

李萌萌,陈士华,吴兴泉. 马铃薯块茎坏死环斑病研究进展[J]. 江苏农业科学,2015,43(4):143-146.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2015.04.051

# 马铃薯块茎坏死环斑病研究进展

李萌萌,陈士华,吴兴泉

(河南工业大学生物工程学院,河南郑州 450001)

**摘要:**马铃薯块茎坏死环斑病(potato tuber necrotic ringspot disease,PTNRD)是新发现的一种马铃薯病毒病,可引致马铃薯块茎坏死环斑,不但降低马铃薯产量,而且影响马铃薯品质,造成严重的经济损失。近年来该病害在中国虽有报道,但相关研究仍处于起步阶段。对 PTNRD 的症状、分布、病原及其分子特征、鉴定方法、病毒与寄主互作关系及病害防治等方面的新进展进行了综述,以期为我国深入开展相关研究提供理论依据。

**关键词:**马铃薯块茎坏死环斑病;分布;PVY 株系;病毒-寄主互作

**中图分类号:** S435.32 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2015)04-0143-04

马铃薯块茎坏死环斑病(potato tuber necrotic ringspot disease,PTNRD)是由马铃薯 Y 病毒(Potato virus Y,PVY)新变异株系引起的一种马铃薯病害。PTNRD 可在马铃薯块茎的内部或外部引起弧状或环状坏死斑,严重影响马铃薯的品质和经济价值。PTNRD 的发现使得 PVY 被认为是当前马铃薯上危害最重的病毒<sup>[1]</sup>,有关 PTNRD 的相关研究也成为 PVY 研究中的热点问题。在过去的 20~30 年间,PTNRD 几乎席卷整个欧美,危害严重。在中国 PTNRD 虽然已有报道,但仍非常少<sup>[2-3]</sup>,说明该病害仍处于低水平发生阶段。现在应该下大力气研究建立快速准确的病害检测技术,并应用于马铃薯种薯的检测检疫中,以确保对该病害实施有效预防和控制。一旦对病害的防控不力、导致病害大范围扩散流行,将会严重影响我国马铃薯产业的健康发展,到时再进行防治将会变得非常困难。然而我国关于 PTNRD 的研究还非常缺乏,很多问题须开展深入研究。

收稿日期:2014-10-26

基金项目:河南省高校科技创新人才支持计划(编号:2012HASTIT016)。

作者简介:李萌萌(1988—),女,河南偃师人,硕士研究生,主要从事植物病毒学研究。E-mail:linmm882013@126.com。

通信作者:吴兴泉,博士,教授,主要从事植物病毒学与分子生物学研究。E-mail:wuxq70@126.com。

其粗提液的抑菌活性和  $EC_{50}$ ,对其抑菌主效成分尚不清楚,仍需围绕上述问题开展深入研究,为开发能有效应用于冬枣轮纹病生物防治的植物源杀菌剂提供理论基础与技术支持。

## 参考文献:

- [1] 赵成爱,杨琳琳,余梅燕,等. 八宝景天叶乙醇提取物的抑真菌活性[J]. 农药,2012,51(7):536-538.
- [2] 赵遵田,曹同. 山东苔藓植物志[M]. 济南:山东科学技术出版社,1998:90-107.
- [3] 国家中医药管理局中华本草编委会. 中华本草:第四卷[M]. 上海:上海科学技术出版社,1999.
- [4] 靳雅君,张泽勇. 冬枣轮纹病的发生与防治[J]. 北京农业,2006

## 1 PTNRD 的症状、分布与危害

### 1.1 PTNRD 的症状

PTNRD 是危害马铃薯的一种病害,在马铃薯块茎表面引起难看的坏死环斑。感染 PTNRD 的马铃薯块茎形成坏死环斑的整个过程是最初在表面出现向外凸起的浅浅的环或半环,然后环向内凹陷并且逐渐形成坏死斑。块茎坏死环斑的表皮先坏死,然后邻近环斑的表皮开始坏死,表皮坏死严重时块茎表面开始裂开,进而块茎表面深深地裂开,块茎的坏死症状可逐渐延伸至整个马铃薯块茎。由于马铃薯块茎埋于地下,因此只有到收获后,块茎上的症状才能被发现,一般随着储藏时间的延长病害症状会逐渐加重。

马铃薯 Igor 品种是对 PVY<sup>NTN</sup>(PVY 块茎坏死株系)最易感病的品种,症状也最明显。Igor 品种的马铃薯在感病后所有块茎均可产生坏死症状,叶片在接种数天后也可产生坏死斑(局部斑);随着病毒在体内的移动,非接种叶也会出现皱缩、褪绿花叶症状。发病叶片上可出现类似棕榈树状的叶片下垂症状<sup>[4]</sup>。叶片发病部位细胞中的叶绿体膨胀,类囊体的结构变松弛,而在坏死斑周围细胞中的叶绿体体积变小<sup>[5]</sup>。

马铃薯感染 PTNRD 后的症状表现具有多变性,一般在田间约 30%~50% 的带毒块茎不表现 PTNRD 症状,在马铃薯叶片上的症状表现也比较轻,大多数难以识别。有时将田间

(9):31.

- [5] 娄红祥. 苔藓植物化学与生物学[M]. 北京:北京科学技术出版社,2006:1-363.
- [6] 周江煜. 苔藓植物的化学活性成分研究概况[J]. 广西中医学院学报,2002,5(4):84-87.
- [7] 吴鹏程. 苔藓植物生物学[M]. 北京:科学出版社,1998:148-203.
- [8] Asakawa Y. Biologically active compounds from bryophytes[J]. Pure and Applied Chemistry,2007,79(4):557-580.
- [9] 汪庆,罗宣. 苔藓植物的主要次生代谢产物与有害生物防治[J]. 贵州科学,2001,19(4):93-100.
- [10] 刘俊华,王书平. 黄牛毛藓(*Ditrichum pallidum*)抑菌效果的生物测定[J]. 湖北农业科学,2010,49(2):361-362.

表现 PTNRD 症状的病毒样本接种温室条件下栽培的马铃薯后不表现症状<sup>[6]</sup>。

## 1.2 PTNRD 的分布与危害

PTNRD 于 20 世纪 80 年代在匈牙利首次发现,随后在南斯拉夫、德国、丹麦、法国、比利时、黎巴嫩、澳大利亚、美国、墨西哥、中国、日本等国家相继报道,可见其传播速度迅速。PTNRD 可造成严重的经济损失,主要表现在两个方面:一是感病马铃薯块茎变小,导致产量下降;二是导致马铃薯块茎出现坏死环斑而无法食用,一般 50% ~ 90% 的发病马铃薯块茎都无法销售,从而严重降低了马铃薯的经济价值<sup>[1-3,7-11]</sup>。

## 2 引致 PTNRD 的 PVY 株系及其分子特征

### 2.1 引致 PTNRD 的 PVY 株系

PTNRD 是由 PVY 特定株系侵染马铃薯所致,PVY 具有多种不同的株系类型,研究证明,引起 PTNRD 的 PVY 株系多为 PVY<sup>NTN</sup>、PVY<sup>N-Wi</sup>、PVY<sup>N:0</sup> 株系,另外 PVY<sup>0</sup>、PVY<sup>Z</sup> 株系中的少数分离物也能诱导一些马铃薯品种产生 PTNRD<sup>[12-15]</sup>。Chikh 等在叙利亚马铃薯产区发现了 1 株新的重组株系 PVY<sup>NTN-NW</sup> 也能诱导 PTNRD<sup>[16]</sup>。虽然引起 PTNRD 的株系很多,但目前人们普遍接受和研究比较多的是 PVY<sup>NTN</sup>、PVY<sup>N-Wi</sup>、PVY<sup>N:0</sup> 株系。

PVY<sup>NTN</sup> 株系在马铃薯上可引起典型的 PTNRD 症状,在普通烟上可引起脉坏死症状,可与 PVY<sup>N</sup> 株系的单克隆抗体反应。PVY<sup>N-Wi</sup>、PVY<sup>N:0</sup> 株系在烟草和马铃薯上引起与氮株系相似的症状,却不能与 PVY<sup>N</sup> 株系的单克隆抗体反应,而与 PVY<sup>0</sup> 株系的单克隆抗体反应。研究发现,它们具有 PVY<sup>0</sup> 典型的外壳蛋白基因,所以具有 O 的血清型。PVY<sup>N-Wi</sup>、PVY<sup>N:0</sup> 株系可引起非典型的 PTNRD 症状(与 PVY<sup>NTN</sup> 株系相比症状较轻)。有研究表明,PVY<sup>NTN</sup>、PVY<sup>N-Wi</sup>、PVY<sup>N:0</sup> 株系更具扩散性,比 PVY<sup>0</sup> 株系更具侵染性,例如它们的蚜传能力明显高于 PVY<sup>N</sup> 和 PVY<sup>0</sup> 株系,而且都可以侵染 3 个新发现的 PVY 寄主:天竺葵(*Geranium pusillum*)、芹叶太阳花(*Erodium cicutarium*)、野象草(*Lamium purpureum*)<sup>[17]</sup>。从 1984 至 2004 年,PVY<sup>N-Wi</sup> 株系在 PVY 的研究中一直占主导地位,1994 年以来,PVY<sup>N</sup>、PVY<sup>NTN</sup> 株系的研究逐渐变得流行起来,至 2004 年,PVY<sup>N</sup> 和 PVY<sup>NTN</sup> 株系研究已经达到高峰。

### 2.2 PVY<sup>NTN</sup> 株系的分子特征

研究表明,PVY<sup>NTN</sup> 株系的不同分离物间存在较高的分子变异,引发的 PTNRD 症状也不完全相同<sup>[18]</sup>。如果依据欧洲 PVY<sup>NTN</sup> 分离株系的 P1 基因序列作为引物进行 RT-PCR,不能扩增出南美洲 PVY<sup>NTN</sup> 分离株系。日本的 PVY<sup>NTN</sup> 分离物与欧洲的 PVY<sup>NTN</sup> 分离物间外壳蛋白基因序列差异明显,存在明显的地域特征<sup>[8,19]</sup>。

PVY<sup>NTN</sup> 株系基因组中在 P1、HC-Pro/P3、Vpg、CP 的羧基端可能具有 4 个重组位点<sup>[19]</sup>,多数含有 3 个重组位点,少数含有 4 个重组位点。绝大多数 PVY<sup>NTN</sup> 株系分离物的基因组在 8 611 位为 G,而其他 PVY 株系在相同位置为 A。研究证明,PVY<sup>NTN</sup> 株系在外壳蛋白基因区存在的重组位点与 PTNRD 引起的症状在某些情况下是相关的。但也有研究发现,许多引起 PTNRD 的 PVY<sup>NTN</sup> 分离物外壳蛋白基因中没有重组位点<sup>[8]</sup>,说明外壳蛋白基因中不一定包含与 PTNRD 相关的

序列决定区,单纯依据外壳蛋白基因的序列对 PVY<sup>NTN</sup> 株系进行鉴定是不可靠的。

Nie 等在 2003 年研究发现,1 株可引起块茎坏死的 PVY<sup>NTN</sup> 株系分离物是通过基因突变产生的,这种非重组型的 PVY<sup>NTN</sup> 株系与南美洲的 PVY<sup>N</sup> 株系在基因组结构方面没有株系特异性区别<sup>[14]</sup>。

### 2.3 PVY<sup>N-Wi</sup> 和 PVY<sup>N:0</sup> 株系的分子特征

分析 PVY<sup>N-Wi</sup> 和 PVY<sup>N:0</sup> 株系的核苷酸序列发现,它们是由 PVY<sup>0</sup> 株系和 PVY<sup>N</sup> (NTN) 株系通过基因重组形成的新株系,其基因组中包含 PVY<sup>0</sup> 株系和 PVY<sup>N</sup> 株系的基因组片段。在 5' 和 3' 非转录区域、外壳蛋白和 P1 蛋白基因的序列区,PVY<sup>N-Wi</sup> 株系和 PVY<sup>N</sup> 株系是完全不同的。近几年有研究认为,PVY<sup>N-Wi</sup> 和 PVY<sup>N:0</sup> 株系的遗传特性及生物学特性几乎完全相同,因此建议将这 2 个株系合并为 1 个株系<sup>[10,20-21]</sup>。但依据 PVY<sup>0</sup> 株系基因序列建立的系统进化树显示,PVY<sup>N-Wi</sup> 和 PVY<sup>N:0</sup> 株系基因组所包含的 PVY<sup>0</sup> 株系基因片段分别来自 PVY<sup>0</sup> 株系的 2 个不同分支,PVY<sup>N-Wi</sup> 株系所包含的 PVY<sup>0</sup> 株系基因片段来自 PVY<sup>0</sup> 株系,而 PVY<sup>N:0</sup> 株系所包含的 PVY<sup>0</sup> 株系基因片段来自 PVY<sup>0</sup> - O5 株系,由此可见,PVY<sup>N-Wi</sup> 和 PVY<sup>N:0</sup> 株系在基因序列上仍存在较为明显的分子差异<sup>[22]</sup>。

## 3 PTNRD 的鉴定方法

对引致 PTNRD 病原的有效鉴定是病害防治的关键。近年来,可引起 PTNRD 的 PVY 分离物越来越多地被鉴定出来,它们彼此间存在着非常大的分子差异,因此,须要对 PTNRD 相关 PVY 株系的检测技术(生物学方法、血清学技术、分子生物学技术等)的可靠性和准确性进行评估。

### 3.1 生物学方法

目前,在 PTNRD 的鉴定方法中传统生物学方法可能是最准确的,一般 PTNRD 可在马铃薯块茎上产生坏死环斑症状,另外 PVY<sup>NTN</sup> 株系在马铃薯叶片上也可引起比 PVY<sup>N</sup> 株系更为严重的萎黄色环斑,因此利用此症状特点即可判断为 PTNRD。但是在马铃薯生长发育期 PTNRD 引致的叶部症状有时不明显,而且在块茎上也可能隐症,通过观察马铃薯的症状表现无法做出准确的判断,只有在收获后或者已经储藏一段时间后才可能观察到 PTNRD 症状,这种鉴定方法所需时间长,不适合快速检测。另外,引致 PTNRD 的 PVY 株系种类具有多样性,而且相同株系在不同马铃薯品种和不同环境条件下引致的病害症状变化也较大,采用生物学鉴定方法也存在一定的不确定性。

### 3.2 血清学方法

血清学方法是利用具有株系特异性的单克隆抗体,采用酶联免疫吸附(ELISA)等免疫学方法来鉴别 PVY 不同株系<sup>[23]</sup>。目前,利用单克隆抗体可有效区分 PVY<sup>O/C</sup> 株系和 PVY<sup>N</sup> 株系。但 PVY<sup>NTN</sup> 和 PVY<sup>N</sup> 具有相同的血清型,PVY<sup>NW</sup> 和 PVY<sup>0</sup> 具有相同的血清型,Hu 等在中国发现的 2 个 PVY<sup>NTN</sup> 分离物(HN1、HN2)可分别与 PVY<sup>N</sup>、PVY<sup>O/C</sup> 型抗体反应<sup>[3]</sup>,由此可见,单独采用血清学技术无法对引致 PTNRD 的 PVY 进行准确鉴定。

### 3.3 分子生物学方法

在 PVY 检测鉴定中应用的分子生物学技术很多,包括一

步 RT-PCR、双重或多重 RT-PCR、PCR-RFLP、AmpliDet RNA 技术和 SNaPshot 技术等<sup>[24-26]</sup>。这些技术多以 RT-PCR 技术为核心,依据 PVY 基因组 5'末端、3'末端或外壳蛋白基因序列差异或是以全基因组序列差异为基础建立起来的<sup>[27-28]</sup>。例如以 *P1* 基因中的序列变异为基础建立的鉴定方法已经允许作为 PVY<sup>0</sup> 或 PVY<sup>N</sup>/NTN 株系的最初分类方法,可从正常的 PVY<sup>0</sup> 株系中辨别出潜在的诱导 PTNRD 的株系。多重 RT-PCR 技术能检测几个 PVY 株系的混合感染,进而建立可区分 PVY<sup>NTN</sup>株系和 PVY<sup>N:0</sup>株系的鉴定技术<sup>[29]</sup>。虽然分子生物学技术最初在 PVY<sup>N-Wi</sup>株系和 PVY<sup>NTN</sup>株系的检测中具有很好鉴定效果,但是随着可引致 PTNRD 的 PVY 株系越来越多地被鉴定出来,确定 PVY 块茎坏死诱导株系变得越来越困难。

## 4 马铃薯与 PVY<sup>NTN</sup> 互作关系

### 4.1 马铃薯感染 PVY<sup>NTN</sup> 后的基因表达差异

目前,PVY 诱导马铃薯产生 PTNRD 的精确调控机制尚不清楚,但已有研究证明,病毒在寄主体内复制时可以引起寄主基因表达停止。马铃薯感染 PVY<sup>NTN</sup>后,光合作用相关基因、参与信号识别及防御反应相关基因的表达出现明显异常<sup>[30]</sup>,热激相关蛋白、过氧化氢酶、 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶等基因表达水平发生变化<sup>[31]</sup>。如果在抗病马铃薯品种中转入并过表达Ⅲ型  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶基因,可导致病毒的传播、增殖速度加快<sup>[32]</sup>。在 PVY<sup>NTN</sup> 侵染的晚期,在感病马铃薯品种中总蛋白含量增加,而在耐病或中度耐病的马铃薯品种中未观察到此现象<sup>[33]</sup>。

### 4.2 马铃薯感染 PVY<sup>NTN</sup> 后的病理、生理反应

PVY<sup>NTN</sup> 在侵染马铃薯感病品种时,随着症状的发展寄主体内的细胞激动素水平发生变化<sup>[34]</sup>。在显症的接种叶片上,叶绿体的结构和大小出现变化<sup>[5]</sup>,叶绿素水平下降,可溶性离子结合型过氧化物酶的活力改变<sup>[35]</sup>。在侵染 24 h 后水杨酸的水平明显增加<sup>[36]</sup>,在水杨酸耗尽时 PVY<sup>NTN</sup> 可引起马铃薯产生明显的发病症状,而在喷施水杨酸的处理中不会发病,说明水杨酸在病毒的增殖、症状发展过程中具有重要作用<sup>[37]</sup>。

### 4.3 PVY<sup>NTN</sup>-NW 侵染性 cDNA 克隆的构建

2011 年,Chikh 等依据 PVY<sup>NTN</sup>-NW 株系(SYR-II-2-8)构建了 PVY 侵染性 cDNA 克隆,该侵染性克隆可在马铃薯上产生 PTNRD 症状,在普通烟上引起脉坏死症状,与接种 PVY<sup>NTN</sup> 所产生的症状相同。该侵染性克隆的建立可为从分子水平上研究 PVY-马铃薯间的互作关系提供重要的技术支撑<sup>[38]</sup>。

## 5 PTNRD 的防治

采用脱毒种薯生产、加强种薯检疫、防治田间传毒介体等措施仍是防治 PTNRD 的主要方法。另外 Dolni čar 等研究了不同的储存温度对 PTNRD 坏死症状发展的影响发现高温可以促进块茎坏死,延长低温储存时间可以延缓块茎坏死的发生,降低坏死块茎的数量。如果将收获后的块茎在低温下储存 21 周后再转入高温保存也不会产生坏死症状,即低温储存超过一定时间后病害被完全抑制<sup>[39]</sup>。

## 6 讨论

已有的研究表明,PTNRD 正在世界范围内快速蔓延,并造成严重的经济损失。分析原因可能与以下 3 个方面有关:(1)在田间感病马铃薯的地上部症状轻微,不容易被发现;(2)在马铃薯种薯生产过程中对该病害的检测不及时,存在滞后性;(3)引致 PTNRD 的 PVY 株系传播效率更高,使其在 PVY 群体中所占有比例不断扩大。上述原因最终导致该病害在人们不知不觉中快速扩散、蔓延。

不同条件下 PTNRD 的症状表现不同,有时隐症,有时轻重不一,这种症状多样性的原因可能与以下 3 个因素有关。(1)植物基因型:不同的马铃薯品种具有不同的基因型,病毒侵染后的症状表现不同;(2)病毒基因型:PVY 不同株系侵染马铃薯后产生的 PTNRD 症状不同,一般 PVY<sup>NTN</sup> 株系侵染后的症状表现最重;(3)环境条件:不同的温度条件和生长条件下以及不同的块茎储藏条件都会影响块茎坏死的程度。总体来看,PTNRD 应该是特定的 PVY 变异株系侵染特定的马铃薯品种后在一定的环境条件下形成的,以上 3 个因素均可对病害的形成产生影响。

目前,关于 PTNRD 形成的分子机制尚未完全清楚,PVY 基因组中与 PTNRD 形成相关的基因位点尚未明确,导致对 PTNRD 病原的鉴定方法还不完善,也影响了对病害的监控,给病害防治带来风险,因此建立快速、准确的病害检测、监控体系将是未来研究的重点。

## 参考文献:

- [1] Singh R P, Valkonen J P T, Gray S M, et al. The naming of potato virus Y strains infecting potato[J]. Archives of Virology, 2008, 153: 1-13.
- [2] 陈士华, 刘晓磊, 张晓婷, 等. 中国部分马铃薯产区马铃薯 Y 病毒(PVY)的株系分化与鉴定[J]. 河南农业大学学报, 2011, 45(5): 548-551.
- [3] Hu X, He C, Xiao Y, et al. Molecular characterization and detection of recombinant isolates of potato virus Y from China[J]. Arch Virol, 2009, 154: 1303-1312.
- [4] Kus M. Investigations of the sensitivity of potato cultivars to tuber necrotic ringspot strain of potato virus Y (PVY<sup>NTN</sup>) [J]. EAPR, Virologysection, Bled, 1995, 95: 18-22.
- [5] Pompe - Novak M, Wrischer M, Ravnikar M. Ultrastructure of chloroplasts in leaves of potato plants infected by potato virus YNTN[J]. Phytom, 2001, 41: 215-26.
- [6] Browning I, Charlet K, Chrzanosowska M, et al. What is PVY<sup>NTN</sup>: the reaction of potato cultivars to inoculation with a range of PVY isolates [C]. Rennes, France; 12th EAPR Virology Sect Meet, 2004: 51-53.
- [7] Ogawa T, Tomitaka Y, Nakagawa A, et al. Genetic structure of a population of *Potato virus Y* inducing potato tuber necrotic ringspot disease in Japan; comparison with North American and European populations[J]. Virus Research, 2008, 131: 199-212.
- [8] Ohshima K, Sako K, Hiraishi C, et al. Potato tuber necrotic ringspot disease occurring in Japan; its association with Potato virus Y necrotic strain[J]. Plant Dis, 2000, 84: 1109-1115.
- [9] Crosslin J M, Hamm P B, Shiel P J, et al. Serological and molecular

- detection of tobacco vein necrosis isolates of Potato virus Y (PVYN) from potatoes grown in the Western United States[J]. American Journal of Potato Research, 2005, 82: 263 – 269.
- [10] Lorenzen J H, Meacham T, Berger P H, et al. Whole genome characterization of Potato virus Y isolates collected in the western USA and their comparison to isolates from Europe and Canada[J]. Arch Virol, 2006, 151: 1055 – 1074.
  - [11] Victoriano R R, Katia A, Gustavo F, et al. Presence of necrotic strains of Potato virus Y in Mexican potatoes[J]. Virology Journal, 2009, 6: 48.
  - [12] Gray S M, DeBoer S H, Lorenzen J, et al. Potato virus Y: an evolving concern for potato crops in the United States and Canada[J]. Plant Dis, 2010, 94: 1384 – 1397.
  - [13] Lindner K, Kellermann A, Analyses of the actually strain spectrum in Bavaria and its variation in virulence and symptoms[J]. Julius Kuhn Archiv, 2012, 438: 301.
  - [14] Nie X Z, Singh R P. Evolution of North American NTN strain Tu660 from local N by mutation rather than recombination[J]. Virus Genes, 2003, 26(1): 39 – 47.
  - [15] Celebi – Toprak F, Slack S A, Jahn M M. A new gene, *Nytr*, for hypersensitivity to potato virus Y from *Solanum tuberosum* maps to chromosome IV[J]. Theor Appl Genet, 2002, 104: 669 – 674.
  - [16] Chikh A M, Maoka T, Natsuaki K T, et al. The simultaneous differentiation of potato virus Y strains including the newly described strain PVY<sup>NTN</sup> – NW by multiplex PCR assay[J]. Journal of Virological Methods, 2010, 165: 15 – 20.
  - [17] Kaliciak A, Syller J. Aphid transmissibility of genetically different isolates of potato virus Y and susceptibility of weeds to virus infection (in Polish)[J]. Biuletyn Instytutu Hodowlii Aklimatyzacji Roslin, 2009, 253: 285 – 295.
  - [18] Glais L, Tribodet M, Kerlan C. Genomic variability in potato potyvirus Y (PVY): evidence that PVYNW and PVY<sup>NTN</sup> variants are single to multiple recombinants between PVYo and PVYN isolates[J]. Archives of Virology, 2002, 147: 363 – 78.
  - [19] Ogawa T, Tomitaka Y, Nakagawa A. et al. Genetic structure of a population of potato virus Y inducing potato tuber necrotic ringspot disease in Japan; comparison with North American and European populations[J]. Virus Res, 2008, 131: 199 – 212.
  - [20] Lorenzen J H, Nolte P, Martin D, et al. NE – 11 represents a new strain variant class of potato virus Y[J]. Arch Virol, 2008, 153: 517 – 525.
  - [21] Schubert J, Fomitcheva V, Sztangret – Wisniewski J. Differentiation of potato virus Y using improved sets of diagnostic PCR – primers[J]. J Virol Methods, 2007, 140: 66 – 74.
  - [22] Karasev A V, Hu X, Brown C J. et al. Genetic diversity of the ordinary strain of potato virus Y (PVY) and origin of recombinant PVY strains[J]. Phytopathology, 2011, 101: 778 – 785.
  - [23] Ounouna H, Kerlan C, Lafaye P, et al. Production of monoclonal antibodies against synthetic peptides of the N – terminal region of potato virus Y coat protein and their use in PVY strain differentiation[J]. Plant Pathol, 2002, 51: 487 – 494.
  - [24] Szemes M, Klerks M M, van den Heuvel J F, et al. Development of a multiplex AmpliDet RNA assay for simultaneous detection and typing of potato virus Y isolates[J]. J Virol Methods, 2002, 100: 83 – 96.
  - [25] Rolland M, Glais L, Kerlan C, et al. A multiple single nucleotide polymorphisms interrogation assay for reliable potato virus Y group and variant characterization[J]. J Virol Methods, 2008, 147: 108 – 117.
  - [26] Jacquot E, Tribodet M, Croizat F, et al. A single nucleotide polymorphism – based technique for specific characterization of YO and YN isolates of potato virus Y (PVY)[J]. J Virol Methods, 2005, 125: 83 – 93.
  - [27] Boonham N, Walsh K, Mumford R A, et al. The use of multiplex real – time PCR (*TaqMan*) for the detection of potato viruses[J]. EPPO Bulletin, 2000, 30: 427 – 430.
  - [28] Boonham N, Walsh K, Preston S, et al. The detection of tuber necrotic isolates of potato virus Y, and the accurate discrimination of PVYO, PVYN and PVYC strains using RT – PCR[J]. J Virol Methods, 2002, 102: 103 – 112.
  - [29] Nie X Z, Singh R P. A new approach for the simultaneous differentiation of biological and geographical strains of potato virus Y by uniplex and multiplex RT – PCR[J]. J Virol Methods, 2002, 104: 40 – 54.
  - [30] Baebler Š, Krečić – Stres H, Rotter A, et al. PVY<sup>NTN</sup> elicits a diverse gene expression response in different potato genotypes in the first 12 h after inoculation[J]. Mol Plant Pathol, 2009, 10: 263 – 275.
  - [31] Pompe – Novak M, Gruden K, Baebler Š. et al. Potato virus Y induced changes in the gene expression of potato (*Solanum tuberosum* L.)[J]. Physio and Mol Pl Path, 2006, 67: 237 – 247.
  - [32] David D, Baebler Š, Polona K, et al.  $\beta$  – 1,3 – glucanase class III promotes spread of PVY<sup>NTN</sup> and improves in planta protein production[J]. Plant Biotechnol Rep, 2013, 7: 547 – 555.
  - [33] Gruden K, Štrukelj B, Ravnika M, et al. A putative viral resistance – connected protein isolated from potato cultivar sante resistant to PVY<sup>NTN</sup> infection[J]. Phyton, 2000, 40: 191 – 200.
  - [34] Dermastia M, Ravnika M. Altered cytokinin pattern and enhanced tolerance to potato virus YNTN in the susceptible potato cultivar (*Solanum tuberosum* L.) grown *in vitro*[J]. Physiol Mol Plant, 1996, 48: 65 – 71.
  - [35] Milavec M, Ravnika M, Kovač M. Peroxidases and photosynthetic pigments in susceptible potato infected with potato virus YNTN[J]. Plant Physiol Bioch, 2001, 39: 891 – 898.
  - [36] Krečić – Stres H, Vučak C, Ravnika M, et al. Systemic potato virus YNTN infection and levels of salicylic and gentisic acids in different potato genotypes[J]. Plant Pathol, 2005, 54: 441 – 447.
  - [37] Baebler Š, Katja S, Maja K, et al. Dynamics of responses in compatible potato – potato virus Y interaction are modulated by salicylic acid[J]. 2011, 6(12): 1 – 12.
  - [38] Chikh A M, Said O A, Natsuaki T. An infectious full – length cDNA clone of potato virus YNTN – NW, a recently reported strain of PVY that causes potato tuber necrotic ringspot disease[J]. Arch Virol, 2011, 156: 2039 – 2043.
  - [39] Dolničar P, Plečko I M, Meglič V. Long – term cold storage suppress the development of tuber necrosis caused by PVY<sup>NTN</sup>[J]. Am J Pot Res, 2011, 88: 318 – 323.