

JÓZEFA KAPSA

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Oddział w Boninie

Zmiany w europejskich populacjach *Phytophthora infestans*

Changes in European populations of *Phytophthora infestans*

W ostatnich latach na całym świecie obserwuje się wzrastający potencjał infekcyjny *Phytophthora infestans* spowodowany genetycznymi zmianami składu populacji patogenu i wzrastającą presją infekcyjną zarazy w uprawach ziemniaka. Wynikiem tych zmian są: wcześniejszy rozwój epidemii i większe nasilenie choroby, wzrost patogeniczności patogenu oraz zmiany nasilenia i rozwoju pierwszych objawów zarazy na roślinach ziemniaka i pomidora. Zmiany te związane są z powszechnym pojawianiem się w Europie drugiego typu kojarzeniowego A2, co daje możliwość rozmnażania płciowego *P. infestans*. Efektem tego rozwoju jest występowanie oospor jako dodatkowego źródła wczesnych infekcji. W europejskich populacjach patogenu obserwuje się coraz bardziej złożone rasy oraz formy *P. infestans* odporne na niektóre fungicydy (fenyloamidy).

Słowa kluczowe: odporność na fenyloamidy, *Phytophthora infestans*, rasy, typy kojarzeniowe, zmiany europejskich populacji

An enhanced infection potential of *Phytophthora infestans* can be observed world wide in recent years, due to the genetic changes of the pathogen population composition and the growing infection pressure of late blight on potato crops. Some of the results of those changes are: earlier epidemics development and intensified severity of the disease, enhanced fungus pathogenicity, and changes in incidence and development of first symptoms of late blight on potato and tomato plants. The changes are connected with common appearance of the A2 mating types that result in possibility of sexual reproduction. An effect of the sexual development of the pathogen is occurrence of oospora as additional source of early infections. More composed races and forms of *P. infestans* resistant for some of fungicides (phenylamides) are observed in European pathogen populations.

Key words: changes in European populations, mating types, races, resistance to phenylamides, *Phytophthora infestans*

WSTĘP

Konsekwencją występowania agrofagów na plantacjach ziemniaka, w okresie wegetacji, szczególnie patogenów grzybowych i bakteryjnych, są straty w plonie i rozwój chorób na przechowywanych bulwach. Do najpowszechniejszych chorób ziemniaka, wywoływanych przez patogeny zalicza się zarazę ziemniaka, wywoływana przez organizm grzybopodobny *Phytophthora infestans*.

Mimo wieloletnich badań prowadzonych przez różne zespoły badawcze na całym świecie sprawca zarazy *P. infestans*, wciąż sprawia wiele trudności w uprawach roślin z rodziny *Solanaceae*, szczególnie w uprawach takich roślin, jak ziemniak czy pomidor.

W ciągu ostatnich dwudziestu lat obserwuje się w świecie zwiększenie potencjału infekcyjnego *P. infestans*, związane ze zmianą populacji patogenu oraz coraz większe zagrożenie upraw ziemniaka przez zarazę. Wynikiem tych zmian są między innymi:

- wcześniejsze wystąpienie epifitozy w sezonie (nawet już w maju) i gwałtowniejszy przebieg choroby,
- wzrost patogeniczności grzyba w stosunku do wielu odmian ziemniaka lub pomidora i przełamywanie ich odporności genetycznej,
- zmiany w występowaniu i rozwoju pierwotnych infekcji grzyba *P. infestans* na roślinach ziemniaka i nieskuteczność ochrony plantacji przed patogenem, stosowanej w tradycyjny sposób.

Rozwój zarazy w zależności od warunków meteorologicznych

Termin wystąpienia i tempo rozwoju zarazy na plantacji ziemniaka w danym roku są bardzo ściśle związane z warunkami meteorologicznymi (tab. 1). Przykład rozwoju zarazy ziemniaka w Boninie, w latach 1995–2001 wskazuje, że zaraza ziemniaka może pojawiać się w różnych terminach a termin krytycznego zniszczenie 50% naci może być przesunięty nawet o 6 tygodni (lata 1997 i 1999), skracając okres tworzenia się bulw.

Tabela 1

Rozwój zarazy ziemniaka w Boninie w latach 1995–2001
Development of potato late blight at Bonin in the years 1995–2001

Rok Year	Data sadzenia Date of planting	Suma opadów w VI i VII (mm) Rainfalls in VI– VII (mm)	Data wystąpienia zarazy Date of late blight appearance	Tempo szerzenia zarazy na odmianie kontrolnej Rate of late blight development on standard cultivar	Termin zniszcz. 50% naci (miesiąc-dekada) Time of 50% haulm destruction (month-decade)
1995	5.05	237,9	27.06	0,271	08–III
1996	13.05	224,8	13.07	0,289	08–II
1997	6.05	106,4	26.06	0,210	07–III
1998	6.05	270,0	09.07	0,226	08–I
1999	11.05	122,6	23.06	0,194	09–I
2000	28.04	148,9	17.07	0,387	08–I
2001	4.05	264,4	27.06	0,241	08–I

Występowanie typów kojarzeniowych w Europie

Patogen może rozmnażać się wegetatywnie, występując w postaci jednego z typów kojarzeniowych i generatywnie w obecności obu typów A1 i A2 (Smoot i in., 1958; Galindo, Gallegly, 1960). Występujące w populacji *P. infestans* sporadycznie izolaty autogamiczne mają zdolność rozmnażania generatywnego zarówno z typem A1, jak i A2 (Tantius i in., 1986).

Do końca lat siedemdziesiątych na całym świecie (z wyjątkiem Meksyku) dominowały “stare” populacje *P. infestans*, o typie kojarzeniowym A1, wywodzące się z jednolitego genetycznie szczepu zawierającego kilka czynników wirulencji, podatnego na metalaksyl (Niederhauser, 1991). Późniejsze analizy wykazały, że “stara”, jednolita populacja grzyba

w Europie została zastąpiona przez populację “nową”, zróżnicowaną genetycznie (Spielman i in., 1991; Sujkowski i in., 1994). W latach osiemdziesiątych pojawiły się pierwsze informacje o występowaniu w kilku krajach europejskich typu kojarzeniowego A2 wskazując, że europejskie populacje grzyba *P. infestans* zmieniły się (Fry i in., 1993, Sujkowski, 1992) — tabela 2.

Tabela 2

Frekwencja typu kojarzeniowego A2 w populacjach *P. infestans* w niektórych krajach
Frequency of the A2 mating types in *P. infestans* populations in some countries

Kraj Country	Lata Years	A2 (% badanych izolatów) A2 (% of examined isolates)	Źródło informacji Source of information
Anglia + Walia	1982–1985	5–17	Tantius i in., 1986
Anglia + Walia	1985–1988	śr. 10	Shattock i in., 1990
Irlandia	1988–1994	2,8–34,6	O’Sullivan, Dowley, 1994
Pn. Irlandia	1980–1994	0–20	O’Sullivan, Dowley, 1994
Niemcy Wsch.	1989–1990	13–27	Götz, 1991
Niemcy Zach.	1985–1994	0–41,4	Schöber-Butin i in., 1995
Finlandia	1990–1996	śr. 15	Hermansen i in., 2000
Norwegia	1994–1995	śr. 21	Hermansen, Amundsen, 1996
Szwecja	1997–1998	36–44	Sandström, Anderson, 1999
Polska	1988–1995	5–44	Zarzycka, Sobkowiak, 1997a

Pojawienie się w populacjach *P. infestans* drugiego typu kojarzeniowego i rozmnażania generatywnego stworzyło realną możliwość tworzenia i zimowania oospor w glebie, jako dodatkowego źródła infekcji pierwotnej, rozpoczynającego epidemii. Badania szklarniowe wykonane w Szwecji dowiodły, że oospory *P. infestans* obecne w glebie mogą wywoływać pojedyncze objawy podziemnych części łodyg i bulw ziemniaka (Sandström, Anderson 1999). Drenth (1994) stwierdza jednak, że oospora stanowiąca źródło infekcji nie poraża roślin bezpośrednio. W warunkach wysokiej wilgotności oospory kiełkują strzępką rostkową na której rozgałęzieniach tworzą się sporangia z pływkami. Uwolnione do gleby zoospory, z rozpryskującymi kroplami deszczu są przenoszone na dolne części łodyg i liście roślin ziemniaka.

Zmiany w składzie ras *P. infestans*

Nowe genotypy *P. infestans* charakteryzują się fenotypowo znacznie większą zmiennością, szerszym zakresem wirulencji i wyższym stopniem agresywności w stosunku do rośliny gospodarza (Sujkowski, 1992; Turkensteen i in., 1996; Zarzycka, Sobkowiak, 1997 b). W latach 60. i 70. w populacjach przeważały rasy proste i mało złożone. Nowe rasy grzyba są bardziej złożone. Obecnie, w Europie i na świecie spotyka się rasy złożone, zawierające 0–11 v-genów. Przeważają rasy 4–6 genowe. Przykładem mogą być zmiany występujące w niemieckiej populacji *P. infestans* (tab. 3).

Zmiany populacji patogenu, spowodowane pojawieniem się dwóch typów kojarzeniowych, wpłynęły także na wzrost patogeniczności grzyba w stosunku do wielu odmian ziemniaka lub pomidora i przełamywanie ich odporności genetycznej (Sujkowski i in., 1994). Wyższa agresywność nowych genotypów *P. infestans* powoduje intensywniejsze porażenie roślin ziemniaka i znacznie szybszy rozwój choroby na plantacji. Zwiększoną

agresywność nowej populacji *P. infestans* stwierdzano zarówno w stosunku do tkanek liści, jak i tkanek bulw.

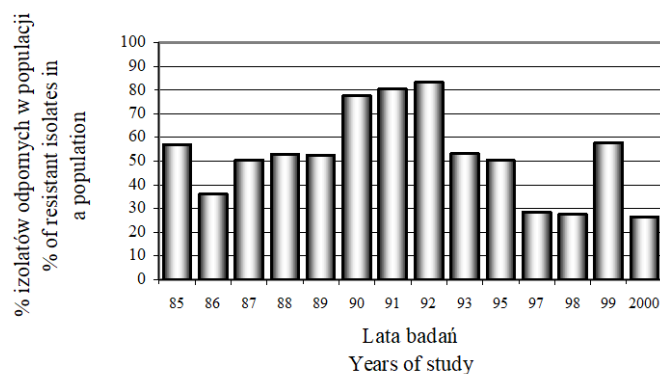
Tabela 3

Zmiany składu ras w niemieckich populacjach *P. infestans* wg Schöber-Butin i in. 1995
Changes of race composition in German populations of *P. infestans* acc. Schöber-Butin et al. 1995

Lata Years	Patotypy Pathotype	Liczba czynników wirulencji Number of virulence genes
1950	0, 1	1
1960	0, 1, 4, 1.4, 1.2.3.4	4
1970	1, 4, 1.4, 1.3.4, 1.2.3.4	4
1980	1.4, 1.3.4, 1.2.3.4, 1.3.10, 1.4.10, 1.3.4.10, 1.3.4.7.8.10.11	8
1985	1.4, 1.3.4, 1.4.10, 1.4.11, 1.3.4.7, 1.4.8.10, 1.4.8.11, 1.3.4.7.8, 1.2.3.4.7.8, 1.3.4.7.8.11, 1.3.4.7.10.11, 1.2.3.4.7.10.11	8
1990	1.2.3.4.7.8, 1.2.3.7.8.10.11, 1.2.3.4.5.7.10.11, 1.2.3.4.5.7.8.10.11, 1.3.4.7.10, 1.3.4.7.8.10, 1.3.4.6.7.8.10.11, 2.3.4.7.8.10.11, 3.4.7.8.10	10

Odporność patogenu na fenyloamidy

Zmiana składu populacji *P. infestans* w świecie wpłynęła także na powstanie nowych problemów w ochronie plantacji ziemniaka przed patogenem.



Rys. 1. Nasilenie występowania form *P. infestans* odpornych na fenyloamidy
Fig. 1. Incidence of *P. infestans* forms resistant to phenylamides

Przyczyną nieskuteczności ochrony może być szeroko rozpowszechnione w świecie zjawisko odporności grzybów na wysoko selektywne, nowoczesne fungicydy, do których zalicza się wprowadzone w Europie pod koniec lat siedemdziesiątych (1977 rok) fenyloamidy. Niestety już po kilku latach stosowania związków z tej grupy, w wielu uprawach stwierdzono połowę odporności patogenów na tę właśnie grupę środków. W 1980 roku połowę odporność na metalaksyl wykazał *P. infestans* na ziemniakach w kilku krajach Europy (Davidse i in., 1981; Dowley, O'Sullivan, 1981; Cooke, 1981). W Polsce, pierwsze doniesienia o odporności patogenu pochodzą z 1984 roku (Świąch, 1987, 1988). W latach 1985–2000 badano w Boninie

polską populację *P. infestans* i stwierdzono zmienne występowanie form *P. infestans* odpornych na fenyloamidy: od 26,4% w 2000 roku do 83,3% w roku 1993 (rys. 1).

Powszechnie uznano za słuszną hipotezę, że pierwotną przyczyną pojawienia się odpornych na fenyloamidy form *P. infestans* była najprawdopodobniej migracja, a nie mutacja grzyba. Jako jeden z dowodów podaje się fakt, że odporne na metalaksyl formy spotykano w Meksyku nawet w tych rejonach, gdzie nie stosowano nigdy chemicznej ochrony ziemniaka (Hawkes, 1958; Rivera-Peña, 1990 a, b; Andrivon, 1996). Wzrastający udział form odpornych spowodowany jest także intensywną ochroną chemiczną, prowadzoną za pomocą nadmiernie selektywnych związków fungicydowych.

Występowanie pierwszych objawów zarazy na łodygach

Obserwacje polowe, prowadzone przez szereg lat w Boninie nad występowaniem zarazy wykazały, że pierwsze infekcje zarazy coraz częściej występują nie tylko na liściach roślin ziemniaka, ale równocześnie także na łodygach (Kapsa, 2001). Objawy zarazy ziemniaka na łodygach rozpoczynają się na wierzchołkach pędów, ogonkach liściowych lub różnych częściach łodyg. Porażenie liści jest kontynuacją procesu chorobowego. Silnie porażone łodygi często przełamują się w miejscu wystąpienia choroby. Rośliny ulegają całkowitemu zniszczeniu. Na polu pozostają kikuty roślin, pokryte na całej porażonej powierzchni białym nalotem grzybni, na których obserwuje się, szczególnie w warunkach wysokiej wilgotności, obfite zarodnikowanie patogenu. Obserwacje polowe prowadzone na poletkach doświadczalnych IHAR, Oddział w Boninie wykazały, że wysokie temperatury powietrza (ok. 30° C) nie zatrzymują rozwoju choroby, a jedynie czasowo ją przyhamowują. Przy nastaniu warunków sprzyjających chorobie, zaraza rozwija się ponownie epidemicznie.

Tabela 4

Nasilenie zarazy w uprawach ziemniaka w Polsce w latach 1997–2001 (oparte na danych ankietowych)
Incidence of late blight at potato crops in Poland in the years 1997–2001 (based on questionnaire data)

Rok Year	Liczba plantacji Number of fields	Liczba obserwowanych odmian Number of observed cultivars	Procent plantacji z objawami zarazy łodygowej Percentage of fields with stem blight symptoms
1997	149	35	80,5
1998	158	41	65,2
1999	76	24	72,4
2000	56	22	58,9
2001	51	27	68,6

Infekcje łodyg nie dotyczą jedynie pojedynczych roślin, ale mają często charakter masowy (tab. 4). Zaraza łodygowa jest wynikiem bezpośredniej infekcji łodyg przez *P. infestans*, a nie efektem wtórnym zakażenia liści. Ta forma choroby stanowi "trwałe" źródło infekcji w sezonie wegetacyjnym, aż do powrotu warunków sprzyjających ponownemu rozwojowi choroby. Zakażenia łodyg są dodatkowym czynnikiem utrudniającym efektywną ochronę plantacji ziemniaka.

P. infestans bardzo zmienił się od czasu wielkiej epidemii zarazy w Irlandii w 1845 roku. Wciąż pojawiają się nowe, bardziej złożone rasy i stwarzają nowe wyzwania dla fitopatologów, hodowców i rolników.

LITERATURA

- Andrison D. 1996. The origin of *Phytophthora infestans* populations present in Europe in the 1840: a critical review of historical and scientific evidence. *Plant Pathol.* 45: 1027 — 1035.
- Cooke L. R. 1981. Resistance to metalaxyl in *Phytophthora infestans* in Northern Ireland. *Proc. 1981 British Crop Protection Conference: Pests and Diseases* 2: 641 — 649.
- Davidse L. C., Looijen D., Turkensten I. J., Van der Wald D. 1981. Occurrence of metalaxyl-resistant strains of *Phytophthora infestans* in Dutch potato fields. *Neth. J. Plant Pathol.*, 87: 65 — 68.
- Dowley L. J., O'Sullivan E., 1981. Metalaxyl resistant strains of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in Ireland. *Potato Res.* 24: 417 — 421.
- Drenth A. 1994. Molecular genetics evidence for a new sexually reproducing population of *Phytophthora infestans* in Europe. Doctor thesis, Wageningen, The Netherlands: pp.150.
- Fry W. E., Goodwin S. B., Dyer A. T., Matuszak J. M., Drenth A., Tooley P. W., Sujkowski L. J., Ko Y. J., Cohen B. A., Spielman L. J., Deahl K. L., Inglis D. A., Sandlan K. P. 1993. Historical and recent migrations of *Phytophthora infestans* chronology, pathways and implications. *Plant Dis.* 77: 653 — 661.
- Galindo J., Gallegly M. E. 1960. The nature of sexuality in *Phytophthora infestans*. *Phytopathology*, 50: 123 — 128.
- Götz E. 1991. Untersuchungen zum Auftreten des A2-paarungstyps bei *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in Ostdeutschland. *Potato Res.* 34: 233 — 237.
- Hawkes J. G. 1958. Significance of wild species and primitive forms for potato breeding. *Euphytica*, 7: 257 — 270.
- Hermansen A., Amundsen T. 1996. Mating types of *Phytophthora infestans* in selected fields in Norway in 1995. 13th Triennial Conference of EAPR, Veldhoven, The Netherlands: 270 — 271.
- Hermansen A., Hannukkala A., Naerstad R.H., Brurberg M.B. 2000. Variation in populations of *Phytophthora infestans* in Finland and Norway: mating type, metalaxyl resistance and virulence phenotype. *Plant Pathol.*, 49 (1): 11 — 22.
- Kapsa J. 2001. Zaraza (*Phytophthora infestans* /Mont./ de Bary) występująca na łodygach ziemniaka. *Monogr. i Rozpr. Nauk.* 11. IHAR Radzików 108 s. 30 tabl. Kolor.
- Niederhauser J. S. 1991. *Phytophthora infestans* – the Mexican connection. In: *Phytophthora*. Lucas J.A., Shattock R. C., Shaw D. S., Cooke L. R. (eds.). British Mycological Society, Cambridge University Press, Cambridge: 25 — 45.
- O'Sullivan E., Dowley L. J. 1994. Distribution and importance of the A2 mating type of *Phytophthora infestans*. *Irish J. Agric. Res.* 33: 104.
- Rivera-Peña A. 1990 a. Wild tuber-bearing species of *Solanum* and incidence of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary on the western slopes of the volcano Nevado de Toluca. 2. Distribution of *Phytophthora infestans*. *Potato Res.* 33: 341 — 347.
- Rivera-Peña A. 1990 b. Wild tuber-bearing species of *Solanum* and incidence of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary on the Western slopes of the volcano Nevado de Toluca. 5.Type of resistance to *P.infestans*. *Potato Res.* 33: 479 — 486.
- Sandström M., Anderson B. 1999. Distribution of mating types of *Phytophthora infestans* in Sweden. PAV — Special Report no 6. Workshop European Network for Development of an Integrated Control Strategy of potato late blight. Uppsala, Sweden 9-13.09.1998: 281 — 282.
- Schöber-Butin B., Knapova G., Knipfelberg I., Niepold F. 1995. *Phytophthora infestans* in Germany: population dynamics and modern methods in diagnosis. In: *Phytophthora* 150. Dowley L. J., Bannon E., Cooke L. R., Keane T., O'Sullivan E. (eds.). Dublin, Ireland: Boole: 96 — 101.
- Shattock R. C., Shaw D. S., Fyfe A. M., Dunn J. R., Loney K. H., Shattock J. A. 1990. Phenotypes of *Phytophthora infestans* collected in England and Wales from 1985 to 1988: mating type response to metalaxyl and isoenzyme analysis. *Plant Pathol.*, 39: 242 — 248.
- Smoot J. J., Gough F. J., Lamey H. A., Eichenmuller J. J., Gallegly M. E. 1958. Production and germination of oospores of *Phytophthora infestans*. *Phytopathology*, 48: 165 — 171.

- Spielman L. J., Drenth A., Davidse L. C., Sujkowski L. S., Gu W., Tooley P. W., Fry W. E. 1991. A second world-wide migration and population displacement of *Phytophthora infestans*? Plant Pathol. 40: 422 — 430.
- Sujkowski L. S. 1992. Zmienność wirulencji i agresywności u grzyba *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary w stosunku do ziemniaka. Rozprawa habilitacyjna, Instytut Ziemniaka, Młochów, ss.56.
- Sujkowski L. S., Goodwin S. B., Dyer A. T., Fry W. E. 1994. Increased genotypic diversity via migration and possible occurrence of sexual reproduction of *Phytophthora infestans* in Poland. Phytopathology, 84: 201 — 207.
- Świąch T. 1987. Skuteczność mieszanin fungicydów w aspekcie odporności *Phytophthora infestans* na metalaksyl. Roczniki Nauk. Rolniczych, Seria E, Ochrona Roślin 17 (1): 211 — 217.
- Świąch T. 1988. Badania nad odpornością *Phytophthora infestans* na metalaksyl przeprowadzone w Polsce w latach 1985-87. XXXVIII Sesja Naukowa IOR, 28 (2): 331 — 334.
- Tantius P. H., Fyfe A. M., Shaw D. S., Shattock R. C. 1986. Occurrence of the A2 mating type and self fertile isolates of *Phytophthora infestans* in England and Wales. Plant Pathol. 35: 578 — 581.
- Turkensteen L. J., Flier W. G., Baarlen P. van. 1996. Evidence for sexual reproduction of *Phytophthora infestans* in an allotment garden complex in the Netherlands. 13th Triennial Conference of EAPR, Veldhoven, The Netherlands: 356 — 357.
- Zarzycka H., Sobkowiak S. 1997 a. Ocena zmian zachodzących w polskiej populacji *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Biuletyn Instytutu Ziemniaka, 48 (I): 125 — 135.
- Zarzycka H., Sobkowiak S. 1997 b. Zagrożenie upraw ziemniaka przez zarazę ziemniaka w świetle zmian zachodzących w polskiej populacji *Phytophthora infestans*. Progress in Plant Protection / Postępy w Ochronie Roślin, 37 (1): 171 — 177.