

GRZYBY Z RODZAJU *VERTICILLIUM* POWODUJĄCE WIĘDNIĘCIE ROŚLIN ZIEMNIAKA (*SOLANUM TUBEROSUM* L.)

mgr inż. Sylwester Sobkowiak, mgr inż. Emil Stefańczyk, dr hab. Jadwiga Śliwka
IHAR – PIB, Pracownia Badania Odporności Ziemniaka na Grzyby i Bakterie
w Młochowie, ul. Platanowa 19, 05-831 Młochów, e-mail: s.sobkowiak@ihar.edu.pl

Streszczenie

W regionach świata o umiarkowanym klimacie straty w uprawach ziemniaka powodują gatunki *Verticillium dahliae* i *V. albo-atrum*. W warunkach sprzyjających więdnieniu straty mogą wynosić nawet 30-50% plonu. Do tej pory tylko sporadycznie zajmowano się problemem występowania wercyciliozy ziemniaka w Polsce. Badania na świecie skupiały się wokół diagnozowania, identyfikacji i oceny szkodliwości patogenów z rodzaju *Verticillium* w stosunku do ziemniaka. Poszukiwano także źródeł odporności na *Verticillium* sp. Należy zwrócić większą uwagę na tę chorobę, nie zawsze się ujawniającą, zwłaszcza w korzystnych dla ziemniaka warunkach klimatyczno-glebowych. W zmieniającym się klimacie, kiedy rośnie prawdopodobieństwo niedoborów wody i wyższych temperatur, znaczenie wercyciliozy może wzrosnąć.

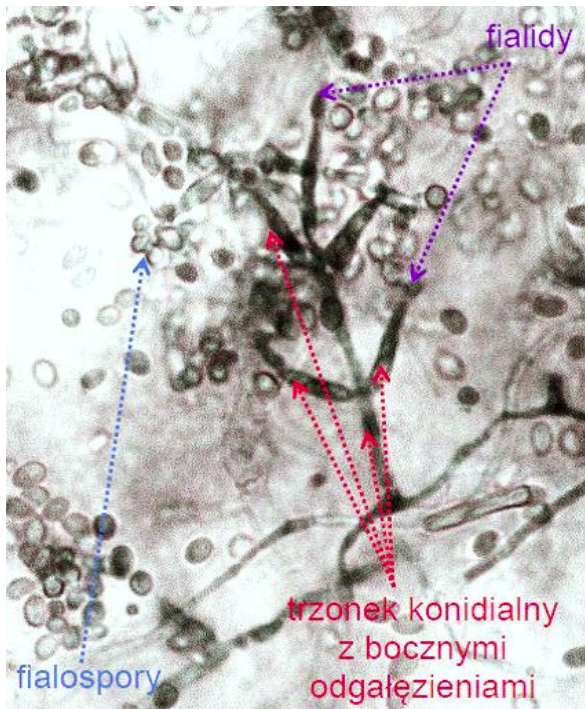
Słowa kluczowe: patogeniczność, *Verticillium albo-atrum*, *V. dahliae*, wercycilioza, więdnienie roślin, ziemniak

Ziemniak uprawny (*Solanum tuberosum* L.) jest bardzo podatny na porażenie przez grzyby z rodzaju *Verticillium*. Grzyby powodujące wercyciliozę są typowymi polifagami, atakującymi wiele gatunków roślin. Oprócz ziemniaka do roślin podatnych na te patogeny należą rośliny uprawne (dynia, kalafior, kapusta, lucerna, malina, ogórek, pomidor, rabarbar, szpinak, truskawka, winorośl), krzewy i drzewa owocowe (agrest, brzoskwinia, morela, pigwa, porzeczką, śliwa, wiśnia) oraz zioła i chwasty (chaber, mlecz zwyczajny, psianka, rumian, starzec, tasznik). Znane są również rośliny tolerujące wercyciliozę, do których należą komosa biała, szarłat i przymiotno. Przebieg infekcji jest u nich łagodny, ale na ich korzeniach grzyb wytwarza mikrosklerocja, czyli formy przetrwalne patogenu. Rośliny odporne na porażenie to m.in. trawy, zboża, cebula, seler, marchew, fasola i groch.

Badania molekularne przyczyniły się do zakwalifikowania grzybów z rodzaju *Verticillium* do królestwa *Fungi*, gromady *Ascomycota*, klasy *Sordariomycetes*, podklasy *Hypocreomycetidae* w systemie *Hypocrea-*

les, rodziny *Incertae sedis*. Rodzaj *Verticillium*, zawierający 51 gatunków, ogólnie podzielono na trzy grupy ekologiczne: 1. patogeny grzybów, 2. patogeny owadów (Zare, Gams 2001) oraz 3. patogeny roślin, które mogą także odżywiać się saprofitycznie w razie braku gospodarza (Barbara, Clewes 2003). Gatunki z rodzaju *Verticillium* należące do grup owadobójczych i grzybobójczych umieszczono w nowym rodzaju *Lecanicillium*.

Verticillium spp. wytwarza wysmukłe i proste trzonki konidialne (Kochman 1986; Berlinger, Powelson 2000). Wzdłuż nich tworzą się okółkowo ułożone odgałęzienia. Konidia (fialospory) powstają we fialidach zarówno na szczycie trzonka, jak i na jego bocznych odgałęzieniach (fot. 1). Konidia są jednokomórkowe, bezbarwne, jajowate lub elipsoidalne, przeważnie zlepione śluzem po kilka razem w główki. Połączone w ten sposób łatwo się rozdzielają w wodzie (Kochman 1986).



Fot. 1. Zdjęcie mikroskopowe strzępki konidiotwórczej izolatu M-116 *Verticillium luteoalbum* uzyskanego z bulwy odmiany Irga 27 lutego 2012 roku, pochodzącej z pola doświadczalnego IHAR – PIB w Młochowie. Identyfikację gatunku *V. luteoalbum* oparto na metodzie analizy jądrowych sekwencji rDNA ITS (White i in. 1990) – fot. S. Sobkowiak, E. Stefańczyk

Gatunki z rodzaju *Verticillium* powodujące wędnięcie roślin ziemniaka

Verticillium dahliae i *V. albo-atrum* są podobnie zbudowane z wyjątkiem tego, że *V. dahliae* wytwarza mikrosklerocjum, jako formę przetrwalnikową w postaci splotu komórek o pogrubionych ścianach, i w takiej formie może przetrwać w glebie wiele lat, natomiast *V. albo-atrum* wytwarza formę przetrwalnikową w postaci ciemnej i luźnej grzybni o pogrubionych ścianach (Kochman 1986; Berlinger, Powelson 2000). Mikrosklerocjum jest formą przetrwalnikową w postaci niewielkich grubościennych struktur barwy czarnej, która powstaje w żywej lub zamierającej tkance roślin. Z mikrosklerocjów rozwija się zarodnikująca grzybnia, stanowiąca główne źródło infekcji pierwotnej. Gatunki *V. dahliae* i *V. albo-atrum* są trudne do zidentyfikowania w glebie i, przeżywając w niej, mogą zakażać wiele gatunków roślin.

Do najbardziej znanych gatunków *Verticillium* przyczyniających się do wędnięcia ponad 400 gatunków roślin należą *V. dahliae*,

V. albo-atrum i *V. longisporum* (Berlinger, Powelson 2000). Tylko *V. dahliae* i *V. albo-atrum* powodują straty w uprawach ziemniaka w regionach świata o umiarkowanym klimacie.

Wercilioza nie jest chorobą nową, gdyż już w roku 1870, w Niemczech, po raz pierwszy zidentyfikowano *V. albo-atrum* na ziemniaku, a McKay (1921) w swoim opracowaniu poinformował o szerokim jego rozpowszechnieniu w stanie Oregon. Występowanie tego patogenu odnotowano w kilku stanach Ameryki Północnej oraz w Kanadzie (Ayers, Robinson 1953). Atakuje on również ponad 300 innych gatunków roślin i jako saprofit może się utrzymywać w glebie przez ponad 15 lat.

Oprócz tych najbardziej znanych gatunków chorobotwórczych roślin, jak *V. dahliae* i *V. albo-atrum*, do rodzaju *Verticillium* zaliczane są jeszcze inne, np. *V. tricorpus*, *V. nigrescens*, *V. nubilum* i *V. theobromae* (Barbara, Clewes 2003).



Fot. 2. Przekrój podłużny bulw odmiany Irga zakażanych w części stolonowej *Verticillium luteoalbum* i inkubowanych przez 6 tygodni w temperaturze 16°C (fot. S. Sobkowiak)

Nie wszystkie gatunki *Verticillium* są w równym stopniu patogeniczne. Wykonano jednoczesne zakażenie karczocha i sałaty dwoma gatunkami – *V. tricorpus* razem z *V. dahliae* – oraz zakażenie ziemniaka *V. tricorpus* z *V. dahliae* lub z *V. albo-atrum*. Użycie do zakażeń jednocześnie dwóch gatunków *Verticillium* powodowało mniejsze wędnięcie ww. roślin, niż gdy *V. dahliae* lub *V. albo-atrum* były użyte do zakażeń pojedynczo (Qin i in. 2008, Robinson i in. 2007). W

oddziale IHAR – PIB w Młochowie w 2013 r. z bulwy odmiany Irga uzyskano izolat M-116 *V. luteoalbum*. Dla oceny patogeniczności tego izolatu zakażano bulwy odmiany Irga w części stolonowej, czyli tę samą odmianę, z której wyizolowano grzyb. W czasie 6-tygodniowej inkubacji w temperaturze 16°C *V. luteoalbum* nie zainfekowało wiązek przewodzących bulw (fot. 2).

Występowanie choroby, objawy porażenia i szkodliwość

Straty powodowane przez *Verticillium* spp. w uprawach ziemniaka mogą sięgać 30-50%, ale na ogół nie przekraczają 10-15% (Powelson, Rowe 1993; Rowe i in. 1987; Rowe, Powelson 2002), podczas gdy straty np. porażonej plantacji sałaty mogą dochodzić nawet do 100% (Subbarao i in. 1997).

Do zakażenia nadziemnych części roślin żywicielskich dochodzi na ogół w miejscu zetknięcia się z glebą, natomiast korzeni – najłatwiej przez włósniki, korzenie uszkodzone przez nicienie występujące w glebie lub w miejscach zranionych w wyniku zabiegów agrotechnicznych. W początkowym stadium infekcji patogen wnika do korzeni, po czym przemieszcza się do naczyń rośliny. Strzępki grzybnicy przechodzą przez kilka warstw komórek kory pierwotnej, endodermi i okólnicy (Flentje 1965), a następnie rozrastają się w naczyniach, co uniemożliwia roślinom pobieranie wody. Nekroza tkanki naczyniowej przyczynia się do powstawania zgorzeli, prowadzącej do wędnięcia i ostatecznie do zamierania roślin.

Rośliny ziemniaka zainfekowane przez *Verticillium* są bardzo wrażliwe na niedobór wody w glebie. Objawy wędnięcia zwykle pojawiają się w najcieplejszej porze dnia, na dolnych, najstarszych liściach. W nocy liście odzyskują turgor. Krawędzie liści i powierzchnia między żyłkami żółkną i brązowieją. Zmiany te mogą się powiększać aż do całkowitego zbrązowienia i zaschnięcia liści, po czym gwałtownie zamierają całe rośliny, zwłaszcza przy niedoborze wody. Na zasychających liściach objawy kształtem przypominają literę V, co jest najlepiej widoczne na liściach pomidora (Miller i in. 2001). Charakterystyczne jest to, że porażone rośliny występują w grupach.

Objawy porażenia *Verticillium* są podobne do tych, które wywołują grzyby z rodzaju *Fusarium*, z tą różnicą że fuzaryjnemu wędnięciu towarzyszą ciemne smugi, które szybko postępują w kierunku wierzchołka wzrostu.

Patogen również może zainfekować bulwy, co objawia się odbarwieniem naczyń transportujących wodę i powstawaniem na przekroju charakterystycznych pierścieni (Miller i in. 2001). Odbarwienie wiązek przewodzących bulw niektórych odmian ziemniaka przyczynia się do pogorszenia ich jakości konsumpcyjnej, a tym samym do spadku wartości handlowej.

Warunki sprzyjające wędnięciu roślin ziemniaka

Verticillium spp. rozprzestrzenia się z zainfekowanych bulw na inne stanowiska z glebą i resztkami po wykopkach, przez narzędzia i maszyny rolnicze. Choroba może też występować w formie latentnej, bez wyraźnych objawów, i ujawniać się dopiero w okresie upalnej pogody.

Najkorzystniejsza temperatura gleby dla rozwoju *V. albo-atrum* wynosi 18-24°C (Miller i in. 2001), a *V. dahliae* osiąga największą aktywność przy temperaturze gleby 24-28°C. Infekcji i rozprzestrzenianiu się *Verticillium* spp. często sprzyja nawadnianie roślin i opady oraz zakres temperatur 21-27°C (Berlanger, Powelson 2000). Natomiast według Sturza i Clarka (2007) nasileniu choroby sprzyja raczej sucha letnia aura i temperatura 21-28°C.

Niektóre odmiany ziemniaka odporne na *Verticillium* mogą wędnąć, jeśli w glebie pojawia się liczna populacja nicieni (Riedel i in. 1985; Rowe i in. 1985, 1987). *Verticillium* często tworzy kompleksy chorobowe z bakterią *Pectobacterium* spp. (dawniej *Erwinia* spp.), która przyczynia się do powstawania mokrej zgnilizny bulw i czarnej nóżki podstawy łodygi ziemniaka i wraz z korzeniami uszkodzonymi przez nicienie doprowadza do syndromu wczesnego zamierania roślin (Sturz, Clark 2007).

Botseas i Rowe (1994) badali różnice patogeniczności między dwoma izolatami *V. dahliae* w stosunku do wrażliwej odmiany Superior, w kombinacji z użyciem nicieni *Pratylenchus penetrans* uszkadzających

korzenie oraz bez nich. Stwierdzono, że w obecności nicieni jeden z izolatów powodował istotnie silniejsze porażenie ziemniaka i niższy plon bulw. Natomiast w wariacie bez użycia nicieni do uszkodzeń korzeni nie stwierdzono różnic między izolatami.

Zapobieganie więdnieniu ziemniaka powodowanemu przez *Verticillium* spp.

Zapobieganiu werciliozie ziemniaka sprzyja usuwanie lub niszczenie zarażonego materiału roślinnego po zbiorze. Ziemniak powinien być uprawiany na tym samym polu nie częściej niż co 4-6 lat. Do sadzenia należy używać zdrowych sadzeniaków i dbać o to, by na plantacjach nie było chwastów, które są żywicielami tego patogenu. Nawożenie, szczególnie azotem, fosforem i potasem, powinno być dostosowane do potrzeb roślin. Nadmiar azotu zwiększa wrażliwość roślin na porażenie przez *Verticillium* spp. (Berlanger, Powelson 2000). Nawozy fosforowe i potasowe z kolei wzmagają odporność ziemniaka na ten patogen. Występowaniu werciliozy sprzyjają lekkie gleby o złej strukturze, słabe warunki świetlne, niedostateczna zawartość wapnia i pH poniżej 6.

Bulwy przed sadzeniem można zaprawiać roztworem benzimidazoli. Zabieg ten zapobiega infekcjom w pierwszym okresie po posadzeniu, a ponadto sprzyja dobremu ukorzenieniu się roślin. Dostępne na rynku fumiganty do chemicznego odkażania gleby mogą zmniejszyć liczbę kolonii grzyba w glebie nawet o 80%. Dobrym środkiem grzybobójczym jest Basamid 97 GR, który na rynku pojawia się w formie granulatu i jest przeznaczony do kompleksowego odkażania gleby, jak również do zwalczania sprawców chorób żyjących w glebie. Pod wpływem wilgoci środek rozkłada się, wydzielając produkty gazowe, np. metyloctocyanian. Przydatny w ochronie ziemniaka może być również preparat zawierający grzyby antagoniczne, takie jak *Trichoderma harzianum* i *T. viridae*. Nie ma jednak jednej strategii umożliwiającej zwalczanie tego patogenu i raczej połączenie kilku metod może dać pozytywnie efekty.

Patogeniczność *Verticillium* spp. oraz ich identyfikacja

Verticillium można zidentyfikować na przekroju podłużnym łodygi, blisko ziemi, gdy grzybnia w zainfekowanych naczyniach rozwija się i są widoczne jasnobrązowe przebarwienia. Tkanki ziemniaka zaatakowane przez *Verticillium* spp. pozostają twarde, w przeciwieństwie do tkanek zaatakowanych np. przez *Clavibacter michiganensis*, które stają się miękkie.

Do identyfikacji izolatów z rodzaju *Verticillium* stosuje się zarówno metodę standardową, jak i metody molekularne. W 1983 r. Puhalla i Hummel stwierdzili występowanie grup zgodności wegetatywnej *V. dahliae*. W wypadku patogenów, które na sztucznych pożywkach nie rozmnażają się płciowo, użyteczną metodą różnicowania izolatów jest test zgodności wegetatywnej (VCGs – vegetative compatibility groups), zastępujący identyfikację ras i polegający na skrzyżowaniu ocenianego izolatu z opracowanymi wcześniej testerami zgodności wegetatywnej *V. dahliae* (Rataj-Guranowska 2006). Utworzone mutanty, pozbawione allomelaniny, wytwarzają białe i brązowe mikrosklerocja. O zgodności wegetatywnej świadczyły czarne mikrosklerocja, utworzone między parą mutantów pozbawionych barwników (Rataj-Guranowska 2010).

Z kolei Joaquim i Rowe (1990) użyli mutantów *nit* indukowanych na ubogiej pożywce, wzbogaconej 1,5-proc. chloranem potasu, z dodatkiem azotanu jako jedyne źródła azotu, który nie mógł być wykorzystywany w rozwoju mutantów. Na tak sporządzonej pożywce mutanty rozwijały się bardzo słabo, a grzybnia była ledwie widoczna. Zgodność wegetatywną określono dopiero po skojarzeniu pary mutantów *nit*, które tworzyły heterokarion (dwa genetycznie różne jądra) w postaci dobrze rozwiniętej grzybni na granicy stykających się kolonii (Rataj-Guranowska 2010).

Opisano 6 głównych grup izolatów *V. dahliae* według przynależności wegetatywnej – od VCG1 do VCG6 (Bhat i in. 2003, Jiménez-Díaz i in. 2006). Szczepy VCG1, VCG2 i VCG4 są polifagiczne. Wszystkie wykazują szeroki zakres wirulencji i zróżnicowaną agresywność. Campbell i Madden (1990) wykazali, że izolaty należące do podgrupy

VCG4A są bardziej wirulentne w stosunku do ziemniaka niż inne grupy. Izolaty, które były bardzo zjadliwe w stosunku do roślin ziemniaka z korzeniami uszkodzonymi przez *Pratylenchus penetrans* należały również do podgrupy VCG4A. Natomiast podgrupa VCG2A *V. dahliae* była istotnie bardziej agresywna wobec ziemniaka niż podgrupa VCG2B (Tsrer i in. 2001). Rataj-Guranowska (2006) oceniła zgodność wegetatywną 31 izolatów *V. dahliae* występujących w Europie i pochodzących z różnych roślin, w tym również z ziemniaka. Wykazała ograniczoną różnorodność VCG w Europie. Wykryto tylko dwie grupy: VCG2 (podgrupy VCG2A i VCG2B) i VCG4 (podgrupy VCG4A i VCG4B).

W krajach o umiarkowanym klimacie zaobserwowano zjawisko „podażania” grupy wegetatywnej VCG4 *V. dahliae* za ziemniakiem w uprawach, w których jest on rośliną dominującą. Zjawisko to stwierdzono wcześniej w Holandii wśród izolatów *V. dahliae*, gdzie gospodarzami były drzewa oraz rośliny zielne, a ziemniak był uprawiany na wszystkich polach (Hiemstra, Rataj-Guranowska 2003). Występują zatem grupy zgodności wegetatywnej związanej nie z danym gatunkiem rośliny, ale z historią pola. Ziemniaki były uprawiane w Holandii na całym obszarze i dlatego dominuje tam grupa VCG4, „rozprowadzona” z ziemniakiem.

Wybrane zagadnienia z badań odporności ziemniaka na *Verticillium* spp.

Już w latach 50. ubiegłego stulecia w Ameryce Północnej podjęto ocenę odporności odmian ziemniaka na wercyciliozę, wysadzając bulwy do kontaminowanej gleby, w której były w roku poprzednim uprawiane odmiany wrażliwe (Ayers 1952). Wysoką odpornością odznaczały się linia F4328 i odmiana Homa. Wszystkie inne odmiany charakteryzowały się wysoką i umiarkowaną podatnością na inokulum glebowe zawierające *Verticillium* spp. Odmiany wrażliwe, w których bulwach łatwo gromadziła się grzybnia, były źródłem kontaminowania gleby. Były to Irish Cobbler, Sebago i Chippewa oraz linie F458 i F426.

W 1993 r. w Presque Isle w stanie Maine w USA bezpośrednio przed sadzeniem potraktowano bulwy ziemniaka mieszaniną

konidiów *V. albo-atrum* i *V. dahliae* o koncentracji 10^9 w 1 ml (Goth i in. 1994). Obniżenie plonu klonu BO169-56 oraz odmian Russette i Superior w stosunku do wariantu kontrolnego wynosiło odpowiednio 15, 27 i 62%, wskazując na podwyższoną odporność BO169-56. Wprowadzenie genu kodującego peptyd defensynę (*defensin*) może się przyczynić do wzrostu odporności ziemniaka na ten patogen (Gao i in. 2000, Marczewski 2008). Podjęto także próby zwiększenia odporności ziemniaka na *Verticillium* spp. polegające na wprowadzaniu do *Solanum tuberosum* genomu z dzikiego gatunku *S. comersonii* na drodze fuzji protoplastów (Bastia i in. 2000).

W doświadczeniu Arbogasta i innych (1999) w latach 1996 i 1997 wysadzono do zakażonej przez *V. dahliae* gleby 6 odmian ziemniaka, po czym w okresie wegetacji podlewano trzema dawkami wody, a następnie oceniono ich odporność na podstawie krzywej starzenia (wędniecia) roślin (RAU-SPC). Odporność odmian Katahdin i Ranger Russet nie była całkowita, choć była istotnie wyższa od odporności pozostałych odmian po zakażeniu fialosporami w 2 stężeniach w inokulum. Najbardziej na niedobór wody reagowały zakażone przez *V. dahliae* odmiany Russet Burbank i Shepody oraz Viking w roku 1996.

Wrażliwość roślin w dużym stopniu zależy od ilości czynnika infekcyjnego (tzw. potencjału inokulacyjnego). W Norwegii wyróżniono odmiany ziemniaka odporne na *Verticillium* spp. (Abnaki, Century Russet, Desirée, Elba, Gemchip, Ranger Russet, Reddale, Rideau, Russette i Targhee) lub częściowo odporne (Allegany, Atlantic, Centennial, Russet, Frontier Russet, Hampton, Katahdin, Maine Chip, Monona, Norchip, Northing Russet, Portage, Prestile, Russet Burbank, Russet Nugget) i wykazano, że duża koncentracja patogenu w glebie przyczynia się do wędniecia roślin (Berlanger, Powelson 2000). Nagromadzeniu się patogenu w glebie sprzyja uprawa odmian podatnych na wercyciliozę.

Bae i inni (2007) inokulowali średnio odporną odmianę Ranger Russet i bardzo wrażliwą odmianę Russet Norkotah za pomocą fialospor bardzo agresywnego izolatu *V. dahliae*, po czym w odstępach 2-tygo-

dniowych, przez 10 tygodni, przeprowadzali pomiary ilościowe dynamiki kolonizacji łodyg przez ten patogen przy użyciu techniki qRT-PCR (quantitative Real-Time Polymerase Chain Reaction). Współczynnik porażenia podstawy i wierzchołka łodygi był istotnie mniejszy w odmianie średnio odpornej niż w odmianie wrażliwej, we wszystkich 5 terminach oceny. W obydwu odmianach patogen był identyfikowany u podstawy łodygi ziemniaka już w drugim tygodniu po inokulacji. Wierzchołek łodygi wrażliwej Russet Norkotah był zainfekowany w czwartym tygodniu, natomiast u średnio odpornej Ranger Russet organ ten został zainfekowany dopiero w szóstym tygodniu.

W Stanach Zjednoczonych badano odporność na agresywny izolat *V. dahliae* linii ziemniaka otrzymanych w wyniku 36 krzyżowań (Hoyos i in. 1993). Ośmiotygodniowe siewki zakażano, umieszczając w glebie wokół korzeni każdej rośliny 5 ml inokulum składającego się z fialospor o gęstości 10^7 oraz mikrosklerocjów o gęstości 10^4 /ml. Ilość *V. dahliae* w wiązkach przewodzących była oceniana w 100. dniu po sadzeniu po oznaczeniu liczby pojedynczych komórek, w tym wypadku fialospor, z których powstały kolonie (CFU = colony forming unit). Średnia kolonizacja wiązek przewodzących dla wszystkich linii wynosiła 2,3 CFU/ml w porównaniu z odporną odmianą Reddale = 1,3 CFU/ml oraz odmianą podatną Kennebec 3,7 CFU/ml.

Podsumowanie

Jednym z ważniejszych problemów w uprawie ziemniaka jest pojawianie się patogenów, które przyczyniają się do powstawania różnorodnych chorób. Jedną z nich jest wędnięcie roślin powodowane przez *Verticillium* spp. Omawiana praca zawiera przegląd badań tej groźnej choroby. Niewiele wiadomo o odporności na werciliozę polskich odmian, gdyż do tej pory tylko sporadycznie zajmowano się problemem występowania tej choroby ziemniaka w Polsce.

Verticillium albo-atrum jest znane od drugiej połowy XIX wieku, kiedy to po raz pierwszy zidentyfikowano ten patogen na ziemniaku w Niemczech. Od tamtej pory przeprowadzono wiele badań w świecie, m.in. nad występowaniem, etiologią i epidemiolo-

gią patogenów z rodzaju *Verticillium* oraz ich szkodliwością w stosunku do ziemniaka. Wiele prac obejmowało zagadnienia ochrony ziemniaka oraz jego odporności na *Verticillium* spp. Obecne prace wykorzystują techniki molekularne pozwalające scharakteryzować szczegółowo gatunki *Verticillium* oraz ich populacje. Reasumując, powinno się zwrócić większą uwagę na tę chorobę, nie zawsze się ujawniającą, zwłaszcza w korzystnych dla ziemniaka warunkach klimatyczno-glebowych. W zmieniającym się i niestabilnym klimacie, kiedy rośnie prawdopodobieństwo wystąpienia niedoborów wody i wyższych temperatur, znaczenie werciliozy może także wzrosnąć.

Literatura

1. **Ayers G. W. 1952.** Studies on *Verticillium* wilt of potatoes. – Am. Potato J. 29: 201-206;
2. **Ayers G. W., Robinson D. B. 1953.** *Verticillium* wilt of potatoes and its control. Dept. of Agr., Ottawa, Canada, Publication 888: 1-6;
3. **Arbogast M., Powelson M. L., Cappaert M. R., Watrud L. S. 1999.** Response of six potato cultivars to amount of applied water and *Verticillium dahliae*. – Phytopathology 89: 782-788;
4. **Bae J., Atallah Z. K., Jansky S. H., Rouse D. I., Stevenson W. R. 2007.** Colonization dynamics and spatial progression of *Verticillium dahliae* in individual stems of two potato cultivars with differing responses to potato early dying. – Plant Dis. 91: 1137-1141;
5. **Barbara D. J., Clewes E. 2003.** Plant pathogenic *Verticillium* species: how many of them are there? – Mol. Plant Pathol. 4 (4): 297-305;
6. **Bastia T., Carotenuto N., Basile B., Zoia A., Cardi T. 2000.** Induction of novel organelle DNA variation and transfer of resistance to frost and *Verticillium* wilt in *Solanum tuberosum* through somatic hybridization with 1EBN *S. commersonii*. – Euphytica 116: 1-10;
7. **Berlanger I., Powelson M. L. 2000.** *Verticillium* wilt. The Plant Health Instructor. DOI: 10.1094/PHI-I-PHI-I-2000-0801-01;
8. **Bhat R. G., Smith R. F., Koike S. T., Wu B. M., Subbarao K. V. 2003.** Characterization of *Verticillium dahliae* isolates and wilt epidemics of pepper. – Plant Dis. 87: 789-797;
9. **Botseas D. D., Rowe R. C. 1994.** Development of potato early dying in response to infection by two pathotypes of *Verticillium dahliae* and co-infection by *Pratylenchus penetrans*. – Ecol. and Epidemiol. 84 (3): 275-282;
10. **Campbell W. P., Madden L. V. 1990.** Introduction to Plant Disease Epidemiology. John Wiley & Sons, New York;
11. **Flentje N. T. 1965.** Pathogenesis by soil Fungi. Ekologi of soil-borne plants pathogens. Univ. Calif. Press, Berkeley, Los

- Angeles; **12. Gao A. G., Hakimi S. M., Mittanck C. A., Wu Y., Woerner B. M., Stark D. M., Shah D. M., Liang J., Rommens C. M. T. 2000.** Fungal pathogen protection in potato by expression of a plant defensive peptide. – *Nature Biotech.* 18: 1307-1310; **13. Goth R. W., Haynes K. G., Wilson D. R. 1994.** *Verticillium* wilt resistant germplasm: release of Russet clone B0169-56. – *Am. Potato J.* 71: 735-742; **14. Hiemstra J. A., Rataj-Guranowska M. 2003.** Vegetative compatibility groups in *Verticillium dahliae* isolates from The Netherlands as compared to VCG diversity in Europe and in the USA. – *Eur. J. Plant Pathol.* 109: 827-839; **15. Hoyos G. P., Lauer F. I., Anderson N. A. 1993.** *Verticillium* wilt resistance in a potato breeding program. – *Am. Potato J.* 70: 535-541; **16. Joaquim T. R., Rowe R. C. 1990.** Reassessment of vegetative compatibility relationships among strains of *Verticillium dahliae* using nitrate-nonutilizing mutants. – *Phytopathology* 80: 1160-1166; **17. Jiménez-Díaz R. M., Mercado-Blanco J., Olivares-García C., Collado-Romero M., Bejarano-Alcázar J., Rodriques-Jurado D. 2006.** Genetic and virulence diversity in *Verticillium dahliae* populations infecting artichoke in Eastern-Central Spain. – *Phytopathology* 96 (3): 288-298; **18. Kochman J. 1986.** Zarys mikologii dla fitopatologów. Wyd. II. Wyd. SGGW-AR Warszawa; **19. Marczewski W. 2008.** Biotechnologia w hodowli ziemniaka. – *Biotechnologia* 2 (81): 20-26; **20. McKay M. B. 1921.** Transmission of some wilt diseases in seed potatoes. – *J. Agric Res.* 31: 821-848; **21. Miller S. A., Rowe R. C., Riedel R. M. 2001.** *Fusarium* and *Verticillium* wilts of tomato, potato, pepper and eggplant. HYG-3122-96. <http://ohioline.osu.edu/hyg-fact/3000/3122.html>; **22. Powelson M. L., Rowe R. C. 1993.** Biology and management of early dying of potatoes. – *Ann. Rev. Phytopath.* 31:111-126; **23. Qin Q. M., Vallad G. E., Subbarao K. V. 2008.** Characterization of *Verticillium dahliae* and *V. tricorpus* isolates from lettuce and artichoke. – *Plant Dis.* 92: 69-77; **24. Rataj-Guranowska M. 2006.** Vegetative compatibility in *Verticillium dahliae* from several European countries. – *Phytopath. Pol.* 42: 5-12; **25. Rataj-Guranowska M. 2010.** Charakterystyka grup zgodności wegetatywnej u *Verticillium dahliae*. – *Post. Nauk Rol.* 341 (1): 39-51; **26. Robinson N., Platt H. W., Hale L. R. 2007.** *Verticillium dahliae* interactions with *V. albo-atrum* 'Group 2' and *V. tricorpus* and their effects on *Verticillium* wilt disease development in potato. – *Am. J. Potato Res.* 84: 229-235; **27. Riedel R. M., Rowe R. C., Martin M. J. 1985.** Differential interactions of *Pratylenchus crenatus*, *P. penetrans*, and *P. scribneri* with *Verticillium dahliae* in potato early dying disease. – *Phytopathology* 75: 419-422; **28. Rowe R. C., Riedel R. M., Martin M. J. 1985.** Synergistic interactions between *Verticillium dahliae* and *Pratylenchus penetrans* in potato early dying disease. – *Phytopathology* 74: 412-418; **29. Rowe R. C., Davis J. R., Powelson M. L., Rouse D. I. 1987.** Potato early dying: causal agents and management. – *Plant Dis.* 71: 482-489; **30. Rowe R. C., Powelson M. L. 2002.** Potato early dying: management challenges in a changing production environment. – *Plant Dis.* 86: 1184-1193; **31. Subbarao K. V., Hubbard J. C., Greathead A. S., Spencer G. A. 1997.** *Verticillium* wilt. [In:] *Compendium of Lettuce Diseases*. Ed. Davis R. M., Subbarao K. V., Raid R. N., Kurtz E. A. St Paul, MN. *Am. Phytopath. Soc.*: 26-27; **32. Sturz A. V., Clark M. M. 2007.** *Verticillium* wilt of potatoes. Agriculture and Forestry *Verticillium Wilt of Potatoes*.mht. Prince Edward Island, Canada; **33. Tsror L., Hazanovsky M., Mordechi-Lebiush S., Sivan S. 2001.** Aggressiveness of *Verticillium dahliae* isolates from different vegetative compatibility groups to potato and tomato. – *Plant Pathol.* 50: 477-482; **34. White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J. 1990.** Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA for phylogenetics. *PCR Protocols: a Guide to methods and Application*. Acad. Press San Diego, California: 315-322. **35. Zare R., Gams W. 2001.** A revision of *Verticillium* sect. *Prostrata*. III. Generic classification. *Nova Hedwigia* 72 (3-4): 329-337