

DANUTA SOSNOWSKA

Instytut Ochrony Roślin

Zakład Biologicznych Metod i Kwarantanny

Miczurina 20, 60-318 Poznań

E-mail: D.Sosnowska@ior.poznan.pl

TRÓJ-TROFICZNE INTERAKCJE POMIĘDZY ROŚLINAMI, GRZYBAMI NICIENIOBÓJCZYMI I NICIENIAMI

WSTĘP

Nicień (Nematoda) z gromady obleńców stanowią jedną z najliczniejszych grup zwierząt wielokomórkowych żyjących w glebie. Spośród ponad 8000 znanych dotychczas gatunków, 10% z nich należy do pasożytów roślin. Najbardziej szkodliwe gatunki to guzaki korzeniowe (*Meloidogyne* spp.) mogące żerować na ponad 3000 gatunkach roślin i powodować straty w plonach pomidorów do 21%, a zbóż do 3% (SHURTLEFF i AVERRE 2000). Większość z nich atakuje system korzeniowy powodując mechaniczne uszkodzenia, a wydzielane przez larwy enzymy wywołują silne rozmnażanie się komórek, co powoduje tworzenie się wyrostów na korzeniach. Pośrednia ich szkodliwość wynika z tego, że są wektorami fitopatogennych wirusów, grzybów i bakterii.

Dotychczas w Europie stwierdzono występowanie 14 gatunków guzaków. Z tej liczby 8 gatunków zostało dotychczas znalezionych w Polsce (KORNOBIS 2001). Szczególnie niebezpieczne gatunki umieszczono w Wykazie Organizmów Szkodliwych Podlegających Obowiązkowi Zwalczania (ANONIM 2001). Największe szkody w uprawach szklarniowych i przy produkcji materiału wysadzeniowego w szklarniach powodują trzy zawleczone do Polski gatunki ciepłolubnych guzaków: *Meloidogyne*

arenaria (Neal) Chitwood, *M. incognita* (Kofoid et White) Chitwood i *M. javanica* (Treub) Chitwood. Natomiast w uprawach roślin polowych największe szkody powodują mątwiki, nicienie wytwarzające cysty. Wśród nich w uprawach buraków cukrowych w Polsce najgroźniejszy jest mątwik burakowy (*Heterodera schachtii* Schmidt), a w uprawach ziemniaków mątwik ziemniaczany (*Globodera rostochiensis* Wollenweber).

Grupa nicieni należąca do wewnętrznych pasożytów roślin (*Heterodera*, *Meloidogyne*, *Globodera*) osiągnęła najwyższy stopień adaptacji do pasożytniczego trybu życia, a walka chemiczna z tą grupą szkodników jest niezwykle uciążliwa i mało efektywna, dlatego wszelkie próby znalezienia alternatywnej metody ich zwalczania wydają się godne akceptacji. Taką metodą jest walka biologiczna z wykorzystaniem wrogów naturalnych tych szkodników – grzybów nicieniobójczych.

Powodzenie zwalczania biologicznego uwarunkowane jest poznaniem zjawisk zachodzących w układzie pasożyt-żywiciel-środowisko. Brak tego rozeznania niejednokrotnie w przeszłości decydował o fiasku stosowanych poza laboratorium biologicznych metod ochrony roślin. W środowisku glebowym ist-

nieje wiele interakcji pomiędzy poszczególnymi organizmami. Poznanie tych zjawisk będzie krokiem nie tylko w kierunku zbadania współzależności wielu organizmów, ale również pozwoli wykorzystać tę wiedzę do opracowania strategii biologicznego zwalczania groźnej grupy szkodników roślin jaką są nicienie fitofagiczne. Badania wielu uczonych wykazały zróżnicowany mechanizm działania grzybów

nicieniobójczych w zależności od gatunku nicienia i uprawianej rośliny (BOURNE i współaut. 1996, CRUMP i IRVING 1992, DE LEIJ i współaut. 1992a, KERRY 2000, SOSNOWSKA i KERRY 2002).

W niniejszym opracowaniu przedstawię interakcje na poziomie trój-troficznym pomiędzy rośliną, nicieniem i grzybem nicieniobójczym.

INTERAKCJE POMIĘDZY ROŚLINĄ I NICIENIEM FITOFAGICZNYM

Rośliny wyższe wpływają na dynamikę populacji nicieni. Są rośliny bardziej podatne na porażenie przez nicienie, rośliny nieżywicielskie, wrogie i odporne. Początkowo uważano, że gatunek *H. schachtii* jest polifagiem. Następnie zauważono, że populacje żerujące na burakach nie rozmnażają się na owsie i ziemniakach (BRZESKI i SANDNER 1974). Wiadomo również, że uprawa wieczornika damskiego (*Hesperis matronalis*) powoduje wychodzenie larw z cyst *H. schachtii*. Jest to roślina wroga dla tego gatunku nicienia, dlatego że jego larwy giną w glebie na skutek braku pożywienia. Uprawa roślin obojętnych, jakimi są zboża, powoduje zmniejszenie liczebności populacji mątwika burakowego, dlatego że szkodnik ten nie rozwija się na zbożach. Uprawa roślin odpornych na nicienie powoduje, że nicienie wnikają do ich wnętrza, ale nie znajdują w nich warunków do odżywiania się lub rozmnażania. Więcej gatunków roślin porażają guzaki korzeniowe. Wyrośla powstające na korzeniach wskutek

ich żerowania mają różny kształt i wielkość, np. korzenie porażone przez guzaka północnego (*Meloidogyne hapla*) mają wyrosłe nieduże, z którego wyrastają drobne korzonki, natomiast wyrosłe powstające po żerowaniu guzaka arachidowego (*M. arenaria*) jest większe i bez bocznych korzonków. Wyrośla powodowane przez guzaka południowego (*M. incognita*) mają kształt zbliżony do wrzeciona. Obserwuje się różnice w wielkości wyrosła w zależności od gatunku rośliny, np. *M. incognita* wytwarza większe wyrosłe na pomidorze niż na ziemniaku (DE LEIJ i współaut. 1992b).

Pewien wpływ na nicienie mają wydzieliny korzeniowe. Bardzo często działają one na nicienie jak atraktanty. Wydzieliny z korzeni buraka są bodźcem zewnętrznym, który powoduje wychodzenie larw *H. schachtii* z jaj. Niektóre wydzieliny roślin mogą być toksyczne dla nicieni. Takie działanie ma aksamitek (*Tagetes* sp.) i czosnek (*Allium sativum*) (DMOWSKA 1982).

INTERAKCJE POMIĘDZY NICIENIEM I GRZYBEM NICIENIOBÓJCZYM

Już w latach 50. JONES (1956) pisał o wpływie roślin, gleby i pasożytów na populację mątwika burakowego. Wiadomo, że grzyby ograniczają populacje nicieni w glebie. Najwcześniejsze doniesienia o grzybach porażających nicienie dotyczą grzybów drapieżnych. W 1864 r. Voronin pisał o grzybie *Arthrobotrys oligospora* Fresenius, który specjalnymi pętlami i siecią atakował nicienie (MEKHTEVA 1979), a dopiero Zopf w 1988 r. stwierdził, że utwory te służą do łapania nicieni. W 1877 r. Kühn odkrył porażenie samicy *H. schachtii* przez grzyb *Catenaria auxillialis* (Kühn) Tribe w Niemczech (POINAR i JANSSON 1988).

Systematykę grzybów pasożytujących na nicieniach przedstawił BARRON (1977). Ich

przedstawicieli można znaleźć we wszystkich klasach grzybów, a najwięcej w klasie grzybów niedoskonałych (*Deuteromycotina*). Badania nad grzybami nicieniobójczymi prowadzone były dotychczas w Polsce na stosunkowo niewielką skalę. Już w latach 60. JAROWAJA (1970) opracowała dużą monografię grzybów drapieżnych z rodzaju *Arthrobotrys*, która jednakże ma charakter taksonomiczny i zawiera niewiele doniesień o możliwości wykorzystania ich w biologicznym zwalczaniu nicieni.

Od wielu lat prowadzi się w świecie intensywne badania w poszukiwaniu szczepów grzybów, które charakteryzują się wysoką wirulentnością w stosunku do nicieni, szkodników roślin. Szczególnym zainteresowaniem cieszy się gatunek *Pochonia chlamydosporia*

(Goddard) Zare et Gams, gdyż jest on obiecującym czynnikiem biologicznego zwalczania jaj nicieni ze względu na wytwarzanie zarodników przetrwalnikowych, chlamydospor zapewniających mu przetrwanie w glebie nawet w niesprzyjających warunkach. Patogeniczność tego gatunku dla jaj *H. schachtii* wykazał po raz pierwszy WILLCOX i TRIBE (1974) w latach 70. Badania wykazały, że szczepy tego gatunku grzyba różnią się znacznie pod względem wirulentności, wzrostu, produkcji chla-

to tym, że na ziemniaku nicien wytwarzał mniejsze wyrośla niż na pomidorze, a w większych wyroślach więcej złożeń jajowych szkodnika osadzonych jest wewnątrz w tkance rośliny, przez co fizycznie są one chronione przed kontaktem z patogenem grzybowym i dlatego porażenie jaj jest w nich mniejsze. O tym pisał również DE LEIJ i współaut. (1992b).

Działanie grzyba na nicienie jest także uzależnione od koncentracji jego zarodników. Obserwowano, iż zwiększenie koncentracji chla-

Tabela 1. Infekcyjność polskich szczepów *P. chlamydosporia* względem różnych gatunków guzaków w temperaturze 25°C.

Nazwa szczepu	% porażonych jaj		
	<i>M. arenaria</i>	<i>M. hapla</i>	<i>M. incognita</i>
Vc-1	45	67	77
Vc-2	50	51	68
Vc-3	33	56	76

mydospor i kolonizacji ryzosfery (CRUMP 1989, KERRY i współaut. 1984, SOSNOWSKA i współaut. 2001). Stadium infekcyjnym grzyba jest chlamydospora, która po dostaniu się na powierzchnię jaja nicienia zaczyna wytwarzać – enzymy proteazy (subtilizynę), które rozpuszczają osłonkę jaja i za pomocą specjalnego wyrostka zwanego appressorium (przyciska, zgrubiałego fragmentu grzybni, którym grzyb przytwierdza się do podłoża w początkowej fazie infekcji) wnika do jego wnętrza. Patogen odżywia się zawartością jaja i po pewnym czasie powoduje, że całe wnętrze jaja wypełnia grzybnia i struktury zarodnikotwórcze (BARRON 1977). *P. chlamydosporia* atakuje tylko niedojrzałe jaja nicieni. Nigdy nie obserwowano porażenia larw (IRVING i KERRY 1986).

Szczepy tego gatunku grzyba różnią się między sobą pod względem patogeniczności w stosunku do różnych gatunków guzaków.

Polskie szczepy Vc-1, Vc-2 i Vc-3 grzyba *P. chlamydosporia* były najbardziej infekcyjne w stosunku do jaj *M. incognita*, natomiast najslabiej infekowały *M. arenaria* (Tabela 1). Uzależnienie skuteczności tego gatunku grzyba obserwowali również STIRLING i SMITH (1998). KERRY i BOURNE (1996) stwierdzili większą redukcję *M. incognita* przez grzyb na ziemniaku niż na pomidorze. Autorzy tłumaczą

mydospor nie było związane ze zwiększeniem śmiertelności jaj szkodnika. Zachodziła korelacja odwrotna, im więcej chlamydospor, tym mniejsza była jego skuteczność.

Polski szczep Vc-3 wyraźnie tracił infekcyjność w stosunku do jaj *M. arenaria* z 35% do 10% przy zwiększaniu koncentracji chlamydospor (Tabela 2). Pozostałe szczepy również wykazywały taką samą tendencję. Zjawisko to trzeba brać pod uwagę przy wyznaczaniu dawki biopreparatu do zwalczania szkodnika.

Również intensywne badania prowadzone są nad innym gatunkiem grzyba *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samson, także zaliczanym do patogenów jaj nicieni. Znalazł on już zastosowanie w praktyce do zwalczania wielu gatunków nicieni, szkodników roślin (DAVIDE i ZORILLA 1983, BORISOV 1998, SIDDIQUI i MAHMOOD 1994). Stadium infekcyjnym grzyba są konidia cytrynowatego lub elipsoidalnego kształtu, które infekują nie tylko jaja nicieni, ale również larwy (CABANILLAS i współaut. 1988). Atakuje on również jaja niedojrzałe, ale obserwowano też porażenie jaj zawierających larwy pierwszego stadium wzrostu (HOLLAND i współaut. 1999). U szczepów tego gatunku, podobnie jak u *P. chlamydosporia* obserwuje się duże zróżnicowanie pod względem patogeniczności w stosunku do różnych gatunków nicieni.

Tabela 2. Śmiertelność jaj *M. arenaria* w zależności od koncentracji chlamydospor *P. chlamydosporia* w 1 ml zawiesiny.

Nazwa szczepu	Śmiertelność jaj w zależności od koncentracji chlamydospor (%)		
	10 ³	10 ⁴	10 ⁵
Vc-1	43	38	37
Vc-2	50	40	35
Vc-3	35	15	10

INTERAKCJE POMIĘDZY GRZYBEM NICIENIOBÓJCZYM I ROŚLINĄ

Wydawałoby się, że patogeny grzybowe jaj nicieni są związane tylko ze szkodnikami. Badania prowadzone w ostatnich latach w Anglii wykazały, że roślina ma wpływ na ilościowy rozwój grzyba *P. chlamydosporia* w ryzosferze. Różnice w ilości jednostek infekcyjnych grzyba mierzono liczbą CFU (ang. colony forming units, jednostki tworzące kolonie) w cm² korzenia. CFU grzyba wynosiło ponad 200 na korzeniach zdrowej kapusty, kukurydzy, fasoli, ziemniaka i pomidora, natomiast na korzeniach zdrowego bakłażana, soi i pszenicy liczba CFU była mniejsza niż 100 (Tabela 3) (KERRY i BOURNE 2002).

lub też na zewnątrz. Obecność patogena grzybowego na powierzchni korzenia ułatwia kontakt z jajami i tym samym pozwala na ich szybkie porażenie. W praktyce w zwalczaniu guzków korzeniowych mogą mieć znaczenie tylko te szczepy, które kolonizują korzenie bez wnikiwania do ich wnętrza. Takie właściwości posiada grzyb *P. chlamydosporia*.

Badania własne wykazały duży wpływ zdrowych roślin na rozwój *P. chlamydosporia* w glebie.

W obecności zdrowej kapusty grzyb rozwijał się najintensywniej do 2 miesiąca od momentu wprowadzenia do gleby i obserwowano

Tabela 3. Wpływ roślin na liczebność *P. chlamydosporia* w ryzosferze po 7 tygodniach wzrostu (wg KERRYEGO i BOURNE 2002).

Gatunek rośliny	Liczba CFU/cm ² korzenia
kapusta (<i>Brassica oleacea</i>)	>200
kukurydza (<i>Zea mays</i>)	>200
fasola (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	>200
ziemniak (<i>Solanum tuberosum</i>)	>200
pomidor (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	>200
bakłażan (<i>Solanum melongera</i>)	<100
soja (<i>Glycine max</i>)	<100
pszenica (<i>Triticum vulgare</i>)	<100

Zdolność *P. chlamydosporia* do kolonizacji korzeni roślin bez wywoływania procesów chorobowych w roślinie jest bardzo ważną cechą. Samice nicieni składają jaja do galaretowatej wydzieliny wewnątrz tkanki korzenia

wtedy jego 2,5-krotny przyrost CFU/g gleby, podczas gdy w obecności zdrowego pomidora ten przyrost był 1,8-krotny (Tabela 4). Jednak najlepiej grzyb rozwijał się w glebie bez obecności roślin, co jest związane z jego właściwoś-

Tabela 4. Ilościowy rozwój *P. chlamydosporia* w glebie w zależności od gatunku rośliny nie porażonej nicieniem.

Warianty	CFU/g gleby x 10 ³ po miesiącach od wprowadzenia				
	początkowe	1 miesiąc	2 miesiące	3 miesiące	4 miesiące
pomidor	7	13,4	12,6	9,7	7,6
kapusta	6,5	15,8	15,4	10,8	7,7
kontrola	2,4	18,4	13,5	7,4	6,8

ciami saprofitycznymi. Dla swojego rozwoju może on czerpać energię z materii organicznej znajdującej się w glebie. DE LEIJ i KERRY (1991) obserwowali, że chlamydospory grzyba mogą przeżyć w glebie nawet do 110 dni.

Wyżej omówiłam pojedyncze interakcje zachodzące pomiędzy rośliną i nicieniem, nicie-

niem i grzybem oraz grzybem i rośliną. W ostatnim rozdziale przedstawię wyniki badań, które pokażą zachowanie się patogena grzybowego w obecności rośliny porażonej nicieniem, czyli na poziomie trój-troficznym.

INTERAKCJE POMIĘDZY GRZYBEM NICIENIOBÓJCZYM, ROŚLINĄ I NICIENIEM FITOFAGICZNYM

Pojawienie się szkodnika w korzeniu rośliny powoduje istotne zwiększenie jednostek infekcyjnych (CFU) grzyba *P. chlamydosporia* na korzeniu porażonej rośliny.

W obecności kapusty porażonej przez *M. arenaria* następuje istotny wzrost liczby CFU *P. chlamydosporia* na korzeniu. Był to wzrost aż szesnastokrotny w porównaniu z kapustą zdrową (Tabela 5), co świadczy o związku grzyba ze szkodnikiem na roślinie. Natomiast w samej glebie takiego istotnego wzrostu w obecności kapusty nie obserwowano. Dopiero w obecności porażonego pomidora grzyb prawie dwukrotnie zwiększył ilość CFU w glebie, natomiast na korzeniu pomidora porażonego

szkodnikiem ten wzrost był czterokrotny w stosunku do pomidora zdrowego (Tabela 5).

BOURNE i współaut. (1996) obserwowali, że przez pierwsze 5 tygodni od momentu wprowadzenia *M. incognita* do gleby rozwój *P. chlamydosporia* był powolny, i zaczął się intensywnie zwiększać dopiero w momencie intensywnego składania jaj przez samice guzaka na korzeniu rośliny, czyli w 5 tygodniu rozwoju populacji szkodnika. BOURNE i współaut. (1996) wiążą również skuteczność grzyba w zwalczaniu nicieni z liczebnością populacji. Rośliny pomidora są bardziej wrażliwe na porażenie przez *M. incognita* niż rośliny ziemniaka. Obserwowano większą skuteczność grzyba

Tabela 5. Ilościowy rozwój *P. chlamydosporia* w glebie i na korzeniu w zależności od rośliny zdrowej i porażonej *M. arenaria* po 4 miesiącach od wprowadzenia grzyba do gleby.

Warianty	CFU/g gleby x 10 ³	CFU/g korzenia x 10 ²
pomidor+ <i>M.a.</i>	13,9	3,8
zdrowy pomidor	7,6	1,0
kapusta+ <i>M.a.</i>	8,4	7,9
zdrowa kapusta	7,7	0,4

P. chlamydosporia na ziemniaku (73%) niż na pomidorze (51%) (Tabela 6), co wiąże się z liczebnością szkodnika, która na ziemniaku była mniejsza.

roby ziemniaka *Rhizoctonia solani* pisała JANOWICZ i współaut. (1997). Obserwowano, że w obecności grzyba liczebność populacji mątwika zmniejszała się. Grzyb prawdopodobnie redu-

Tabela 6. Skuteczność *P. chlamydosporia* w infekowaniu *M. incognita* na pomidorze i ziemniaku (wg BOURNE i współaut. 1996).

Roślina	Koncentracja chlamydospor/g gleby	Liczba CFU/cm ² korzenia	% jaj zainfekowanych	% skuteczności
pomidor	5000	921	48	51
ziemniak	5000	493	74	73

W środowisku glebowym istnieje bardzo wiele mikroorganizmów mogących wchodzić w interakcje z różnymi organizmami. O interakcjach pomiędzy mątwikiem ziemniaczanym (*G. rostochiensis*) i grzybem wywołującym cho-

kował płodność samic szkodnika. Obecnie można nawet mówić o multitroficznym interakcjach w glebie, jeżeli weźmiemy pod uwagę grzyby antagonistyczne, wirusy i bakterie. Jest to bardzo trudne i złożone zagadnienie.

ZAKOŃCZENIE

W przedstawionym opracowaniu starałam się zwrócić uwagę na złożoność trój-troficznych interakcji pomiędzy rośliną, nicieniem i grzybem nicieniobójczym. Patogeny grzybowe jaj nicieni są uzależnione nie tylko od gatunku nicienia i liczebności populacji w glebie, ale również od uprawianej rośliny. W obecności zdrowych roślin grzyby rozwijają się z różną intensywnością, którą mierzy się liczbą CFU. Liczba ta przyjmuje wyższą wartość w ryzosferze roślin porażonych nicieniami fitofagicznymi. Dokładne poznanie zależności pozwoli opracować strategię biologicznego zwalczania tej groźnej grupy szkodników roślin. Złożoność tego problemu widać w badaniach przedstawionych w niniejszym opracowaniu. Wyniki badań wskazują na duże zróżnicowanie

wśród szczepów jednego gatunku grzyba i dlatego ważne jest dobranie takiego szczepu, który odpowiada wszystkim kryteriom oceny, jak patogeniczność i zasiedlanie ryzosfery rośliny. Właśnie rośliny mogą oddziaływać na skuteczność szczepu, dlatego trzeba je tak dobierać w płodozmianie żeby jak najwięcej jednostek infekcyjnych grzyba znajdowało się w glebie.

W świecie istnieje już kilka biopreparatów opartych na grzybach nicieniobójczych, jednak często obserwuje się niepowodzenia po ich zastosowaniu. Być może poznanie trój-troficznych interakcji pomoże rozwiązać problemy praktycznego zastosowania grzybów nicieniobójczych. Potrzebne są jednak do tego interdyscyplinarne badania naukowców z wielu dziedzin nauki.

TRITROPHIC INTERACTIONS – NEMATODE, PLANT AND NEMATOPHAGOUS FUNGUS

S u m m a r y

Knowledge of the title trirophic interactions is important for development of biomanagement strategy of root-knot nematode control.

Host plant susceptibility is known to affect nematode population and plant species differ in their tolerance to nematode attack. Isolates of nematophagous fungi *Pochonia chlamydosporia* and *Paecilomyces*

lilacinus differ in their pathogenicity against root-knot nematode eggs. Polish strains of *P. chlamydosporia* are more effective against eggs of *Meloidogyne incognita* than *M. arenaria* and *M. hapla*. Immature eggs of nematodes are more susceptible to parasitism by the fungi. Plant species differ also in their ability to support fungi in their

rhizospheres. Healthy cabbage supports the growth of *P. chlamydosporia* in soil better than does tomato. Presence of nematodes increases growth of

P. chlamydosporia in the rhizosphere. Polish strain of fungus was better stimulated by egg masses of *M. arenaria* on cabbage roots than on tomato.

LITERATURA

- ANONIM, 2001. Wykaz Organizmów Szkodliwych Podlegających Obowiązkowi Zwalczania. Dział A. Dziennik Ustaw Nr 114 z 10 października 2001, Pozycja 1221 Załącznik Nr 1 do rozporządzenia Ministra Rolnictwa i Rozwoju Wsi z dnia 18 września 2001 r.
- BARRON G. L., 1977. *Nematode-Destroying Fungi*. CBP Ltd.
- BORISOV B. A., 1998. Semi-industrial cultivation of the nematoparasitic fungus *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samson (Deuteromycotina, Hyphomycetes) and its application against root-knot nematodes in greenhouses. Russ. J. Nematol. 6, 59–60.
- BOURNE J. M., KERRY B. R., DE LEIJ F. A. A. M., 1996. The importance of the host plant on the interaction between root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) and the nematophagous fungus *Verticillium chlamydosporium* Goddard. Biocont. Sci. Technol. 6, 539–548.
- BRZESKI M. W., SANDNER R. H., 1974. *Zarys Nematologii*. PWN, Warszawa.
- CABANILLAS E., BARKER K. R., DAYKIN M. E., 1988. Histology of the interactions of *Paecilomyces lilacinus* with *Meloidogyne incognita* on tomato. J. Nematol. 20, 362–365.
- CRUMP D. H., 1989. Interaction of cyst nematodes with their natural antagonists. Asp. Appl. Biol. 22, 135–140.
- CRUMP D. H., IRVING F., 1992. Selection of the isolates and methods of culturing *Verticillium chlamydosporium* and its efficacy as a biological control agent of beet and potato cyst nematodes. Nematologica 38, 367–374.
- DAVIDE R. G., ZORILLA R. A., 1983. Evaluation of a fungus, *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samson, for the biological control of the potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis* Woll. as compared with some nematocides. Philippine Agriculturist 66, 397–404.
- DE LEIJ F. A. A. M., KERRY B. R., 1991. The nematophagous fungus *Verticillium chlamydosporium* as a potential biological control agent for *Meloidogyne arenaria*. Revue De Nematologie 14, 157–164.
- DE LEIJ F. A. A. M., DAVIES K. G., KERRY B. R., 1992a. The use of *Verticillium chlamydosporium* Goddard and *Pasteuria penetrans* (Thorne) Sayre & Starr alone and in combination to control *Meloidogyne incognita* on tomato plants. Fund. Appl. Nematol. 15, 235–242.
- DE LEIJ F. A. A. M., KERRY B. R., DENNEHY J. A., 1992b. The effect of fungal application rate and nematode density on the effectiveness of *Verticillium chlamydosporium* as a biological control agent for *Meloidogyne incognita*. Nematologica 38, 112–122.
- DMOWSKA E., 1982. Wpływ niektórych czynników biologicznych na nicienie glebowe. Wiadom. Ekol. 3/4, 209–218.
- HOLLAND R. J., WILLIAMS K. L., KHAN A., 1999. Infection of *Meloidogyne javanica* by *Paecilomyces lilacinus*. Nematology 1, 131–139.
- IRVING F., KERRY B. R., 1986. Variation between strains of the nematophagous fungus, *Verticillium chlamydosporium* Goddard. II. Factors affecting parasitism of cyst nematode eggs. Nematologica 32, 474–485.
- JANOWICZ K., MAZURKIEWICZ-ZAPĄŁOWICZ K., WRONKOWSKA H., 1997. Rola grzybów w ograniczaniu populacji nicieni. Postępy w Ochronie Roślin 37, 224–228.
- JAROWAJA N., 1970. Rodzaj *Arthrobotrys* Corda. Acta Mycol. 2, 337–404.
- JONES F. G. W., 1956. Soil populations of beet eelworm (*Heterodera schachtii* Schm.) in relation to cropings. II Microplot and field plot results. Ann. Appl. Biol. 44, 25–56.
- KERRY B. R., 2000. Rhizosphere interactions and the exploitation of microbial agents for the biological control of plant-parasitic nematodes. Ann. Rev. Phytopathol. 38, 423–441.
- KERRY B. R., BOURNE J. M., 1996. The importance of rhizosphere interactions in the biological control of plant parasitic nematodes - a case study using *Verticillium chlamydosporium*. Pestic. Sci. 47, 69–75.
- KERRY B. R., BOURNE J. M., 2002. *Manual for Research on Verticillium chlamydosporium a Potential Biological Control Agent for Root-Knot Nematodes*. IOBC, OILB, WPRS/SROP, Darmstadt.
- KERRY B. R., SIMON A., ROVIRA A. D., 1984. Observations on the introduction of *Verticillium chlamydosporium* and other parasitic fungi into soil for control of the cereal cyst nematode *Heterodera avenae*. Ann. Appl. Biol. 105, 509–516.
- KORNOBIS S., 2001. *Guzaki (Meloidogyne spp.) w uprawach roślin w Polsce*. Postępy w Ochronie Roślin 41, 189–192.
- MEKHTOVA N. A., 1979. *Trapping fungi — Hyphomycetes*. Elm. Baku (in Russian).
- POINAR G. Q. JR., JANSSON H. B., 1988. *Diseases of Nematodes*. vol. II. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida.
- SHURTLEFF M. C., AVERRE CH. W., 2000. *Diagnosing plant diseases caused by nematodes*. APS Press, The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota.
- SIDDIQUI Z. A., MAHMOOD I., 1994. Culture of *Paecilomyces lilacinus* on leaf extracts and leaf residues for nematode control. Bioresource Technol. 49, 187–189.
- SOSNOWSKA D., KERRY B. R., 2002. Evaluation of Polish and tropical isolates of the nematophagous fungus *Verticillium chlamydosporium* Goddard for

- the control of the root-knot nematode (Meloidogyne incognita Kofoid & White) on tomato plants.* Bull. Polish Acad. Sci., Biol. Sci. 50, 17–24.
- SOSNOWSKA D., MAUCLINE T. H., BOURNE J. M., KERRY B. R., 2001. *Screening of Polish, other European and tropical isolates of Verticillium chlamydosporium to assess their potential as biological control agents of root-knot nematodes.* J. Plant Protect. Res. 41, 77–84.
- STIRLING G. R., SMITH L. J., 1998. *Field tests of formulated products containing either Verticillium chlamydosporium or Arthrobotrys dactyloides for biological control of root-knot nematodes.* Biol. Control 11, 231–239.
- WILLCOX J., TRIBE H. T., 1974. *Fungal parasitism in cysts of Heterodera. I. Preliminary investigations.* Trans. Br. Mycol. Soc. 62, 585–594.