

Resistance of potato cultivars to *Phytophthora infestans* as an important element of Integrated Pest Management

Odporność odmian ziemniaka na *Phytophthora infestans* jako ważny element integrowanej ochrony upraw ziemniaka

Jarosław Plich, Beata Tatarowska

Summary

Late blight caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary is one of the most serious potato diseases. Late blight epidemics can result in a complete yield loss. Therefore in, developed countries the disease is controlled by a large number of fungicides. The most effective way of reducing fungicides input is the Integrated Pest Management (IPM). The IPM enhances the role of non-chemical treatments including the use of resistant cultivars. Growing such cultivars can significantly reduce the amount of applied fungicides without losses in yield. But to ensure effective utilization of resistance as an element of IPM, the knowledge on type of resistance, real level of this resistance and stability of its expression in various environmental conditions is required.

Key words: potato, resistance, *Phytophthora infestans*, integrated plant protection

Streszczenie

Najważniejszą ekonomicznie chorobą ziemniaka jest zaraza ziemniaka wywoływana przez *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Główną metodą walki z tą chorobą jest intensywna ochrona chemiczna. Jednak w Unii Europejskiej coraz większy nacisk kładzie się na redukcję zużycia pestycydów na rzecz integrowanej ochrony roślin. Do najważniejszych elementów tego systemu należy zaliczyć uprawę odmian odpornych. Wysoki poziom odporności uprawianej odmiany ziemniaka na zarazę pozwala na znaczne zredukowanie ilości stosowanych fungicydów. Jednak do efektywnego wykorzystania odporności, jako elementu integrowanej ochrony, konieczna jest dokładna ocena rzeczywistego poziomu odporności danej odmiany oraz określenie typu odporności, jak i stabilności ekspresji tej odporności w różnych warunkach środowiskowych.

Słowa kluczowe: ziemniak, odporność, *Phytophthora infestans*, integrowana ochrona roślin

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin – Państwowy Instytut Badawczy
Oddział Młochów
Platanowa 19, 05-831 Młochów
j.plich@ihar.edu.pl

Wstęp / Introduction

Najważniejszym ekonomicznie patogenem ziemniaka (*Solanum tuberosum* L.) jest grzybopodobny organizm *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, wywołujący zarazę ziemniaka. Straty plonu spowodowane przez zarazę ziemniaka w niechronionych uprawach mogą sięgać 70%, a w przypadku bardzo wczesnych infekcji nawet 100% (Kapsa 2008). Główną metodą walki z tą chorobą jest intensywna ochrona chemiczna. W krajach Europy zachodniej takich, jak: Holandia, Belgia czy Wielka Brytania, liczba opryskiwań wykonywanych przeciwko zarazie ziemniaka w trakcie jednego sezonu wegetacyjnego często przekracza 20 (Kapsa 2009). W Unii Europejskiej coraz większy nacisk kładzie się na redukcję zużycia pestycydów na rzecz integrowanej ochrony roślin (IPM – Integrated Pest Management). System ten zakłada zwiększenie znaczenia niechemicznych metod ochrony roślin w celu ograniczenia stosowania pestycydów, a jednym z ważniejszych jego elementów jest uprawa odmian odpornych lub tolerancyjnych na patogeny i szkodniki. W ochronie ziemniaka przed zarazą ziemniaka, która bazuje na ochronie chemicznej, zużycie fungicydów może zostać znacznie zredukowane poprzez addytywny efekt współdziałania takich elementów, jak uprawa odmian odpornych czy prowadzenie programu ochrony w oparciu o systemy wspomagania decyzji (Cooke i wsp. 2011). Kluczowym elementem decydującym o wysokiej efektywności funkcjonowania takiego systemu ochrony może stać się wysoki poziom odporności na *P. infestans* uprawianych odmian, oparty o naturalne mechanizmy obronne roślin ziemniaka.

Odporność roślin / Plant resistance

W warunkach naturalnych rośliny narażone są na ciągłe ataki ze strony patogenów należących do rozmaitych grup taksonomicznych (np. wirusy, grzyby, bakterie). Różnicowany sposób działania organizmów patogenicznych przyczynił się do powstania u roślin szeregu skutecznych mechanizmów obronnych. W następstwie ataku patogenu roślina może uruchomić reakcje obronne oparte o modyfikację ścian komórkowych, produkcję reaktywnych form tlenu lub innych substancji szkodliwych dla patogenu, jak fitoaleksyny czy białka związane z patogenezą (ang. Pathogenesis-Related, PR-proteins). Częstą reakcją obronną jest również programowana śmierć zainfekowanych komórek zwana reakcją nadwrażliwości (ang. Hypersensitive Response, HR).

W wyniku ataku patogenu, rośliny oprócz reakcji obronnych zlokalizowanych w miejscu infekcji potrafią także wzbudzać systemiczne mechanizmy obronne (SAR – Systemic Acquired Resistance), podnoszące poziom odporności rośliny, co chroni przed kolejnymi atakami patogena (Vleeshouwers i wsp. 2000).

Zgodnie z podziałem zaproponowanym przez Van der Planka (1963) odporność roślin jest dzielona na pionową (wertykalną) i poziomą (horyzontalną). Odporność pio-

nowa oparta jest na działaniu pojedynczych genów głównych odporności zwanych genami *R*. Zgodnie z zaproponowaną przez Florę teorią „gen na gen” produkt roślinnego genu odporności (*R*) wchodzi w reakcję z produktem genu awirulencji patogena (*Avr*) (Hammond-Kosack i Parker 2003). W wyniku tej interakcji uruchamiana jest reakcja obronna, która uniemożliwia dalszy rozwój patogenu w tkance rośliny. Reakcja ta ma charakter reakcji nadwrażliwości opartej na śmierci kilku komórek gospodarza, co zapobiega dalszemu rozprzestrzenianiu się patogenu. Tego typu odporność nazywana jest rasowo specyficzną, ponieważ produkty genu *R* uruchamiają reakcję nadwrażliwości tylko w interakcji z określonymi rasami patogenu (posiadającymi określony gen *Avr*). Odporność warunkowana genami *R* jest stosunkowo łatwa do wykorzystania w programach hodowlanych, jednak ich skuteczność w środowisku podlega zmianom w czasie i często okazuje się nietrwała. Odmiana z wprowadzonymi genami *R* wywiera bardzo silną presję selekcyjną na populację patogenu, co prowadzi do rozprzestrzeniania się tylko tych jego ras, które są zdolne do infekcji roślin posiadających dany gen *R*. Odporność horyzontalna, nazywana także odpornością polową, objawia się zazwyczaj obniżeniem efektywności oraz tempa rozwoju infekcji (Pietkiewicz 1976). Ograniczenia te mogą dotyczyć każdego etapu interakcji patogenu z rośliną: zdolności do zainfekowania rośliny, szybkości penetracji tkanek liści przez patogen, długości okresu inkubacji czy intensywności zarodnikowania. Odporność pozioma warunkowana jest przez geny o niewielkich efektach i jest niespecyficzna w stosunku do poszczególnych ras patogenu. Poligeniczne dziedziczenie oraz podleganie wpływom środowiska zewnętrznego utrudnia wykorzystanie tego typu odporności w programach hodowlanych. Uważa się jednak, że odporność ta ma bardziej trwały charakter niż odporność pionowa. Nie chroni ona całkowicie rośliny przed infekcją, a co za tym idzie uprawa odmian odpornych polowo wywiera mniejszą presję selekcyjną na populację patogenu, niż w przypadku odporności warunkowanej genami *R* (Van der Plank 1963). Van der Plank (1966) podkreśla ponadto różnice w skutkach, jakie wywierają poszczególne rodzaje odporności na przebieg choroby w polu. Odporność wertykalna powoduje całkowity brak porażenia lub wyraźne opóźnienie pojawienia się choroby, natomiast odporność horyzontalna powoduje jej osłabienie, czy też spowolnienie jej postępu.

Coraz więcej danych wskazuje, że oba typy odporności roślin ziemniaka na *P. infestans* są ze sobą ściśle powiązane, a nawet, że nie ma wyraźnej granicy pomiędzy nimi (Rubio-Covarrubias i wsp. 2003). Sam mechanizm działania obu typów odporności wydaje się bardzo zbliżony. Vleeshouwers i wsp. (2000) wykazali, że reakcja nadwrażliwości (HR – Hypersensitive Response) uruchamiana jest zarówno w przypadku pionowej, jak i poziomej odporności na *P. infestans*. W roślinach z odpornością pionową reakcja HR jest bardzo szybka i lokalizuje patogen w obrębie zaledwie kilku komórek. Natomiast w odporności horyzontalnej reakcja HR jest uruchamiana

znacznie wolniej, co nie pozwala skutecznie zahamować rozprzestrzeniania się patogenu.

Oba rodzaje odporności były i są szeroko wykorzystywane w hodowli odpornościowej przeciwko *P. infestans*.

Hodowla odpornościowa przeciwko *P. infestans* / Breeding against *P. infestans*

Odporność na *P. infestans* była prawdopodobnie pierwszym celem hodowli odpornościowej opartej o naukowe podstawy. W latach 40. XIX wieku, prawdopodobnie na skutek sprowadzenia zainfekowanych bulw z Ameryki Środkowej, w Europie wybuchła wielka epidemia zarazy ziemniaka. Poziom odporności większości ówczesnych odmian okazał się bardzo niski (Umaerus i Umaerus 1994). Dopiero na początku XX wieku, w wyniku prowadzenia intensywnych badań, wykryto bardzo wysoki poziom odporności na *P. infestans* w pochodzącym z Meksyku dzikim gatunku *Solanum demissum*. Podjęto także próbę wprowadzenia jej do ziemniaka uprawnego. Z *S. demissum* wiązano bardzo duże nadzieje, gdyż łącznie wykryto w nim 11 dominujących genów *R* warunkujących odporność na *P. infestans* oraz stwierdzano wysoki poziom odporności horyzontalnej. Wprowadzane kilkadziesiąt lat temu do odmian ziemniaka geny główne odporności z tego gatunku, nie stanowią już na ogół skutecznej ochrony przed *P. infestans*, gdyż odpowiadające im czynniki wirulencji są szeroko rozpowszechnione w populacji tego patogenu. Jednak niektóre spośród tych genów, jak na przykład gen *R2*, jeszcze do niedawna stanowiły bardzo skuteczną ochronę uprawianych odmian w niektórych rejonach Francji (Pilet i wsp. 2005). Według Vleeshouwers i wsp. (2011) gen *R2* wciąż stanowi wysoko efektywną ochronę przed infekcjami lokalnymi rasami *P. infestans* w niektórych rejonach Holandii, Rosji czy Chin.

Pomimo ograniczonej trwałości wertykalnej odporności ziemniaka na *P. infestans*, geny *R* nadal są wykorzystywane w programach hodowlanych i badawczych. Niewątpliwe zalety genów *R* takie, jak wysoki stopień odporności jaką zapewniają oraz łatwość ich wykorzystania w hodowli, czynią je bardzo atrakcyjnym celem w poszukiwaniu nowych źródeł odporności na *P. infestans* (Fry 2008).

W ostatnich latach znaleziono oraz zmapowano szereg nowych genów *R*, które mogą znaleźć szerokie zastosowanie w hodowli nowych odmian ziemniaka. W Zakładzie Genetyki i Materiałów Wyjściowych Ziemniaka, Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin – Państwowego Instytutu Badawczego (IHAR – PIB), Oddział Młochów, w gatunku *Solanum phureja* zidentyfikowano gen *Rpi-phu1*, który warunkuje bardzo wysoki poziom odporności naci oraz bulw na szerokie spektrum ras *P. infestans* (Śliwka i wsp. 2006). W badaniach Michalskiej i wsp. (2011) tetraploidalne klony hodowlane ziemniaka posiadające gen *Rpi-phu1* wykazywały bardzo wysoką odporność także w testach przeprowadzonych na łodygach roślin ziemniaka. Porażanie łodyg przez *P. infestans* jest ważnym ele-

mentem rozprzestrzeniania się tego patogenu w warunkach upraw polowych (Kapsa 2007). Gen *Rpi-phu1* jest bardzo obiecujący dla hodowli ze względu na bardzo wysoki poziom odporności zarówno części nadziemnych roślin (w tym łodyg), jak i bulw. Odporność warunkowana tym genem jest obecnie wykorzystywana w polskiej hodowli ziemniaka.

Charakterystyka odporności / Resistance characteristic

Efektywne wykorzystanie odporności odmian wymaga wszechstronnej charakterystyki tej odporności. Konieczne jest określenie rzeczywistego poziomu, jak i dominującego typu odporności konkretnej odmiany oraz zbadanie jej reakcji na kontakt z patogenem w różnych warunkach środowiska (Platt i McRae 1990; Gans 2003).

Właściwa ocena poziomu rzeczywistej odporności jest niezwykle ważna przy dostosowywaniu programu ochrony do potrzeb konkretnych odmian. Niestety ocena poziomu odporności odmiany podawana w katalogach różni się często od poziomu odporności obserwowanego w konkretnych warunkach polowych. Może to wynikać bądź z zastosowanej metodyki określania poziomu odporności, bądź ze zmian w populacji *P. infestans* (Hansen i wsp. 2005; Kapsa 2007). W ciągu ostatnich lat obserwuje się zwiększenie potencjału infekcyjnego *P. infestans* wynikającego ze zmian w europejskich populacjach patogenu. Wynikiem tych zmian jest między innymi: wzrost patogeniczności ras *P. infestans*, przełamanie odporności genetycznej niektórych odmian ziemniaka, wcześniejsze pojawianie się i gwałtowniejszy przebieg epifitozy (Flier i wsp. 2002; Kapsa 2011). W wielu krajach Europy zaobserwowano także stopniową dominację izolatów *P. infestans* należących do linii 13_A2 (nazywanych także „blue 13”). Charakteryzuje się ona lepszym dostosowaniem do warunków środowiska, wyższą agresywnością oraz krótszym okresem latentnym. Wykazano, iż linia ta jest w stanie przełamywać odporność odmian uważanych dotąd za wysokoodporne. Dlatego konieczne jest stałe monitorowanie zmian zachodzących w populacji *P. infestans* (Lees i wsp. 2009).

Typ odporności może determinować przebieg choroby w warunkach polowych, dlatego istotnym elementem charakterystyki odporności konkretnej odmiany jest określenie dominującego typu odporności. Uważa się, że odporność wertykalna opóźnia rozpoczęcie epidemii, natomiast odporność horyzontalna cechuje się spowolnieniem rozwoju choroby, nie wpływając jednocześnie na moment jej rozpoczęcia. W oparciu o te założenia, Andrivon i wsp. (2006) opracowali metodę wyznaczania współczynników ΔT i ΔA , opisujących relatywne opóźnienie w rozpoczęciu epidemii oraz sposób i tempo jej przebiegu. Badania przeprowadzone w IHAR – PIB Oddział Młochów (Plich, dane niepublikowane) potwierdzają przydatność parametrów ΔT i ΔA w określaniu typu odporności. Tetraploidalne rody hodowlane posiadające gen *Rpi-phu1* (odporność wertykalna) w niechronionych

doświadczeniach polowych wykazały bardzo wysoki poziom odporności na *P. infestans* i przez cały sezon wegetacyjny pozostawały całkowicie nieporażone, bądź ulegały niewielkiemu porażeniu z bardzo dużym opóźnieniem (wysokie wartości ΔT) w stosunku do odmian wzorcowych. Odmiana Bzura również wykazała wysoki poziom odporności w doświadczeniach polowych, lecz odporność ta oparta była głównie na typowym dla odporności horyzontalnej spowolnieniu rozwoju choroby (ujemne wartości parametru ΔA). Informacje o poziomie odporności oraz o przebiegu postępu choroby mogą być z powodzeniem wykorzystane do dostosowania programu chemicznej ochrony ziemniaka (Clayton i Shattock 1995; Kapsa 2002).

Kolejnym ważnym elementem decydującym o efektywności wykorzystania odporności uprawianej odmiany w integrowanym systemie ochrony jest stabilna ekspresja tej odporności (Flier i wsp. 2002). Ocena stabilności odporności odmian jest bardzo pracochłonna i opiera się na prowadzeniu wieloletnich doświadczeń w różnych lokalizacjach. W doświadczeniach tych ocenia się odporność odmian w warunkach naturalnej presji infekcyjnej, która może być bardzo zróżnicowana dla poszczególnych lat i miejscowości (Forbes i wsp. 2005; Kapsa 2007). Analiza wyników takich doświadczeń pozwala na określenie interakcji genotypowo-środowiskowej ($G \times E$), która charakteryzuje wartość adaptacyjną odmian do różnych warunków środowiska. Określenie interakcji $G \times E$ umożliwia wyodrębnienie odmian stabilnych, czyli takich, których ekspresja odporności na *P. infestans* jest w niewielkim stopniu uzależniona od warunków środowiskowych jak i od wirulencji oraz agresywności samego patogenu. Wśród polskich odmian ziemniaka stabilną ekspresją odporności wyróżniają się między innymi bardzo odporne odmiany: Bzura, Wawrzyn, Meduza oraz średnio odporne odmiany: Klepa, Jasia, Nimfy, Ania czy Hinga (Tatarowska i wsp. 2012).

Wykorzystanie odporności w systemie IPM / The use of resistance in IPM

Uprawa odmian ziemniaka odpornych na *P. infestans* jest jedną z najważniejszych niechemicznych metod zwalczania tego patogenu. W integrowanym systemie ochrony wysoki poziom odporności na zarazę ziemniaka pozwala na zmniejszenie zarówno liczby wykonywanych zabiegów, jak i dawki stosowanych środków (Kapsa 2002; Wander i wsp. 2006; Naerstad i wsp. 2010). Bain (2008) z zespołem wykazali, że integrowana ochrona wykorzystująca element wysokiej odporności uprawianej odmiany na *P. infestans*, może być efektywną metodą ochrony nawet przy silnej presji infekcyjnej ze strony wysoce wirulentnych i agresywnych ras *P. infestans*. Natomiast w latach, w których przebieg warunków pogodowych nie sprzyja rozwojowi *P. infestans*, odmiany o podwyższonej

odporności mogą być chronione mniej intensywnie, a nawet pozostawione całkowicie bez ochrony (Kapsa 2002; Naerstad i wsp. 2007). Jednak program ochrony powinien być dostosowany zarówno do warunków pogodowych, jak i do właściwości uprawianej odmiany (poziomu i typu odporności). Liczne badania potwierdzają, że zarówno wysoki poziom horyzontalnej odporności odmian na *P. infestans*, jak i ochrona chemiczna ograniczają i spowalniają rozwój *P. infestans*. W warunkach polowych oba te elementy mogą się skutecznie uzupełniać, a ich połączenie pozwala na w pełni efektywną ochronę upraw, przy znacznej redukcji ilości stosowanych fungicydów (Clayton i Shattock 1995; Grünwald i wsp. 2002; Bain i wsp. 2008). Natomiast odporność roślin ziemniaka oparta na pojedynczych genach *R* (przy braku kompatybilnych ras patogenu) zapewnia całkowitą ochronę przed *P. infestans*. Uważa się jednak, że odporność oparta o działanie genów głównych (odporność wertykalna) powinna być uzupełniana ochroną chemiczną w celu zwiększenia trwałości takiej odporności (Mundt i wsp. 2002).

Wysoka odporność uprawianych odmian może podnieść także efektywność innych elementów integrowanego systemu ochrony upraw ziemniaka, co przekłada się na wzrost skuteczności całego systemu IPM w ograniczaniu zużycia pestycydów. Bardzo ważnym elementem integrowanej ochrony jest prowadzenie programu ochrony według zaleceń systemów wspomagania decyzji (DSS – Decision Support System). Uważa się, że stosowanie systemów wspomagania decyzji może zredukować zużycie fungicydów od 10 do 60% (Dowley i Burke 2004; Cooke i wsp. 2011). Należy zauważyć, iż oszczędności wynikające z ochrony opartej na DSS są znacznie większe w przypadku upraw odmian odpornych. W uprawach odmian podatnych te oszczędności sięgają 10–30%, podczas gdy w uprawach odmian odpornych redukcja zużytych fungicydów może wynieść nawet 50–60%, bez spadku skuteczności ochrony (Kapsa 2002; Gans 2003; Wójtowicz i wsp. 2005).

W integrowanej ochronie upraw ziemniaka zalecana jest uprawa odmian o podwyższonej odporności zarówno naci jak i bulw. Uprawa odmian o bulwach bardzo podatnych na infekcję *P. infestans* może być ryzykowna, gdyż już niewielkie porażenie nadziemnych części rośliny może prowadzić do znaczącego porażenia bulw takiej odmiany (Naerstad i wsp. 2007). Odporność bulw na infekcję nie zawsze jest skorelowana ze stopniem odporności naci ziemniaka i jest uzależniona od wielu czynników (Bain i Möller 1998). Dlatego naturalna odporność bulw na porażenie *P. infestans* powinna być uzupełniona przez cały szereg zabiegów agrotechnicznych, spośród których najważniejsze to wysokie obredlanie, desykacja roślin przed zbiorem, odpowiedni termin oraz warunki zbioru.

Literatura / References

- Andrivon D., Pelle R., Ellisseeche D. 2006. Assessing resistance types and levels to epidemic diseases from the analysis of disease progress curves: principles and application to potato late blight. *Am. J. Potato Res.* 83: 455–461.
- Bain R.A., Bradshaw N.J., Ritchie F. 2008. Matching fungicide inputs to cultivar resistance to the control of *Phytophthora infestans* on potato. p. 283–289. In: Special Reports No. 13. Proc. 11th EuroBlight Workshop (H.T.A.M. Schepers, ed). Norway, Hamar, 28–31 October 2008, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving (PPO) 384, 320 pp.
- Bain R.A., Möller K. 1998. Factors influencing potato tuber infection by *Phytophthora infestans*. p. 210–226. In: Special Report No. 5. Proc. 3rd EuroBlight Workshop (H.T.A.M. Schepers, E. Bouma, eds.). Sweden, Uppsala, 9–13 September 1998, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving (PPO) 333, 288 pp.
- Clayton R.C., Shattock R.C. 1995. Reduced fungicide inputs to control *Phytophthora infestans* in potato cultivars with high level of polygenic resistance. *Potato Res.* 38: 399–405.
- Cooke L.R., Schepers H.T.A.M., Hermansen A., Bain R.A., Bradshaw N.J., Ritchie F., Shaw D.S., Evenhuis A., Kessel G.J.T., Wander J.G.N., Andersson B., Hansen J.G., Hannukkala A., Naerstad R., Nielsen B.J. 2011. Epidemiology and integrated control of potato late blight in Europe. *Potato Res.* 54: 183–222.
- Dowley L.J., Burke J.J. 2004. Field validation of four decision support systems for the control of potato late blight in Ireland. p. 45–64. In: Special Report No. 10. Proc. 8th EuroBlight Workshop (C.E. Westerdijk, H.T.A.M. Schepers, eds.). Jersey, St. Helier, 31 March–4 April 2004, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving (PPO) 333, 342 pp.
- Flier W.G., Kessel G.J.T., Van Den Bosch G.B.M., Turkensteen L.J. 2002. Impact of new populations of *Phytophthora infestans* on integrated late blight management. p. 193–201. In: Special Report No. 8. Proc. 6th EuroBlight Workshop (C.E. Westerdijk, H.T.A.M. Schepers, eds.). Scotland, Edinburgh, 26–30 September 2001, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving (PPO) 304, 280 pp.
- Forbes G.A., Chacon M.G., Kirk H.G., Huarte M.A., Van Damme M., Distel S., Mackay G.R., Stewart H.E., Lowe R., Duncan J.M., Mayto H.S., Fry W.E., Andrivon D., Ellisseeche D., Pelle R., Platt H.W., MacKenzie G., Tarn T.R., Colon L.T., Budding D.J., Lozoya-Saldana H., Hernandez-Vilchis A., Capezio S. 2005. Stability of resistance to *Phytophthora infestans* in potato: an international evaluation. *Plant Pathol.* 54: 364–372.
- Fry W.E. 2008. *Phytophthora infestans*: the plant (and *R* gene) destroyer. *Mol. Plant Pathol.* 9: 385–402.
- Gans P. 2003. The rational use of fungicides in combination with cultivar resistance. p. 59–66. In: Special Report No. 9. Proc. 7th EuroBlight Workshop (C.E. Westerdijk, H.T.A.M. Schepers, eds.). Poland, Poznań, 2–6 October 2002, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving (PPO) 308, 253 pp.
- Grünwald N.J., Montes G.R., Saldana H.L., Covarrubias O.A.R., Fry W.E. 2002. Potato late blight management in the Toluca Valley: Field validation of SimCast modifier for cultivars with high field resistance. *Plant Dis.* 86 (10): 1163–1168.
- Hammond-Kosack K.E., Parker J.E. 2003. Deciphering plant-pathogen communication: fresh perspective for molecular resistance breeding. *Curr. Op. Biotech.* 14 (2): 177–193.
- Hansen J., Koppel M., Valsyte A., Turka I., Kapsa J. 2005. Evaluation of foliar resistance in potato to *Phytophthora infestans* based on an international field trial network. *Plant Pathol.* 54: 169–179.
- Kapsa J. 2002. Potato resistance to late blight – an important element of the protection strategy. p. 125–130. In: Special Report No. 8. Proc. 6th EuroBlight Workshop (C.E. Westerdijk, H.T.A.M. Schepers, eds.). Scotland, Edinburgh, 26–30 September 2001, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving (PPO) 304, 280 pp.
- Kapsa J. 2007. Effect of climatic conditions on infection pressure of *P. infestans* and harmfulness of the pathogen to potato crops. *J. Plant Prot. Res.* 47 (4): 357–366.
- Kapsa J. 2008. Important threats in potato production and integrated pathogen/pest management. *Potato Res.* 51: 385–401.
- Kapsa J. 2009. Monitorowanie wczesnych infekcji *Phytophthora infestans* w uprawach ziemniaka. *Prog. Plant Protection/Post. Ochr. Roślin* 49 (2): 645–654.
- Kapsa J. 2011. Euroblight – europejska sieć badań nad zarazą ziemniaka. *Prog. Plant Prot./Post. Ochr. Roślin* 51 (3): 1159–1168.
- Lees A.K., Cook D.E.L., Stewart J.A., Sullivan L., Williams N.A., Carnegie S.F. 2009. *Phytophthora infestans* population changes: implication. p. 55–60. In: Special Reports No. 13. Proc. 11th EuroBlight Workshop (H.T.A.M. Schepers, ed). Norway, Hamar, 28–31 October 2008, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving (PPO) 384, 320 pp.
- Michalska A.M., Zimnoch-Guzowska E., Sobkowiak S., Plich J. 2011. Resistance of potato to stem infection by *Phytophthora infestans* and a comparison to detached leaflet and field resistance assessment. *Am. J. Potato Res.* 88: 367–373.
- Mundt C.C., Cowger C., Garrett K.A. 2002. Relevance of integrated disease management to resistance durability. *Euphytica* 124: 245–252.
- Naerstad R., Hermansen A., Bjor T. 2007. Exploring host resistance to reduce the use of fungicides to control potato late blight. *Plant Pathol.* 56: 156–166.
- Naerstad R., Le V.H., Hermansen A. 2010. Reduced fungicide input in late blight control (REDUCE 2007–2011) Preliminary results. p. 193–198. In: Special Report No. 14. Proc. 12th EuroBlight Workshop (H.T.A.M. Schepers, ed.). France, Arras, 3–6 May, 2010, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving (PPO) 396, 316 pp.
- Pietkiewicz J.B. 1976. Charakterystyka odporności poziomej ziemniaka na zarazę *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. *Ziemniak* 37: 87–127.
- Pilet F., Pelle R., Ellisseeche D., Andrivon D. 2005. Efficacy of the *R2* resistance gene as a component for the durable management of potato late blight in France. *Plant Pathol.* 54: 723–732.
- Platt H.W., McRae K.B. 1990. Assessment of field response of potato cultivars and breeder seedlings to potato late blight epidemics. *Am. J. Potato Res.* 67 (7): 427–441.
- Rubio-Covarrubias O.A., Douches D.S., Hammerschmidt R., daRocha A., Kirk W.W. 2003. Effect of temperature and photoperiod on symptoms associated with resistance to *Phytophthora infestans* after leaf penetration in susceptible and resistant potato cultivars. *Am. J. Potato Res.* 82: 153–160.

- Śliwka J., Jakuczun H., Lebecka R., Marczewski W., Gebhardt C., Zimnoch-Guzowska E. 2006. The novel, major locus *Rpi-phu1* for late blight resistance maps to potato chromosome IX and is not correlated with long vegetation period. *Theor. Appl. Genet.* 113: 685–695.
- Tatarowska B., Flis B., Zimnoch-Guzowska E. 2012. Biological stability of resistance to *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in 22 Polish potato cultivars evaluation in field experiments. *Am. J. Potato Res.* 89: 73–81.
- Umaerus V., Umaerus M. 1994. Inheritance of resistance to late blight. p. 365–401. In: „Potato Genetics” (J.E. Bradshaw, G.R. Mackay, eds.). CAB International, Wallingford, UK, 552 pp.
- Van der Plank J.E. 1963. *Plant Diseases: Epidemics and Control*. Academic Press, New York and London, 349 pp.
- Van der Plank J.E. 1966. Horizontal (polygenic) and vertical (oligogenic) resistance against blight. *Am. Potato J.* 43: 43–52.
- Vleeshouwers V.G.A.A., Raffaele S., Vossen J., Champouret N., Oliva R., Segretin M.E., Reitman H., Cano L.M., Lokossou A., Kessel G., Pel M.A., Kamoun S. 2011. Understanding and exploiting late blight resistance in the age of effectors. *Annu. Rev. Phytopathol.* 49: 507–531.
- Vleeshouwers V.G.A.A., van Doijeweert W., Govers F., Kamoun S., Colon L.T. 2000. The hypersensitive response is associated with host and nonhost resistance to *Phytophthora infestans*. *Planta* 210 (6): 853–864.
- Wander J.G.N., Spits H.G., Kessel G.J.T. 2006. Exploiting potato late blight cultivar resistance using DSS's. p. 113–119. In: Special Report No. 11. *Proc. 9th EuroBlight Workshop* (C.E. Westerdijk, H.T.A.M. Schepers, eds.). Estonia, Tallin, 19–23 October 2005, *Praktijkonderzoek Plant & Omgeving (PPO)* 36, 320 pp.
- Wójtowicz A., Głowacki G., Bubniewicz P. 2005. Ocena skuteczności zwalczania *Phytophthora infestans* według zaleceń sformułowanych za pomocą programów Simphyt i NegFry. *Prog. Plant Prot./Post. Ochr. Roślin* 45 (2): 1205–1210.