelia by which the fungus entangles and paralyzes a migrating form of nematode. Despite the fact that the antagonism between fungi and nematodes is a commonly occurring phenomenon observed in the soil, the nematocidal and nematotoxic properties of fungi have not a wide application in biological plant protection. Up till now, only the bio-nematicides based on *Arthrobotrys robusta* (Royal 300 and Royal 350) as well as *Paecilomyces lilacinus* (Biocon and PL Plus) have found its commercial application.

Key words: saprotrophic fungi, nematoda, biological plant protection**Wstęp**

Liczne organizmy wchodzące w skład ekosyste-

mu glebowego uczestniczą w szeregu interakcji międzygatunkowych, które wpływają na ich liczebność i żywość. Ponieważ zagęszczenie populacji

nicieni stanowi znaczącą część fauny glebowej (2×10^{10} szt./ha) [1], a grzyby tworzą największą biomasę organizmów glebowych (400 g/m^2) [2], ich wzajemne oddziaływania nie należą w przyrodzie do rzadkości.

Antagonizm jako interakcja między nicieniami a grzybami w ekosystemach glebowych przejawia się w różnych formach. W populacjach mikroorganizmów powszechna i najlepiej poznana jest antybioza. Oprócz antybiozy wśród skomplikowanych zależności między mikroorganizmami środowiska glebowego, istnieją także inne interakcje antagonistyczne oparte na pasożytnictwie oraz drapieżnictwie. Wymienione formy antagonizmu mogą przejawiać się niezależnie od siebie, bądź też jedna forma, np. pasożytnictwo współdziała z antybiozą, wyprzedzając ją lub występując następczo. Wszystkie interakcje międzygatunkowe, kształtują i regulują rozwój ekosystemu glebowego, a niektóre z nich mogą mieć także znaczenie praktyczne. Dotyczy to zwłaszcza możliwości wykorzystania różnych form antagonizmu w ograniczaniu populacji organizmów patogennych, w tym geohelminatów, wywołujących nematozy roślin oraz pasożyty ludzi i zwierząt.

Grzyby ograniczające populacje nicieni fitopatogenicznych

Do nicieni fitopatogenicznych zalicza się grupę około 800 gatunków, które pasożytują na roślinach dziko rosnących i uprawnych, zarówno w warunkach polowych jak i w szklarniach. Gatunki roślinożerne nicieni z jednej strony powodują uszkodzenia mechaniczne tkanek poprzez nakłuwanie ścian komórkowych i pobieranie soku komórkowego, a z drugiej strony zakłócają metabolizm wprowadzając do rośliny-żywicielela wydzieliny narządów nabocznych oraz gruczołów gardzieli. Wydzieliny te niszczą strukturę komórek żywicieli, co ułatwia nicieniom rozprzestrzenianie się w tkankach roślin, a w konsekwencji prowadzi do układowych zaburzeń fizjologicznych, deformacji i zamierania roślin. Kompleks tych zmian destrukcyjnych, które wywołują nicienie określa się mianem nematoz. Najistotniejszą cechą nicieni fitopatogenicznych jest przekształcenie ich torebki gębowej w sztylcik wykorzystywany do aktywnego – mechanicznego rozrywania tkanek roślinnych. Różnice w budowie tego aparatu gębowego dotyczą najgroźniejszych i najczęściej występujących szkodników – patogenów roślin, zaliczanych do węgorków (*Ditylenchus* spp., *Aphelenchoides* spp.), mątwików (*Heterodera* spp.,

Globodera spp.) oraz guzaków (*Meloidogyne* spp.). Nicienie fitopatogeniczne porażają rośliny przez system korzeniowy lub pędy podziemne. W związku z powyższym w ontogenezie tych geohelminatów, występuje przynajmniej jedno stadium rozwojowe żyjące w glebie. Ma to miejsce nawet wówczas, gdy jak u przedstawicieli węgorków z rodzajów: *Anguina*, *Ditylenchus* czy *Aphelenchoides*, rozwój nicienia odbywa się na pędach nadziemnych. Dotyczy to także przedstawicieli ciepłolubnych guzaków (=mątwików korzeniowych) z rodzaju *Meloidogyne*, należących do endopasożytów szklarniowych oraz mątwików z rodzajów *Heterodera* i *Globodera*, będących endopasożytami w warunkach polowych. Różnica w biologii tych nicieni związana z brakiem cyst (*Meloidogyne*) lub ich wytwarzaniem (*Globodera* i *Heterodera*), sprawia, że odmienna jest także ich wrażliwość na antagonistyczne oddziaływania grzybów glebowych. Cysty to obumarłe samice, które chronią obecne w nich jaja i larwy. Fakt ten gwarantuje wyjątkowo długotrwałą żywotność larw w cystach – nawet do 20-tu lat, np. u mątwika ziemniaczanego (*Globodera rostochiensis*). W konsekwencji porażenie roślin-żywicielela przez mątwiki, nie zmniejsza się, mimo przestrzegania zasad prawidłowej agrotechniki (zmianowanie). Mało skuteczna jest także hodowla odmian mątwikoodpornych, ze względu na powstawanie nowych patotypów i ras mątwików, przełamujących genetyczną oporność roślin. Z kolei, zwalczanie tych fitopatogenicznych nicieni przez doglebowe stosowanie nematocydów (II klasa toksyczności) jest zarówno bardzo kosztowne, jak i wyjątkowo ryzykowne ze względu na długotrwały rozkład tych związków, zaburzający homeostazę ekosystemu glebowego [3]. Rozwiązania problemu endopasożytniczych nicieni osiadłych, coraz częściej poszukuje się w biologicznych metodach ich zwalczania, gwarantujących produkcję żywności ekologicznej. Możliwości wykorzystania w tym celu grzybów saprotroficznych wydają się najbardziej dynamicznie rozwijającym się elementem biologicznej ochrony roślin w nowoczesnej technologii ich upraw.

Wśród mikroorganizmów kolonizujących formy życiowe nicieni dominują przedstawiciele grzybów niedoskonałych, wytwarzających jedynie stadia zarodnikowania bezpłciowego (=mitosporowego =konidialnego). Należą do nich: *Fusarium oxysporum*, *F. solani*, *Cylindrocarpon destructans* i *Humicola fuscoatra* [4–6] oraz *Scopulariopsis acremonium*, *Paecilomyces lilacinus*, *Verticillium chlamydosporium*, *Acremonium strictum*, *Chrysosporium pannorum*.

rum, *Penicillium waksmanii* [7], izolowane z cyst i jaj mątwika zbożowego (*Heterodera avenae*). Natomiast w cystach mątwika burakowego (*Heterodera schachtii*) stwierdzono występowanie *Cylindrocarpon destructans*, *Pochonia chlamydosporia*, *Paecilomyces lilacinus* [8–14]. Z kolei z cyst mątwika ziemniaczanego (*Globodera rostochiensis*) izolowano: *Cylindrocarpon destructans* i *C. didymum*, *Fusarium oxysporum*, *Humicola fuscoatra* [7] oraz *Rhizoctonia solani* i *Verticillium albo-atrum* [15]. Zasadlanie samic mątwików przez grzyby nie musi wiązać się z możliwością ich pasożytowania w cystach, choć ciągły kontakt cyst z tymi mikroorganizmami, zwłaszcza w monokulturze ogranicza żywotność fitofagicznych nicieni [16–18]. Jednak znaczna część wymienionych gatunków grzybów wyizolowanych z cyst, w różnym stopniu, przyczynia się do destrukcji jaj i larw w cystach, co wpływa na redukcję populacji mątwików. Stopień rozkładu ścian cyst przez grzyby glebowe zależy od wirulentności ich szczepów.

Grzyby glebowe, oprócz mątwików, ograniczają także rozwój guzaków [19]. Potwierdzają to najnowsze badania Sosnowskiej [20], które jednoznacznie wykazały antagonistyczny wpływ *Pochonia chlamydosporia* na rozwój *Meloidogyne arenaria*, *M. incognita* oraz *M. javanica*. Innym mikroorganizmem będącym patogenem jaj i samic różnych gatunków guzaków jest *Paecilomyces lilacinus*. Stwierdzono go na *Meloidogyne incognita* [21, 22] i *M. javanica* [23].

Wyniki badań własnych, jak i dane z literatury wskazują, że antagonistyczne oddziaływania między grzybami a nicieniami w glebie nie są rzadkością [24]. W odniesieniu do endopasożytniczych osiadłych nicieni tendencje takie są prawdopodobnie regułą, albo co najmniej należą do bardzo powszechnych. Od wielu lat prowadzi się na świecie badania, w poszukiwaniu takich wirulentnych szczepów grzybów, a od niedawna, koncentrują się one na poznaniu mechanizmów ich antagonistycznego oddziaływania na nicienie.

Mechanizmy ograniczające występowanie fitopatogenicznych nicieni przez grzyby

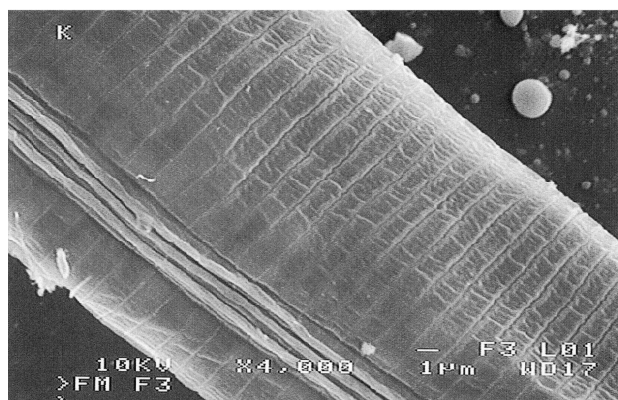
Charakter oddziaływań grzybów antagonistycznych na mątwiki i guzaki, jest bardzo różny i zależy od konkretnych indywidualnych interakcji międzygatunkowych: grzyb–nicieni.

Grzyby jako pasożyty ograniczają populację nicieni. U jednych gatunków grzybów np. *Aureobasi-*

dium pullulans, *Cylindrocarpon destructans* i *C. didymum* czy *Trichoderma viride*, pasożytnictwo związane jest z możliwością ich wnikania do wnętrza cyst przez naturalne otwory. W efekcie takiej „pasywnej” infekcji grzybni wypełnia wnętrze cyst i strzępkami oplata powierzchnię znajdujących się w nich jaj. Zahamowanie rozwoju nicieni na tym etapie, uniemożliwia dalszy rozwój i tworzenie stadiów juwenilnych mątwików. Inny mechanizm antagonizmu wobec nicieni, związany jest z możliwością długotrwałego kolonizowania i zasadlania cyst *G. rostochiensis* przez strzępki grzybów kontaktujących się z nimi przez wiele lat w glebie. Dotyczy to przede wszystkim różnych gatunków z rodzaju *Fusarium* [16, 17, 25–33]. Taki wieloletni rozwój grzybni początkowo na powierzchni, z czasem wewnątrz cyst obniża wytrzymałość form zimujących i przyczynia się do spadku liczebności populacji nicieni.

W odniesieniu do *Pochonia chlamydosporia* specjalizacja wobec mątwików i guzaków jest jeszcze bardziej zaawansowana. Wiąże się to z wytworzeniem stadium infekcyjnego grzyba, w formie zarodnika – chlamydospori. Zarodnik ten po dostaniu się na powierzchnię jaj nicieni wytwarza enzymy hydrolizujące ich osłonkę i za pomocą wyrostka (appressorium) wnika do wnętrza. Patogen rozwija się kosztem substancji zawartych w jajach i po pewnym czasie wypełnia całe wnętrze jaja, tworząc w nim grzybnię i struktury zarodnikotwórcze [34]. Chlamydospora jako forma inicjująca zarażenie jest więc miernikiem skuteczności działania antagonistycznego *P. chlamydosporia*. Stąd też, jak udowodniła Sosnowska [20], szczepy o dużej liczbie chlamydospor mogą mieć znaczenie praktyczne, w zwalczaniu *Heterodera schachtii*, ponieważ zwiększają prawdopodobieństwo porażenia jaj tych nicieni w glebie oraz na korzeniach. Kolejnym wykładnikiem skuteczności infekcji jest trwałość chlamydospor, która dochodzi nawet do 110 dni. Te anatomiczno-fizjologiczne atuty *P. chlamydosporia*, sprawiają, że gatunek ten ma coraz większe perspektywy praktycznego zastosowania.

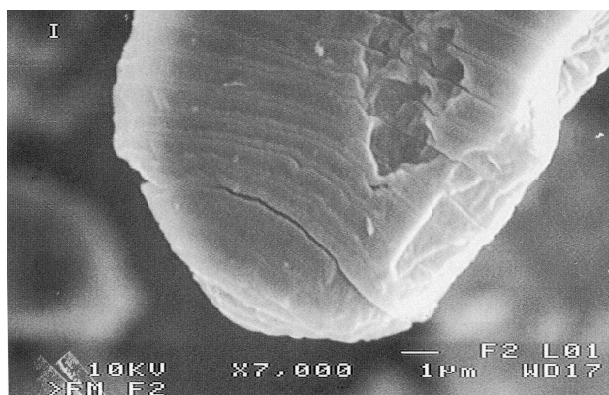
Poznano również gatunki grzybów, izolowanych z jaj oraz zdeformowanych i niekiedy obumarłych larw mątwików, np. *G. rostochiensis*, nie tworzące na tych formach życiowych nicieni żadnych struktur morfotycznych grzybni. Dotyczy to m.in. *Fusarium oxysporum* i *F. solani* [27]. Fakt ten przemawiałby za aktywnością biochemiczną szczepów tych gatunków grzybów, związaną z wytwarzaniem metabolitów pierwotnych, jak i wtórnych, w tym toksycz-



Fot. 1. Fragment powierzchni wora skórno-mięśniowego zdrowej larwy J₂ *Globodera rostochiensis* w obiekcie kontrolnym (4000x)

Phot. 1. A fragment of cuticle surface of a sound *Globodera rostochiensis* J₂ larva in the control object (4000x)

nych dla cyst oraz jaj i larw J₂ *G. rostochiensis* [35, 36]. W badaniach własnych stwierdzono, że taki mechanizm ma także oddziaływanie nematotoksyczne szczepów *Penicillium frequentans* i *P. verrucosum* var. *cyclopium* [37]. Obecność w tej grupie *P. frequentans* jest związana ze szczególnie silnymi właściwościami proteolitycznymi tego pędzłaka. Proteazy wytwarzane przez szczepy *P. frequentans* mogą odgrywać wyjątkową rolę w degradacji struktury białkowej wora skórno-mięśniowego larw *G. rostochiensis*. Miofilamenty, stanowiące podstawowy element komórek mięśniowych są bowiem zbudowane z białka, którego wiązania peptydowe rozszczepiają proteazy. Tak więc mikroteazy, syntetyzowane przez *P. frequentans* uczestniczą w tej hydrolizie, czego potwierdzeniem jest występowanie uszkodzeń larw w kontakcie z grzybnią *P. frequentans* [38]. Skuteczność nematocidalnego wpływu *P. frequentans* na populację *G. rostochiensis* w warunkach naturalnych jest dodatkowo wspomagana przez metabolity o innych właściwościach. Potwierdziły to badania laboratoryjne z triacyloglicerolami (TAG), pozyskanymi z grzybni *P. frequentans* [37]. Toksyczne oddziaływania tych związków prowadzą do deformacji, a także uszkodzeń oskórki larw (Fot. 1, 2), co prawdopodobnie determinuje ich żywotność. Delikatna budowa oskórki larw sprawia, że w całej ontogenezie jest to stadium najbardziej wrażliwe na działanie czynników zewnętrznych, w tym także mikroorganizmów obecnych w glebie. Przyczyną inhibicji rozwoju *G. rostochiensis* w kontakcie z TAG, jest dodatkowo ich degeneracja anatomiczna, związana z zaczopowaniem światła jelita larw J₂. Wykazano, że substan-



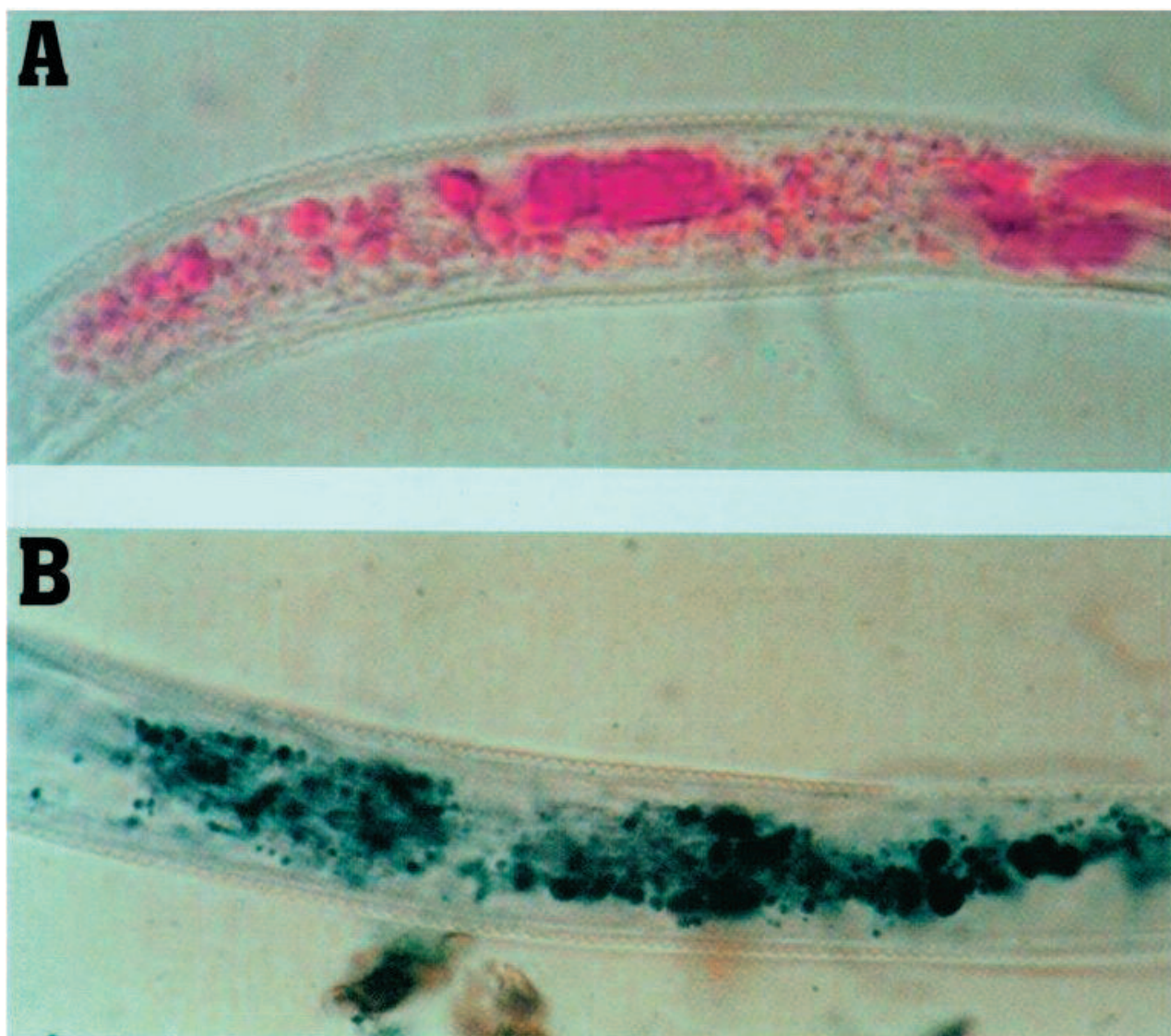
Fot. 2. Uszkodzenia oskórki wora skórno-mięśniowego larwy J₂ *Globodera rostochiensis* powstałe w wyniku kontaktu z triacyloglicerolami (TAG) wyekstrahowanymi z metabolitów grzybni *Penicillium frequentans* (7000x)

Phot. 2. Damages in the cuticle of a *Globodera rostochiensis* J₂ larva as a result of triacylglyceroles (TAG) extracted from metabolites of *Penicillium frequentans* mycelia (7000x)

cjami powodującymi niedrożność jelit larw są lipidy (Fot. 3A, B). Gospodarka lipidowa w ontogenezie mątwika odgrywa decydującą rolę, ponieważ właśnie jej zaburzenia zakłócają proces metamorfozy nicieni, co potwierdziły badania Robinsona i wsp. [39], a ostatnio też Holza i wsp. [40].

Antagonistyczne oddziaływanie *P. verrucosum* var. *cyclopium* na *G. rostochiensis* ma prawdopodobnie analogiczne podłoże, ponieważ również z jego strzępek ekstrahowano przede wszystkim nematotoksyczne związki o budowie triacylogliceroli (TAG). Uzupełniającym aspektem destrukcyjnej aktywności *P. verrucosum* var. *cyclopium* na *G. rostochiensis* mogą być wyróżniające ten gatunek właściwości lipolityczne, stwierdzane powszechnie w licznych jego szczepach [37]. Konsekwencją oddziaływania tych enzymów jest przypuszczalnie niszczenie ścian cyst oraz osłonek jaj, do czego dochodzi w wyniku degradacji struktury lipidowej błon komórkowych. Analogiczne typy destrukcji stwierdzano także w bezpośrednim kontakcie cyst ze strzępkami grzybni *P. verrucosum* var. *cyclopium* [38].

Szereg badań wskazuje na wspólny mechanizm antagonistycznego oddziaływania grzybów na mątwiki, opierający się na ich aktywności metabolicznej [26, 27]. Biochemiczne podłoże, jako podstawę nematotoksycznego wpływu grzybów na nicienie, potwierdzono w badaniach, dotyczących zahamowania wylęgu larw *Meloidogyne incognita* przez filtraty *Aspergillus niger* [41]. Podobne działanie na



Fot. 3 A, B. Jelito larw *J₂ Globodera rostochiensis* z granulami tłuszczu wybarwionymi czerwienią oleistą (A) i sudanem czarnym (B) (1000x)

Phot. 3 A, B. Intestine of larvae *J₂ of Globodera rostochiensis* with granules of fatty (1000x)

M. javanica ma toksyna T-2, pozyskana z *Fusarium* sp. [42] oraz filtry z *Sclerotinia rolfii* i *Rhizoctonia solani* [43]. Fakt ten sprawia, że właśnie aktywność metaboliczną grzybów uznać należy za ogniwo umożliwiające późniejszą kolonizację cyst nicieni przez strzępki grzybów. Nematotoksycznego oddziaływania grzybów opartego na ich aktywności biochemicznej dowodzą także wyniki badań własnych. Kontakt cyst *G. rostochiensis* z wyekstrahowanymi metabolitami *Rhizoctonia solani*, *P. frequentans* i *P. verrucosum* var. *cyclopium* powodował bowiem podobną, często jednak bardziej zaawansowaną, destrukcję jajo-larw nicienia aniżeli ich kontakt z grzybnia [37]. Wśród wyekstrahowanych metabolitów *R. solani* w badaniach własnych stwierdzono dominację fenolu i produk-

tów rozkładu ergotaminy [37]. Oddziaływanie nematotoksyczne, zwłaszcza pochodnych ergotaminy, powoduje u zwierząt wyższych tzw. ergotyzm, czyli zatrucie często kończące się śmiercią. Większość szczepów *R. solani* wytwarza slafraninę, również toksyczną dla ssaków. Larwy juwenilne (*J₂*) *G. rostochiensis*, osłonięte jedynie delikatnym worem skórno-mięśniowym, są bardzo wrażliwe na bezpośrednie działanie tych alkaloidów, podobnie jak nabłonek zwierząt wyższych. Prowadzi to do zmniejszenia żywotności stadiów juwenilnych i może wyraźnie ograniczyć ich wnikanie do korzeni, co jest niezbędnym warunkiem zamknięcia cyklu rozwojowego. Zależność tę udowodniono także w odniesieniu do interakcji między *Heterodera oryzae* i *Sclerotium rolfii* na ryżu [44].

Innym mechanizmem umożliwiającym redukcję populacji nicieni fitopatogenicznych w glebie może być zahamowanie lub skrócenie czasu wychodzenia larw z cyst. W obecności mikroorganizmów glebowych stwierdzono różny stopień opóźnienia procesu wylęgania się larw J₂. Podobną specyfikę oddziaływania wykazują mikoryzowe grzyby arbuskularne, hamujące tworzenie stadiów juvenilnych przez *G. pallida* na ziemniaku [45]. Wychodzenie larw z cyst w warunkach naturalnych trwa najczęściej do okresu kwitnienia ziemniaka (wtedy wylęga się do 95% larw). Fazę tę można znacznie przyspieszyć w warunkach szklarniowych, w których już po 40 dniach tylko 5% cyst zawiera jeszcze jajo-larwy [46]. Skrócenie czasu wylęgu larw uzyskano również pod wpływem kontaktu cyst z hodowlą promieniowców np. *Streptomyces scabies* [37]. Podobny efekt zahamowania wylęgu larw *G. rostochiensis* oraz *H. schachtii* stwierdzono po zastosowaniu herbicydów [47].

Spośród ok. 150 gatunków grzybów saprotroficznych pasożytujących na różnych stadiach rozwojowych nicieni [34], tylko nieliczne mogą być wykorzystane w praktyce, ze względu na silny opór środowiska. Opór ten może być spowodowany czynnikami biotycznymi i abiotycznymi. I tak, w odniesieniu do *Verticillium chlamydosporium* właściwości patogenne w stosunku do nicieni ujawniają się dopiero w temperaturze 20°C. Stąd też temperatura gleby w naszych warunkach (10°C), hamuje oddziaływanie wirulentne *V. chlamydosporium* w odniesieniu do mątwików [20]. Szereg badań kończących się sukcesem w warunkach laboratoryjnych, z wyżej wymienionych, a także z wielu innych, przyczyn nie spełnia kryteriów zastosowania w biologicznych metodach ochrony roślin.

Grzyby drapieżne ograniczające występowanie nicieni fitopatogenicznych

Drugi typ interakcji antagonistycznych między fitopatogenicznymi nicieniami a grzybami glebowymi polega na drapieżnictwie. Bardzo obiecujące były pierwsze prace dotyczące mechanicznego zwalczania nicieni przez grzyby „drapieżne”. Skuteczność chwytania nicieni przez wyspecjalizowane, kurczliwe pierścienie strzępek grzybni *Dactylella inquisitor*, ograniczała bowiem wyraźnie liczebność ich populacji [48]. Jarowaja [49] zidentyfikowała 133 szczepy glebowych grzybów „drapieżnych” wobec nicieni, spośród których największe znaczenie mają przedstawiciele rodzaju *Arthro-*

trys. Grzyby „drapieżne” są skuteczne w ograniczaniu stadiów wolno żyjących nicieni, a więc stadiów migrujących, natomiast ich rola w niszczeniu stadiów zimujących jest znikoma. Stwierdzono bowiem, że cysty *G. rostochiensis* i *G. pallida* nie ulegają destrukcji po kontakcie z *Arthrobotrys oligospora* [50]. Również inne gatunki grzybów „drapieżnych”: *Monacrosporium ellipsosporium* i *M. cionopagum* są nieskuteczne w unicestwianiu cyst *Heterodera schachtii* [51].

Bionematocydy grzybowe w ochronie roślin

Możliwości praktycznego zastosowania grzybów nematotoksycznych, nematocydalnych oraz drapieżnych wobec nicieni w warunkach polowych, są bardzo ograniczone, ze względu na trudności w kontroli środowiska glebowego. Istnieje w nim bowiem wiele czynników, które ograniczają skuteczność antagonistycznego oddziaływania grzybów. Natomiast większe perspektywy do stosowania tej metody biologicznej ochrony przed nicieniami, występują w szklarniach.

Spośród niedużego asortymentu bionematocydów grzybowych, należy wymienić biopreparaty Royal 300 i Royal 350, wykorzystujące aktywność grzyba drapieżnego *Arthrobotrys robusta*, w zwalczaniu niszczyka pieczarkowca (*Ditylenchus myceliophagus*) w pieczarkarniach [52]. Natomiast wśród grzybów nematotoksycznych jedynym gatunkiem dotychczas wykorzystanym w celach komercyjnych jest *Paecilomyces lilacinus*. Grzyb ten jest obecny w biopreparacie Biocon, który zarejestrowano na Filipinach do zwalczania guzaków [53], oraz w środku PL Plus wykorzystywanym w Republice Południowej Afryki [54]. W Wielkiej Brytanii ciągle czeka na zarejestrowanie biopreparat oparty na *Pochonia chlamydosporia* do zwalczania mątwika ziemniaczanego [55]. W Polsce duże znaczenie aplikacyjne mają badania Sosnowskiej [20] wskazujące na warunki umożliwiające skuteczne zwalczanie mątwików i guzaków przez *Pochonia chlamydosporia* i *Paecilomyces lilacinus*.

Pracę tę dedykujemy śp. Pani Profesor Krystynie Janowicz, z którą przez wiele lat łączyła nas wspólna pasja badawcza oraz prawdziwa, niepowtarzalna przyjaźń.

Literatura

[1] Zunke U., Perry R. N. 1997. Nematodes: Harmful and

- beneficial organisms. In: *Fauna in soil ecosystems: recycling processes, nutrient fluxes, and by agricultural production*. (Eds. G. Benckiser). Marcel Dekker, New York: 85–133.
- [2] Richards B. N. 1979. Wstęp do ekologii gleby. PWN, Warszawa.
- [3] Brzeski M. W. 1992. Taktyka i strategia ochrony roślin przed nicieniami. *Postępy Nauk Rolniczych* 237: 19–28.
- [4] Kerry B. R., Crump D. H. 1977. Observations of fungal parasites of females and eggs of the cereal cyst – nematode, *Heterodera avenae* and other cyst nematodes. *Nematologica* 23: 193–201.
- [5] Kerry B., Crump D. H., Mullen L. A. 1982. Natural control of the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae* Woll., by soil fungi at three sites. *Crop Protection* 1: 99–109.
- [6] Tribe H. T. 1977. Pathology of cyst – nematodes. *Biological Review* 52: 477–507.
- [7] Wronkowska H., Janowicz K. 1986. Badanie mikoflory cyst *Heterodera avenae* i *Globodera rostochiensis*. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 323: 121–125.
- [8] Banaszak H., Wronkowska H., Cyranowicz H., Koba M. 1990. Grzyby występujące w cystach mątwika burakowego podczas uprawy buraka cukrowego w dwuletnich rotacjach. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 391: 15–23.
- [9] Burnsall L. A., Tribe H. T. 1974. Fungal parasitism in cysts of *Heterodera*. II. Egg parasites of *Heterodera schachtii*. *Transactions of the British Mycological Society* 62: 595–601.
- [10] Dobosz R. 1999. Stopień pasożytowania jaj przez grzyby w populacjach mątwika burakowego w Wielkopolsce. *Postępy w Ochronie Roślin* 39: 475–476.
- [11] Janowicz K., Mazurkiewicz-Zapałowicz K., Wronkowska H. 1997. Rola grzybów w ograniczaniu populacji nicieni. *Postępy w Ochronie Roślin* 37: 224–228.
- [12] Morgan-Jones G., Rodríguez-Kábana R. 1986. Fungi associated with cysts of potato cyst nematodes in Peru. *Nematropica* 16: 21–31.
- [13] Sosnowska D. 2000. Nicieniobójcze grzyby w biologicznym zwalczaniu fitopatogennych nicieni. *Ochrona Roślin* 7: 36–37.
- [14] Sosnowska D., Banaszak H. 1998. Występowanie pasożytniczych grzybów w populacji mątwika burakowego (*Heterodera schachtii* Schmidt) w rejonie Torunia. *Postępy w Ochronie Roślin* 38: 455–458.
- [15] Ketudat U. 1969. The effects of some soil-borne fungi on the sex ratio of *Heterodera rostochiensis* on tomato. *Nematologica* 15: 229–233.
- [16] Kerry B. R. 1984. Nematophagus fungi and the regulation of nematode populations in soil. *Helminthology Abstract Ser. B Plant Nematology* 53: 1–14.
- [17] Kerry B. R. 1988. Fungal parasites of cyst nematodes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24: 293–305.
- [18] Janowicz K., Mazurkiewicz-Zapałowicz K., Kaup G., Kuźna-Grygiel W. 2004. Effect of host plant and saprophytic soil fungi on population size of *Globodera rostochiensis* (Woll.) Behrens. *Russian Journal of Nematology* 12: 1–7.
- [19] Goday G., Rodríguez-Kábana R., Morgan-Jones G. 1983. Fungal parasites of *Meloidogyne arenaria* eggs in Alabama soil. *Nematropica* 13: 201–213.
- [20] Sosnowska D. 2003. Możliwości zastosowania *Pochonia chlamydosporia* (Goddard) Zare et Gams oraz *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samson w biologicznym zwalczaniu mątwika burakowego (*Heterodera schachtii* Schmidt) i guzaków korzeniowych (*Meloidogyne* spp.). Rozprawy Naukowe zeszyt 9. Instytut Ochrony Roślin, Poznań.
- [21] Jatala P., Kaltenbach M., Bocangel M., Devaux A. J., Campos R. 1980. Field application of *Paecilomyces lilacinus* for controlling *Meloidogyne incognita* on potatoes. *Journal of Nematology* 12: 226.
- [22] Morgan-Jones G., White J. F., Rodríguez-Kábana R. 1984. Fungal parasites of *Meloidogyne incognita* in an Alabama soyabean field soil. *Nematropica* 14: 93–96.
- [23] Hewlett T. E., Dickson D. W., Mitchell D. J. 1988. Evolution of *Paecilomyces lilacinus* as a biocontrol agent of *Meloidogyne javanica* on tobacco. *Journal of Nematology* 20: 578–584.
- [24] Taylor C. E. 1990. Nematode interactions with other pathogens. *Annals of Applied Biology* 116: 405–416.
- [25] Goswami B. K., Rumpfenhorst H. J. 1978. Association of an unknown fungus with potato cyst – nematodes, *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Nematologica* 24: 251–256.
- [26] Kondakova E.I. 1976. Griby razvivajuščiesâ v cystach nematod roda *Heterodera* Schmidt. *Mikologia i Fitopatologia* 10: 172–176.
- [27] Wronkowska H., Janowicz K. 1988. Wpływ grzybów wyizolowanych z cyst mątwika ziemniaczanego (*Globodera rostochiensis* Woll.) na tego nicienia w badaniach *in vitro*. *Acta Academiae Agriculturae ac Technicae Olstenensis, Agricultura* 47: 92–99.
- [28] Powell N. T. 1971. Interactions between nematodes and fungi in disease complexes. *Annual Review of Phytopathology* 9: 253–274.
- [29] Willcox J., Tribe H. T. 1974. Fungal parasitism in cysts of *Heterodera*. Part I. Preliminary investigations. *Transactions of the British Mycological Society* 62: 585–594.
- [30] Decker H. 1980. Zur Populationsentwicklung der Kartoffelzystenälchens (*Globodera rostochiensis*) Wollenweber, 1923 (Behrens, 1975) und zum Ertragerverlauf in einem langjährigen Kartoffelmonokulturversuch bei organischer und mineralischer Dünung. *Archiv für Phytopathologie und Pflanzenschutz* (Berlin) 17: 105–113.
- [31] Rössner J. 1986. Parasitism of *Globodera rosto-*

- chiensis* by nematophagus fungi. *Revue der Nematologie* 9: 307–308.
- [32] Rössner J. 1987. Pilze als Antagonisten von *Globodera rostochiensis*. *Nematologica* 33: 106–118.
- [33] Rössner J. 1988. Effect of moisture on fungal parasitism of *Globodera rostochiensis*. Materials of XIXth International Nematology Symposium. 7–13.08.1988, Uppsala: 66.
- [34] Barron G. L. 1977. The nematode-destroying fungi. Canadian Biological Publications Ltd, Canada.
- [35] Janowicz K. 1990. Wzajemne oddziaływanie nicieni *Ditylenchus destructor* i *Globodera rostochiensis* oraz grzybów pasożytujących na ziemniaku. Rozprawy Naukowe nr 130. Wydawnictwo Naukowe Akademii Rolniczej w Szczecinie.
- [36] Chen S. Y., Dickson D. W., Mitchell D.J. 2000. Viability of *Heterodera glycines* exposed to fungal filtrates. *Journal of Nematology* 32: 190–197.
- [37] Mazurkiewicz-Zapałowicz K. 2002. Reakcje ziemniaka na *Globodera rostochiensis* (Woll.) Behrens (Nematoda: Heteroderidae) i wybrane mikroorganizmy środowiska glebowego. Rozprawy Naukowe nr 207. Wydawnictwo Naukowe Akademii Rolniczej w Szczecinie.
- [38] Mazurkiewicz-Zapałowicz K., Janowicz K., Kuźna-Grygiel W. 1999. Influence of excretions of chosen *Penicillium* species on the population of *Globodera rostochiensis*. *Acta Mycologica* 34: 289–297.
- [39] Robinson M. P., Atkinson H. J., Perry R. N. 1985. The effect of delayed emergence on infectivity of juveniles of the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. *Nematologica* 31: 171–178.
- [40] Holz R. A., Troth K., Atkinson H. J. 1999. The influence of potato cultivar on lipid content and fecundity of Bolivian and British populations of *Globodera rostochiensis*. *Journal of Nematology* 31: 357–366.
- [41] Dahiya J. S., Singh D. P. 1985. Inhibitory effects of *Aspergillus niger* culture filtrate on mortality and hatching of larvae of *Meloidogyne* spp. *Plant Soil* 86: 145–146.
- [42] Ciancio A., Logrieco A., Lamberti F., Bottalico A. 1988. Nematicidal effects of some *Fusarium* toxins. *Nematologia Mediterranea* 16: 137–138.
- [43] Ali A. H. H. 1989. The effect of culture filtrates of *Rhizoctonia solani* and *Sclerotium rolfsii* on hatching and juvenile mortality of *Meloidogyne javanica*. *Japanese Journal of Nematology* 18: 36–38.
- [44] Jayaprakash A., Rao Y. S. 1984. Cyst nematode, *Heterodera oryzaicola* and seedling blight fungus *Sclerotium rolfsii* disease complex in rice. *Indian Journal of Nematology* 14: 58–59.
- [45] Ryan N. A., Duffy E. M., Cassells A. C., Jones P. W. 2000. The effect of micorrhizal fungi on the hatch of potato cyst nematodes. *Applied Soil Ecology* 15: 233–240.
- [46] Malec K., Stefan K., Malinowska E. 1993. Dynamika wychodzenia larw mątwika ziemniaczanego (*Globodera rostochiensis*, patotyp RO₁) z cyst do gleby pod wpływem ziemniaka w warunkach szklarniowych. *Biuletyn Instytutu Ziemniaka* 42: 107–112.
- [47] Banaszak H. 1996. Hamowanie wylęgu larw *Heterodera schachtii* Schm. przez herbicydy stosowane w uprawie buraka cukrowego. Tezy do referatów i komunikatów na XXXVI Sesję Naukową IOR. 8–9.02.1996, Poznań: 26.
- [48] Jarowaja N. 1971. *Dactylella inquisitor* sp. nov. – a new nematode – strangulating fungus. *Acta Mycologica* 7: 3–6.
- [49] Jarowaja N. 1970. Rodzaj *Arthrobotrys* Corda. *Acta Mycologica* 2: 337–406.
- [50] Den Belder E., Jansen E. 1994. Capture of plant-parasitic nematodes by an adhesive hyphae forming isolate of *Arthrobotrys oligospora* and some other nematode-trapping fungi. *Nematologica* 40: 423–437.
- [51] Jaffee B. A., Muldoon A. E. 1995. Susceptibility of root-knot and cyst nematodes to the nematode-trapping fungi *Monacrosporium elliposporum* and *M. cionopagum*. *Soil Biology and Biochemistry* 27: 1083–1090.
- [52] Cayrol J. C., Frankowski J. P. 1980. New information on the nematophagous fungus *Arthrobotrys irregularis* (Royal 350). *Revue Horticulture* 203: 33–38.
- [53] Jatala P. 1986. Biological control of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology* 24: 453–489.
- [54] Neethling D. 2002. The commercialisation of *Paecilomyces lilacinus* as an agent for the control of plant-parasitic nematodes. *Nematology* 4: 152.
- [55] Crump D. H. 2002. Biocontrol – a route to market. *Nematology* 4: 152.

Wpłynęło 27 czerwca 2008

Zaakceptowano 5 października 2008