Studia nad fizjologiczną specjalizacją grzyba *Cladosporium fulvum* Cooke na pomidorach w Polsce

Physiological specialization of the fungus *Cladosporium fulvum* Cooke on tomatoes in Poland

B. LESKI

WSTĘP

Decydujące znaczenie w uniknięciu strat spowodowanych przez *Cladosporium fulvum* Cooke, sprawcę brunatnej plamistości liści pomidorów, może mieć wyhodowanie odmian odpornych. Kierowanym przez prace hodowlane zmianom w odporności roślin towarzyszyła zmienność patogena przejawiająca się powstawaniem nowych ras fizjologicznych porażających odmiany początkowo odporne. Dotychczas wyhodowano na świecie znaczną ilość odpornych odmian i linii pomidorów i opisano 11 ras fizjologicznych *Cladosporium fulvum*. Przegląd historyczny badań tego typu przedstawia Persiel (1967).

W myśl panujących poglądów na powstawanie ras *C. fulvum* nie spodziewano się ich występowania w Polsce, gdzie przed podjęciem niniejszych badań uprawiano tylko odmiany wrażliwe. Badania prowadzone od 1961 r. nad licznymi zagranicznymi odmianami odpornymi lub kiedykolwiek hodowanymi w kierunku uzyskania odporności na *C. fulvum* wykazały, że niektóre z nich uległy niewielkiemu porażeniu już w pierwszym sezonie uprawy w Polsce (Leski 1967, 1969c).

Wśród pomidorów uprawianych wykryto tylko względną odporność jedynie w odmianie 'Stirling Castle' (Guba 1936). Początki hodowli odmian odpornych zbiegły się z wyróżnieniem przez Langforda (1937) w Kanadzie dwóch ras grzyba na podstawie różnic reakcji na odmianie 'Stirling Castle' i ponadto dwóch innych ras na podstawie wyglądu kolonii grzyba w kulturach. Langford stwierdził, że odpornością tej odmiany kieruje dominujący gen Cf_{sc} , a w linii 'Red Currant' (*L. pimpinellifolium* (Jusl.) Mill.) są 2 dominujące geny Cf_{p1} i Cf_{p2} , z których pierwszy kieruje bezwzględną, a drugi względną odpornością na obie rasy. Butler (1953) zmienił symbole genów na odpowiednio: Cf_1 , Cf_2 i Cf_3 , które zlokalizowane zostały kolejno w chromosomach 1,

6 i 11 (Butler 1965). Geny te wprowadzano do nowych odmian, które następnie uprawiano w Kanadzie, a także w innych krajach (Kerr 1955). Zwykle, w krótkim czasie po wyhodowaniu, odmiany te ulegały porażeniu. Bayley (1950) zidentyfikował w Kanadzie 5 dalszych ras grzyba, określając je kolejnymi numerami 5—9 (rasy 3 i 4, wyróżnione przez Langforda, okazały się mutantami grzybniovymi). Niektóre z tych ras pojawiły się później także w Anglii (Day 1954), Holandii (Termomlen 1960), Japonii (Kishi 1962) i USA (Ghabrial i Pirone 1963).

Dalszy postęp hodowli zależny był od wykrycia i wykorzystania nowych źródeł genów odporności (Bayley 1950; Alexander i Hoover 1955; Kerr i Brewer 1955; Guba 1956; Alexander 1959). Głównie w Kanadzie, a także w USA, wyhodowano szereg odmian, których odporność pochodzi od zielonoowocowych gatunków z podrodzaju *Eriopersicon* C. H. Mull. Większość z nich jest nadal bezwzględnie odporna na *C. fulvum* (Kerr 1957, 1960; Hafen 1959; Guba 1960; Bayley i Kerr 1964; Kerr i Bayley 1964). Niektóre z tych odmian używane są jako źródła odporności w hodowli pomidorów w innych krajach.

Day (1956) uzasadnił, że swoistość stosunków między siedmioma „starymi” rasami i trzema genami w pomidorach jest w istocie analogiczna do stosunków „gen—for—gene” w teorii Flora, co stało się podstawą systemu nazewnictwa ras *C. fulvum*. Wg hipotezy Flora (1956) reakcje, jakie wywołują rasy patogena na odmianach żywicielskich, są kierowane parami specyficznych względem siebie genów, z których jeden kieruje określoną patogenicznością odpowiedniej rasy, a drugi zachowaniem się odmiany. Symbole ras *C. fulvum* wg Daya (1956) łączą rasy z genami odporności wykazując numery genów w pomidorach — dla których rasa ta jest patogeniczna. Tak więc kolejnym numerem ras 1, 2, 5, 6, 7, 8, 9 odpowiadają kolejno symbole 0,1,2, 1.2.3, 2.3, 1.2 i 3.

W 1964 r. niemal jednocześnie z Kanady i Holandii doniesiono o pojawieniu się nowych ras *C. fulvum*. W Holandii wystąpiła grupa ras na wyselekcjonowanych liniach z potomstwa krzyżówek kanadyjskiej odmiany 'Vagabond' z odmianami wrażliwymi (Kooistra 1964; Hubbeling 1966). W odmianie 'Vagabond' (nadal odpornej) stwierdzono (Kooistra 1964) obecność 2 dominujących genów: Cf₄ i genu kierującego odpornością względem nowych ras, dla którego proponowany jest symbol Cf₅. Rasa opisana przez Bayleya i Kerra (1964), oznaczona przez nich kolejnym numerem 10, wystąpiła w Ohio (USA) na odmianach 'Purdue-38' i 'Purdue-135' z genem Cf₄, kierującym bezwzględną odpornością na 7 „starych” ras.

MATERIAŁ I METODY

Zasady wyróżnienia i identyfikacji ras *C. fulvum*

Przy identyfikacji ras *C. fulvum* przyjęto w zasadzie podstawy klasyfikacji wprowadzone przez Bayley'a (1950) i Day'a (1956). Różnice w patogeniczności zostały sprowadzone do różnic w reakcjach testowych odmian pomidorów. Siedem ras *C. fulvum* opisanych przez Langforda (1937) i Bayley'a (1950) można zidentyfikować przy użyciu odmiany standardowo wrażliwej i odmian z pojedynczymi genami Cf₁, Cf₂ i Cf₃, przyjmując podział reakcji roślin na dwie klasy: odporności i wrażliwości (S). Fenotypowe efekty tych genów nie są jednakowe, co powoduje, że klasa odporności nie jest jednolita: obejmuje najwyższy stopień odporności — odporność bezwzględną (typ I), jak i podleganie infekcji przy zahamowanym procesie chorobowym, stanowiące — z praktycznego punktu widzenia — odporność względną (typ R). Każdy z genów kieruje odpornością na kilka ras (symbole wg Day'a 1956): Cf₁ — względną odpornością na rasy 0,2,3 i 2,3, Cf₂ — bezwzględną odpornością na rasy 0,1 i 3, Cf₃ — względną odpornością na rasy 0,1,2 i 1,2. Gen Cf₂ jest epistatyczny względem Cf₁ i Cf₃. Różne odmiany z tym samym genem reagują względem odpowiednich ras podobnie. Bayley (1950) — obok odmiany standardowo wrażliwej — użył 'Stirling Castle' (Cf₁), 'Veto-mold' (Cf₂) i 'V-121' (Cf₃); Day (1954) jako odmianę z genem Cf₁ użył 'LMR-1'. Przy wyodrębnieniu i identyfikacji ras *C. fulvum* autorzy ci testowali jedno- lub wielozarodnikowe izolaty grzyba, pochodzące bezpośrednio z roślin porażonych w uprawie produkcyjnej. Mimo że pochodziły one ze szklarni, gdzie zróżnicowane pod względem odporności odmiany były już przez pewien czas uprawiane — dominowała nadal pospolita rasa 0. Day (1954) wśród 176 szczepów w 134 przypadkach wykrył rasę 0, a Kishi (1962) — w 49 przypadkach na 52. Podobna metodyka w przypadku nikłej proporcji innych ras w populacji grzyba praktycznie nie pozwoliłaby na ich wykrycie.

W niniejszych badaniach do wykrycia ras użyto rozszerzony zakres odmian, obejmujący także wszystkie kombinacje genów Cf₁, Cf₂ i Cf₃ i ponadto odmiany z kolekcji, które we wstępnych badaniach wykazały jakiegokolwiek objawy porażenia. Zestaw odmian, skład genów i spodziewane reakcje przedstawia tab. 1. Właściwy klucz dla identyfikacji „starych” ras stanowi część tabeli obejmująca pierwszych 14 odmian. Materiał *C. fulvum*, w którym rozdzielono i identyfikowano rasy, pochodził z odmian, które we wcześniejszych badaniach (Leski 1967, 1969c) uległy porażeniu w warunkach produkcyjnych lub w wyniku inokulacji kolekcji odmian materiałem grzyba zebrany w 128 szklarniach reprezentujących wszystkie województwa. Izolaty grzyba z poszczególnych odmian rozdzielano stopniowo w kilku seriach pasażu różnicujących na

zestawach roślin testowych. W każdej serii pasaży stosowano inokulum kontrolne (mieszanina szczepów wyizolowanych w serii poprzedniej). Grzyba reizolowano z pojedynczych plam chorobowych typu S. O ile do wykrycia ras grzyba potrzebne są możliwe najwyższe stężenia inokulum, to w czasie różnicowania izolatów korzystniej użyć niższe stężenia (np. 10 tys. zarodników/1 cm³) dla uniknięcia zlewania się plam chorobowych. Jednorazowo każdym inokulum zakażono po 3—5 roślin każdej odmiany. Wstępne określenie przynależności już względnie jednorodnych izolatów grzyba przeprowadzono porównując zakres reakcji na pomidorach testowych z „kluczem” w zestawieniu 1 i po sporządzeniu kultur jednozarodnikowych, ze szczepami określonych ras w doświadczeniach infekcyjnych. Szczepy niektórych ras zostały dostarczone przez dr Ter-mohlena z Holandii. Inokulowano zwykle 4—8-tygodniowe rośliny, które trzymano początkowo (24—84 godz.) w atmosferze pełnego nasycenia parą, w temperaturze 18—25°C, a następnie — w czasie inkubacji — w warunkach wilgotności względnej ponad 75%. Rośliny przygotowywano w warunkach zbliżonych do optymalnych dla intensywnego i równomiernego wzrostu; w okresie zimowym doświetlano zbudowanymi w tym celu lampami z żarówkami rtęciowymi LRF 400 W. Typ reakcji ustalano po wystąpieniu na odmianie standardowo wrażliwej ('Potentat') typowych objawów chorobowych (zwykle po 2—3 tygodniach).

PRZEBIEG I WYNIKI DOŚWIADCZEŃ

Jednorodność części izolatów grzyba uzyskiwano już po 3—4 seriach pasaży różnicujących. W I serii testowano 6 rodzajów inokulum (mieszanin) pochodzących każdy z innej odmiany (lub odmian o tym składzie genów odporności). Inokula z pierwszej serii doświadczeń oznaczono numerami odmian (wg tabl. 1), z których pochodziły izolaty grzyba. Wszystkie inokula okazały się mieszaninami ras (tab. 2). Zakres odmian porażonych przez inokulum 3, 16 i 18 wykraczał poza zakres odmian testowych dla 7 „starych” ras związanych z genami Cf₁ Cf₂ Cf₃, co wskazywało na obecność w nich jakiejś innej rasy lub ras. Szereg izolatów z roślin porażonych w tej serii zakażeń oczyszczano w następnych seriach pasaży różnicujących. W II serii pasaży pominięto odmiany bezwzględnie odporne i wprowadzono mieszańca F₁ z genami Cf₁, Cf₃ (F₁ Stirling Castle x V-121) w celu sprawdzenia, czy nie występuje hipotetyczna rasa 1.3. Z proporcji między typami objawów (R i S) na niektórych odmianach można już było w przybliżeniu wnioskować o rasach reprezentowanych przez poszczególne izolaty (mimo domieszki najprawdopodobniej rasy 0 i w mniejszym stopniu rasy 1). W analogiczny sposób przeprowadzono 3 i 4 serię pasaży (tab. 3). Część szczepów była już jednorodna. Porównując zakres reakcji na roślinach testowych wywoływanych przez te izo-

Tabela 1 — Table 1

Reakcja niektórych pomidorów na 7 ras fizjologicznych *C. fulvum* opisanych do 1964 r.

Reaction of some tomatoes to 7 physiological races of *C. fulvum* described before 1964

Nr No.	Materiał roślinny Plant material	Geny odporności w pomidorach Resistance genes in tomatoes	Reakcje roślin — Reaction of plants								
			Symbole ras wg Day'a (1956) Symbols of races acc. to Day								
			0	1	2	3	1,2	(1,3)*	2,3	1,2,3	
			Rasy wg Bayley'a (1950) Races acc. to Bayley								
			1	2	5	9	8		7	6	
1	Potentat	—	S	S	S	S	S	(S)	S	S	
2	Stirling Castle	Cf ₁	R	S	R	R	S	(S)	R	S	
3	Leaf Mold Resister Nr 1 (LMR-1)										
4	Antimold A										
5	Vetomold	Cf ₂	I	I	S	I	S	(I)	S	S	
6	V-121	Cf ₃	R	R	R	S	R	(S)	S	S	
7	Vulcan	Cf ₁ Cf ₃	I	I	R	I	S	(I)	R	S	
8	V-473										
9	Stirling Castle×V-121 (F ₁)	Cf ₁									
10	Lycopersicon pimpi- nellifolium (Holan- dia)	Cf ₃	R	R	R	R	R	(S)	R	S	
11	V-469	Cf ₂ Cf ₃	I	I	R	I	R	(I)	S	S	
12	Vetamold × V-121 (F ₁)										
13	F-101	Cf ₁ Cf ₂ Cf ₃	I*	I	R	I	R	(I)	R	S	
14	V-473 × V-121 (F ₁)										
15	Vinequeen	Cf ₁ Cf ₂	I	I	I	I	I	(I)	I	I	
16	Purdue 56	Cf ₃ Cf ₄	I	I	I	I	I	(I)	I	I	
17	Improved Bay State 10									R	
18	Waltham Mold Proof										
	Forcing 22 (w skró- cie WMPF-22)			I	I	I	I	I	(I)	I	I
19	WMPF-56		I	I	I	I	I	(I)	I	I	

Objaśnienia: Typy reakcji roślin: S — wrażliwe; R — względnie odporne; I — bezwzględnie odporne (brak reakcji).

*) Rasa 7, 3 jest rasą hipotetyczną, dotychczas nie wykrytą.

Legend: Types of plant reactions: S — susceptible; R — relatively resistant; I — immune (no reaction).

*) race 1,3 is hypothetical and has so far not been detected

Tabela 2 — Table 2

Wyniki I serii zakażeń różnicujących (IX.1963)

Results of 1st series of differentiating inoculation (Sept. 1963)

Nr odmian No. of variety	Testowe odmiany pomidorów Test tomato varieties	Pochodzenie inoculum (numery odmian, z których wyizolowano grzyba i reakcje na pomidorach Origin of inoculum (nos of varieties from which fungus was isolated) and reactions on tomatoes						Mieszanina użytych szczepów Mixture of strains used
		2	3	4	7	28	36	
1	Potentat	S	S	S	S	S	S	S
2	Stirling Castle	S ¹ ,R	S ² ,R	S ³ ,R	S ³ ,R	R(S)	R(S)	S,R
3	LMR-1	S ⁵ ,R	S ⁶ ,R	S ⁷ ,R	R,S ⁸	S ⁹	S ¹⁰	S,R
4	Antimold A	S ¹¹ ,R	S ¹² ,R	S ¹³ ,R	R ¹⁴ ,S	R	R(S)	S,R
5	Vetomold	I	I	I	I	I	I	I
7	V-121	R,S ¹⁵	R,S ¹⁶	S(R)	S,R	R	R	R,S
16	V-101	R	R	R	R	R	R	R
28	Purdue-56	I	(S)	I	I	S ²⁵	S ²³	S
35	Improved Bay State-10	R	R	R	R	R	R	R
36	WMPF-22	I	(S) ²⁰	I	I	S	S	S

Objaśnienia:

- 1) Typy reakcji roślin: S — wrażliwe, R — względnie odporne, I — bezwzględnie odporne.
- 2) W przypadku wystąpienia jednocześnie różnych typów reakcji — na pierwszym miejscu podano symbol reakcji ilościowo przeważającej.
- 3) W nawiasach — plamy występujące w małej ilości.
- 4) Liczby przy symbolach reakcji określają numery szczepów wyizolowanych z danego rodzaju plam.

Legend:

- 1) Types of plant reactions: S — susceptible, R — relatively resistant, I — immune.
- 2) When two different types of reaction occurred simultaneously the symbol of the prevailing reaction is given first.
- 3) Spots occurring scarcely are shown in parentheses.
- 4) The figures by the symbols denote Nos. of the strains isolated from the given spot.

laty z kluczem w tab. 1 wstępnie określono reprezentowane przez nie rasy. Część izolatów reprezentowała najprawdopodobniej rasę 1, część — rasę 3, niektóre z nich jakąś inną rasę, niż opisane przez Bayleya (1950), Bayleya i Kerra (1964), Hubbelinga (1966). Nową rasę oznaczono wstępnie symbolem X. Z „oczyszczonych” już szczepów sporządzono kultury pochodzące z pojedynczych zarodników, a następnie część z nich ponownie przetestowano na odmianach 'Potentat', 'LMR-1' i 'V-121' celem ewentualnego wykrycia i wyeliminowania domieszek rasy 0, przy czym zastosowano tu możliwie wysokie stężenie inoculum (ponad 500 tys. zarodników/1 cm³). Uzyskane reakcje potwierdziły czystość szczepów. Jednocześnie z odmiany 'Potentat' w szklarni produk-

Tabela 3 — Table 3

Wyniki III serii zakażeń różnicujących (VII—VIII.1964)

Results of 3rd series of differentiating inoculations (July—August 1964)

L. p. No.	Nr odmiany No. of variety	Testowe odmiany pomidorów Test tomato varieties	Pochodzenie inokulum (nr szczepów wg tab. 4) i reakcje na pomidorach Origin of inoculum (nos of strains acc. to table 4) and reactions on tomatoes														Kontrol. Control	
			1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12	13				
			I		II													
1	1	Potentat	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S		
2	2	Stirling Castle	S(R)	S(R)	S	S(R)	S	S(R)	S(R)	S(R)	R	R	R	R	S	S		
3	3	LMR-1	S(R)	S(R)	S	S(R)	S	S(R)	S(R)	R(S)	R	R	S	S	S	S		
4	7	V-121	R(S)	R(S)	R	R	R	R(S)	R(S)	R(S)	S(R)	S	R	R	S	S		
5	28	Purdue-56	—	—	I	—	—	—	—	—	—	—	S	S	S	S		
6	36	WMPF-22	—	—	I	—	—	—	—	—	—	—	S	S	S	S		
Przypuszczalnie jednorodne szczyepy ras: Probably homogenous strains of races:			1		1						3		X	X				

Objaśnienia: jak w tab. 1
Legend as in Table 1

cyjnej wyizolowano 15 szczepów, które przetestowano na 'Potencie', 'LMR-1' i 'V-121', celem uzyskania czystych szczepów rasy 0 do końcowego porównania z pozostałymi rasami. Wszystkie izolaty reprezentowały rasę 0. Kończącą identyfikację przeprowadzono porównując po 2 szczepy z każdej wstępnie określonych ras 0, 1 i 3. Wyniki przedstawia tabl. 4, w której zawarta jest w istocie charakterystyka poszczególnych ras. Porównanie to wykazało identyczność części krajowych szczepów grzyba z rasami 0, 1 i 3 (wg Bayleya 1, 2 i 9), zaś nowa rasa oznaczona symbolem X różni się wyraźnie od pozostałych. Porównanie zakresu porażonych odmian i reakcji roślin po inokulacji mieszaniną zidentyfikowanych ras z zakresem porażenia pomidorów przez materiał wyjściowy *C. fulvum* pozwala przyjąć, że zidentyfikowano wszystkie rasy obecne w tym materiale.

Charakterystyka zidentyfikowanych ras fizjologicznych *C. fulvum*

Rasa 0 (wg Bayleya rasa 1) określana jest jako rasa pospolita, „wyjściowa” lub „dzika” forma grzyba. Żywicielami jej są jedynie odmiany standardowo wrażliwe. Odmiany z genami Cf₁ i Cf₃ (pojedynczo lub razem) są względnie odporne (typ R). Pozostałe badane odmiany są bezwzględnie odporne.

Tabela 4 — Table 4

Porównanie wyodrębnionych w Polsce ras *C. fulvum* Cooke ze standardowymi szczepami ras 0,1 i 3 (wg Byley a 1, 2 i 9) otrzymanymi z Holandii

Comparison of *C. fulvum* Cooke races isolated in Poland with standard strains of races 0.1 and 3 (acc. to Byley 1, 2 and 9) obtained from Holland

Nr. nr odmiany No. of variety	Odmiany Variety	Geny odporności Resistance genes	Rasy standardowe, szczepy zidentyfikowane i reakcje na pomidorach Standard races, strains identified and reactions on tomatoes												
			Rasy Races		Szczepy krajowe Polish strains	Rasy Races		Szczepy krajowe Polish strains	Rasy Races		Szczepy krajowe Polish strains	Rasy Races		Szczepy krajowe Rasa X*) Polish strains Races X*)	Mieszanina szczepów krajowych Mixture of Polish strains
			Day 1956	Bayley 1956		Day 1956	Bayley 1956		Day 1956	Bayley 1956		Day 1956	Bayley 1956		
					0/1			3-2			6-2			1/2	1-3
1	Potentat	cf	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
2	Stirling Castle	Cf ₁	R	R	R	R	S	S	S	S	S	R	R	S	S,R
3	LMR-1	Cf ₁	R	R	R	R	S	S	S	S	S	R	R	S	S,R
4	Antomold A	Cf ₁	R	R	R	R	S	S	S	S	S	R	R	S	S,R
5	Vetomold	Cf ₂	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
7	V-121	Cf ₃	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	R	S,R
9	V-473	Cf ₁ Cf ₂	R	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
11	Stirling Castle x V-121 (F ₁)	Cf ₁ Cf ₂	I	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R
16	F-101	Cf ₁ Cf ₂	I	I	I	I	R	R	R	R	R	R	R	R	R
18	V-473 x V-121 (F ₁)	Cf ₁ Cf ₂ Cf ₃	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
22	Vinequeen		I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
28	Purdue-56		I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
35	Improved Bay State-10		I	I	I	I	R	R	R	R	R	R	R	S	S
36	WMPF-22		I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	S	S
Zidentyfikowane rasy Identified races			0	0	0	1	1	1	3	3	3	3	3	3	3

Rasa 1 (wg Bayleya 2) różni się od rasy 0 tym, że wrażliwe są na nią odmiany z genem Cf₁, zaś odmiany z genem Cf₃ są względnie odporne.

Rasa 3 (wg Bayleya 9) różni się od rasy 0 tym, że wrażliwe są względem niej odmiany z pojedynczym genem Cf₃, np. 'V-121'; wywołuje podobnie jak rasa 0 reakcje typu R na odmianach z genem Cf₁.

Rasa X (nowa rasa) wyróżnia się wśród wyżej omówionych, jak i wszystkich dotychczas opisanych ras tym, że poraża odmiany 'Purdue-56' (typ S) i 'Waltham Mold Proof Forcing-22'. Na 'WMPF-22' występują objawy jakby pośrednie między reakcjami S i R, jednak większe niż dla typu R, ze znaczną reakcją chlorotyczną; wrażliwa jest ponadto odmiana 'LMR-1', podczas gdy pozostałe odmiany z tym samym genem (Cf₁) są względnie odporne, podobnie jak odmiana 'V-121' (z genem Cf₃). Odmiany z genami Cf₂ jak i pozostałe odmiany badane nie podlegają infekcji.

Wszystkie zidentyfikowane rasy porażały rośliny gatunku *Solanum pennelli* Correll, który we wcześniejszych badaniach (Leski 1969b) uległ porażeniu przez nie zidentyfikowane szczepy grzyba.

Niektóre obserwacje nad kulturami zidentyfikowanych ras *C. fulvum*

Szczepy *C. fulvum* hodowano na pożywce agarowo-brzeczkowej. Intensywny wzrost kolonii trwał przez pierwsze 3 tygodnie. W 5—7-tygodniowych kulturach pojawiły się, zwykle począwszy od brzegów kolonii, liczne, szybciej rosnące puszyste skupienia najczęściej płonej grzybni o jasnym pastelowym zabarwieniu. Mutanty te pozostały nie zmienione przez 2,5 roku przy przeszczepianiu w odstępach ośmiotygodniowych. Podobne mutanty grzybniowe były opisywane m. in. przez Bayleya (1950). Pojawienie się mutantów grzybniowych bardzo utrudniało zachowanie czystości normalnych kultur grzyba, które często całkowicie zarastały grzybnia płoną. Dwoma niezarodnikującymi mutantami rasy 1 i wyjściowym szczepem (wg Bayleya rasy 2) inokulowano (homogenizatem grzybni) po 5 roślin odmiany 'Stirling Castle'. Objawy chorobowe wywołane przez mutanty wystąpiły już po 10—11 dniach, podczas gdy normalny szczep wywołał objawy po 16 dniach. Wielkość plam i odbarwienie tkanki liścia było podobne dla obu typów szczepów, jednak przy braku zarodnikowania mutantów. Wśród obserwowanych licznych kultur grzyba, zabarwieniem kolonii wyróżniała się rasa 3 (wg Bayleya — 9), zachowując szare zabarwienie kolonii przez cały czas obserwacji, podczas gdy kolonie innych ras po kilku lub kilkunastu dniach z wyjątkiem 3 szczepów zmieniały zabarwienie na oliwkowe lub brunatne. Zdecydowana większość szczepów (38) rasy 3 miała zabarwienie popielate, natomiast 6 szczepów miało szare zabarwienie z odcieniem zie-

Tabela 5 — Table 5

Wpływ różnych stężeń zawiesiny inokulum rasy 0 i 1 *C. fulvum* (wg Bayleya ras 1 i 2) na zachowanie się trzech odmian pomidorów: 'Potentat', 'F-101', 'Stirling Castle'.

Influence of varying concentration of inoculum suspension of race 0 and 1 of *C. fulvum* (acc. to Bayley races 1 and 2) on the behaviour of three tomato varieties: 'Potentat', 'F-101', and 'Stirling Castle'.

Rasa nr szczepu Race nos of strains	Stężenie zawie- siny zarodników <i>C. fulvum</i> Concentration of <i>C. fulvum</i> spore suspension	Potentat — Potentat			F — 101			Stirling Castle		
		Objawy — Symptoms			Objawy — Symptoms			Objawy — Symptoms		
		typ type	klasa wrażliwości susceptibi- lity class	Nasilenie objawów Intensity of sym- ptoms	typ type	klasa wrażliwości susceptibi- lity class	Nasilenie objawów Intensity of sym- ptoms	typ type	klasa wrażliwości susceptibi- lity class	Nasilenie objawów Intensity of sym- ptoms
Rasa 0	5000	S	2-1	2-3	I	6	0	R	5-4	1-2
Race 0	50000	S	2-1	3	I	6	0	R	5-4	3-4
(3-2)	500000	S	2-1	4-5	I _R *	6-5	0	R	5-4	4
Race 1	5000	S	2-1	2	R	5	2	S	2	3-4
Rasa 1	50000	S	2-1	2-3	R	5	2	S	2	4
(5-1)	500000	S	2-1	5	R	5-4	4	S	2-1	5

Objaśnienia:

S — wrażliwe; R — odporne, I — bezwzględnie odporne.

Klasy wrażliwości: 1 — bardzo wrażliwe, 2 — wrażliwe, 3 — umiarko-

wanie wrażliwe, 4 — umiarkowanie odporne, 5 — odporne, 6 — bezwzględnie odporne.

Nasilenie objawów: 1 — bardzo małe, 2 — małe, 3 — średnie, 4 — duże, 5 — bardzo duże.

* łagodne „ziarniste” przejaśnienia liści; „punktowe chlorozy lub nekrozy, o średnicy do 1 mm (znaleziono tylko kilka takich plam)

Legend:

S — susceptible; R — resistant; I — immune.

Susceptibility classes: 1 — very susceptible, 2 — susceptible, 3 — moderately susceptible, 4 — moderately resistant, 5 — resistant, 6 — immune.

Intensity of symptoms: 1 — very low, 2 — low, 3 — medium, 4 — high, 5 — very high.

* mild "granular" translucencies in leaves; "point" chloroses or necroses up to 1 mm in diameter (only several such spots were found).

lonkawym. Trzy wymienione szczepy innych ras miały zabarwienie podobne do zabarwienia sześciu szarozielonkawych szczepów rasy 3, z tym jednak, że dwa z nich wyizolowane z odmiany 'LMR-1' nie wywołały porażenia (typu S) na odmianie 'V-121' — nie reprezentowały więc rasy 3.

Wpływ różnych stężeń inokulum ras 0 i 1 *C. fulvum*
na porażenie niektórych odmian

W doświadczeniach K a n d e f e r a (1962) w wyniku inokulacji odmiany 'F-101' zawiesinami inokulum o stężeniu do 300 000 zarodników/cm³ nie wystąpiły żadne objawy chorobowe, natomiast przy wyższych stężeniach występowały reakcje typu R. W zakresie stężeń inokulum używanych w niniejszych badaniach identyfikacji ras *C. fulvum*, odmiana 'F-101' była względnie odporna na rasy 1 i 3, a bezwzględnie odporna na rasę 0. W doświadczeniu, które przeprowadzono dla wyjaśnienia tego zjawiska, odmiany 'F-101', 'Stirling Castle' i 'Potentat' inokulowano rasami 0 i 1 w stężeniach 5, 50 i 500 tys. zarodników/cm³. Notowano typ reakcji w 6-stopniowej skali (wg T e r m o h l e n a 1960) i nasilenie porażenia (wg 5-stopniowej skali). Wyniki przedstawia tab. 6. Obie rasy porażały jednakowo odmianę 'Potentat' w nasileniu zależnym od stężenia inokulum. Nasilenie obu typów objawów chorobowych (R — wywołanych przez rasę 0, S — przez rasę 1) na odmianie 'Stirling Castle' wykazało podobną zależność od stężenia inokulum. Przy stężeniach 5—50 tys. zarodników/cm³ rasa 0 nie wywołała żadnych objawów na odmianie 'F-101', natomiast w stężeniu 500 tys./cm³ wystąpiło kilka bardzo drobnych (do 2 mm średnicy) chlorotycznych plamek bez zarodnikowania grzyba. Rasa 1 we wszystkich stężeniach inokulum wywoływała na odmianie 'F-101' objawy typu R. Typ objawów nie zależał od stężenia inokulum. Wyniki K a n d e f e r a (1962) mogły więc wypłynąć stąd, że wyraźna reakcja typu R na 'F-101' była wywołana przez minimalną domieszkę innych ras (niż rasa 0) obecnych w mieszaninie izolatów pochodzących ze szklarni produkcyjnej, i których obecność mogła się ujawnić dopiero przy wyższych stężeniach inokulum.

DISKUSJA

Rasy *C. fulvum* wykrywano dotychczas w krajach, gdzie pomidory różnicowane pod względem odporności były już uprawiane i dopiero rzucające się w oczy porażenie niektórych odmian zwracało uwagę na obecność ras. Mimo to dominowała tam zwykle rasa 0, udział innych ras był często bardzo mały (m. in. D a y 1954; K i s h i 1962).

Interesujący jest więc już sam fakt obecności w Polsce ras *C. fulvum*. Z uwagi na podjęte środki ostrożności przy sprowadzaniu nowych odmian można wykluczyć zawleczenie tych ras z nasionami sprowadzonymi do niniejszych badań. Już w pierwszym roku badań na niektórych odmianach w szklarniach produkcyjnych znajdowano pojedyncze plamy chorobowe. W warunkach uprawy odmian wrażliwych i przy testowaniu ograniczonej ilości grzyba wykrycie zróżnicowania fizjologicznego jest stosunkowo mało prawdopodobne. Zastosowany w niniejszych badaniach tok pracy jest wprawdzie dość żmudny, umożliwia jednak sprawdzenie dowolnie liczego materiału grzyba eliminując przypadkowość ewentualnego wykrycia nie rozpowszechnionych jeszcze ras.

W izolatach grzyba z roślin nie porażanych przez rasę 0 występuje zwykle domieszka rasy 0 nawet jeszcze po kilku pasażach na tych odmianach. Zjawisko to, o którym wspomina także Termohlen (1960), utrudnia szybkie uzyskanie jednorodności szczepów innych ras.

Wcześniej sądzono, że 'F-101' ma geny $Cf_1 Cf_2 Cf_3$ (Kerr 1959, 1960), a 'Improved Bay State-10' ma m. in. gen Cf_2 (Guba 1956). Ponieważ gen Cf_2 kieruje bezwzględną odpornością na wszystkie krajowe rasy *C. fulvum*, nie może więc być obecny w tych odmianach. Ponieważ Cf_1 i Cf_3 warunkują niższy poziom odporności na rasę 0, mamy tu do czynienia z jakimś innym nie znanym dotychczas czynnikiem (odmiany te w Polsce ulegają infekcji). Różne zachowanie się względem rasy X odmian, o których było wiadomo, że posiadają tylko gen Cf_1 świadczy, że 'Stirling Castle' i 'Antimold A' muszą mieć jeszcze jakiś czynnik kierujący ich względną odpornością na rasę X, którego brak jest w odmianie 'LMR-1'.

Okazało się, że porażenie odmiany 'F-101' (typ R) nie zależy bezpośrednio od stężenia inokulum, jak wynikało z doświadczeń Kandefera (1962), lecz od domieszki rzadkich jeszcze w Polsce ras grzyba w badanym przez niego materiale infekcyjnym.

Pogląd m. in. Bayleya (1950), Daya (1954), że szare zabarwienie kolonii grzyba jest wyłącznie cechą rasy 3, znalazł tylko częściowe potwierdzenie. Wprawdzie wszystkie szczepy tej rasy są szare, jednak podobne zabarwienie wystąpiło sporadycznie wśród szczepów innych ras.

Powszechnie panuje pogląd, że rasy *C. fulvum* powstają i występują w ścisłym związku z uprawianymi na danym obszarze odmianami (Bayley 1950; Day 1954, 1960; Johnson 1960). Bayley (1950) nie wykluczał nawet roli odmian odpornych jako czynnika mutagennego. Wg Gäumana (1963) rasy fizjologiczne patogenów powstają w funkcjonalnym związku z uprawianymi odmianami — gospodarza.

Szczegółowa analiza literatury o rasach *C. fulvum* dostarcza wielu faktów, na które uprzednio nie zwracano uwagi, a które wbrew sądom części autorów pozwalają na wysunięcie zastrzeżeń co do słuszności pa-

nujących poglądów na powstawanie ras tego grzyba. Okoliczności, w jakich wykrywano rasy *C. fulvum* w innych krajach, nie pozwalają na odrzucenie myśli, że część ras mogła występować w małej ilości przed wprowadzeniem do uprawy niektórych odmian pomidorów. Nowe rasy wykrywano często w krótkim czasie po wyhodowaniu nowych odmian i dopiero wtedy, gdy ich porażenie roślin w uprawie było już wyraźnie widoczne (jak to wynika z prac Bayley'a 1950, Bakker 1951, Termohlena 1960, Ghabrial'a i Pirone 1963, Baylea i Kerra 1964, Kooistry 1964). Okoliczności, w jakich wykryto w Polsce rasy *C. fulvum*, pozwalają natomiast sądzić, że rasy te były już obecne przed sprowadzeniem odmian będących dla nich selektywnymi żywicielami. W materiale grzyba ze Skierniewic (Instytut Warzywnictwa), gdzie wskutek wieloletniej wymiany nasion mogła zaistnieć możliwość wcześniejszego sprowadzenia tych ras, ujawniona została tylko jedna rasa obok rasy 0 (rasa 1), obecna także w innych szklarniach.

Niektóre odmiany, na których już w pierwszym roku ich uprawy w Polsce wykryto rasy grzyba (zaledwie po kilka plam chorobowych), sprawiały wrażenie zupełnie odpornych i dopiero po 2—3 kolejnych sezonach uprawy w jednym miejscu ulegały już wyraźnemu choć jeszcze niewielkiemu porażeniu (Leski 1967, 1969c). Wykrycie niektórych ras w innych krajach następowało właśnie z podobnym, a czasem nawet mniejszym opóźnieniem po wprowadzeniu do uprawy nowych odmian.

W świetle poglądów na występowanie ras *C. fulvum* paradoksalny wydaje się być fakt wykrycia w Polsce ras „wyspecjalizowanych” względem odmian pomidorów nigdy uprzednio nie uprawianych. Rasy 1,2 i X mogły powstać i musiały więc utrzymać się w populacji grzyba w ilości przekraczającej próg infekcji wyłącznie w obecności odmian standardowo wrażliwych.

Bardzo interesujące okazuje się być prześledzenie kolejności powstawania, a raczej wykrywania opisanych już ras *C. fulvum*. Z pracy Bayley'a (1950) wynika np., że rasę 6 (1.2.3) wykryto po raz pierwszy na odmianie 'Stirling Castle' (Cf₁), podczas gdy w tym czasie w Kanadzie z odmian odpornych uprawiano ponadto tylko odmianę 'Vetomold' (Cf₂); odmianę 'V-121' (Cf₃) wyhodowano później, a odmiany z trzema genami nie były nigdy uprawiane tam na skalę produkcyjną. Rasę 7 (2,3) wykryto pierwotnie na 'V-121' (uprzednio względnie odpornej na wszystkie znane wówczas rasy), podczas gdy odmiana 'V-469' (Cf₂ Cf₃) w tym czasie jeszcze nie istniała. Podobne okoliczności zaistniały w niektórych innych krajach (Day 1954; Termohlen 1960). Nowe rasy w Holandii (Kooistra 1964) poraziły grupę odmian już w pierwszym i drugim roku uprawy produkcyjnej. Wydaje się niezwykle mało prawdopodobne, aby rasy te nie istniały już wcześniej.

Mutacje uważane są powszechnie za jedyny mechanizm genetyczny,

dzięki któremu mogą powstawać nowe rasy *C. fulvum* (Bayley 1950; Day 1957, 1960; Termohlen 1960). Według Day'a (1957) mutacje rasy 0 w rasę 2 (po napromieniowaniu U.V.), zachodziły ze znaczną częstością. Rasa 2 infekowała odmianę 'Vetomold' jeszcze w rozproszeniu 17 zarodników w 10^6 zarodników rasy 0. Skoro więc mutanty te przetrwały w masie rasy 0 i po hodowli na pożywkach ujawniły się na odmianie 'Vetomold', nie wydaje się więc, aby w warunkach naturalnych podobne mutanty musiały zagać na takiej uniwersalnej „pożywce”, jaką są odmiany standardowo wrażliwe, dominujące jeszcze w większości rejonów uprawy na świecie. Ponieważ grzyb jest haploidalnym monokarionem (Day 1954, 1957), wszystkie mutacje mogą ujawnić się zaraz po ich powstaniu. Jeśli więc do wywołania pojedynczej infekcji wystarczy 10 zarodników określonej rasy, to przy sile reprodukcyjnej grzyba i znacznej częstości mutacji możliwość powstania ras bez obecności specyficznie wrażliwych żywicieli wydaje się prawdopodobna. Mutanty mogą wnikać do roślin standardowo wrażliwych i tam wraz z innymi zarodnikować. Stwierdzono, że grzyb obficie może wnikać także do odmian bezwzględnie odpornych (Bayley 1950; Leski 1969c). Można sądzić dalej, że w przypadku gdy mutacja zajdzie po wnikięciu grzyba do rośliny, w stosunku do której mutant uzyskuje wirulencję, lub do odmiany standardowo wrażliwej jego szansa przeżycia i rozmnożenia się może wydawnie wzrosnąć. W takiej sytuacji próg infekcji może nie odgrywać roli ograniczającej.

Bayley (1950) i następnie Johnson (1960) wysunęli przypuszczenie, że rasy *C. fulvum* powstają jedne z drugich drogą „jednostopniowych” (single-step) mutacji. Pogląd ten — rozbudowany przez Rossa (1961) w badaniach nad rasami *Melampsora linii* (Pers.) Lév. można streścić: w przypadku oligogenicznego dziedziczenia odporności na grupę ras, patogen może w jednym czasie — drogą pojedynczej zmiany mutacyjnej — „przełamać” efekt tylko jednego z głównych genów. Zastosowanie tej hipotezy do *C. fulvum* pozwala zrozumieć, dlaczego w Polsce jako pierwsze wystąpiły rasy o wąskim zakresie odmian-żywicieli (z pojedynczymi genami).

Porażenie odmian holenderskich przez nowe rasy *C. fulvum* (Hubbeling 1966), wkrótce po ich wyhodowaniu, można by rozpatrywać nie jako wynik przystosowawczej zmienności patogena, lecz „rozbitcia” złożonego zestawu genów odporności odmiany 'Vagabond' na mniejsze grupy lub pojedyncze geny w odmianach pochodnych, a w myśl hipotezy Rossa można powiedzieć, że w systemie kierującym odpornością powstały „słabsze” ogniwa, łatwiejsze do „przełamania” przez rasy patogena. Za analogiczny można uznać fakt segregacji w F_2 mieszańców odmiany 'V-548' z odmianami wrażliwymi z wydzieleniem typów porażonych przez rasy użyte do testowania (Leski 1967, 1969a).

Podobnie wydaje się, że do Polski zostały „sprowadzone” odpowiednie odmiany żywicielskie dla występujących już (wprawdzie jeszcze w niewielkiej ilości) ras *C. fulvum*. Okoliczności te narzucają myśl, że w procesie hodowli w sposób niezamierzony może zaistnieć możliwość „przystosowania” odpowiednich odmian do patogenicznych zdolności istniejących już ras grzyba. Przytoczone fakty wskazują wyraźnie, że proces „specjalizacji” dotyczy zarówno patogena, jak i gospodarza. Wynikają stąd pewne uwagi dla praktycznej hodowli odmian odpornych.

Sprawdzenie, czy nie występuje zmienność patogena na danym obszarze, jeszcze przed wprowadzeniem do uprawy nowych odmian odpornych oraz bieżąca ocena odporności roślin w czasie prac hodowlanych pozwalają na uniknięcie późniejszych, nierzadkich dotychczas rozczarowań.

STRESZCZENIE

W badaniach nad kolekcją zagranicznych odmian pomidorów odpornych na *C. fulvum* stwierdzono, że niektóre z nich uległy porażeniu przez tego patogena. Z materiału grzyba zebranego ze wszystkich ważniejszych rejonów uprawy pomidorów szklarniowych w Polsce wyodrębniono drogą kolejnych pasażów na rozszerzonym zestawie odmian testowych i zidentyfikowano (obok pospolitej rasy 0) rasy 1 i 3 (wg Bayley'a rasy 2 i 9), oraz nową rasę określoną wstępnie symbolem X. Nowa rasa atakuje m. in. odmiany 'Purdue 56' i 'WMPF 22' odporne na pozostałe rasy. Wśród odmian z genem Cf₁ wrażliwa jest 'LMR-1', podczas gdy 'Stirling Castle' i 'Antimold-B' — są względnie odporne. Ponieważ odmiany odporne nigdy przedtem nie były w Polsce uprawiane, wysunięto wniosek, że rasy te, wprawdzie w minimalnym nasileniu, występowały już wcześniej, musiały więc powstać bez związku z obecnością zróżnicowanego pod względem odporności żywiciela.

Autor dyskutuje z panującymi poglądami na mechanizm powstawania ras *C. fulvum*. Na podstawie wyników i faktów z literatury dyskutowana i uzasadniana jest możliwość powstawania ras *C. fulvum* nawet w obecności tylko odmian standardowo wrażliwych. Zwrócono uwagę na możliwość nieprzewidzianego użytkowania w trakcie hodowli „przystosowania” linii żywiciela do istniejącego już zróżnicowania patogena.

Katedra Fitopatologii SGGW

Warszawa, ul. Rakowiecka 26/30

(Wpłynęło dn. 3.2.1969 r.)

SUMMARY

It was found in studies on a collection of foreign tomato varieties resistant to *C. fulvum* that some of them were infected by the pathogen. From material of this fungus collected in all the important regions of glasshouse tomato cultivation in Poland the races 1 (beside the common 0 one) and 3 (acc. to Bayley 2 and 9) were isolated by successive passaging and identified on a wider test varieties. Moreover, a newly detected race, preliminarily denoted as X was isolated. This new race attacks also varieties resistant to the remaining races — Purdue 56

and WMPF 22. From among the varieties with the Cf₁ gene, LMR-1 is susceptible, whereas Stirling Castle and Antimold-B are relatively resistant. Since the resistant varieties have never before been cultivated in Poland, it was concluded that the detected races must have already been present earlier s. althong with a very, low proportions, thus they must arise and also persist in the absence of host differentiation in respect to resistance.

The author discusses the prevailing views on the mechanism of development of the *C. fulvum* races. On the basis of his results and data from the literature the possibility is discussed of development of *C. fulvum* races even in the presence of sensitive varieties only. Attention is called to the possibility of occurrence in the course of breeding process an "adaptation" of the host to already existing differentiation of the pathogen.

LITERATURA

- Alexander L. J., 1959, Progress report of National Screening Committee for disease resistance in the Tomato for 1954—1957, Plant. Dis. Repr. 43: 55—65.
- Alexander L. J., M. M. Hoover, 1955, Diseases resistance in the wild species of tomato, Report of the National Screening Committee, Res. Bull. Ohio-agric. Exp. Stn.: 752.
- Bayley D. L., 1950, Studies in racial trends and constancy in *Cladosporium fulvum*, Canad. J. Res. Sect. C. 28: 535—565.
- Bayley D. L., E. A. Kerr, 1964, *Cladosporium fulvum* race 10 and resistance to it in tomato, Can. J. Bot. 42: 1555—1558.
- Butler L., 1953, Change in gene symbols, Tomato genet. Coop. Rep., 3: 7—8.
- *Butler L., 1965, Revised linkage maps, Tomato genet. Coop. Rep., 15: 3—6.
- Day P. R., 1954, Physiologic specialization of *Cladosporium fulvum* in England and Wales, Pl. Patoghol. 3: 35—39.
- *Day P. R., 1956, Race names of *Cladosporium fulvum*, Tomato genet. Coop. Rep., 6: 13—14.
- Day P. R., 1957, Mutation to virulence in *Cladosporium fulvum*. Nature, Lond. 179: 1141—1142.
- Day P. R., 1960, Variation in phytopathogenic Fungi, Ann. Rev. Microbiol. 14: 1—16.
- Flor H. H., 1956, The complementary genic systemes in flax and flax rust, Adv. in Genetics. 8: 29—54.
- Gäuman E., 1963, Pasożytnicze uzdolnienia sprawców. Nauka o infekcyjnych chorobach roślin, PWRiL, Warszawa, Rozdz. 3: 272—366.
- Ghabrial S. A., T. P. Pirone, 1963, Races of *Cladosporium fulvum* in Louisiana, Plant. Dis. Repr. 47: 7 17—20.
- Guba E. F., 1936, Resistance to *Cladosporium fulvum*, Phytopathology 26: 382—6.
- Guba E. F., 1956, Coordination in breeding tomatoes for resistance to *Cladosporium fulvum* leaf mold, Plant Dis. Repr. 40: 647—653.
- Guba E. F., 1960, Red forcing tomatoes immune to *Cladosporium* leaf-mold, Mass. agric. Exp. Stan. Bull. 519: 1—20.
- Hafen L., 1959, Breeding leaf mold resistant greenhouse Tomatoes, Ann. Rep. Vegetable Growers Assoc. Amer. 1959: 102—106.
- Hubbeling N., 1966, Identificatie van nieuwe fysio's van *Cladosporium fulvum* en selectie op resistentie daartegen bij de tomaat, Meded. Rijksfaculteit Landbouwwetenschappen Gent. 31: (3): 925—930.

- Johnson T., 1960, Genetics of Pathogenicity In "Plant Pathology". Ed. by Horsfall J. G. and A. E. Dimond, Acad. Press, N. York and London, vol. 2. Chapter 11: 407—459.
- Kandefer J., 1962, Wpływ stężenia zawiesiny zarodników na stopień porażenia czterech odmian pomidorów szklarniowych przez *Cladosporium fulvum* Cooke, Praca dyplomowa w Katedrze Ochrony Roślin SGGW.
- Kerr E. A., 1955, Breeding for resistance to leaf mold greenhouse tomatoes, Rep. Vineland hort. exp. Stn. 1953—1954: (1955) 76—80.
- Kerr E. A., 1957, The first fifty years (1906—1956). Breeding greenhouse tomatoes resistant to leaf-mold, Vineland hortic. exp. Stn., 1956, (1957): 35—47.
- *Kerr E. A., 1960, Resistance to *Cladosporium fulvum*. Tomato genet. Coop. Rep., 10: 19—20.
- Kerr E. A., Bayley D. L., 1964, Resistance to *Cladosporium fulvum* Cke, obtained from wild species of tomato, Can. J. Bot. 42: 1541—1554.
- *Kerr E. A., Brewer D., 1955, Resistance to leaf mold (*Cladosporium fulvum* Cke). Tomato genet. Coop. Rep., 5: 19—20.
- Kishi K., 1962, Studies on the physiological specialization of *Cladosporium fulvum* Cooke, Ann. phytopath. Soc. Japan 27 (4): 189—196 (English summ).
- Kochman J., 1935, Brunatna pleśń pomidorów *Cladosporium fulvum* i jej zwalczanie, Roczn. N. Ogrodn., 2: 81—94.
- Kooistra E., 1964, Recent experiences of breeding leaf mould resistant tomatoes, Euphytica, 13: 103—109.
- Langford A. N., 1937, The parasitism of *Cladosporium fulvum* Cooke, and the genetics of resistance to it, Can. J. Res. C. 15: 108—128.
- Leski B., 1967, Studia nad fizjologiczną specjalizacją grzyba *Cladosporium fulvum* na pomidorach w Polsce i odpornością różnych odmian linii hodowlanych i dzikich gatunków pomidorów. Maszynopis pracy doktorskiej. Katedra Fitopatologii SGGW, Warszawa.
- Leski B., 1969a, The genetical basis of hereditary immunity to the New Race of Leaf-mould fungus *Cladosporium fulvum* Cooke in the Tomato varieties V-548 and Vinequeen, Bul. Acad. Polon. Sci. V. 17 (2): 109—113.
- Leski B., 1969b, *Solanum pennelli*, Correlle a new host-plant for the fungus *Cladosporium fulvum* Cooke, Polish Acad. Sci. Bull. V, 17 (3): 181—183.
- Leski B., 1969c, Studies on the resistance a varieties, lines and wild species of tomatoes to *Cladosporium fulvum* in Poland, Acta Agrobotanica 23 (1): 109—129.
- Persiel F., 1967, Resistenz und Resistenzzüchtung gegen die Braunfleckenkrankheit, *Cladosporium fulvum* Cooke, bei Tomaten, Z. Pflanzen-Züchtg. 57: 325—360.
- Ross H., 1961, Resistenzzüchtung und pathogene Rassen, Ber. Dtsch. Bot. Ges. 74: 389—404.
- Termohlen G. P., 1960, De fysiologische specialisatie van *Cladosporium fulvum* en het kweken van tegen de bladvlekkenziekte resistente tomaten-rassen, T. Pl. ziekten. 66: 314—327.

* Pozycje z Report of Tomato Genetics Cooperative (Tomato genet. Coop. Rep.) cytowane za zgodą autorów.

References from the Report of Tomato geneticts cooperative (Tomato Genet. Coop. Rep.) cited under author's agreement.