

ZEYTİNDE VERTICILLIUM SOLGUNLUĞU

Lalehan YOLAGELDİ

**Ege Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bitki Koruma Bölümü
Bornova, İZMİR/TURKEY**

ÖZ: Zeytin ağaçlarında *Verticillium dahliae*' nin neden olduğu solgunluk, Akdeniz ülkelerinde zeytinin en önemli hastalıklarından biridir. Hastalık dallarda kuruma veya ağacın tümünden ölmesi biçiminde ortaya çıkar. Yaşlı ağaçlar da *Verticillium* solgunluğundan etkilenebilirler ancak hastalığın yaygınlığı ve şiddeti, özellikle etmenle bulaşık arazilerde tesis edilmiş genç zeytinliklerde genellikle en yüksektir. Diğer bazı ağaç türlerinde olduğu gibi *Verticillium* solgunluğundan etkilenen zeytin ağaçlarının da iyileşmeleri sık rastlanan bir olaydır. Henüz hiçbir fungusid zeytinlerdeki *Verticillium* solgunluğunu önleyemediği veya kontrol edemediği için, hastalığın mücadelesi koruyucu önlemler ve kültürel yöntemleri içeren bir entegre stratejiye dayanmalıdır.

Anahtar Sözcükler: Zeytin, *Olea europea L.*, *Verticillium dahliae*, *verticillium* solgunluğu.

VERTICILLIUM WILT OF OLIVE

ABSTRACT: *Verticillium* wilt of olive, caused by *Verticillium dahliae*, is one of the most serious diseases of olive trees in several Mediterranean countries. The disease is characterised by dieback of twigs or death of entire trees. Although old trees may be affected by *Verticillium* wilt, disease incidence and severity are usually the highest in irrigated young orchards, especially those established in *V. dahliae*-infested soil. As in some other tree species, recovery of the affected olive trees from *Verticillium* wilt is a very common phenomenon. Since any fungicide is still unable to prevent or control *Verticillium* wilt in olive, control of the disease should be based on an integrated strategy, involving the application of preventative measures and cultural methods.

Keywords: Olive, *Olea europea L.*, *Verticillium dahliae*, *Verticillium* wilt.

GİRİŞ

Zeytin, dünyadaki en iyi gelişme koşullarını Akdeniz havzasında bulmuştur. Dünya toplam zeytin ağacı varlığının % 97'si bu havza ülkelerinde bulunmaktadır. Türkiye 895 000 ha alan üzerinde bulunan 91 147 000 zeytin ağacı ile dünya ülkeleri arasında dördüncü sırada yer almaktadır (Anonymous, 1997). Son yıllarda Türkiye'de zeytin yetiştiriciliğine olan ilgi artmaktadır. Bunda, doğru beslenmedeki yerinin daha iyi anlaşılmasına paralel olarak zeytinyağına yönelen talebin artmasının yanı

sıra, zeytin ağacının az bakım gerektiren ve zor koşullara dayanıklı yapısının da rol oynadığı açıktır. Türkiye’deki ağaç sayısı 1998 yılında yaklaşık 93 500 000’e yükselmiş ve tane zeytin üretimi 1 650 000 tona, zeytinyağı üretimi ise 200 000 tona ulaşmıştır (Anonymous, 1998).

Ülkemizde zeytin yetiştiriciliğinin yaygınlaşması, üretimi olumsuz yönde etkileyen hastalık ve zararlıların daha fazla dikkat çekmesine neden olmaktadır. Batı Anadolu bölgesinde mevcut sorunlara ek olarak, yaklaşık son 10 yılda, özellikle taban arazilerde tesis edilmiş ve nispeten sulama olanağına sahip zeytinliklerde yaygınlaşan, ağaçlarda kısmi dal kurumalarına veya tam kurumaya yol açan *Verticillium solgunluğu* da kendisini göstermeye başlamıştır.

Hastalık ilk kez 1970 yılında Milas ve Ayvalık zeytinliklerinde görülmüş (Saydam ve Copçu, 1972), ancak son yıllarda üreticilerde kaygı uyandıran bir yaygınlığa ulaşmıştır. Buna paralel olarak Tarım ve Köyişleri Bakanlığı, Adnan Menderes ve Ege Üniversiteleri Ziraat Fakülteleri ve TARİŞ AR-GE Müdürlüğü bu konuya survey, araştırma ve çiftçi eğitimi düzeyinde eğilme gereği duymuşlardır.

Hastalığın yaygınlığı ve ekonomik kayıplar

Zeytin ağaçlarında akut veya kronik biçimde ortaya çıkan solgunluk-kuruma tablosu esas olarak *Verticillium dahliae*’ye dayandırılmakta ve zeytin yetiştiriciliğinin temel sorunlarından sayılmaktadır (Jiménez-Díaz *et al.*, 1998). Hastalık ilk kez 1946’da İtalya’dan bildirilmiş, bunu 1950’de ABD ve 1952’de Yunanistan izlemiştir (Tjamos, 1993). Daha sonra sırasıyla Türkiye (Saydam ve Copçu, 1972), Fransa (Vigouroux, 1975), İspanya (Caballero *et al.*, 1980), Suriye (Al-Ahmad ve Mosli, 1993) ve Fas (Serrhini ve Zeroual, 1995)’ta da hastalığın varlığı saptanmıştır. Bunun yanı sıra Kıbrıs, İsrail, Lübnan ve Tunus’ta da bulunduğu bilinmektedir (Tjamos, 1993). *Verticillium solgunluğu* zeytinde ağır ekonomik kayıplara neden olabilmekte, ağaçlarda sürekli bir verim düşüklüğü yaratabildiği gibi ölüme de yol açabilmektedir. Thanassoulopoulos *et al.* (1979) Yunanistan’da 1971–1977 yılları arasında yürütülen bir survey çalışmasında, incelenen 14 milyon zeytin ağacının % 2-3’ünün *Verticillium solgunluğundan* etkilendiğini, bunların % 1’inin öldüğünü ve toplam verim kaybının $1,7 \times 10^6$ ton olduğunu bildirmektedir. İspanya’nın güneyinde, genç zeytin plantasyonlarının bulunduğu Andalusia bölgesinde gerçekleştirilen bir surveyde, incelenen 122 zeytin bahçesinden % 38,5’inin, % 10-90 arasında değişen bir yakalanma oranı ile *Verticillium solgunluğundan* etkilendiği anlaşılmıştır (Blanco-Lopez *et al.*, 1984). Suriye’de 7 yıl boyunca dokuz farklı bölgede sürdürülen geniş kapsamlı bir çalışma sonucunda, hastalığın yaygınlık oranının % 0,85-4,5 arasında değiştiği ve yıllık toplam zeytin üretiminde % 1-2,3 arasında bir kayıp meydana geldiği belirlenmiştir (Al-Ahmad ve Mosli, 1993). Fas’ta incelenen 128 zeytin

bahçesinin yaklaşık % 60'nın % 10-30 arasında değişen oranlarda hastalıktan etkilendiği saptanmıştır (Serrhini ve Zeroual, 1995).

Türkiye' de Ege Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bitki Koruma Bölümü ile TARİŞ AR-GE tarafından ortaklaşa olarak yürütülen bir çalışmada *Verticillium solgunluğunun* Batı Anadolu illerindeki yaygınlık oranı ortalama % 55 olarak belirlenmiş ve hastalık saptanan bahçelerde yakalanma oranının % 1 olduğu görülmüştür (Onoğur ve ark., 2001). Adnan Menderes Üniversitesi ve Aydın Tarım İl Müdürlüğü tarafından Aydın ili zeytinliklerinde yapılan survey çalışmaları sonucunda hastalık görülen zeytinliklerde yakalanma oranı ortalama % 9 olarak belirlenmiştir (Benlioğlu ve ark., 2000).

Etmen

Verticillium, *Hyphomycetes* sınıfına dahil, renksiz hiflerin hakim olduğu, vasat bir gelişme hızına sahip koloniler oluşturan bir toprak fungusudur. Morfolojik özellikleri sayesinde tanısı kolaydır. Konidioforları vejetatif hiften genellikle çok farklılaşmış olup, vertisillat dallanmışlardır. Sporogen hücreler fialid niteliğindedir ve konidiofor üzerinde bir noktadan çepeçevre çıkmış halde bulunurlar. Renksiz veya parlak renkli, çoğunlukla tek hücreli olan konidiumları fialidler üzerinde ıslak başçıklar halinde, ender olarak da zincir formunda bulunurlar (Domsch *et al.*, 1980).

Verticillium genusu çok sayıda saprofitik tür ile bir çok vasküler solgunluk etmeni bitki patojeni türü içine alır. Bunlardan *V. albo-atrum* ve *V. dahliae*, en iyi bilinen kök habitantı funguslar arasında yer alırlar. Bu iki patojen arasındaki ayırt edici farklılık birinci fungusun mikrosklerot oluşturmamasıdır (Domsch *et al.*, 1980). *V. dahliae*, bir çok kültür bitkisinde solgunluk hastalıklarının çok bilinen bir etmenidir. Hastalık tablosu, yapraklarda önce bir pörsüme veya renk değişikliği ve bunu izleyen sürekli bir solgunluk şeklinde ortaya çıkar (Domsch *et al.*, 1980). Bilinen konukçuları arasında pamuk, asma, domates, patates, patlıcan, kırmızı biber, zeytin, antepfıstığı, taş çekirdekli meyve ağaçları, yer fıstığı, çilek, nane, Dahlia (yıldız çiçeği) gibi önemli kültür bitkileri sayılabilir. Dağılımı tipik olarak kuzey iklimlerinden aşağıya, subtropiklere doğrudur (Karaca, 1974; Harris, 1998).

V. dahliae'nin topraktaki populasyon yoğunluğu özellikle 6-8°C'ler arasında düşüktür, bunun üzerindeki sıcaklıklarda ve yaz aylarında ani artışlar gösterir. Canlılığını esas itibarıyla mikrosklerotlar yoluyla sürdürür (Schreiber ve Green, 1962; Menzies ve Griebel, 1967; Green, 1969). Farklı tekstürdeki topraklarda propagül yoğunluğu, 1 gram toprak başına 0,03-250 mikrosklerot arasındadır (Ashworth *et al.*, 1972, 1974; Beckman, 1973). Mikrosklerotlar *Graminae* familyası bitkileri, çalı fasulyesi ve keten gibi konukçu olmayan bitkilerin köklerinde bir süre yaşayabilirler

(Karaca, 1974). Konidium veya miselyal parçaların aksine mikrosklerotlar toprakta konukçu bitki olmaksızın bir çok yıl kalabilirler (Martinson ve Horner, 1964). Aslında mikrosklerotların topraktaki canlılığı süresizdir ve 4-14 yıl veya daha uzun süre ile canlı kalabildiklerine dair raporlar vardır (Isaac, 1967; Huisman ve Ashworth, 1976). Ancak bu süre içinde populasyon yoğunluğu hızla azalır. Mikrosklerotların canlılığı 5-15 °C'ler arasında uzar (Nadakavukaren ve Horner, 1961).

Yaşam döngüsü

V. dahliae'nin yaşam döngüsünde bir çok aşama vardır. Bunlar; yayılma, köklerin enfeksiyonu, konukçu bitkinin iletim sisteminin kolonizasyonu ve konukçu bitkide belirti gelişimi olarak sıralanabilir.

Yayılma

V. dahliae, ölmüş veya ölmekte olan konukçu dokuları içinde oluşturduğu mikrosklerotlar halinde toprakta yaşar. Özellikle yapraklar ve otsu sap dokularında kolonize olur. Konukçu kalıntıları içinde bulunan mikrosklerotlar toprak organizmalarının etkinlikleri ve kültürel işlemler sonucunda dokuların parçalanmasıyla toprağa karışırlar (Hiemstra, 1998).

Mikrosklerotların çoğu toprağın üst katmanlarında veya toprak yüzeyinde bulunurlar. Bu yüzden de kuvvetli rüzgarların oluşturduğu tozuma ve sulama ya da yağmur sonucu yüzeyde akışa geçen su ile çevreye yayılabilirler (Green, 1957; Easton *et al.*, 1969). Pamuk gibi konukçu bitkilere ait hastalıklı yaprakların rüzgarla uçuşması sonucunda da komşu tarlalara dağılırlar. Daha önce *V. dahliae* ile bulaşık olmayan zeytin bahçelerinde hastalığın ortaya çıkışı, komşu tarlalardaki pamuk yetiştiriciliğine bağlanmıştır (Wilhelm ve Taylor, 1965). Benzer biçimde, zeytin ve akçaağaç gibi çok yıllık ağaçlarda mikrosklerot ve hifleri bünyesinde bulunduran yaprakların dökülmesi yoluyla da önemli miktardaki inokulum toprağa inebilir (Hiemstra, 1998). Ayrıca, daha önce bulaşık tarlalarda otlatılan koyunların gübresinde etmenin mikrosklerotları bulunmuştur. Bu nedenle hayvan gübresi de hem yeni bulaşmalara hem de topraktaki inokulum miktarının artmasına neden olabilir (Lopez-Escudero ve Blanco-Lopez, 1999). Bu propagüller; karıkla ve salma sulama ile (Thanassouloupoulos *et al.*, 1981), tarım makinaları ve rüzgar vasıtasıyla (Easton *et al.*, 1969) kısa mesafelere dağılabilirler. Hiemstra (1998)'ya göre dökülen yapraklar hatırı sayılır mesafelere uçarak patojenin yayılmasını sağlayabilir. Fungusun uzun mesafelere taşınması enfekteli üretim materyali yoluyla da gerçekleşebilir (Thanassouloupoulos, 1993). Fidanlıklarda patojenle bulaşık filiz, sürgün veya anaçların kullanılması burada etkindir (Sinclair *et al.*, 1987). Hastalıklı bitkilere ait artıkların patojenden ari bölgelere götürülmeleri de uzak mesafeli taşınmada rol oynar

(Schnathorst ve Sibbet, 1971). Patojenin budama esnasında ağaçtan ağaca doğrudan bulaşabilmesi de muhtemel görülmektedir (Dochinger, 1956).

Köklerin enfeksiyonu

Kök salgıları veya toprağa verilen ya da toprakta serbest hale geçen besin maddeleri topraktaki mikrosklerotların çimlenmesini teşvik etmektedir (Schreiber ve Green, 1963; Green ve Papavizas, 1968; Farley *et al.*, 1971). Vasküler enfeksiyonlara immun bitkiler, örneğin monokotiledonlar bu çimlenmeyi teşvik edebilir (Lacy ve Horner, 1966; Levy ve Isaac, 1976).

V. dahliae hifleri pamukta, kök kını ve epidermal hücrelerden giriş yaparlar ve hem hücreler arasında hem de hücre içinde ilerleyerek korteksi geçerler. Endodermise ulaşan birkaç hif, inokulasyondan üç gün sonra ksilem borularına girmiş olur (Garber ve Houston, 1966).

Konukçu bitkinin iletim sisteminin kolonizasyonu

Patojen, ksilem boruları içinde miselyal gelişim yoluyla ve aynı zamanda tranpirasyonal akım içinde taşınan konidiumlar oluşturarak yayılır. Hastalık bu yolla duyarlı bitkilerde sistemik bir hal alır (Harris, 1998). Ancak *V. dahliae*'nin ksilem boruları içinde yukarı doğru hızla ilerlemesi esas olarak konidiumların transpirasyonal akıma kapılmaları yoluyla gerçekleşir. Bu özelliği patojene bir vejetasyon mevsimi içinde bile büyük ağaçların üst kısımlarına ulaşma olanağı sağlar (Garber ve Houston, 1966; Presley *et al.*, 1966; Emechebe *et al.*, 1975).

V. dahliae'nin vasküler dokular içindeki yayılımı konukçuya ait çeşitli savunma mekanizmalarınca sınırlanabilir. Enfekte olmuş bitkilerde, konidiumların trakelerde takılması ve vasküler tıkanma gibi fiziksel, fitoaleksinler gibi de kimyasal unsurlardan oluşmuş savunma mekanizmaları vardır (Hiemstra, 1998). Konidiumların trakelerde takılması, trakelerin yan ve ara çeperlerinin delikli yapısı sayesinde gerçekleşmektedir. Dayanıklı tipteki ilişkide oluşan vasküler tıkanma, enfekte olmuş trakelerin lümeninde meydana gelen jel plaklar ve tilosisden kaynaklanır. Bu sayede patojen hareketsizleştirilmiş, durdurulmuş olur (Beckman, 1989).

Trakelerin jellerle tıkanması, hem duyarlı hem de dayanıklı bir çok otsu ve odunsu bitki türünün vasküler patojenlerce enfeksiyonu sonucunda oluşan yaygın bir olaydır (Vander Molen *et al.*, 1977; Bishop ve Cooper, 1983, 1984). Jeller selüloz ve lignin içermelerine karşın esas olarak pektik karakterde yapılardır (Bishop ve Cooper, 1984). Jellerin ve hücre çeperlerinin kimyasal yapılarındaki benzerlikler nedeniyle (Vander Molen *et al.*, 1986), jellerin primer hücre çeperi ve orta lamele ait pektik

maddelerin pektolitik enzimler, özellikle de poligalakturonaz enzimince parçalanması sonucunda oluştuğu kabul edilmektedir (DeVay, 1989). Ancak pektolitik enzimlerin kökenleri hakkında bazı tereddütler vardır. Bu tereddütlerin en önemli nedeni ise *V. dahliae*'nin poligalakturonaz ve diğer bazı pektolitik enzimlerinden yoksun mutantlarının da pamukta solgunluk oluşturabilmesidir (Puhalla ve Howell, 1975; Howell, 1976). Bu nedenle, primer hücre çeperi ve orta lamele ait pektik maddelerin sadece patojen kökenli değil, konukçu kökenli pektolitik enzimlerce de parçalanabileceği sanılmaktadır. Patojene ait bazı metabolitlerin konukçuda etilen salgısını teşvik ettiği ve etilenin de konukçu kökenli poligalakturonaz enzimini aktive ettiği düşünülmektedir (Cooper ve Wood, 1980; DeVay, 1989).

Tilosis, bir çok bitki türünde bazı stres koşulları altında ve vasküler patojenlerin istilası sırasında, trakelerin çevresinde bulunan parankima hücrelerinin, trakelerin lümenine doğru torba şeklinde genişlemesidir. Bu olayda, parankima hücreleri ve trakeler arasında yer alan geçit zarının yüzeysel olarak büyümesi rol oynar ve parankima hücrelerinin protoplazmasının bir kısmı bu yeni oluşumun içine göç eder (Yentür, 1984; Agrios, 1988). Tilosisin gerçekleşmesinde enfeksiyon sonucunda bitki tarafından salgılanan IAA ve etilen gibi bitki büyüme düzenleyicilerinin rolü vardır. Hem jel plaklar hem de tilosislerin çeperleri, enfeksiyon sonucunda bitki hücreleri tarafından salgılanan stres metabolitlerinin infüzyonu sonucunda lignifiye olurlar ve patojenin yıkımına karşı daha dirençli bir hal alırlar (Beckman, 1989). Enfekte olmuş trakelerin çevresinde bulunan parankima hücrelerinin salgıladığı okside olmuş polifenoller (tanin) ve fitoaleksinler, jel plaklar ve tilosisin çeperine nüfuz ederler (Mace, 1989). Bu olay, vasküler enfeksiyonların klasik bir belirtisi olan iletim demetlerinin kahverengileşmesine yol açar (Hiemstra, 1998).

Duyarlı konukçulardaki savunma reaksiyonları, dayanıklı olanlarıkiyle esas olarak aynıdır, fakat bu reaksiyonların hızı ve şiddeti patojeni kontrol altına almada yeterli olmamaktadır (Beckman, 1989; Mace, 1989). Konukçunun, patojenin trakelerde ilerlemesini sınırlamaya yönelik girişimleri, yaygın bölgesel tıkanmalarla sonuçlanmaktadır (Emebeche *et al.*, 1974).

Konukçu bitkide belirti gelişimi ve etkili faktörler

V. dahliae ve diğer solgunluk patojenlerinin neden olduğu hastalık sendromunda esas olarak su iletiminin engellenmesinin rol oynadığı düşünülmektedir (Van Alfen, 1989; DeVay, 1989). Bilindiği gibi dikotiledon ağaçların gövdesinde yer alan iletim demetleri karmaşık bir dallanma gösterirler ve birbirleriyle bağlantılı bir ağ oluştururlar. Bu yüzden, dayanıklı bitkilerde lokal bir tıkanıklıktan sonra ortaya çıkan iletim kapasitesindeki sınırlı bir kayıp, her zaman solgunluk belirtilerine yol

açmaz. Buna karşılık duyarlı bitkilerde çok yaygın lokal tıkanıklıklar oluşur, iletim ağı tıkanır ve su stresi belirtileri ortaya çıkar. Eğer patojen yaprak saplarına kadar ulaşırsa, buradaki iletim demetleri daha dar, daha kolay tıkanabilir ve su iletimi için de alternatif yollar çok sınırlı olduğundan etki daha da güçlü olur. Oluşan su stresi, solgunluk, kuruma ve yaprak dökümüne yol açar. Eğer tıkalı iletim demetlerinin yerini yeni ve sağlıklı ksilem almaz ise ölüm meydana gelir (Hiemstra, 1998).

Etmen 50 yaşından daha büyük ağaçları bile yakalayabilir ancak hastalığın yaygınlığı ve şiddeti genç zeytinliklerde çoğunlukla daha yüksektir. Yunanistan’ da yürütülen surveyler, 5-6 yıllık ağaçlardan oluşan plantasyonların hastalığa daha duyarlı olduğunu göstermiştir (Jimenez-Diaz *et al.*, 1998). Fas (Serrhini ve Zeroual, 1995), İspanya (Blanco-Lopez *et al.*, 1984), ve Suriye’de de (Al-Ahmad ve Mosli, 1993) hastalığın en yaygın olarak 0-10 yaşlı zeytin bahçelerinde izlendiği bildirilmektedir.

Verticillium solgunluğu, zeytin ağaçlarında iki farklı biçimde belirti oluşturmaktadır:

1. Akut solgunluk ya da inme (apoplexy) ve ölüm,
2. Kronik solgunluk ya da yavaş çöküş

Bu iki belirti tipi farklı ülkelerden bir çok araştırmacı tarafından tarif edilmiştir (Ciruli, 1975; Vigouroux, 1975; Thanasouloupoulos *et al.*, 1979; Al-Ahmad ve Mosli, 1993; Rodriguez-Jurado *et al.*, 1993; Serrhini ve Zeroual, 1995; Tosi ve Zizzerini, 1998).

Akut solgunluk, kış sonundan, erken ilkbahara kadar gelişir. Yaprakların önce rengi açılır, sonra açık kahverengiye döner ve uzunlamasına geriye doğru kıvrılır. **İnme**, sürgün ve dalların tüm ağacı ölüme götürecek biçimde hızla geriye doğru ölmesi olarak tanımlanır. Hastalıktan etkilenen kök ve dalların kabuğu, çoğu kez mor renk alır. Genç ağaçların bu tip dallarında ölümden önce kısmi yaprak dökülmesi meydana gelebilir. Diğer durumlarda, genç ve verime yatmış ağaçlarda, kuruyan yapraklar hastalıklı dal ve sürgünlerin üzerinde kalırlar. Hastalıktan etkilenen ağaçlarda genellikle içteki vasküler dokularda koyu kahve bir renk ortaya çıkar (Jiménez-Diaz *et al.*, 1998).

Kronik solgunluk, çiçeklerin nekroze olması ile tanımlanır. Mumyalaşan çiçekler sürgünlerde kalır. Hastalıklı dallar üzerinde bulunan yapraklar donuk yeşile döner ve kıştan önce yere düşer. Sadece sürgünlerin üzerindeki yapraklar kalır. Çiçeklerdeki belirtiler çoğunlukla yapraktaki belirtiler ortaya çıkmadan önce oluşur. Bu iki belirtiyi, hastalıktan etkilenen sürgünlerin nekroze olması izler. Hastalıklı

sürgünlerin kabuğu kırmızımsı kahverengi olur ve içteki vasküler dokular da koyu kahverengi bir renk alır. Bu belirtiler ilkbaharda, inme belirtilerinden sonra ortaya çıkar ve yaz başına doğru yavaşça gelişir. Kronik solgunluktan etkilenen zeytin ağaçları, yıllar içinde hastalık şiddetinin kademeli olarak azalmasına neden olacak biçimde bir iyileşme sergileyebilir (Jiménez-Díaz *et al.*, 1998).

Sert çekirdekli meyve ağaçları ve dışbudakta olduğu gibi, zeytindeki *Verticillium solgunluğu* ile ilgili en çarpıcı fenomen, hastalığın ciddi zarar verdiği durumlarda dahi ağaçların bir kaç yıl içinde ‘**iyileşebilmelerinin**’, zeytinlikte hastalık çıkışında doğal bir azalmanın yaygın olarak gözlenebilmesidir (Wilhelm ve Taylor, 1965; Thanasouloupoulos *et al.*, 1979).

Bazı ağaç türlerindeki bu iyileşme potansiyeli, yaşlı veya hastalıklı ksilemin çevresinde, yeni sağlıklı doku katmanları oluşturma yeteneğindeki kambiyumun varlığından kaynaklanmaktadır. Kambiyum dokusu, su iletimi açısından önemli oranda işlevini yitiren daha yaşlı veya hastalıklı dokuların çevresinde, sürekli olarak suyun önemli bir kısmını taşıyacak olan genç ksilem tabakaları oluşturur. Yani ağaçlar enfekte olmuş veya zarar görmüş dokuları iyileştirerek değil, o bölgeyi izole ederek ve onun yerine yeni işlevsel dokular koyarak enfeksiyon veya yaralanmaların üstesinden gelir. Eğer bir patojenin ksilem içindeki gelişimi sınırlandırılabilirse, devam eden kambiyal etkinlik, enfekte olmuş odunu işlevsiz dokular içinde hapsetme eğiliminde olacaktır (Talboys, 1978; Hiemstra, 1998).

Kambiyum dokusu, patojenin varlığına, daha çok parankima hücrelerinden meydana gelen ve engelleme kuşağı adı verilen özel bir doku oluşturarak da tepki gösterebilir. Bu yapı, iç taraftaki enfekteli odunu, dış tarafta oluşan yeni sağlıklı odundan izole eden bir tabakadır. Bu ağaçlarda yaralanma ve çürümeye karşı oluşan genel bir savunma mekanizması olmasına karşın, aralarında *V. dahliae*'nin de yer aldığı vasküler patojenlerin enfeksiyonundan sonra da meydana gelmektedir (Shigo, 1984; Hiemstra, 1998).

Engelleme kuşağı oluşsun veya oluşmasın, hastalıktan etkilenmiş ağaçlar, yeni kök enfeksiyonları gerçekleşmez ise, yeni ksilem dokularının devreye girmesi ile solgunluğu yenebilir. Bu duruma, *V. dahliae*'nin doku içinde sınırlı hareket kapasitesi yüzünden (Sinclair *et al.*, 1981) bir yıl halkasından bir sonrakine hemen hiçbir zaman radyal olarak geçmemesi de katkıda bulunur. Zaten birbirini izleyen yaş halkalarının enfeksiyonu genellikle köklerin birbirini izleyen yıllarda yeniden enfekte olduğuna işarettir (Talboys, 1978). Üstelik zeytin solgunluğunda, etmenin yaz aylarındaki yüksek hava sıcaklığı yüzünden inaktive olduğu da bildirilmiştir (Wilhelm ve Taylor, 1965). Bu nedenle, ağaçlarda *V. dahliae*'den kaynaklanan solgunluk

vakalarının çoğunda, hastalığın bir mevsimdeki gelişimi genellikle diğer bir mevsimdekinden bağımsızdır (Hiemstra, 1998).

Hastalıklı zeytin ağaçlarından *V. dahliae*'nin izolasyonunda mevsimsel bir düzensizlik olduğunu bildiren araştırmacılar bulunduğu gibi (Wilhelm ve Taylor, 1965; Tosi ve Zizzerini, 1998), etmenin duyarlı zeytin çeşitlerinden tüm yıl boyunca düzenli olarak izole edilebildiğini bildirenler de vardır (Thanassouloulopoulos *et al.*, 1979; Al Ahmad ve Mosli, 1993).

Wilhelm ve Taylor (1965), kış ve ilkbaharda kolayca izole edilebilen etmenin, şiddetli belirtilerin görülmeye devam etmesine rağmen yaz ve sonbaharda elde edilemeyişi, fungusun sıcak yaz aylarında ölmesine bağlamaktadır. Tosi ve Zizzerini (1998) ise, 5 yıllık bir dönem boyunca, etmenin izolasyonunda mevsimlerden bağımsız olarak saptanan düzensizliğin, hava sıcaklığında ortaya çıkan ani düşüşlerin veya yüksek sıcaklığın bitki dokuları içindeki *V. dahliae*'yi inaktive etmiş olmasından kaynaklanabileceğini bildirmektedir. Wilhelm ve Taylor (1965), ilkbaharda 20-25°C' lik, yazın ise günlük maksimum 30-35°C olmak üzere, biraz daha yüksek ve dalgalanma gösteren hava sıcaklığının hastalık çıkışını kolaylaştırdığına işaret etmişlerdir.

Daha önceden, pamuk ve domates gibi *V. dahliae*'ye duyarlı bitkilerin yetiştirildiği topraklarda tesis edilen zeytinliklerde çoğu kez yüksek şiddette solgunluk meydana gelir (Wilhelm ve Taylor, 1965; Thanassouloulopoulos *et al.*, 1979; Al-Ahmad ve Mosli, 1993; Rodriguez-Jurado *et al.*, 1993; Serrhini ve Zeroual, 1995). Bu durum genellikle zeytin ve diğer konukçulardan gelen izolatlar arasında '**çapraz-patojenisite**' bulunmasından kaynaklanır (Saydam ve Copçu, 1972; Rodriguez-Jurado *et al.*, 1993).

V. dahliae inokulumunun miktarı kadar, tipi de zeytin ağaçlarında hastalığın şiddetini etkileyebilir. Bu durum, pamukta diğer 'ırk'lara göre önemli oranda daha patojenik olan bir '**yaprak döktürücü ırk**'ın ortaya çıkışı ile daha karmaşık bir hal almıştır. Bu '**ırk**' Amerika ve İspanya' da, pamuğa olduğu gibi zeytine de benzer patojenisiteyi göstermektedir (Schnathorst ve Sibbett, 1971; Rodriguez-Jurado *et al.*, 1993).

Hastalıkla savaşım

Kültürel önlemler

Zeytin ağaçlarında *Verticillium solgunluğu* ile mücadelenin en iyi yolu, zeytinlik tesisinden önce ve sonra kültürel önlemlere dayalı entegre bir strateji izlemektir (Tjamos, 1993).

Sağlıklı üretim materyali kullanımı, üretimin ilk yıllarında solgunluğun kötü etkilerini en aza indirmek ve ayrıca hastalığın yayılmasını engellemek açısından çok önemlidir. Hastalığın yayılmasını engellemek, toprakta sınırlı bir dağılıma sahip bulunan ancak zeytinlik tesisleri açısından büyük bir tehdit oluşturan yaprak döktüren *V. dahliae* ırkları dikkate alındığında daha fazla önem kazanmaktadır (Jiménez-Díaz *et al.*, 1998).

Zeytinlik tesis edilecek alanın önce chloropicrin'le **toprak fümigasyonu** veya **toprak solarizasyonu** uygulamaları yoluyla *V. dahliae*'den temizlenmesi mümkündür. Chloropicrin ülkemizde ruhsatlı değildir. Malero-Vara *et al.* (1995), 6-8 haftalık solarizasyonun, hem yaprak döktüren hem de döktürmeyen patotipleri, farklı derecelerde bulaşık topraklardan yok edebildiğini bildirmektedir.

Zeytinlik tesisinden sonra da solgunluğun ağır etkileri ile mücadele etmek için uygulanabilecek bir çok yöntem vardır. Wilhelm and Taylor (1965), ağaçların çevresindeki toprakta bulunan antagonistik mikrofloranın **talaş ilavesi** ile teşvik edilmesini önermektedir. Zeytin ağaçlarındaki doğal iyileşme, ağaçlara tek tek uygulanacak **toprak solarizasyonu** ile de teşvik edilebilir. Bu yöntemin verime yatmış ağaçlara bir kez uygulanması, uygulamayı izleyen en az üç gelişme dönemi boyunca ağaçlarda iyileşmenin artmasını ve belirtilerin gerilemesini sağlamıştır. Bu uygulamanın faydaları kuşkusuz sadece yükselen sıcaklığın topraktaki etmeni yok etmesine değil, toprakta doğal olarak bulunan antagonist mikroorganizmaların artan etkilerine de bağlıdır (Tjamos *et al.*, 1991). Bunun yanında doğrudan ağaçlara uygulanan bir solarizasyon yöntemi de vardır (Al-Ahmad, 1993). Solar kabin olarak adlandırılan bu yöntemle, hem toprak solarizasyonu, hem de ağaçları polietilen kabinlerle örtme yoluyla, ağaçların toprak üstü kısımlarında bulunan etmenin yok edilmesi amaçlanmaktadır.

Hastalığa **dayanıklı çeşit veya anaçları** bulmak amacıyla bir çok araştırmacı zeytin germplasmını *V. dahliae*'ye reaksiyonu açısından taramıştır (Jiménez-Díaz *et al.*, 1998). *Verticillium solgunluğuna* karşı yüksek derecede dayanıklı zeytin anaçları, bulaşık topraklarda duyarlı çeşitlerin kullanılmasını sağlayabilir. 'Allegra' ve kendi

kendini dölleyen 'Oblonga' çeşitleri bunlara örnek olarak verilebilir (Rodriguez-Jurado *et al.*, 1993; Jiménez-Díaz *et al.*, 1998).

Yunanistan'da, sofralık çeşitlerden Kalamon, *V. dahliae*'ye karşı son derece duyarlı olan 'Konservolia' ile kıyaslandığında Kalamon'un daha tolerant olduğu ispatlanmıştır (Tjamos, 1993). Kısmen dayanıklı çeşitler, hastalıktan şiddetli oranda etkilenen çeşitlerin yerine kullanılabilir. Ancak bunlar dahi toprak inokulumunun yüksek olduğu yerlerde önemli zararlara uğrayabilirler. Bu yüzden Yunanistan'da hastalığa yüksek derecede duyarlı olan 'Konservolia' çeşidinin yerine dikilen 'Kalamon' çeşidi de hastalıktan çok etkilenmiştir (Jiménez-Díaz *et al.*, 1998).

Zeytinlikte uygulanan **kültürel işlemlerden** bazıları hastalık çıkışına etki edebilirler. Al-Ahmad ve Mosli (1993), zeytinde hastalık çıkışının **toprak işleme sayısı** ile ilişkili olduğunu, sık işlemenin hastalığı arttırdığını ileri sürmektedirler. Serrhini ve Zeroual (1995) ise hastalık çıkışındaki artışın, toprak işleme amacıyla çizel veya diskaro kullanılmasıyla bağlantılı olduğunu bildirmektedir. Bu aletlerin kullanılması kökleri koparıp, bitkinin patojen tarafından istilasını kolaylaştırabilir (Tjamos, 1993).

Sulama, zeytinde solgunluğu arttırabilen diğer bir kültürel işlemdir. Bu etki, entansif zeytin üretimi için olduğu gibi (Cirulli, 1981), ekstansif üretim için de saptanmıştır. Sulanmayan ve sulanan zeytinliklerdeki ortalama hastalık yaygınlığının sırasıyla; **Fas**' ta % 9 ve % 21, **Suriye**' de ise % 4,5 ve % 13 olduğu bildirilmektedir (Al-Ahmad ve Mosli, 1993; Serrhini ve Zeroual, 1995).

Kimyasal savaşım

Zeytin *Verticillium solgunluğu* ile kimyasal mücadele amacıyla şimdiye kadar yürütülen çalışmalar, mevcut fungusidlerden hiçbirinin hastalığın kontrolünde yeterli olmadığını göstermiştir (Tjamos, 1993). Ksilem içinde hareket edebilen benzimidazollerin gövdenin altına (Biris ve Thanassouloupoulos, 1980), gövdeye ve yapraklara uygulanması (Tjamos, 1993) veya gövdeye enjekte edilmesi (Petsikos-Panayotarou, 1980) bir başarı sağlamamıştır.

SONUÇ

Verticillium solgunluğu Batı Anadolu bölgesi zeytinliklerinde yeni bir hastalık değildir. En azından 30 yıldan beri bilinmektedir. Ancak hastalığın son yıllarda üreticiler arasında kaygı uyandıran bir sorun haline alması, zeytin yetiştiriciliğine duyulan ilginin artmasına paralel olarak bu bölgede yaygınlaşan yeni zeytin tesislerinin varlığı ile açıklanabilir. Çünkü bu tür zeytinlikler daha önce başka

bir kültür bitkisinin yetiştirildiği ve sulama olanağına sahip arazilerde tesis edilmektedirler. Bu arazilerde daha önce etmenin konukçusu olan başka bir bitkinin yetiştirilmiş olması toprağın etmenle bulaşık olma olasılığını arttırmaktadır. Bundan sonra yeni zeytinlikler bulaşık arazilerde tesis edilir ve bu bahçeler damlama sulama dışında bir yöntemle sulanırlar ise, hastalığın daha da yaygınlaşması ve şiddetinin artması kaçınılmaz olacaktır. Bölgemiz zeytinliklerinde büyüme eğilimli bir sorun olarak beliren *Verticillium solgunluğuna* karşı özellikle, bulaşık arazilerde tesis edilmiş genç bahçelerde yürütülecek mücadele, ekonomik anlamda büyük bir önem taşımaktadır. Bu açıdan sorunun sadece ortaya konması değil, bununla etkili, pratik ve ekonomik bir mücadele stratejisinin de bulunması gerekmektedir. Bu konuda bundan sonra yapılacak çalışmalar doğal olarak hastalıkla mücadele üzerine yoğunlaşmalıdır.

LİTERATÜR LİSTESİ

- Agrios, G. N. 1988. Plant Pathology. Academic Press, 803 pp.
- Al-Ahmad, M. A. 1993. The Solar chamber: An Innovative technique for controlling *Verticillium* wilt of olive. Bull. OEPP/EPPO Bull., 23:531-535.
- Al-Ahmad, M. A., and M. N. Mosli. 1993. *Verticillium* wilt of olive in Syria. Bull. OEPP/EPPO Bull., 23:521-529.
- Anonymous, 1997. National policies in the olive oil sector. UZK (IOOC). 108/Doc. no. 4.
- Anonymous. 1998. İzmir Ticaret Borsası İktisat Raporu.
- Ashworth, L. J., D. M. Harper, and H. L. Andris. 1974. The influence of milling of air dry soil upon apparent inoculum density and propagules size of *Verticillium albo-atrum*. Phytopathology 64: 563-564.
- Ashworth, L. J., J. E. Waters, A. G. George, and O. D. Muccutcheon. 1972. Assessment of microsclerotia of *Verticillium albo-atrum* in fields soils. Phytopathology 62: 715-719.
- Beckman, C. H. 1973. The Incidence of *Verticillium* species in soils, vines and tubers of Rhode Island-Growth potatoes. Plant Dis. Repr., 57: 928-932.

- Beckman, C. H. 1989. Colonization of the vascular system of plants by fungal wilt pathogens: A basis for modeling the interactions between host and parasite in time and space. IN: E. Tjamos. and C. H. Beckman (eds). Vascular Wilt Diseases of Plants. Springer-Verlag, Berlin, 590 pp.
- Benliođlu, S., M. Demirbař ve H. Ulusal. 2000. Aydın ilinde zeytin ađađlarında grlen kurumalarla ilgili yayınlanmamıř survey raporu. AD. . Ziraat Fakltesi, Bitki Koruma Blm.
- Biris, D. A., and C. C. Thanasouloupoulos. 1980. Field trials for chemical control of *Verticillium* wilt of olive, In Proceedings of the 5th. Congress of the Mediterranean Phytopathological Union, p. 54-55. PATROS (GR).
- Bishop, C. D., and R. M. Cooper. 1983. An ultrastructural study of vascular colonization in three vascular wilt diseases I. Colonization of susceptible cultivars. *Physiol. Plant Pathol.*, 23: 323-343.
- Bishop, C. D., and R. M. Cooper. 1984. Ultrastructure of vascular colonization by fungal wilt pathogens. II. Invasion of resistant cultivars. *Physiol. Plant Pathol.*, 24: 277-289.
- Blanco-Lopez, M. A., R. M. Jimenez-Diaz, and J. M. Caballero. 1984. Symptomatology, incidence and distribution of *Verticillium* wilt of olive trees in Andulucia. *Phytopath. Medit.*, 23: 1-8 (in R. P. P., 64: 1674, 1975).
- Caballero, J. M., J. Perez Hernandez, M. A. Blanco-Lopez and R. M. Jimenez-Diaz. 1980. Olive, a new host of *Verticillium dahliae* in Spain. In: Proceedings of the 5th.Congress of the Mediterranean Phytopathological Union, p.50-52. PATROS (GR).
- Cirulli, M. 1975. Il Deprimimento dell'olivo da *Verticillium dahliae* Kleb. *L'Italia Agricola* 112:120-124.
- Cirulli, M. 1981. Attuali cognizioni sulla Verticilliosi dell'olivio. *Informatore Fitopatol.* 1-2:101-105.
- Cooper, R. M., and R. K. S. Wood. 1980. Cell wall degrading enzymes of vascular fungi. III. Possible involvement of endo-pectin lyase in *Verticillium* wilt of tomato. *Physiol. Plant. Pathol.*, 16:285-300.

- DeVay, J. E. 1989. Physiological and biochemical mechanisms in host resistance and susceptibility to wilt pathogens. *In*: E. Tjamos. and C. H. Beckman (eds). Vascular Wilt Diseases of Plants. Springer-Verlag, Berlin, 590 pp.
- Dochinger, L. S. 1956. New concepts of *Verticillium* wilt disease of maple. *Phytopathology* 46: 467 (Abstract).
- Domsch K. H., W. Gams, and T. H. Anderson. 1980. Compendium of Soil Fungi, Volume I. Academic Press, 859 pp.
- Easton G. D., M. E. Nagle and D. L. Bailey. 1969. A method of estimating *Verticillium albo-atrum* propagules in field soil and irrigation water. *Phytopathology* 59: 1171-1172.
- Emechebe A. M., C. L. A. Leakey and W. B. Banage. 1974. *Verticillium* wilt of cacao in Uganda: Wilt induction by mechanical vessel blockage and mode of recovery of diseased plants. *E. Afr. agric For. J.*, 40: 337-342.
- Emechebe A. M., C. L. A. Leakey, and W. B. Banage. 1975. *Verticillium* wilt of cacao in Uganda: Incidence and progress of infection in relation to time. *E. Afr. agric For. J.*, 41: 184-186.
- Farley, J. D., S. Wilhelm, and W. C. Snyder. 1971. Repeated germination and sporulation of microsclerotia of *Verticillium albo-atrum* in soil. *Phytopathology* 61: 260-264.
- Garber, R. H., and B. R. Houston. 1966. Penetration and development of *Verticillium albo-atrum* in the cotton plant. *Phytopathology* 56: 1121-1126.
- Green, R. J. 1957. The vertical distribution of *Verticillium albo-atrum* in muck soil and its control. *Phytopathology* 47: 522 (Abstract).
- Green, R. J. 1969. Survival and inoculum potential of conidia and microsclerotia of *Verticillium albo-atrum* in soil. *Phytopathology* 59: 874-876.
- Green, R. J., and G. C. Papavizas. 1968. The effect of carbon source, carbon to nitrogen ratios and organic amendements on survival of propagules of *Verticillium albo-atrum* in soil. *Phytopathology* 58: 567-570.

- Harris, D. C. 1998. An introduction to *Verticillium* wilts. In: J. A. Hiemstra and D. C. Harris (eds.) A Compendium of *Verticillium* Wilts in Tree Species. Ponsen & Looijen, Wageningen, The Netherlands, 80 pp.
- Hiemstra, J. A. 1998. Some general features of *Verticillium* wilts in trees. In: J. A. Hiemstra and D. C. Harris (eds.) A Compendium of *Verticillium* Wilts in Tree Species. Ponsen & Looijen, Wageningen, The Netherlands, 80 pp.
- Howel, C. R. 1976. The use of enzyme-deficient mutants of *Verticillium dahliae* to assess the importance of pectolytic enzymes in symptom expression of *Verticillium* wilt of cotton. *Physiol. Plant. Pathol.*, 9: 279-283.
- Huisman, O. C., and L. J. Ashworth. 1976. Influence of crop rotation on survival of *Verticillium albo-atrum* in soil. *Phytopathology* 66: 978-981.
- Isaac, I. 1967. Speciation in *Verticillium*. *Ann. Rev. Phytopath.*, 5: 201-222.
- Jimenez-Diaz, R. M., E. C. Tjamos, and M. Cirulli. 1998. *Verticillium* Wilt of Major Tree Hosts. In: J. A. Hiemstra and D. C. Harris (eds.) A Compendium of *Verticillium* Wilts in Tree Species. Ponsen & Looijen, Wageningen, The Netherlands, 80 pp.
- Karaca, İ., 1974. Sistematik Bitki Hastalıkları, Cilt IV. Ege Üniversitesi Matbaası, Bornova, 272 sf.
- Lacy, M. L., and C. E. Horner. 1966. Behaviour of *Verticillium dahliae* in the rhizosphere and on roots of plants susceptible, resistant, and immune to wilt. *Phytopathology* 56:427-430.
- Levy, J., and I. Isaac. 1976. Colonization of host tissue of varying resistance to *Verticillium dahliae*. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 67:91-94 (in *R. P. P.*, 56: 1995, 1977).
- Lopez-Escudero F. J., and M. A. Blanco-Lopez. 1999. First report of transmission of *Verticillium dahliae* by infested manure in olive orchards in Andalusia (Southern Spain). *Plant Disease*, 83:12.
- Mace, M. E. 1989. Secondary metabolites produced in resistant and susceptible host plants in response to fungal vascular infection. In: E. Tjamos and C. H. Beckman (eds). *Vascular Wilt Diseases of Plants*. Springer-Verlag, Berlin, 590 pp.

- Malero-Vara, J. M., M. A. Blanco-Lopez, J. Bejerano-Alcazar, and R. M. Jimenez-Diaz. 1995. Control of *Verticillium* wilt of cotton by means of soil solarization and tolerant cultivars in southern Spain. *Plant Pathology* 44:250-260 (in R. P. P., 75: 1960, 1996).
- Martinson, C. A., and C. E. Horner. 1964. Colonization of plant debris in soil by *Verticillium dahliae*. *Phytopathology* 54: 900 (Abstract).
- Menzies, J. D., and G. E. Gabriel. 1967. Survival and saprophytic growth of *Verticillium dahliae* in uncropped soil. *Phytopathology* 57: 703-709.
- Nadakavukaren, M. J., and C. E. Horner. 1961. Influence of soil moisture and temperature on survival of *Verticillium microsclerotia*. *Phytopathology* 51: 66 (Abstract).
- Onoğur E., L. Yolageldi, C. Tunç ve İ. Yıldırım. 2001. Batı Anadolu zeytin ağaçlarında solgunluk hastalığının yaygınlığı ve etmeninin saptanması. Proje Raporu, Ege Ü. Z. F. Bitki Koruma Bölümü Bornova.
- Petsikos-Panayotarou, N. 1980. Comportement d'un fongicide systematique apres injection dans la tronc de l'olivier afin de lutter contre la verticilliose. *Annales de l'Institut Phytopathologique Benaki* 12: 227-235.
- Presley, J. T., H. R. Carns, E. E. Taylor, and W. C. Schnathorst. 1966. Movement of conidia of *Verticillium albo-atrum* in cotton plants. *Phytopathology* 56: 375.
- Puhalla, J. E., and C. R. Howell. 1975. Significance of endo-polygalacturonase activity to symptom expression of *verticillium* wilt in cotton, assessed by the use of mutants of *Verticillium dahliae* Kleb. *Physiological Plant Pathology* 7: 147-152.
- Rodriguez-Jurado, D., M. A. Blanco-Lopez, H. F. Rapoport, and R. M. Jimenez-Diaz. 1993. Present status of *Verticillium* wilt of olive in Andulicia (southern Spain). *Bull.OEEP/EPPO Bull.*, 23: 513-516.
- Saydam G., and M. Copcu. 1972. *Verticillium* wilt of olive in Turkey. *J.Turkish Phytopathol.*, 1: 45-49
- Schnathorst, W. C., and G. S. Sibbett. 1971. The relation of strain of *Verticillium albo-atrum* to severity of *verticillium* wilt in *Gossypium hirsutum* and *Olea europea* in California. *Plant Dis. Repr.*, 55: 780-782.

- Schreiber, L. R., and R. J. Green, 1962. Comparative survival of mycelium, conidia and microsclerotia of *Verticillium albo-atrum* in mineral soil. *Phytopathology* 52:288-289.
- Schreiber, L. R., and R. J. Green. 1963. Effect of root exudates on germination of conidia and microsclerotia *Verticillium albo-atrum* inhibited by the soil fungistatic principle. *Phytopathology* 53: 260-264.
- Serrhini, M. N., and A. Zeroual. 1995. *Verticillium* wilt in olive in Morocco. *Oliveae* 58: 58-61.
- Shigo, A. L. 1984. Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 22: 189-214.
- Sinclair, W. A., K. L. Smith, and A. O. Larsen. 1981. *Verticillium* wilt of maples: symptoms related to movement of the pathogen in stems. *Phytopathology* 71: 340-345.
- Sinclair, W. A., H. H. Lyon, and W. T. Johnson. 1987. *Disease of Trees and Shrubs*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca and London, 547 pp.
- Talboys, P. W. 1978. Dysfunction of the water system. *In*: J. G. Horsfall, and E. B. Cowling (eds) *Plant Disease, An Advanced Treatise*. Academic Press, 487 pp.
- Thanassouloupoulos, C. C. 1993. Spread of *Verticillium* wilt by nursery plant in olive groves in the Halkidiki area (Greece). *Bull.OEPP/EPPO Bull.*, 23:517-520.
- Thanassouloupoulos, C. C., D. A. Biris, and E. C. Tamos. 1979. Survey of *Verticillium* wilt of olive trees in Greece. *Plant Dis. Repr.*, 63: 936-940.
- Thanassouloupoulos, C. C., D. A. Biris, and E. C. Tjamos. 1981. Dissemination of *Verticillium* propagules in olive orchards by irrigation water. In *Proceedings of the 5th Congress of the Mediterranean Phytopathological Union*, pp. 52-53. PATRAS (GR).
- Tjamos E. C. 1993. Prospects and strategies in controlling *Verticillium* wilt of olive. *Bull.OEPP/EPPO Bull.*, 23: 505-512.

- Tjamos E. C., D. A. Biris, and E. J. Paplomatas. 1991. Recovery of olive trees with *Verticillium* wilt after individual application of soil solarization in established olive orchards *Plant Disease* 75: 557-562.
- Tosi, L., and A. Zizzerini. 1998. Investigation on the epidemiology of *Verticillium* wilt in olive in central Italy. *Olivae* 71: 50-55.
- Van Alfen, N. K. 1989. Reassessment of plant wilt toxins. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 27: 533-550.
- VanderMolen G. E., C. H Beckman, and E. Rodehurst. 1977. Vascular jelation: A general response phenomenon following infection. *Physiol. Plant. Pathol.*, 11: 95-100.
- VanderMolen G. E., J. M. Labavitch, and J. E. DeVay. 1986. Fusarium induced vascular gels from banana roots a partial chemical characterization. *Physiologia Plantarum* 66:298-302 (in *R. P. P.*, 65: 2913, 1986).
- Vigouroux A. 1975. *Verticillium dahliae*, agent d'un deperrissement de l'olivier en France. *Ann. Phytopathol.*, 7: 37-44.
- Wilhelm S., and J. B. Taylor. 1965. Control of *Verticillium* wilt of olive through natural recovery and resistance. *Phytopathology* 55: 310-316.
- Yentür, S. 1984. Bitki Anatomisi. İstanbul Üniversitesi. Fen Fakültesi Yayınları, İstanbul, 563 sf.