

С. М. Букасов, А. Я. Камераз

**СЕЛЕКЦИЯ
И СЕМЕНОВОДСТВО
КАРТОФЕЛЯ**

С. М. Букасов, А. Я. Камераз

СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО КАРТОФЕЛЯ



Ленинград · Издательство «Колос» · 1972

В книге подробно описан исходный материал для селекции картофеля — дикие и культурные виды, а также многочисленные селекционные сорта, созданные в разных странах мира. Изложены особенности селекционной работы при выведении сортов, устойчивых к разнообразным болезням и наиболее опасным вредителям, выносливых к неблагоприятным внешним условиям, ранних, двуурожайных, с улучшенным химическим составом клубней. Значительное внимание уделено основным вопросам семеноводства: его рациональной, научно обоснованной организации, производству суперэлиты и элиты.

Книга рассчитана на специалистов, занимающихся селекционно-семеноводческой работой, агрономов, научных работников, а также студентов и преподавателей сельскохозяйственных учебных заведений и биологических факультетов.

Героем Социалистического Труда академиком ВАСХНИЛ С. М. Букасовым написана глава I и совместно с А. Я. Камеразом глава VIII. Доктором с.-х. наук профессором А. Я. Камеразом написаны все остальные главы и введение, им же составлен список литературы.

В книге 17 рисунков, 6 таблиц, 2 приложения и библиография, состоящая из 97 названий.

ВВЕДЕНИЕ

Значительный подъем урожайности картофеля возможен лишь на основе применения надлежащего комплекса агроприемов, разработанного соответственно различным природным и экономическим условиям разнообразных зон СССР. Одним из важнейших элементов этого комплекса является возделывание наиболее продуктивных и высококачественных, устойчивых к основным болезням и вредителям, хорошо приспособленных к местным условиям сортов. Огромное значение при этом имеет не только создание таких сортов, но и правильное их семеноводство, постоянно обеспечивающее сельскохозяйственное производство доброкачественным семенным материалом и значительно продлевающее жизнь любого сорта.

До Великой Октябрьской социалистической революции научной селекции картофеля в России не существовало, хотя отдельным селекционерам-любителям иногда удавалось создавать неплохие сорта. Особо значительными были успехи селекционера-самородка Ефима Андреевича Грачева (1826—1877), который выводил свои сорта в Петербургской губернии и неоднократно демонстрировал их на выставках в России и за рубежом.

В 1903 г. селекция картофеля была начата проф. Д. Л. Рудзинским под Москвой в Петровско-Разумовской сельскохозяйственной академии. Он вел индивидуальный отбор из иностранных сортов.

Однако ничтожные масштабы селекционной работы и ее любительский характер совершенно не соответствовали значению, которое приобрела культура картофеля в те годы в России. Выращивание преимущественно иностранных, случайно завезенных сортов, часто не приспособленных к местным условиям, не обеспечивало потребности производства и не могло содействовать повышению урожаев этой культуры. Не было организовано и семеноводство картофеля.

Лишь вскоре после Великого Октября селекция картофеля вступила в новую полосу своего развития. Необходимой предпосылкой для научной организации ее явилось создание коллек-

ции исходных форм. В 1919 г. С. М. Букасов начал работу по изучению сортов картофеля в Бюро прикладной ботаники Сельскохозяйственного ученого комитета, в дальнейшем преобразованном в Институт прикладной ботаники и новых культур, а затем во Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства (ВИР), носящий ныне имя Н. И. Вавилова. Коллекция некоторых иностранных, а также местных сортов была собрана А. Г. Лорхом и Т. В. Асеевой на Корневской картофельной станции, основанной в 1920 г. в Ухтомском районе Московской области. Ныне это Научно-исследовательский институт картофельного хозяйства (НИИКХ).

На первом этапе работ в ВИР была поставлена задача собрать и размножить все лучшее, что создала мировая селекция картофеля. Особое внимание уделялось ракоустойчивым сортам. Непосредственно из коллекции ВИР выделены, размножены, а затем районированы в различных областях страны многие ракоустойчивые сорта картофеля, как например Форан, Берлихинген, Гренцмарк, Фрюндель, Карнеа, Мажестик, Миттельфрюе, Остботе, Парнассия, Фрам и др. Еще и до настоящего времени эти сорта занимают значительные площади, превышающие полмиллиона гектаров.

Многие сорта картофеля из коллекции ВИР послужили основой для создания отечественными селекционерами новых сортов, выведенных путем внутривидовой гибридизации. Из ракоустойчивых можно назвать такие районированные сорта, как Прикульский ранний, Фаленский, Бородянский, Вилия, Богарный, Бульба, Йыгева пиклик, Калев, Лаймдота, Львовский белый, Любимец, Мурманский, Чаривныця, Экспорт и другие, а из неустойчивых к раку — Волжанин, Кемеровский, Нарымский ранний, Одесский 24, Северянин, Седов, Харьковский ранний, Эпрон (выведенный в ВИР проф. И. А. Веселовским) и др. Все эти сорта, созданные на базе коллекции ВИР путем внутривидовой гибридизации, занимают и в настоящее время сотни тысяч гектаров.

Весьма успешной была селекционная работа на Корневской картофельной станции. В результате внутривидовой гибридизации здесь были созданы урожайные, но неустойчивые к раку сорта картофеля Лорх, Корневский и др. Первый из этих сортов (авторы А. Г. Лорх и П. С. Гусев) до сего времени занимает стабильную площадь около полмиллиона гектаров, с небольшими колебаниями по годам в ту или другую сторону. Помимо упомянутых, здесь были созданы сорта картофеля Советский, Воронежский (соавторы К. З. Будин и А. Н. Добродеева) и др.

Результативная селекционная работа проведена в Сибниисхозе Л. В. Катин-Ярцевым, на Ульяновской опытной станции по картофелю С. А. Лежепековым, а также совместно с ним М. Л. Глухаревой и А. П. Герном; на Полесской опытной станции

им. А. Н. Засухина — И. В. Карповичем, И. М. Бодиско, А. Д. Беликовым, М. В. Кириенко, И. В. Островским, И. Я. Путькалюк; на бывшей Немешаевской опытной станции — А. И. Терещенко; на бывшей Белорусской государственной селекционной станции — П. И. Альсмиком; в Казахской ССР на бывшей Шортандинской опытной станции — В. П. Кузьминым; на Приекульской селекционно-опытной станции (Латвийская ССР) — Э. Кнаппе, Э. Петерсоном; на Йыгеваской селекционной станции (Эстонская ССР) — Ю. С. Аамисеппом; в Литовском научно-исследовательском институте земледелия — К. Бечюсом; на опытных станциях Всесоюзного научно-исследовательского института спиртовой промышленности и др.

Однако внутривидовая гибридизация в пределах одного вида *S. tuberosum* в известной степени зашла в тупик. Изучение родословных многочисленных сортов, полученных таким путем, показало, что они происходят от немногих исходных форм. Скрещивание между собой этих близкородственных сортов картофеля не обещало больших перспектив. На основе только внутривидовой селекции нельзя было разрешить многих важнейших проблем, в первую очередь устойчивости к болезням и вредителям.

Требовалось расширить генофонд исходных для селекции форм. Необходимо было предпринять сбор диких и культурных видов на родине картофеля — в странах Центральной и Южной Америки. Эту задачу осуществил ВИР. Его экспедиции (С. М. Букасов, С. В. Юзепчук, Н. И. Вавилов, П. М. Жуковский, К. З. Будин, А. Г. Зыкин и др.) в страны Центральной и Южной Америки (1925—1927, 1932, 1955, 1958, 1967, 1968, 1971) неизмеримо обогатили коллекцию новыми дикими и культурными видами картофеля, представляющими исключительный интерес в качестве исходного материала для селекции.

После того как стали известны результаты первых советских экспедиций, в Центральную и Южную Америку устремились многочисленные экспедиции из других стран: в 1930 г. — Реддика и Эрлансона (США); в 1931 г. — Норденскиолда (Швеция); в 1931 г. — Баура и Шика (Германия); в 1932 г. — Эрлансона и Мак Миллана (США); в 1934 г. — Хамарлунда (Швеция); в 1938—1939 гг. — Боллса и Хокса (Англия); в 1947 г. — Коррела (США); в 1959 г. — Рудорфа, а также Римпау, Дирса и Росса (ФРГ). В дальнейшем сбор дикого и культурного картофеля проводили Брюхер (Аргентина) и другие исследователи.

Дикие и культурные виды картофеля из Центральной и Южной Америки открыли новые перспективы перед селекцией картофеля. Поэтому повсеместно в последние годы внутривидовая гибридизация отходит на второй план. Межвидовая гибридизация стала основным методом селекционной работы с картофелем. Сорта — межвидовые гибриды занимают все больший, с каждым годом увеличивающийся удельный вес в мировом сорти-

менте. Количество районированных сортов — межвидовых гибридов возрастает и в нашей стране. В настоящее время они представляют собой примерно третью часть всех районированных сортов картофеля. Таковы сорта: Агрономический, Веселовский 2-4, Гатчинский, Искра, Истринский, Калистовский, Кандидат, Камераз № 1, Колпашевский, Курганский 1, Лошицкий, Огонек, Олев, Петровский, Пирмунес, Разваристый, Ранний желтый, Рекорд, Смачный, Столовый 19, Сулев, Темп, Янтарный и др. Преимущественно эти сорта — гибриды *S. demissum* от многократных скрещиваний с сортами *S. tuberosum*. Несколько сортов — гибриды трех видов (*S. demissum*, *S. andigenum*, *S. tuberosum*): Детскосельский, Енисей. Районированный в 1969 г. сорт Исток (селекции НИИКХ и Уральского научно-исследовательского института сельского хозяйства) является сложным гибридом *S. semidemissum*.

От скрещивания *S. vallis mexici* с различными сортами *S. tuberosum* выведен сорт Пушкинский. Чилийский дикий вид *S. leptostigma* явился родоначальником сортов Екатерининский, Смачный. С участием *S. andigenum* выведены сорта Имандра, Калистовский, Карагандинский, Катюша, Пирмунес, Рекорд, Рута, Хибинский ранний и др.

Основным источником исходных форм и сложных гибридов, рассылаемых многочисленным учреждениям страны, является по-прежнему ВИР.

Наиболее успешная селекционная работа, возглавляемая П. И. Альомиком, осуществляется в Белорусском научно-исследовательском институте плодоводства, овощеводства и картофеля (БНИИПОК). Большие успехи здесь достигнуты в области создания рако- и фитофтороустойчивых сортов с повышенным содержанием крахмала и белка в клубнях. Селекцией картофеля в больших масштабах занимаются Украинский научно-исследовательский институт картофельного хозяйства, НИИКХ, Северо-Западный научно-исследовательский институт сельского хозяйства (СЗНИИСХ), прибалтийские селекционные учреждения и др.

Успешная селекционная работа, основанная на межвидовой гибридизации, в настоящее время широко развернута во многих странах мира. Повсеместно наряду с селекцией придают большое значение семеноводству картофеля. В некоторых странах оно находится на высоком уровне, например в Нидерландах.

Изучение исходного материала для селекции, равно как результатов его использования за сравнительно короткий промежуток времени, показывает, что перед селекцией картофеля открываются необозримые перспективы. Отдаленная гибридизация призвана здесь сыграть решающую роль. Новые более совершенные сорта в сочетании со стройной научно организованной системой семеноводства поднимут на значительно более высокий уровень картофелеводство нашей страны.

СИСТЕМАТИКА КАРТОФЕЛЯ

Картофель относится к роду *Solanum* L. семейства пасленовых, к секции *Tuberaium* (Dun.) Buk., т. е. клубненосов. Синонимы: *subsectio Tuberaium* Dun. [De Candoll, *Prodromus* 13(1); 28, 1852], исключая виды неклубненосные; *Sectio Tuberaium* (Dun.) Bitt. *subsectio Hyperbasarthrum* Bitt. (pro parte, кроме серий *Etuberosa* Juz. и *Juglandifolia* Rydb.) (*Repert. Sp. Nov.* 10: 531, 532, 1912); *Stolonifera* Buk. (*Physis*, 1939).

Planta stolonifera, tuberifera.

В настоящем изложении описаны лишь виды, изученные нами по живым растениям за ряд лет.

Ареал секции *Tuberaium* — Америка, исключая пояс тропического климата. Он простирается от южной части Чили и Аргентины (50° ю. ш.) через все страны Южной и Центральной Америки до южных районов США. Большая часть из 150 известных видов картофеля произрастает в Южной Америке.

Секция *Tuberaium* подразделяется на две географические группы: южноамериканскую и североамериканскую, к которым отнесены виды, объединяемые в серии. По форме венчика серии объединены в две подгруппы: А) с пятиугольным округлым венчиком и Б) со звездчатым венчиком. В обеих географических группах повторяются оба типа венчика. В секции выделено 6 подсекций по ареалу и форме венчика. Ниже приводятся определители подсекций и серий.

Определитель подсекций

А Венчик спайно-5-лепестный, округлый или пятиугольный, складчатый.

1. Растения высокогорные, на высоте 1000—4600 м над ур. м. Ареал — Анды Южной Америки *Subsectio Andinum* Buk.
2. Растения высокогорные, в зоне 1000—4600 м над ур. м. Ареал — горная зона Северной Америки от южных штатов США до Коста-Рики *Subsectio Arcticum* Buk.
3. Растения нижней приморской зоны Тихого океана Перу и Чили на высоте менее 500 м над ур. м *Subsectio Pacificum* Buk.

Б Венчик звездчатый.

4. Листья прерывистые. Ареал — восточные склоны Анд Южной Америки южной экватора **Subsectio Orientale** Buk.
5. Листья непрерывистые. Ареал — Северная Америка **Subsectio Exinterruptum** Buk.
6. Листья цельные. Ареал — Центральная Америка **Subsectio Integrifolium** Buk.

Определитель серий

I. Подсекция *Andinum*

1. Среди железистых волосков взрослых растений имеются волоски с одноклеточной железкой **Berthaultiana** Buk.
1. Железистых волосков с одноклеточными железками нет.
 2. Доли листа сильно низбегающие, линейные **Cuneolata** Hawk.
 2. Доли листа не низбегающие, обычно более широкие.
 3. Стержень листа узкий, ясно отороченный **Ingaefolia** Ochoa.
 3. Стержень листа без оторочки.
 4. Доли листа жесткие **Piurana** Hawk.
 4. Доли листа мягкие.
 5. Листья цельные или с одной-двумя парами мелких боковых долей.
 6. Промежуточные долики есть **Minutifoliola** Corr.
 6. Долек нет.
 7. Растения розетковидные **Alticola** Buk.
 7. Растения не розетковидные **Simpliciora** Buk.
 5. Число пар долей более 3.
 8. Ягоды не опадающие **Acaulia** Juz.
 8. Ягоды опадающие.
 9. Ягоды округлые **Transaequatorialia** Buk.
 9. Ягоды конические **Conicibaccata** (Bitt.) Buk.

II. Подсекция *Arcticum*

1. Ягоды не опадающие **Demissa** Buk.
1. Ягоды опадающие.
 2. Ягоды округлые, цветоножки длинные **Longipedicellata** Buk.
 2. Ягоды не округлые.
 3. Ягоды сердцевидные. Растения с неприятным запахом. **Polyadenia** Buk.
 3. Ягоды удлинненные. Доли листа узкие. Венчик сине-фиолетовый. **Oxycarpa** (Rydb.) Buk.

III. Подсекция *Pacificum*

1. Доли листа овальные. Число пар не более пяти. Конечная доля крупней первой пары. Железистые волоски с одноклеточной ножкой **Tuberosa** (дикие виды).
1. Доли листа узкие. Железистые волоски с двухклеточными ножками. **Vaviloviana** Buk.

IV. Подсекция *Orientalis*

1. Листья цельные или с одной парой очень малых долей **Circaeifolia** Hawk.
1. Листья рассеченные.
 2. Пар долей обычно более четырех. Доли листа к вершине заострены. Опушение короткое.
 3. Опушение редкое.

- | | |
|--|---------------------------|
| 4. Венчики белые | Glabrescentia Buk. |
| 4. Венчики кремовые | Yungasensa Corr. |
| 3. Опушение густое с многочисленными железками и приятным ароматом. | Tarijensa Corr. |
| 2. Пар долей меньше четырех, доли листа более широкие, конечная доля крупней боковых. Опушение длинное | Commersoniana Buk. |

V. Подсекция *Exinterruptum*

- | | |
|---|----------------------------------|
| 1. Пар долей одна-две. Доли узкие. | Trifida Corr. |
| 1. Пар долей три и более. | |
| 2. Пар долей менее пяти. Доли широкие, венчик кремовый. | Cardiophylla Buk. |
| 2. Пар долей более пяти. Доли узкие, венчик белый. | Pinnatisecta (Rydb.) Buk. |

VI. Подсекция *Integrifolium*

- | | |
|---|--------------------------------|
| 1. Листья голые, цветки малые | Morelliformia Hawk. |
| 1. Листья густоопушенные. | |
| 2. Растения невысокие | Clara Graham et Dionne. |
| 2. Растения высокие | Bulbocastana Rydb. |

ЭВОЛЮЦИЯ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ

Ключом для селекционера-генетика к познанию и использованию многочисленных видов картофеля служит изучение их эволюции, филогении и генетики. Начальным этапом было возникновение разнообразия видов с доминантными признаками, приуроченных к широкой области Боливии и Перу, окаймляющей бассейн озера Титикака.

В дальнейшем эволюция шла при появлении рецессивных признаков, возникавших по мере удаления от центра происхождения вначале к югу, затем к северу и западу в пределах Южной Америки, уменьшалась рассеченность листьев вплоть до цельных, возникла устойчивость к морозам и фитофторе, утратились антоциан венчика и его округлая форма, ягоды стали неоппадающими и коническими. Все этапы проходили на диплоидном уровне и частично повторялись на последующих ступенях полиплоидного ряда.

Наиболее своеобразна и бедна гомологическими этапами была их эволюция в Северной Америке. Примечательно отсутствие связующих звеньев между южноамериканскими и североамериканскими видами, доказывающее независимость их происхождения. Косвенным аргументом позднего возникновения североамериканского центра картофелей служит отсутствие здесь своих видов культурного картофеля, как и самой его культуры в доисторическое время.

Североамериканские виды разобщены географически от южноамериканских тропической зоной северо-западной части Колумбии и Панама. В соседних странах Центральной Америки — в Коста-Рике и Никарагуа — известны только единичные изоли-

рованные местонахождения диких видов картофеля, как и в Гватемале. Лишь в Центральном плоскогорье Мексики находится большое разнообразие видов, притом различных серий.

В отличие от диких южноамериканских картофеля, представленных в их центре происхождения лишь диплоидными видами, в мексиканском центре есть виды, представляющие весь полиплоидный ряд — $2n=24, 36, 48, 60$ и 72 хромосомы, в том числе аутотриплоиды и гибридогенные пентаплоидные виды. В южноамериканском ареале эволюция шла закономерно от диплоидных видов к единичным тетраплоидным и гексаплоидным при отсутствии в центре разнообразия гибридогенных видов (36 и 60 хромосом), а также аутотриплоидных, возникавших лишь на периферии ареала диких видов, или же среди культурных, у которых возникли естественные гибридогенные пентаплоиды.

Полиплоидный ряд мексиканских видов имеет пробелы в отдельных его звеньях в разных сериях. В серии *Demissa* есть диплоидные, пента- и гексаплоидные виды, но нет триплоидных и тетраплоидных видов. В серии *Longipedicellata* Buk. начальное звено — триплоидный вид и нет диплоидного. Нет диплоидного звена в серии *Охусгра* (Rydb.) Buk.

Большинство североамериканских видов со звездчатым венчиком представлено диплоидными видами, иногда с сопутствующими аутотриплоидными. Таковы серии *Morelliformia*, *Clara*, *Bulbocastana*, *Cardiophylla*, *Trifida* и *Pinnatisecta*. В Мексике распространена еще одна диплоидная серия, но с пентагональным венчиком — *Polyadenia*. Есть также одна серия *Demissa* с одним диплоидным видом, т. е. всего 8 серий из 10.

Большинство перечисленных диплоидных серий по ботанико-систематическим признакам не является первым этапом эволюции в секции *Tubegarum*, так как филогенетически и по несовместимости с другими сериями и морфологически не связано с известными тетраплоидными видами серий *Longipedicellata* и *Охусгра*.

Их следует рассматривать как законченный этап, вернее, не продолжившийся путь эволюции, возможно, при этом и более древний, чем эволюция *Demissa*, *Longipedicellata* и *Охусгра*. Морфологически они своеобразны как по звездчатому венчику, обычно без антоциана, так и по листьям цельным или, если расчленившимся, то без прерывистости, поэтому мы назвали эту соответствующую подсекцию *Exinterruptum*.

Сопоставление ареалов видов со звездчатым и округло-пятиугольным венчиком показывает, что в Южной Америке ареалы видов со звездчатым венчиком выходят далеко за пределы ареала видов с округлым венчиком, переходя в несвойственную высокогорным видам низменную зону. Следовательно, эти виды со звездчатым венчиком возникли позже, чем с округлым, и являются более молодыми.

Отсутствие филогенетических связей между северо- и южноамериканскими видами картофеля вытекает из того, что диплоидные виды с округлым венчиком обеих географических групп особенно далеко разобщены. Именно южная граница ареала *S. verrucosum* не выходит за пределы Мексики. Ареал же колумбийского *S. andeanum* лежит в южной части Колумбии. Ни в северо-западной части Колумбии и даже к северу в Панаме, Коста-Рике, Никарагуа и Гватемале нет диплоидных видов с округлым венчиком.

Из сказанного видно, что диплоидное звено североамериканских видов с округлым венчиком очень бедно и состоит лишь из двух видов *S. verrucosum* и *S. polyadenium*, в противоположность нескольким десяткам диплоидных видов с округлым венчиком в Южной Америке.

В некоторой степени это можно объяснить меньшим разнообразием географических условий в Мексике по сравнению с горной зоной Южной Америки. Эта однородность климата мексиканского плоскогорья была благоприятна лишь для постепенной эволюции от диплоидных видов с округлым венчиком к видам со звездчатым венчиком, как это произошло в юго-восточной части Южной Америки.

Эволюция же видов с округлым венчиком на тетраплоидную ступень сопровождалась столь значительными изменениями морфологических признаков, что возникшие виды дали начало новым сериям — *Oxycarpa* на юге и *Longipedicellata* на севере. В самой же серии *Demissa* тетраплоидных видов нет.

Тетраплоидные *Oxycarpa* морфологически ближе к *Demissa*, чем *Longipedicellata*. Малый ареал *Oxycarpa* и бедность видами показывает прекращение дальнейшей эволюции этих видов. По сравнению с *Oxycarpa* ареал и число видов серии *Longipedicellata* больше. Эволюция здесь шла дальше и шире и сопровождалась появлением рецессивных белоцветковых видов, а также гибридогенных видов от гибридизации с видами других серий.

ДИКИЕ ЮЖНОАМЕРИКАНСКИЕ ВИДЫ

Подсекция *Andinum*. Представлена наиболее многочисленными видами, что объясняется обширностью ее ареала и высокогорным сильно пересеченным типом его с крайне разнообразными экологическими условиями.

Это разнообразие условий создало многие формы у некоторых видов, настолько различные по морфологическим признакам, что даже выдающиеся монографы описывали эти формы как разные виды.

Вначале находки диких видов картофеля были малочисленны и притом приурочены к очень далеко разобщенным местонахождениям с совершенно различными географическими и экологическими условиями.

К периоду 1913—1925 гг. наиболее многочисленные виды, около ста, установил G. Bitter в серии работ «*Solana nova vel minus cognita*». Все виды описаны к этому времени по гербарным экземплярам.

Экспедиции в 1925—1932 гг. (С. М. Букасов, С. В. Юзепчук, Н. И. Вавилов) собирали клубни и семена видов картофеля, что дало возможность изучить их в живом состоянии с помощью комплекса методов, применявшихся в отделах ВИР.

Этот комплекс методов цитологии, физиологии, анатомии и биохимии обогатил возможность старой гербарной систематики картофеля, что позволило установить ряд новых видов, в особенности южноамериканских культурных. Это вызвало революцию в изучении видового разнообразия картофеля, собиравшегося многими экспедициями и ботаниками Европы (J. Hawkes и др.), США (D. Correll) и Южной Америки (C. Vargas, M. Cardenas, C. Ochoa). В этот период были описаны разнообразные новые дикие виды картофеля из многих местонахождений.

Ряд вновь выявленных видов представлял собой переходные формы между ранее описанными, что вызывало необходимость пересмотра их самостоятельности. Такая ревизия проведена в 1962 г. одновременно J. Hawkes и D. Correll, лично собиравшими растения этих видов в их местообитаниях. Многие «дифференциальные» виды интегрированы в единые с большими ареалами. Особенно это было применено к мелким видам, вошедшим в состав *S. chacoense* и *S. stoloniferum*, а также к культурным видам и даже к целым сериям. Единой системы в результате этих пересмотров не было создано из-за существенных противоречий как между зарубежными, так и не согласными с ними советскими систематиками.

Были предприняты более обстоятельные исследования в местах произрастания диких и культурных видов, а также в научных учреждениях экспериментальным путем при изучении полового потомства и гибридов, как естественных, так и искусственных. Особенно ценна работа D. Ugent по сорным видам картофеля Перу и Боливии и их филогенетическим связям с культурными видами.

Серия Transaequatorialia Buk. Изучены в живом состоянии в основном лишь виды из центра разнообразия. Многие из них представляют интерес как возможные родоначальники культурных видов, поля которых они засоряют.

К этим видам относятся: *S. brevicaule* Bitt., *S. canasense* Hawkes, *S. bukasovii* Juz., *S. sparsipilum* (Bitt.) Juz. et Buk., *S. ruiz ceballosii* Card., *S. catarthrum* Juz., *S. aracc papa* Juz., *S. vernei* Bitt. et Wittm., *S. coelestispetalum* Varg., *S. sucrense* Hawkes, *S. oplocense* Hawkes, *S. spegazzinii* Bitt., *S. kurtzianum* Bitt. Большинство из них ценно для селекции.

D. Ugent свел *S. brevicaula* в единый вид с тремя подвидами *ssp. brevicaula*, *ssp. canasense* и *ssp. bukasovii*. Правильней принять эти подвиды как самостоятельные виды.

С учетом синонимов по *Ugent* и подвидов в его толковании группа сорных видов Боливии и Перу должна быть представлена в следующем изложении.

S. brevicaula с синонимами *S. leptophyes* Bitt., *S. gourgaii* Hawkes, *S. liriunianum* Card. (все из Боливии) и *S. soukupii* Hawkes (из Перу). Волоски жесткие, острые. Доли листа эллиптические до эллиптически-ланцетных.

Ареал: от Северной Аргентины до Пуно в Перу на высоте до 4500 м над ур. м.

S. canasense с синонимом *S. lechnoviczii* Hawkes. Волоски тонкие, шелковистые, изогнутые, густые. Доли листа ланцетные.

Ареал: в Перу к северу от Пуно до департамента Хуни на высоте 2000—4300 м над ур. м.

S. bukasovii с синонимами *S. abbotianum* Juz., *S. multidissectum* Hawkes, *S. neochawkesii* Ochoa. Волоски редкие, более длинные, прижатые, распростерты. Доли листа широколанцетовидные.

Ареал: далее на север по сравнению с двумя предыдущими видами, именно от Куско до Паско на высоте 2800—4200 м над ур. м.

У всех перечисленных видов доли листа узкие и многочисленные, листья чаще прерывисто-рассеченные, как у *S. multiinterruptum* Bitt.

У других видов *Transaequatorialia* доли листа более широкие: *S. sparsipilum*, *S. araccapa* Juz., *S. catarthrum* Juz., *S. vernei* Bitt. et Wittm и *S. sucrense* Hawkes, единственного тетраплоидного среди прочих диплоидных видов этой серии. Аутотриплоиды у этих видов не известны. Окраска венчика сине-фиолетовая.

S. sparsipilum (Bitt.) Juz. et Buk. был единственным из числа более ста описанных Биттером видов картофеля, который он считал *S. tuberosum*, хотя и в ранге подвида. Следовательно, именно *S. sparsipilum* можно считать одним из родоначальников некоторых форм культурного *S. andigenum*, с которыми он сходен по слабо рассеченным крупным листьям, с 4—5 парами долей и малому числу долек, иногда сильно варьирующему. У *S. andigenum* Juz. et Buk. встречаются формы с широкодольными и менее рассеченными листьями в Боливии, т. е. в ареале *S. sparsipilum*. Этот ареал от Боливии (департаменты Кочабамба и Оруро) простирается до Южного Перу (департамент Куско) на высоте 2400—4500 м над ур. м.

S. guizceballosii Card. имеет столоны 7—15 см длиной, 1—1,5 мм толщиной. Листья 5-парные с 1—2 парами долек в серии. Доли неширокие, эллиптические. Цветочес 5 см. Опушение короткое. Венчик сине-фиолетовый. Ягоды округлые. Встре-

чается в Боливии (департамент Кочабамба). Сорняк в кукурузе. Близок к *S. sparsipilum*. Устойчив к вирусам.

S. coelestis petalum Varg. имеет лист 4-парный с дольками. Густое бархатистое опушение. Растет среди редких сухих кустарников в Перу. Эндем в долине Урубамба, 2400 м над ур. м.

S. catarthrum Juz. имеет своеобразные, короткие листья, 4-парные, с малочисленными сидячими дольками. Доли овальные. Относится к группе с более широкими долями типа *S. sparsipilum*. Встречается в Перу (департамент Куско).

S. agassipara Juz. — низкорослое растение. Лист 5-парный с редко расположенными сидячими долями и многочисленными дольками и дольчками. Первая пара долек базипетальная или медиальная. Вид своеобразный по единственному в своем роде строению ажурного листа. Встречается в Перу (департамент Куско).

S. oplocense Hawk. (*S. subandigenum* Hawk. var. *camarguense* Card.). Растения небольшие с короткими междоузлиями. Листья слабо рассеченные, 4-парные, доли овальные. Растет в сухих местах, на склонах, иногда наряду с кактусами на высоте 2700—3500 м над ур. м. Число хромосом $2n=24$ и 48.

S. sucrense Hawk. по морфологии близок к *S. sparsipilum*, синонимом разновидности которого его считает Correll. Отличие же по числу хромосом $2n=48$ и некоторым другим признакам оправдывает выделение *S. sucrense* в особый вид.

Эндем в Боливии в департаментах Чукисака и Потоси на высоте 2500—3800 м над ур. м. Сорняк на полях и пустырях.

Хокс считает *S. sucrense* близким к *S. andigenum*. Мы не находили среди сотен форм *S. andigenum* близких к *S. sucrense*. Он характеризуется короткими междоузлиями, низко расположенным соцветием, скудным образованием ягод, длинными столонами, мелкими клубнями и слабо рассеченными листьями, отличающимися от *S. andigenum*.

S. vernei Bitt. et Wittm. очень отличается не только от *S. sparsipilum*, но и от всех диких видов серии *Transaequatorialia* и культурных — *Andigena* своеобразной формой обычно сильно рассеченных листьев с резким убыванием размера нижних мелких долей. Поэтому контур листа не плавно суженный книзу, а грушевидный с перехватом. Стерженьки короткие, дольки округлые, сидячие. Опушение своеобразное, мягкое, густое, фитофторой поражается слабей прочих *Transaequatorialia* и *Andigena*. Не повреждается слабыми заморозками, чем также выделяется среди названных двух серий. Выносливость к заморозкам тем более примечательна, что верхняя граница его ареала 3500 м над ур. м., на 1000 м ниже предела *S. sparsipilum* и других видов. Нижняя граница его ареала 2300 м над ур. м. также ниже других, в частности культурных видов.

Эндем северо-западной Аргентины преимущественно в провинции Тукуман, а также в Катамарка, Жужуй и Сальта. Все эти данные показывают неправдоподобность версии Брюхера о *S. vernei* как родоначальнике культурного картофеля. Он обосновал это якобы давним переселением народа из северо-западной Аргентины в высокогорье Боливии, принесшего с собой и крупные клубни.

Крупность клубней не могла быть причиной «окультуривания» *S. vernei*. Действительно, столь же крупные клубни *S. verrucosum* Schlecht. не послужили даже для возникновения культуры картофеля в Мексике, где уровень цивилизации был намного выше, чем у инков, не имевших письменности.

К названным ранее узкодольным видам близки некоторые эндемичные аргентинские виды. Эта группа видов выделяется среди прочих высокогорных видов Анд западной окраины Аргентины.

S. masoiae Buk. — крайний южный вид этой группы, причисленный Correll (1962) к более северному виду *S. kurtzianum* Bitt.

S. velascanum Bitt., *S. spagazzinii* Bitt. и *S. fatiinae* Bitt. et Wittm.; в эту же группу входят как синонимы последнего (по Н. Brücher, 1967) — *S. puberulifructum* Corr., *S. slenkeri* Corr. Некоторые из перечисленных видов настолько сходные, что разные исследователи — J. Hawkes (1962) и D. Correll (1962) — считали их синонимами, что создавало путаницу в систематике.

Мало изучены самые северные виды серии *Transaequatorialia*, распространенные в Эквадоре, Колумбии и Венесуэле. Они имеют слабо рассеченные листья без промежуточных сегментов. Из их числа *S. andreanum* Baker в Колумбии, по Хоксу, имеет признаки мексиканского *S. verrucosum*, поэтому он считает эти виды связующим звеном между южноамериканскими и североамериканскими видами, что явно необоснованно вследствие существенных различий у них.

Ранее к серии *Transaequatorialia* мы относили виды с простыми или очень слабо рассеченными листьями — *S. simplicifolium* Bitt., *S. microdontum* Bitt., *S. venturii* Hawkes et Hjert., *S. gandarillasii* Card., *S. virgultorum* (Bitt.) Card. В настоящее время эти диплоидные виды составляют новую серию *Simplicioida* Buk. У большинства видов, кроме *S. virgultorum*, венчик белый.

Серия *Simplicioida* Buk. Из состава серии *Transaequatorialia* нами выделены упомянутые выше виды в новую серию *Simplicioida* Buk. по своеобразной форме листьев и по ареалу. Листья цельные или слабо рассеченные с одной-двумя парами основных долей, при отсутствии долек.

Конечная доля значительно крупнее первой пары основных долей. По этому признаку виды серии *Simplicioida* четко отли-

чаются от видов серии *Tuberosa*, в особенности же от видов серии *Transaequatorialia*.

Ареал: Аргентина (провинции Жужуй, Катамарка, Сальта, Ла-Риоха, Тукуман) и Боливия (департаменты Тариха, Санта-Крус, Ла-Пас, Кочабамба, Чукисака) на высоте 1300—3750 м над ур. м.

S. microdontum Bitt. вместе с близкими *S. simplicifolium* Bitt. и *S. gigantophyllum* Bitt. занимает самый обширный ареал, в том числе по вертикальной зональности. Растения высокие, прямостоячие. Стебель толстый с волнистыми крыльями. Листья чаще простые, наиболее крупные среди всех видов секции *Tubegarium*, с своеобразными широкими крыльями на стержне листа. Цветки белые. Ягоды образует в поздние сроки, и все развитие растений более позднее по сравнению с другими видами. Повреждается даже слабыми заморозками. Фитофторой поражается слабее, чем виды серии *Tuberosa*, что наследуется и у межвидовых гибридов *S. maglia* × *S. simplicifolium*.

S. venturii Hawk. et Hjert. является эндемом в Аргентине на высоте 2000—3600 м над ур. м. Растения небольшие. Листья своеобразные с очень крупной, широкосердцевидной конечной долей. Цветки белые.

S. gandarillasii Card. эндемичен в Боливии на высоте 2000—3000 м над ур. м. Растения небольшие. Листья с двумя парами долей и очень крупной конечной долей. Цветки белые.

S. virgultorum (Bitt.) Card. является эндемом в Западной Боливии в департаменте Ла-Пас на высоте 2680—3750 м над ур. м. Растения небольшие. Листья двухпарные с крупной конечной долей. Цветки сине-фиолетовые.

Серия Minutifoliola Corr. Представлена лишь двумя видами с узкими ареалами в Эквадоре и Северном Перу.

S. minutifoliolum Corr. очень своеобразен по форме листьев с крупной конечной долей, первой парой несколько меньшего размера (длиной, равной $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ длины конечной доли) и четырьмя парами нижележащих долей, длиной менее $\frac{1}{20}$ длины конечной доли и восемью парами мелких долек. Верхние три доли листа подобны соответственной части растения некоторых видов серии *Simplicifolia* и *Tuberosa*, от которых этот вид отличается по форме нижележащей части листа.

S. sajamaense Ochoa отличается исключительно длинным опушением и округло-пятиугольным венчиком. Число основных долей и долек меньше, всего 9 пар. Эндем в департаменте Кахамарка в Перу на высоте 2600 м над ур. м. Эндем в провинции Тунгурауа в Эквадоре на высоте 1500—2900 м над ур. м. Нижняя его граница — предельная в этих широтах для диких картофелей. Растет в густых лесах.

Серия Berthaultiana Buk. В боливийской части ареала серии *Transaequatorialia* лежит небольшой ареал своеобразной серии *Berthaultiana* Buk., с единственным видом *S. berthaultii* Hawk.

По форме и рассеченности листа этот вид близок к видам *Transaequatorialia* с узкими долями сильно рассеченного листа, отличаясь более рассеченным венчиком с длинными акуменами, придающими ему звездчатую форму. Листья липкие от выделения своеобразных железистых волосков.

S. berthaultii Hawk., отнесенный нами ранее к серии *Transaequatorialia*, вызывал у других систематиков затруднения и ошибки при систематике. Correll ошибочно отнес *S. berthaultii* к серии *Tarijensa* Corr. Hawkes считает *S. berthaultii* гибридогенным видом в серии *Tuberosa*, что соответствует в данном случае серии *Transaequatorialia*.

Своеобразное же строение железистых волосков с одноклеточной желёзкой наряду с волосками с четырех-, шестиклеточными желёзками, присущее лишь этому единственному виду всей секции *Tuberarium*, дает основание выделить *S. berthaultii* в особую серию *Berthaultiana* Buk.

Ареал: Боливия (департаменты Чукисака, Кочабамба и Потоси) на высоте 2000—2760 м над ур. м.

В Перу ближе к экватору и к северу от него — в Эквадоре и Колумбии — возникли две родственные серии: диплоидная *Piurana* и тетраплоидная *Ingaefolia*, следовательно, появились и тетраплоидные виды.

В связи с продвижением к северу от центра разнообразия серий от бассейна озера Титикака, так же как у периферийных подсекций *Orientalis* и *Pacificum*, наблюдается уменьшение рассеченности листа, сопровождающееся укорочением стерженьков долей и, следовательно, отсутствием базископных и акроскопных долек. Уменьшается опушенность листьев, реже листья становятся блестящими и кожистыми. Венчик нередко крупный.

Ареал серии *Piurana* к северу продолжается в ареал серии *Conicabassata* и имеется налегание смежных частей ареалов.

Серия *Piurana* Hawk. Виды этой серии от Перу доходят до Эквадора и смежной части Колумбии (департамент Нариньо).

S. chomatophilum Bitt. своеобразный морозостойкий вид со скудным и ненадежным образованием столонов и клубней даже на искусственно укороченном дне.

Ареал: от Перу до Эквадора (провинция Пичинча) и Колумбии (департамент Нариньо). Высота 2500—4000 м над ур. м.

S. schiquidenum Ochoa растет в северных частях Перу в департаментах Кахамарка и Анкаш на высоте 2800—3400 м над ур. м.

S. ramprasense Hawk. из Перу (департамент Апуримак), относимый Коррелом к *Piurana*, по Hawkes, относится к серии *Transaequatorialia*.

S. marinasense Vargas (*S. cuzcoense* Ochoa) — растения высокие, прямостоячие. Лист с тремя парами сидячих долей.

Серия Ingaefolia Ochoa. Из числа видов этой серии эндемичен в Колумбии *S. tuquerrense* Hawk. в департаменте Нариньо — близ Пасто, на высоте 3000—3300 м над ур. м.

Серия Conicibaccata (Bitt.) Buk. Листья с долями на коротких стерженьках.

S. huancabambense Ochoa (Hawkes относит к серии *Piurapa*). Долек до двух пар и до одной пары долек только на стержне листа (нет акро- и базископных). Распространен в Перу: Пиура — 2000 м над ур. м.

S. moscorapum Hawk. растет на лужайках, пастбищах, вырубках и полях. Колумбия: Каука — 2900—3400 м над ур. м.

S. colombianum Dup. — листья сходны с *S. moscorapum* и имеют до пяти пар долей, до двух пар долек и до одной пары долек.

Ареал: Колумбия — Бояка, Кундинамарка, Нариньо, Каука, Сантандер и Сантандер дель Норте; Эквадор — Лоха, Напо-Пастаса, Пичинча, Тунгурауа; Венесуэла.

S. santolallae Vargas несет лист из 3—6 пар долей без долек, распространен в Перу на высоте 2500—3600 м над ур. м.

S. ayacushense Ochoa имеет листья 4—5-парные, долек нет или одна пара; Перу (департамент Аякучо), 3000 м над ур. м.

Серия Cuneoalata Hawk. Представлена единственным видом.

S. infundibuliforme Phil. исключительно своеобразна по форме листьев, пластинка которых низведена до узкой оторочки стержня листа и главных жилок основных долей. Произрастает в горах на стыке Перу, Боливии и Чили и единично северней. Крайняя редуцированность листовой пластинки является приспособлением к засушливым местообитаниям, где у разных семейств вплоть до кактусов также листья сильно редуцированы до шипов и колючек.

Серия Alticola Buk. При распространении картофеля в районы с более суровыми климатическими условиями соцветия становились защищенными от заморозков вследствие укорочения цветоносов почти до следов их, длиной до немногих миллиметров. Функция цветоносов перешла к очень длинным цветоножкам длиной до 6 см, отходящим как бы непосредственно от пазух листьев розетки. При этом сохранился лишь единственный завиток соцветия с малочисленными цветками (до 3—4 цветков). Иногда цветоносы второго яруса ясно выражены, число завитков два и соответственно соцветие с большим числом цветков, что может быть и следствием межвидовой гибридизации.

Рассеченность листа низведена до одной, редко двух пар очень мелких долей, значительно меньших, чем конечные. У некоторых видов листья цельные. Листья с приятным ароматом.

К серии *Alticola* относятся виды: *S. megistacrolobum* Bitt., *S. toralapanum* Card., *S. sagarandinum* Ochoa, *S. bolivienense* Dun., отличающиеся по степени рассеченности листа.

Serieя Megistacroloba Card. et Hawk. В первоначальном толковании Хокса она включала не только виды, характеризующиеся признаками, перечисленными выше в диагнозе нашей серии *Alticola*, но и гибридогенные, утратившие описанный тип соцветия.

Листья всегда ясно рассеченные, с парными долями до 3—4 пар, более крупными, чем у видов серии *Alticola*. Включает виды: *S. raphanifolium* Card. и гибридогенный *S. sapotae rosae* Hawkes, последний с сильным ароматом листьев. Ягоды образует реже, чем виды *Alticola*.

Серия Acaulia Juz. По Ugent, при спонтанной гибридизации *Alticola* с *S. breviscaule* и последующей спонтанной полиплоидизации возникли тетраплоидные виды серии *Acaulia*. Они унаследовали тип соцветия *Alticola* в его крайнем своеобразном выражении, но с утратой четкого сочленения цветоножки. Фертильность возросла до стопроцентного завязывания ягод. По столь обильному завязыванию ягод *Acaulia* стоит на первом месте среди *Tuberarium*. Включает виды: *S. acaule* Bitt., *S. pupae* Juz., *S. derexum* Juz., *S. schreiteri* Buk., *S. uyupense* Card. и *S. aemulans* Bitt.

S. pupae — северный представитель из Центрального Перу, отличается длинным опушением. У аргентинского *S. derexum* наиболее четко выражена розетковидность. Листья наиболее длинные. *S. schreiteri* отличается более крупными долями листа.

Коррел считает все описанные выше виды синонимами *S. acaule*.

S. aemulans имеет наименее рассеченные листья. Его считают подвидом *S. acaule*.

Подсекция *Oriente*. В бассейне высокогорного озера Титикака — центре разнообразия серий и видов картофеля — возникли виды со звездчатым венчиком, распространившиеся к северу — серия *Circaeifolia* Hawkes и к востоку, спускаясь по предгорьям Андов до Атлантического побережья — серии *Tarigjensa*, *Yungasensa*, *Glabrescentia*, *Commersoniana*.

Перечисленные серии, кроме серии *Tarigjensa*, утратили антоциан венчика.

Ареалы южноамериканских атлантических видов подсекции *Oriente* по высоте их протяженности, достигающей до уровня океана, отличаются от ареалов североамериканских видов со звездчатым венчиком, всегда высокогорных, т. е. не ниже 1500 м над ур. м.

Серия Circaeifolia Hawk. В эту своеобразную серию входят два вида.

S. circaeifolium Bitt. и *S. capsicibaccatum* Card. с широкозвездчатыми белыми венчиками, длинными ягодами и слабо рассеченными вплоть до цельных листьями можно рассматривать как начальное звено эволюции от серии видов с

округло-пятиугольными венчиками к вышеназванным сериям со звездчатыми венчиками.

Ареал серии *Circaeifolia* заходит выше всех видов подсекции *Orientele*, до 4000 м над ур. м. (*S. capsicibaccatum*). Нижняя граница ареала серии — 2000 м над ур. м. Ареал очень мал — департамент Кочабамба, т. е. центральная и восточная часть Боливии. Это указывает на высокую пластичность монотипных видов серии по высотной зональности в пределах малого ареала. Примечательно, что звездчатые венчики видов картофеля в Южной Америке приурочены лишь к восточной части ареала *Tubegium*, ограниченного к северу Боливией и простирающегося в Аргентину, Парагвай, юго-восточную Бразилию и Уругвай. Звездчатые венчики неизвестны ни в Перу, ни северней, т. е. ни в Эквадоре, ни в Колумбии, ни в Венесуэле.

Серия Tarijensa Corr. Как и эндемичная боливийская серия *Circaeifolia*, она представлена одним видом, имеет узкий ареал в пределах Боливии в департаменте Тариха, но с более ограниченной протяженностью по высоте от 2000 до 2800 м над ур. м.

S. tarijense Hawk. своеобразен по густому железистому опушению растения; листья с приятным запахом, отдаленно напоминающим запах листьев некоторых зонтичных.

Растения высокие, листья с несколькими парами долей и долек. Опушение густое с многочисленными железистыми волосками с обильными выделениями приятного запаха. Ягоды образует редко.

Ареал: Боливия — департаменты Тариха, Кочабамба, Санта-Крус, Потоси; Аргентина — провинции Катамарка и Сальта, на высоте 2000—3000 м над ур. м.

Растет на лесистых склонах, песчаных холмах среди колючих кустарников, по ущельям и вдоль ручьев.

К ареалу *S. tarijense* по высотной зональности близок ареал *S. trigalense* Card. из нижеследующей серии *Yungasensa* Corr.

Оба ареала смыкаются в департаменте Кочабамба в Боливии и провинции Сальта в Аргентине.

Серия Yungasensa Corr. Представлена лишь двумя видами, сильно разобщенными по их вертикальной зональности.

S. trigalense Card. занимает верхнюю зону ареала 2100—3000 м над ур. м. в Боливии в департаменте Кочабамба и Аргентине в провинции Сальта.

S. yungasense Hawk. занимает нижнюю зону на высоте 1100—1400 м над ур. м. в Аргентине — провинция Сальта; в Боливии — департамент Ла-Пас и в Южной Бразилии.

Оба вида имеют очень мощные растения, поздно цветущие, венчики кремовые.

Эти признаки отличают их от видов нижеследующей серии *Glabrescentia*. D. Correll включает в серию *Tarijensa* *S. berthaultii* Hawkes, что явно неверно.

Серия *Yungasensa*, название которой указывает на приуроченность к ботанико-географической области *Yunga*, переходит в более нижнюю зону Боливии и смежной части Аргентины и юго-западной Бразилии до 1200 м над ур. м., с субтропическим климатом.

Серия *Glabrescentia* Buk. Занимает самый обширный ареал северной части Аргентины с примыкающими частями Парагвая и юго-западной Бразилии на высоте от 2500 до 500 м над ур. м., начиная с восточных склонов и предгорий Андов до засушливой ботанико-географической равнинной формации Чако. Рельеф этого ареала не столь пересеченный, как в горной зоне Андов. Поэтому нет четких отличий между ранее описанными G. Bitter, E. Hasler, C. B. Юзепчуком и С. М. Букасовым видами — *S. chacoense* Bitt., *S. subtilius* Bitt., *S. schickii* Juz. et Buk., *S. knappei* Juz. et Buk., *S. emmeae* Juz. et Buk., *S. garciae* Juz. et Buk., *S. gibberulosum* Juz. et Buk., *S. boergeri* Buk. Следуя Correll, мы также относим перечисленные виды в состав *S. chacoense*, но в отличие от Correll считаем не синонимами этого вида, а таксонами в категории форм и подвидов. Растения слабо опушенные короткими волосками. Они у многих форм высокие.

Серия *Commersoniana* Buk. Растения отличаются от *Glabrescentia* Buk. низким ростом, нередко розетковидностью и морозостойкостью. Опушение более длинное. Высота ареала меньшая — от 0 до 500 м над ур. м., произрастают в Уругвае и смежных частях Аргентины и Бразилии.

S. commersonii Dup. представлен несколькими разновидностями и формами, описанными ранее как виды *S. ohrendii* Carr., *S. henryi* Buk., *S. mechonguense* Buk., *S. pyriforme* Buk. и др. Эти диплоидные виды образуют на своей родине иногда естественные аутоотриплоидные формы.

ДИКИЕ СЕВЕРОАМЕРИКАНСКИЕ ВИДЫ

Подсекция *Arcticum*. Серия *Demissa* Buk. Среди прочих серий с округлым венчиком это одна из самых молодых, так как присущий ей рецессивный признак неоппадающих ягод является завершением эволюции, как у южноамериканской серии *Acaulia*.

Неоппадающие ягоды *S. verrucosum* Schlecht. являются еще одним доказательством не только отсутствия связей с южноамериканскими диплоидными видами, но и больших различий по возрасту эволюции. Именно в Северной Америке нет древних диплоидных видов с округлым окрашенным венчиком и опадающими ягодами. Отсутствие в Северной Америке диплоидного вида с округлым венчиком и с опадающими ягодами остается загадкой, как и путь возникновения в серии *Demissa* гексаплоидных видов при отсутствии переходной тетраплоидной ступени.

Розетковидность растений *Demissa* — также «молодой» их признак, подтверждающий позднюю эволюцию.

Поздняя эволюция *Demissa* подтверждается отсутствием барьеров несовместимости при естественной гибридизации с видами других серий. Следствием этого является возникновение триплоидного вида *S. vallis mexici* Juz. (*S. stoloniferum* × *S. verrucosum*), пентаплоидных видов — *S. semidemissum* Juz. (*S. demissum* × *S. stoloniferum*), *S. edinense* Berth. (*S. demissum* × *S. tuberosum*) и *S. salamanii* Hawk. (*S. demissum* × *S. andigenum*).

Тем более примечательно, что Ugent считает возникновение *S. salamanii* также путем естественной гибридизации *S. demissum* × *S. andigenum* в Мексике, где *S. demissum* сорняк на полях *S. andigenum*. Здесь обычно находят и *S. salamanii*, *S. semidemissum* и прочие естественные пентаплоиды, отличающиеся от *S. demissum* лишь высоким ростом, стерильностью, несколько более рассеченными листьями. Остальные признаки полностью совпадают с *S. demissum*, но венчик крупней.

Розетковидные гексаплоидные виды — *S. demissum* Lindl., *S. guerreroense* Corr. и *S. iopetalum* (Bitt.) Hawk. с синонимом *S. brachycarpum* Corr. имеют узкие семядоли, узкие листья с малым числом широких, почти сидячих долей и промежуточных долек и «десятиугольный» венчик вследствие длинной линии спайки лепестков, превышающей длину радиуса венчика по главной жилке. Окраска венчика сине-фиолетовая разной густоты, редко до почти белой, но всегда ясно более темная с нижней поверхности. Тычинки малые на тонких нитях. Столбик тонкий. У *S. demissum* ягоды овальные, у *S. guerreroense* удлинённые. Зацветают раньше большинства видов, наравне с *Acaulia* и *Commersoniana*. Цветение растений обильное, многоярусное, с образованием большого количества поникающих ягод. Часть цветков не образует ягод в отличие от *S. acaule*.

Ареал: Центральная Мексика.

S. hougasii Corr. (= *S. spectabile* Corr.) отличается от *S. demissum* высоким ростом, узкими долями венчика, белой окраской венчика с сине-фиолетовыми участками по спайке лепестков, малочисленностью ягод.

Ареал: преимущественно Мексиканское плоскогорье с окаймляющими его или пересекающими горными хребтами, реже южней, заходя в Гватемалу на высоте 2650—3800 м над ур. м. Растет в хвойных лесах или засоряет поля.

Ниже других (до 1700 м над ур. м.) доходит *S. iopetalum*, выше всех (до 4000 м) — *S. hougasii*, иногда в смешанных хвойно-дубовых лесах.

S. verrucosum Schlecht. хорошо отличим от прочих многочисленными белыми точечными пятнами на ягодах, как бы «бородавками», отчего происходит название вида *S. verrucosum*, т. е. «бородавчатый». Отличается также деталями формы листьев и цветков.

Серия Oxycarpa (Rydb.) Buk. Как показывает название серии, виды ее имеют длинные ягоды. Растения невысокие. Листья сильно рассеченные, с узкими долями. Венчик слабо рассеченный, иногда почти «десятиугольный» и такой же окраски, как у *S. demissum*.

S. agrimonifolium Rydb. имеет число пар долей листа до 10. Ягоды достигают длины 3—4,5 см. Растет в туманных лесах Южной Мексики и Гватемалы на высоте 2600—3300 м над ур. м.

S. oxycarpum Schiede отличается от *S. agrimonifolium* менее рассеченными листьями. От Южной Мексики, минуя Гватемалу, доходит до Коста-Рики. Оба вида очень поздно образуют мелкие клубни на длинных столонах. Цветение очень позднее.

Серия Longipedicellata Buk. Название серии указывает на длинные цветоножки. Растения невысокие, «ажурные» вследствие обычно узких долей у слабо рассеченных листьев. Венчик округлый, пятиугольный с четкими акуменами, у некоторых видов длинными, отчего форма венчика как бы переходит к широкозвездчатой. Венчик плоский вследствие прямой линии спайки нешироких лепестков, поэтому при расправлении его в плоскости центральная часть остается сомкнутой. Он обычно белый или сине-фиолетовый, более бледных оттенков, чем у *S. demissum*, но также заметно сильнее окрашенный снизу. Ягоды округлые, легко осыпающиеся.

S. stoloniferum Schlecht. (синоним *S. longipedicellatum* Bitt.). Приводимые Correll и Hawkes как синонимы виды, описанные нами (*S. antipoviczii* Buk., *S. reddickii* Buk., *S. neoantipoviczii* Buk., *S. ajuscoense* Buk., *S. candellarianum* Buk., *S. malinchense* Hawk., *S. tlaxcalense* Hawk. и др.), мы относим к формам *S. stoloniferum*. Эти формы отличаются по деталям листьев и по цветкам, в частности по их окраске от белой до сине-фиолетовой. Характерно базипетальное расположение промежуточных долек и умеренное опушение.

Ареал: Центральная Мексика на высоте 1800—3900 м над ур. м.

Растет в сухих местах, обычно рудерально.

S. vallis mexici Juz. отличается более широкими лепестками темно-сине-фиолетового венчика. Вследствие триплоидности стерил.

S. polytrichon Rydb. выделяется, как показывает название, очень густым опушением всего растения, вплоть до верхней части цветоножек. Ягоды вначале зеленые или молочно-белые, как у *S. stoloniferum*.

Ареал: Мексика в центральной и северо-восточной части на высоте 2100—2300 м над ур. м.

Растет на каменистых почвах или среди колючих кустарников, иногда как сорняк в полях.

S. hjertingii Hawk. отличается скудным опушением.

Ареал — сухие местоположения в северных штатах Мексики на высоте 1750—2300 м над ур. м.

S. fendleri A. Gray характеризуется более широкими долями листа и умеренным жестким опушением. Самый северный вид, распространен в северо-западных частях Мексики и юга США вплоть до Аризоны на высоте 1700—2850 м над ур. м.

S. parvita Rydb., в переводе с испанского — «маленький картофель», отличается малыми размерами всего растения.

Серия *Polyadenia* Buk. Растение, как показывает название серии, отличается сильным запахом, своеобразными железистыми волосками на двухклеточных ножках. Запах неприятный, отталкивающий. Содержит особый гликоалкалоид полиаденин. Цветет на коротком дне в отличие от растений предыдущих серий. Возможно, эта серия представляет особую подсекцию.

S. polyadenium Greenm. — растение, густо опушенное длинными волосками. Листья с узкими долями. Венчик округлый с небольшими акуменами, белый. Ягода короткоконическая, сплюснутая, с антоциановыми полосками. Клубни единственные по своеобразию среди *Tuberarium*: очень длинные, вальковатые, как бы утолщенные столоны.

Ареал: центральная часть Мексики на 1900—2000 м над ур. м. в сухих местоположениях.

S. lesteri Hawk. et Hjert. отличается большей мощностью, антоциановой окраской стебля, более густыми простыми волосками и более крупными железками.

Ареал: Южная Мексика — штат Оахака.

Растет в сырых местах на высоте 2300 м над ур. м. вместе с *S. iopetalum*.

Подсекция *Exinterruptum* Buk. Эта подсекция состоит из североамериканских видов со звездчатым венчиком белой или кремовой окраски, в последнем случае с антоцианом на акуменах.

Листья непарноперисторассеченные без промежуточных долек, следовательно, без прерывистости в рассеченности, отчего получили название *Exinterrupta*.

Филогенетические связи *Exinterrupta* с другими сериями по морфологическим признакам неясны, в особенности с североамериканскими видами, имеющими округлый венчик.

Серия *Pinnatisecta* (Rydb.) Buk. Некоторые черты венчика у *Pinnatisecta* общие с *S. hjertingii*.

S. pinnatisectum Dun. имеет сильно рассеченные листья, с числом пар очень узких линейных долей, близким к максимальному среди *Tuberarium*, именно до 9.

Венчики с лепестками довольно широкими, как бы переходной формы к сильно рассеченным округлым венчикам. Ягоды округлые.

Ареал: Центральная Мексика, единично в Аризоне на высоте 1800—2400 м над ур. м.

S. jamesii Torr. отличается меньшим числом и большей шириной парных долей листа и их своеобразной серо-зеленой окраской. Лепестки венчика уже.

Ареал: единично в северной Мексике в штатах Сонора и Сан-Луис-Потоси; в основном в южных штатах США — Небраска, Колорадо, Юта, Нью-Мексико, Техас, Аризона на высоте 1400—2900 м над ур. м.

Прочие виды — *S. stenophyllidium*, *S. brachistotrichum*, *S. sambucinum* и другие — имеют малые ареалы.

S. stenophyllidium Bitt. — доли листа линейные, двухпарные, лепестки венчика узкие, длинные. Произрастает в Центральной Мексике на высоте 2100 м над ур. м.

S. brachistotrichum Rydb. несет листья с 4—5 парами ланцетных долей. Лепестки венчика узкие, длинные.

Ареал: Северная Мексика — штат Чиуауа.

S. sambucinum Rydb. по рассеченности листа и венчика занимает промежуточное положение между *S. pinnatisectum* и *S. jamesii*.

Ареал: западная часть Центральной Мексики на высоте 2100—2300 м над ур. м. — штат Гуанахуато.

Серия *Cardiophylla* Buk. Венчик малый, кремовый. Тычинки малые. По этим признакам близок к серии *Bulbocastana*, с которой мы ее объединяем в группу *Flavescentia*. Листья с малым числом долек — 2—3 пары и сердцевидной конечной долей у *S. cardiophyllum*, что дало название этой серии.

S. cardiophyllum Lindl. с густым опушением. Доли листа овальные. Пыльники по шву иногда окрашены антоцианом. Аутотриплоидная форма описана как *S. souzoasanum* Buk.

S. ehrenbergii (Bitt.) Rydb. отличается густым коротким жестким опушением, железистыми волосками на цветоносе и более узкими ланцетными долями листа. Хокс считает *S. ehrenbergii* подвидом *S. cardiophyllum*.

Ареал обоих видов: Центральная Мексика на высоте 2400—2700 м над ур. м.

Серия *Trifida* Corr. Листья с одной парой ланцетных долей, отчего происходит название серии. Реже листья 2- и даже 3-парные. Сходны с *Bulbocastana* по бескрылому цилиндрическому стеблю, а по листьям — с искусственными гибридами *S. bulbocastanum* с видами близких серий. Цветок сходен с цветком некоторых видов серии *Pinnatisecta*.

S. trifidum Corr. дает ягоды сердцевидные или удлинённые с суживающейся вершиной. Встречаются редко в Мексике в штатах Мичоакан и Халиско на высоте 2200—2300 м над ур. м.

S. michoasanum Rydb. имеет ареал: Мексика — штат Мичоакан на высоте 1900—2100 м над ур. м. Хокс считает *S. trifidum* синонимом *S. michoasanum*, а виды серии *Trifida* включает в серию *Pinnatisecta* и, следовательно, упраздняет серию *Trifida*, как особую серию.

Хокс включает также в состав серии *Pinnatisecta* и серию *Cardiophylla*. Эти изменения Хокса мы считаем необоснованными, так как он не учел существенных морфологических отличий упраздненных им серий. Эти различия выходят за пределы изменчивости *Pinnatisecta*.

По этим же причинам мы считаем неправильным включение Хоксом серии *Clara* в состав серии *Bulbocastana*.

Подсекция *Integrifolium*. Серия *Bulbocastana* Rydb. Растения высокие с длинными междоузлиями стебля, не имеющего крыльев. Листья цельные. Венчик малый, кремовый, звездчатый с узкими долями. Тычинки короткие, ягоды округлые. Известны аутоотриллоиды наряду с диплоидными формами.

Состоит из 4 подвидов — *bulbocastanum*, *dolichophyllum*, *partitum*, *glabrum*.

Ареал: Центральная Мексика, подвид *partitum* — Южная Мексика и Гватемала на высоте 1500—2300 м над ур. м.

Серия *Clara* Graham et Dionné. Растения малые с короткими междоузлиями. Листья цельные, сердцевидные, широкоовальные, густо короткоопушенные мягкими волосками. Цветок по форме сходен с *S. bulbocastanum*, но сине-фиолетовый.

S. clarum Согг. имеет ареал: Гватемала, в высокогорных лесах, на высоте до 3800 м над ур. м.

Серия *Morelliformia* Hawkes. В филогении серий картофеля, составляющих секцию *Tubearium* (Dun.) Buk., самое обособленное положение занимает серия *Morelliformia*. По морфологии, как показывает само название серии, она имеет признаки другой секции, далекой от секции *Tubearium*, а именно — *Mogella*. Растения эпифитные, растут в дуплах и на стволах деревьев. Стебли тонкие. Листья цельные, широколанцетные до сердцевидных, малые, голые. Венчик малый. Ягоды округлые, очень малые, самые мелкие среди *Tubearium*, ярко-зеленые.

Единственный вид — *S. morelliforme* Bitt. et Muench.

Ареал: юго-восточная и южная Мексика и Гватемала на высоте 2000—3000 м над ур. м.

КУЛЬТУРНЫЕ ВИДЫ И ИХ ДИКIE РОДИЧИ

Подсекция *Pacificum*. Серия *Vaviloviana* Buk. Растения высокие с длинными междоузлиями. Листья сильно рассеченные с многочисленными узкими долями, с запахом, напоминающим запах растений томата.

S. vavilovii Juz. (синоним *S. wittmackii* Bitt.) — единственный вид в этой серии, растет близ г. Лима.

Серия *Tuberosa* (Rydb.) Buk. Растения мощные. Число стеблей у растений, выросших от клубней, обычно 3 и более. Ветвление симподиальное в соответствии с числом ярусов соцветий и, кроме того, иногда пазушное в нижней части стебля. Стебель

толстый с недлинными междоузлиями. От основания листьев избегают крылья волнистые или прямые. Листья опушенные, непарноперисторассеченные с большими широкими основными долями, числом 3—4—5, реже 6 пар и более и нередко с промежуточными долями числом между смежными парами основных долей обычно не более 1—2 пар, реже в большем числе.

Листья отходят от стебля под углом более 60°. Цветение обычно 1—2-ярусное, реже многоярусное (у *S. maglia*). Цветочно с 2, редко 3—4 развилками, несущими по 5, реже до 10 цветков в каждом. Цветоножки с сочленением в верхней трети их длины, опушенные, как и все растение, простыми и железистыми волосками двух типов (с 4- и 6-клеточной железкой). Чашечка пятираздельная, доли чашечки с остроконечиями, составляющими от $\frac{1}{4}$ до $\frac{3}{4}$ ее длины.

Венчик спайно-5-лепестный, округло-пятиугольный, белый или окрашенный антоцианом. Тычинок 5 на более или менее толстых тычиночных нитях. Пыльники большие, нередко недоразвитые у культурных сортов. Столбик чаще толстый с крупным рыльцем. Ягоды шаровидные, опадающие. Столоны у культурных сортов картофеля иногда с боковыми ответвлениями, несущие крупные клубни разной формы и окраски. Мякоть белая или желтая. Число хромосом $2n=48$, у части диких видов $2n=24$ и 36.

Ареал: прибрежная зона Тихоокеанского побережья Перу и Чили, с прилегающими островами, на высоте до 500 м.

Серия *Tuberosa* состоит из нескольких диких видов и одного культурного — *S. tuberosum*. В числе диких видов есть виды, близкие к *S. tuberosum*, вероятные его родоначальники — *S. leptostigma* Juz. и *S. molinae* Juz. Оба вида найдены на острове Чилоэ. На одном из соседних островов (Гуайтекас) Дарвин собрал *S. tuberosum* var. *guaytecarum*, близкую к *S. molinae*. Перечисленные виды, как и аборигенный чилийский культурный картофель, — обитатели зоны избыточного увлажнения с годовыми осадками 1000—3000 мм. Прочие виды — обитатели контрастной зоны со скудными осадками, но обильным увлажнением почвы в короткий период сплошных туманов.

Эту географическую формацию эфемерной растительности называют «лома». В южной части зоны «лома» растет *S. maglia* Schlecht. Цветение его обильное, многоярусное даже на коротком дне.

В перуанской части ареала «лома» растут *S. medianus* Bitt., *S. weberbaueri* Bitt., *S. neweberbaueri* Wittm., *S. chancayense* Ochoa и *S. mochiquirense* Ochoa.

Ареал видов серии *Tuberosa* по широтной протяженности не уступает ареалу *Transaequatorialia*, от которого отличается большей сдвинутостью к югу до 50° ю. ш. и малой протяженностью в ширину, будучи ограничен узкой полоской Тихоокеанского побережья на высоте в основном не более 500 м над ур. м. Северная граница ареала *Tuberosa* также южнее, чем у *Transaequatoria-*

lia, так как она достигает границы Эквадора. Географическая связь обоих ареалов не могла быть именно в их северной части, где произрастают белоцветковые *S. mochiquirense* и близкий к нему *S. chancayense*. Именно здесь начинаются ареалы диплоидных диких видов *Tuberosa*. Южнее, от Лимы до Вальпарайсо, распространены диплоидные виды с окрашенным венчиком и возникли аутотриплоидные виды. В южной части ареала — в Арауко и на островах Чилоэ и Чонос — нет ни диплоидов, ни триплоидов, а лишь тетраплоидные дикие и культурные формы *S. tuberosum*. Это подтверждает независимость возникновения *S. tuberosum*, как и всех видов подсекции *Pacificum*, от видов высокогорной подсекции *Andinum*, представленной в основном диплоидными видами.

Чилийские эндемичные сорта составляют подвид *ssp. chilotanum* Buk. et Lechn. Культурные сорта *S. tuberosum* во всех прочих странах его ареала представляют как потомство чилийских сортов от многократных селекционных скрещиваний и отборов, так, вероятно, и гибридов этого потомства со вторым культурным видом высокогорной серии *Andigena* Buk. — с *S. andigenum* Juz. et Buk. Внешне у этих гибридов ясно доминирует *S. tuberosum*. Поэтому все селекционные сорта, как внутривидовые гибриды *S. tuberosum*, так и гибриды их с *S. andigenum*, имеющие облик *S. tuberosum*, выделены в подвид *ssp. europaeum* Buk. et Lechn. по месту первоначального происхождения их в Европе или в странах европейской культуры, как США.

В тех случаях, где достоверно известно происхождение сортов от гибридизации *S. tuberosum* с *S. andigenum*, они выделены в соответствующую гибридную группу.

После 1926—1929 гг. выведены многие сорта от гибридизации *S. tuberosum* с *S. andigenum* и другими дикими и культурными видами. Эти сорта составляют подвид *ssp. hybridum* Buk. с группами для сортов, у которых известно происхождение от второго вида, скрещенного с *S. tuberosum*. Такова группа $S. tuberosum \times S. demissum$ (F_n, B^n), представленная многими сортами. Прочие группы имеют пока лишь единичные сорта, например $S. tuberosum \times S. acaule$, $S. tuberosum \times S. vallis mexici$, $S. tuberosum \times S. rybinii$, $S. tuberosum \times S. ajanhuiri$ и др.

В большинстве случаев у упоминаемых сортов гибридного происхождения доминируют морфологические признаки *S. tuberosum*, от прочих родительских видов наследованы признаки устойчивости к болезням, заморозкам, двуурожайность и др.

Изложенный выше сложный исторический путь возникновения нескольких тысяч селекционных сортов показывает, что ботаническая классификация их исключительно трудна и поэтому ниже еще не создана.

Классификации, построенные только на признаках формы и окраски клубней и цветков, представляют собой лишь агрономические классификации для апробации.

Большинство сортов картофеля недолговечно вследствие их гибели от вирусных и других болезней. Поэтому современный мировой сортимент картофеля в производстве всех стран ограничен четырьмя-пятью сотнями сортов. К этому числу добавляются коллекции старых и более новых, но не выращиваемых в производстве сортов, вытесненных другими более ценными.

Некоторые из подобных сортов все еще используются в селекции как носители отдельных ценных признаков.

Подсекция *Andinum*. Серия *Andigena* Buk. Растения с длинным стеблем, длиной от 50 до 150 см и более, не розетковидные. Стебель во второй половине вегетации нередко в нижней части лежащий, с прямостоячими пазушными и симподиальными ответвлениями.

Листья у большинства форм отходят под острым углом, нередко сильно рассеченные с 5—7 парами долей, у некоторых с 4 парами. Меньшего числа пар долей у наиболее рассеченных листьев не наблюдается, как и нет цельных листьев на всем растении. Столоны явно короче, чем у диких видов, клубни крупнее. Цветение двух—четырёхъярусное. Венчик округло-пятиугольный, реже белый, почти всегда сине- или красно-фиолетовый. Ягоды обычно многочисленные. Число хромосом $2n = 24, 36, 48$.

Диплоидные культурные виды серии *Andigena* следующие.

S. ajanhuiri Juz. et Buk. — монотипный вид, в половом потомстве которого нет промежуточных форм, переходных к близким географическим видам, в частности к *S. stenotomum*. Сходен с *S. stenotomum* лишь по узким долям листа, но на коротких стерженьках в отличие от *S. stenotomum*. Своеобразны короткая чашечка и темно-сине-фиолетовый венчик с разной интенсивностью окраски.

Отличается бугристыми клубнями с глубокими глазками, иногда многочисленными — до 20 и более, обычно на длинных клубнях, мякоть их белая. Интенсивность антоциановой окраски клубней различна, как и их длина. Самофертилен.

S. ajanhuiri — культурный вид, дикие родоначальники которого не установлены. Уродливые клубни с многочисленными глазками, обычно темно-фиолетовые, почти черные, далеко не похожи в нашем представлении на культурный картофель, к которому *S. ajanhuiri* отнесен по величине клубней и по коротким столонам. Дикие виды картофеля с такими клубнями неизвестны. Этот диплоидный вид обладает морозостойкостью ботвы.

S. phureja Juz. et Buk. — второй боливийский эндем в противоположность *S. ajanhuiri* из самой нижней зоны культуры картофеля, с высоты 2000—2700 м над ур. м. Клубни у него также непривлекательные — бугристые, темной антоциановой окраски от черной до красной, с белыми просветами у глазков. Клубни короче, чем у *S. ajanhuiri*, и более «толстые». Периода покоя у них нет. Стебель нередко сильно окрашен антоцианом. Листья более рассеченные вследствие длинных стерженьков с

базископными и акроскопными дольками. Венчик ярко-фиолетовый с меньшей синевой, чем у *S. ajanhuiri*, красно-фиолетовый или белый. Чашечка с более длинными мукронами.

S. stenotomum Juz. et Buk. — основной боливийско-перуанский диплоид, представлен наибольшим разнообразием форм. Клубни преимущественно имеют период покоя в соответствии с позднеспелостью этого вида.

Наряду с разновидностями, имеющими бугристые клубни, но более короткие, чем у вышеописанных двух видов, вплоть до изодиаметрических, встречаются формы с клубнями мелкоглазковыми, длинными. У типа *S. stenotomum* доли листа очень узкие, как показывает видовое название, и многочисленные — до 7 пар. Дольки также многочисленные — до 20 пар, так что в сумме число сегментов у растений в условиях хорошего питания бывает около сотни.

У других разновидностей рассеченность листа значительно меньше и доли шире. Общий признак — форма цветка.

Обособлена по исключительно тонким нитям разновидность *ssemi* Buk. Вероятно, что тонкие тычиночные нити гибридного триплоидного вида *S. tenuifilamentum* Juz. et Buk. унаследованы от упомянутых диплоидов.

У *S. stenotomum* окраска мякоти клубней от белой до желтой, разной интенсивности, иногда с антоцианом. У центрально-перуанского эндема *S. goniosalux* Juz. et Buk. клубни желтомясые, отчего происходит местное название *Papa amarilla*, т. е. «желтый картофель». Видовое название указывает на своеобразную «угловатую» форму чашечки.

Северные колумбийско-эквадорские диплоиды представлены разнообразными формами коллективного вида *S. rubinii* Juz. et Buk., куда относятся ранее описанные как виды *S. kesselbrenneri*, *S. boyacense* и *S. cañarensis*.

Клубни нередко более правильной формы, овальные, с мелкими глазками. Интенсивность антоциановой окраски ослабевает, вплоть до полной утраты.

Для выделения дитаплоидов селекционных сортов ценны в качестве опылителей формы с интенсивной антоциановой окраской всего растения вплоть до листьев. Такие формы ценны именно среди *S. rubinii* в сочетании с обычным отсутствием периода покоя клубней. Это дает возможность раннего прорастания семян и раннего развития из них растений.

В зарубежной литературе обычно используемые для получения гаплоидов колумбийские образцы *S. rubinii* ошибочно называются боливийским названием *S. phureja*, исходя из трактовки Хокса, объединившего оба названных вида как единый вид *S. phureja* на основании отсутствия периода покоя клубней у обоих видов.

S. rubinii отличается от *S. phureja* меньшей длиной междоузлий стебля, меньшей рассеченностью листа с более широкими

долями и более редкой антоциановой окраской вплоть до белоцветковых форм. Таковы белоцветковые формы типа *S. rybinii* sens. str. и *S. sapatense*. Местные названия форм *S. rybinii* в Колумбии и Эквадоре — «chaucha».

Во избежание путаницы в номенклатуре видов мы заменили ранее установленное видовое название аутотриплоидного вида *S. chaucha* Juz. et Buk. на *S. surinaua*. Это было необходимо также потому, что Хокс, а также Доддс без всякого основания распространили название *S. chaucha* (или группа *Chaucha*) на все культурные гибридогенные триплоиды, включая и аутотриплоиды.

Между тем гибридогенные триплоидные виды, как упоминавшийся *S. tenuifilamentum*, так и эквадорский *S. cuencae* Buk., имеют отличительные признаки таксономического значения видовых.

Наряду с описанными на этом основании триплоидными видами известны многочисленные триплоиды от спонтанной гибридизации диплоидных видов с *S. andigenum*, неотличимые от *S. andigenum*, почему не было оснований ни считать их видами, ни называть *S. chaucha* или группой *Chaucha*, как это делают Хокс и Доддс.

В ареале *S. rybinii* в последние годы Н. Ф. Бавыко описаны формы с сильно рассеченными листьями, с узкими долями, подобно *S. stenotomum*. Обособленный от *S. stenotomum* ареал этих форм наводит на предположение о наличии здесь особого вида *S. multijugum* Buk. et Bavyko ad. int. Является ли он лишь географическим северным подвидом *S. stenotomum* или гибридогенным видом *S. rybinii* × *S. stenotomum*, покажут дальнейшие исследования.

Единственный тетраплоидный культурный вид серии *Andigena* — *S. andigenum* Juz. et Buk. Впервые ботаническое описание его разновидностей и форм было дано нами по образцам, собранным С. М. Букасовым и С. В. Юзепчуком, а впоследствии Н. И. Вавиловым и Э. Кессельбрэннером.

В дополнение к сотням собранных советскими учеными образцов *S. andigenum* за последние десятилетия учеными Перу и Боливии, а также Колумбии и Аргентины были собраны тысячи образцов из новых мест нахождения. К сожалению, они описаны в зарубежной литературе очень скудно и нет возможности включить их в установленную нами систему.

Для установления типа *S. andigenum* послужили образцы, собранные С. В. Юзепчуком в Перу в департаменте Хуни. Это растения более мощные, чем диплоидные виды серии *Andigena* с сильно рассеченными узкодольными листьями. По числу сегментов листа близок к типу *S. stenotomum*, но отличается большей их шириной. Он более позднеспелый, чем диплоидные виды. Поэтому число ярусов цветения вначале меньше, чем у диплоидов, но к концу вегетации у некоторых форм также достигает

трех-четырех ярусов, стебли толще. Ягоды образуются позже. Этот тип *S. andigenum* приурочен в Перу к зоне Сьерра, в Колумбии — к зоне Парамо, откуда происходит название сорта Парамуна, т. е. из Парамо.

В Колумбии и Эквадоре в более низкорасположенной зоне сека де ла монтанья находятся широкодольные разновидности *S. andigenum* (*tosatum* и близкие к ней). Широкодольные листья этого типа для неопытного глаза не отличимы от листьев *S. tuberosum*. Но общий контур листа и конечная доля, обычно не превышающая размеров боковых, отличаются от таковых у *S. tuberosum*, как и признаки цветка и всего растения.

Среди *S. andigenum* есть формы с менее рассеченными листьями, чем описанные у типа. Такие формы есть, в частности, в Боливии.

Отличия между формами (сортами) *S. andigenum* не ограничены указанными признаками, различающими три основные географические группы. В пределах каждой из них типы листьев очень разнообразны и представлены несколькими десятками (В. Н. Синельникова и Е. В. Морозова, 1971).

Столь же велико разнообразие типов цветка по форме и размерам чашечки, венчика, пыльников и пестика. Доминирует темная антоциановая окраска венчика. Белые венчики есть лишь у немногих форм. Антоциановая окраска клубней имеется у большинства форм. Корреляции между наличием антоциана в клубнях и в венчиках нет ни прямой, ни обратной.

Форма клубней *S. andigenum* представляет весь ряд изменчивости этого признака по длине, соотношению трех диаметров клубня, глубине глазков и бугристости над ними. Преобладают бугристые короткоклубневые сорта с глубокими глазками. Длинные клубни, особенно с мелкими глазками, встречаются реже, как и роговидной, змеевидной формы. Своеобразна редкая форма длинных очень плоских клубней, по сходству которой с языком коровы происходит сортовое название *Lengua de vaca*, т. е. «коровий язык».

Окраска мякоти клубней также разнообразна — от белой до интенсивно желтой, в обоих случаях иногда с наличием антоциана, от отдельных вкраплений до сплошной.

Отличия *S. andigenum*, кроме общих для всех *Andigena* перечисленных выше признаков в диатнозе этой серии: большая позднеспелость и мощность, короткодневность образования клубней, к тому же более мелких и многочисленных, с особо высоким содержанием сухого вещества при длительной вегетации, которая наблюдается в более южных условиях при достаточном увлажнении, наиболее поздняя поражаемость фитофторой, меньшая повреждаемость от заморозков, большая выносливость к сухим условиям.

Триплоидные культурные виды серии *Andigena* представлены несколькими видами, происшедшими от естественной гибри-

зации тетраплоидного культурного вида *S. andigenum* Juz. et Buk. с диплоидными видами. Таковы *S. tenuifilamentum* Juz. et Buk., *S. mamilliferum* Juz. et Buk. и *S. cuensapum* Buk. Кроме названных видов, имеющих некоторые признаки, отличающие их от исходных родительских видов, известны ауто tripлоиды, морфологически сходные или не отличимые от исходных диплоидных культурных видов.

Культурные виды серии *Andigena* происходят от нескольких диких видов серии *Transaequatorialia* Buk.

Основной ареал *Andigena* обособлен от ареала *S. tuberosum* и всей серии *Tuberosa*. Он лежит в высокогорной зоне Анд Южной Америки на высоте от 2500 до 4500 м над ур. м. от северо-западной части Аргентины, в Боливии, Перу, Эквадоре, Колумбии и Венесуэле. Здесь культурный картофель представлен несколькими видами, составляющими серии *Andigena* Buk. и *Subacaulia* Buk.

Виды серии *Subacaulia* гибридогенного происхождения от естественной гибридизации видов серий *Andigena* и *Acaulia* Juz.

Виды всех перечисленных серий имеют, как и *S. tuberosum*, округло-пятиугольный венчик и преимущественно непарноперисторассеченные листья.

Серия *Subacaulia* Buk. В состав серии *Subacaulia* Buk. входят культурные морозостойкие виды Боливии и Перу: триплоидный *S. juzepczukii* Buk. и пентаплоидный *S. curtilobum* Juz. et Buk.

Культурные виды картофеля с несбалансированными числами хромосом ($2n=36$ и 60), происходящие от видов серии *Acaulia*, куда они были ранее отнесены, мы в настоящее время выделяем в серию *Subacaulia*. Эти виды — *S. juzepczukii* Buk. и *S. curtilobum* Juz. et Buk. отличаются от *Acaulia* числом хромосом, стерильностью и большей урожайностью. Кроме перечисленных признаков, *S. juzepczukii* отличается также более длинным цветком и более крупным цветком. У *S. curtilobum* растения всегда с более короткими междоузлиями, чем у *Andigena*, чашечка малая, верхняя часть цветоножки выше сочленения короткая, лопасти венчика короткие.

Среди семян *S. curtilobum* от свободного опыления Л. И. Абрамова обнаружила диплоидные растения. Возможно, что такие диплоидные растения, еще не найденные на родине *S. curtilobum*, были родителями этого вида при их естественном опылении нередуцированной гаметой *S. andigenum*.

Эта возможность обоснована открытием Е. В. Ивановской функционирования нередуцированных гамет *S. gubinii* при опылении *S. tuberosum*. Впоследствии такие случаи описаны неоднократно в ходе получения гаплоидов. Если будет найден путь для искусственного получения у диплоидов только нередуцированных гамет, это упростит выделение гаплоидов и, кроме того, откроет широкие возможности для создания тетраплоидных форм.

СОЗДАНИЕ СОРТОВ, УСТОЙЧИВЫХ К ФИТОФТОРОЗУ

ФИТОФТОРОЗ КАРТОФЕЛЯ

Распространение и вредоносность фитофтороза. Фитофтороз вызывается грибом *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Гриб поражает практически все части растения: листья, стебли, столоны, клубни, цветки и ягоды картофеля. Начальные симптомы болезни проявляются чаще по краям долей листа в виде небольших пятен серого, а затем бурого цвета. При благоприятных для патогена условиях пятна распространяются на всю листовую пластинку, а в дальнейшем на черешки листьев и стебли. Во влажную погоду, а также при утренней росе на нижней стороне листьев по краю пятен на границе с зеленой тканью хорошо заметен нежный серовато-белый налет, состоящий из спорангиев со спорангиями. В сырую погоду пятна мокнут и загнивают, а в сухую пораженные листья засыхают.

Поражение растений картофеля фитофторой вызывает в них глубокие изменения физиологических процессов. При особо благоприятных для гриба условиях в течение нескольких дней может погибнуть вся надземная часть сильно восприимчивых к фитофторе сортов картофеля.

С вегетирующих надземных частей растения инфекция переходит на клубни, что в дальнейшем может вызвать их массовое загнивание, начало которого у некоторых сортов наблюдается уже в поле. Особо значительные отходы могут быть при неблагоприятных условиях уборки и хранения.

Наибольший урон урожаям фитофтороз наносит в местностях с умеренной температурой и обильными осадками в течение вегетационного периода, т. е. почти во всех основных картофелепроизводящих районах мира. В пределах СССР он распространен весьма широко, охватывая области примерно от 64 до 49° с. ш.

Фитофтора, по-видимому, с больными клубнями завезена в Европу из Латинской Америки более 100 лет назад. Впервые в Европе появление фитофтороза наблюдалось в 30-х годах прошлого столетия и не обратило на себя большого внимания. Однако

в 40-х годах эпидемическое распространение фитофтороза уже приняло характер стихийного бедствия. Оно вызвало гибель почти всего урожая картофеля и явилось причиной голода широких слоев населения преимущественно в Западной Европе, в частности, в Голландии, Дании, Бельгии, Финляндии, Франции, Италии, Германии, Англии, Шотландии и особенно в Ирландии, а также в России, в Северной Америке и других странах.

Ф. Энгельс указывал на трагические последствия распространения картофельной болезни. Он писал о том, что голод, который был вызван в 1847 г. распространением фитофтороза, «свел в могилу миллион питающихся исключительно — или почти исключительно — картофелем ирландцев, а два миллиона заставил эмигрировать за океан»*.

К. Маркс считал картофельную болезнь одним из двух мировых экономических событий (наряду с экономическим кризисом), способствовавших революции 1848 г.**. В народе эта болезнь получила название картофельной чумы (Хольрунг, 1932). И в наше время, спустя более 120 лет после первой сокрушительной эпифитотии фитофтороза, это заболевание, несмотря на значительные успехи селекции, продолжает оставаться наиболее грозным для картофелеводства. Ежегодно миллионы тонн картофеля являются данью «картофельной чуме».

Ущерб, причиняемый фитофторозом урожаям картофеля, варьирует в зависимости от места выращивания, погодных условий вегетационного периода, времени появления первых признаков заболевания, сортовых особенностей, системы защитных мероприятий и других факторов.

Н. А. Рождественским (1929, 1930) была сделана первая попытка представить на карте распространение фитофторы в европейской части СССР и охарактеризовать ущерб, наносимый ею. По его расчетам, средние потери по отдельным областям колебались от 0,3 до 15%. Однако эти расчеты сугубо приближительные. По данным того же автора (1937), иногда в отдельных хозяйствах при сильном поражении надземных частей и клубней потери от фитофтороза достигают почти 100%.

Мы полагаем, что ежегодное снижение урожая картофеля от фитофтороза в среднем по СССР, включая районы более и менее благоприятные для гриба, составляет не менее 10% всего урожая. Если под картофелем занята площадь (округленно) 8 млн. га, то даже при минимальном среднем урожае 11,3 т с 1 га, мы ежегодно теряем от фитофторы 9 млн. т клубней картофеля.

Биологические особенности фитофторы. Гриб *Phytophthora infestans* de Bary относится к классу фикомицетов (*Phycomyce-*

* Ф. Энгельс. Диалектика природы. Политиздат, М., 1969, стр. 154.

** К. Маркс и Ф. Энгельс. Классовая борьба во Франции с 1848 по 1850 г. Избранные произведения, т. 1. Политиздат, М., 1966, стр. 218.

tes), подклассу оомицетов (Oomycetes), семейству пероноспоровых (Peronosporaceae). В естественных условиях почти повсеместно гриб обычно размножается вегетативным путем (De Bruyn, 1947), но в цикле его развития известен также половой процесс. По форме оплодотворения имеет место оогамия. Вначале появляются антеридии в виде выроста, иногда отделенного от гифы двумя перегородками, а затем оогонии. В результате полового процесса могут возникнуть покоящиеся споры — ооспоры (Jones и Clinton; Pethybridge и Murphy; De Bruyn, 1926; Barrett, 1948 и др.).

Н. А. Наумова (1939) получила ооспоры на искусственно зараженных клубнях картофеля. В тканях клубней, разрезанных на кусочки с налетом мицелия, закопанных в стерилизованную почву в чашках Петри, через месяц были обнаружены ооспоры. Они оказались также в наружных слоях материнских клубней, пораженных фитофторой, хранившихся в лаборатории в сухом виде.

М. В. Бордукова (1940) находила ооспоры на остатках урожая картофеля и непосредственно в почве. Она установила, что ооспоры в природных условиях образуются в воздушном сплетении грибницы на границе между пораженными фитофторой листьями и почвой.

По данным Н. А. Дорожкина (1955), в условиях БССР ооспоры не были обнаружены. Он полагает, что для цикла развития фитофторы наличие их необязательно. З. Н. Халева (1950) также не обнаружила покоящихся спор (ооспор) гриба в условиях Ленинградской области и пришла к заключению, что они здесь, по-видимому, не имеют значения в развитии гриба.

Известно, что склонность к образованию ооспор весьма сильно варьирует у видов *Phytophthora*; у многих видов была найдена более или менее сильная тенденция к тетероталии. *P. infestans* в скрещивании с другими видами *Phytophthora* проявляла себя в качестве мужской половой особи (Barrett, 1948). В некоторых случаях штаммы фитофторы с того же хозяина или из той же области показывали одинаковую половую тенденцию и поэтому не образовали ооспор.

В Мексике — на родине фитофтороустойчивых диких видов картофеля — было обнаружено, что примерно половина собранных там в полевых условиях штаммов фитофторы принадлежала к группе, образующей оогонии. Эти штаммы фитофторы скрещивались со всеми испытанными североамериканскими, европейскими и африканскими штаммами (независимо от физиологических рас) и обильно образовывали ооспоры. Вторая половина мексиканских штаммов принадлежала к другой группе и легко давала ооспоры в комбинации с первой группой, но не с североамериканскими и европейскими штаммами. В полевых условиях в долине Толука (Мексика) ооспоры были найдены в заболелых листьях картофеля (Callegly и Galinda, 1957; Smooth, Gough

и Gallegly, 1957; Gough, Smooth, Lamey и Eichenmüller, 1957).

Грибница (мицелий) *Phytophthora infestans* состоит из тонких бесцветных нитей (гиф), пронизывающих ткань листа, клубня или других частей растения. Размножается грибок с помощью спорангиев, образующихся на бесцветных, без перегородок, слабоветвящихся спорангиеносцах (особых ветвях мицелия). Спорангиеносцы со спорангиями выходят из устьичных отверстий на нижней стороне листьев, образуя своеобразный пушистый налет вокруг пораженных участков ткани.

Длина спорангиеносцев достигала 300—900 μ (Н. И. Абрамов, 1953). Спорангии (конидии) лимоновидной или яйцевидной формы, одноклеточные, бесцветные, с гладкой оболочкой, длиной 25—33 μ и шириной 15—20 μ (Н. А. Наумова, 1965).

Внутри спорангия развивается от 4—8 до 16 почковидных зооспор с двумя жгутиками, с помощью которых они могут передвигаться в капле воды. Зооспора содержит 1—3 ядра. После образования спорангия рост спорангиеносца не заканчивается. Он или дает боковую ветвь, сдвигающую в сторону образовавшийся спорангий, или после его отпадения продолжает рост в том же направлении, давая новые спорангии. Спорангии в целом виде опадают и переносятся на другой лист. Здесь при наличии капли воды они вскрываются. Каждая из выходящих зооспор прорастает в гифу, проникающую через устьице в мезофилл листа и развивающуюся по межклеточникам. Помимо этого способа прорастания, может быть и другой, когда спорангий без образования зооспор непосредственно прорастает в гифу. Последний способ может иметь место при недостаточной влажности, а также у старых спорангиев (Orth, 1937). В этом случае спорангий превращается в одну спору (конидию). Поэтому спорангий часто называют конидией, а несущую его гифу — конидиеносцем (Л. И. Курсанов и Н. А. Комарницкий, 1945). Способ прорастания зависит также от температурных условий.

По Н. А. Наумову, минимальная температура для развития мицелия гриба около 1,3°. W. Crossier (1934) и Н. С. Новотельнова (1937) отмечают прорастание конидий при широкой амплитуде температуры (от 4 до 30°). Оптимальная температура для образования и прорастания зооспор 10—15°.

В опытах Н. А. Дороховой (1940) на искусственной среде грибок быстро рос при температуре от 15 до 24,5° и слабее — как при понижении температуры до 10°, так и при повышении до 28°.

Н. Б. Виноградова (1940) считает оптимальной температурой для образования зооспор 12—14°, минимальной 1,5° и максимальной 24°. Прорастание конидий и зооспор происходит лучше при пониженной температуре, а прямое прорастание конидий — при более высокой температуре (около 20°). Мицелий, возникающий при температуре 26° и выше, часто бывает стерильным.

При температуре 25—35° конидии гриба через некоторое время теряют способность к прорастанию.

Фитофтора хорошо развивается при 100% относительной влажности. В жаркое сухое лето мицелий гриба, паразитирующий в стеблях картофеля, остается жизнеспособным, пока сохраняются живыми ткани растения. Благоприятное для гриба сочетание температуры и влажности обуславливает быстрые темпы его развития.

В опытах Н. А. Наумовой (1935, 1955, 1965) в Ленинградской области было установлено, что в зависимости от метеорологических условий продолжительность инкубационного периода колебалась от 3 до 13 дней. Чем ниже температура по сравнению с оптимумом, тем дольше не появляются пятна на зараженных листьях. Повышение температуры (но не выше 26°) при надлежащей влажности вызывает более быстрое проявление инфекции и, следовательно, сокращает длину инкубационного периода. Продолжительность инкубационного периода при прочих равных условиях в сильнейшей степени зависит также от сортовых особенностей. Эти различия наиболее резко проявляются у некоторых видов и межвидовых гибридов картофеля.

О влиянии света на развитие фитофторы имеются противоречивые суждения. По наблюдениям Фовинкеля, на свежих листьях картофеля, зараженных зооспорами и оставленных во влажных камерах на свету и в темноте, гриб давал обильное спороношение. Крозьер на основании опытов с целыми растениями пришел к заключению, что свет не влияет на спорообразование. По наблюдениям Н. А. Наумовой (1965), на зараженных листьях не наблюдалось образования конидиеносцев гриба днем, даже в условиях повышенной влажности воздуха.

Фитофтора требовательна к pH среды. Она отрицательно относится к кислым средам (Н. А. Дорохова, 1937). Гриб развивается при pH от 6,4 до 8. До сих пор не выяснен окончательно вопрос о зимовке гриба. Широко распространено мнение, что мицелий фитофторы зимует в клубнях, которые затем служат источником инфекции. Многочисленные опыты подтверждают это (R. Bonde и E. S. Schultz, 1943; М. В. Бордукова, 1956; Н. А. Дорожкин, 1955; Н. А. Наумова, 1955, 1965; J. R. Wallin, 1956; H. J. Toxopeus, 1956).

Гриб из зараженных клубней после посадки их в почву проникает в появившиеся затем ростки. В опытах НИИКХ клубни с едва заметными признаками заболевания через 45—60 дней после посадки давали поздние больные ростки, являющиеся источником инфекции (М. В. Бордукова, 1953).

Ј. Červenka (1962), Л. И. Пшадечкая и Н. П. Черепанова (1962), проводившие специальные исследования, не смогли установить, что первичным очагом инфекции является почва. В то же время нам в Ленинградской области неоднократно приходилось отмечать поражение фитофторой вновь образовавшихся

клубней, в то время как надземные части растений не имели симптомов заболевания. Аналогичные наблюдения были сделаны и другими исследователями в разных условиях (Aplin, 1910; W. Crossier и D. Reddick, 1935; Н. А. Наумова, 1965).

Изменение вирулентности и распространение рас фитофторы. Создание устойчивых сортов картофеля к различным заболеваниям, как правило, осложняется появлением новых, более вирулентных физиологических рас патогена.

Сравнительно до недавнего времени ничего не было известно о существовании рас у *Phytophthora infestans*. Все обычные селекционные сорта, относящиеся к виду *S. tuberosum*, более или менее сильно поражались фитофторой, в то время как некоторые устойчивые дикие виды и межвидовые гибриды от скрещиваний с ними неизменно были без признаков поражения. Мы имели возможность наблюдать это в течение многих лет изучения мировой коллекции картофеля под Ленинградом (с 1927 г.). Подобные различия по устойчивости многократно отмечали исследователи в разных странах.

Как правило, среди обычных сортов *S. tuberosum* поздние сорта относительно более устойчивы к фитофторе, чем ранние. Наряду с этим в пределах одной группы сортов по срокам созревания встречаются значительные различия по времени и степени поражения фитофторой.

После открытия советскими экспедициями большого разнообразия диких и культурных видов картофеля в странах Центральной и Южной Америки, в том числе фитофтороустойчивых мексиканских диких видов, стала реальной задача создания фитофтороустойчивых сортов картофеля. При этом наиболее широко был использован дикий мексиканский гексаплоидный вид *S. demissum*. Он раньше других известен в Европе, и некоторые селекционеры пытались вовлечь в селекцию этот вид или его гибрид под названием *S. edinense*. Правда, эти попытки не завершились созданием полноценного сорта. Однако сбор советскими исследователями разнообразных форм *S. demissum* и открытие наряду с ним других видов, устойчивых к фитофторе, послужили повсеместно толчком к развертыванию селекционной работы в этом направлении.

Реальность задачи создания полноценных фитофтороустойчивых сортов картофеля была доказана впервые в мировой практике выведением в 1933 г. в НИИКХ И. И. Пушкаревым первого подобного сорта под названием Фитофтороустойчивый (8670). Этот сорт был получен от повторных скрещиваний *S. demissum* с сортами *S. tuberosum*.

С тех пор во всех странах, где вели селекционную работу в направлении выведения фитофтороустойчивых сортов, *S. demissum* стал основным, если не единственным диким видом, на основе которого решали эту проблему. Интерес к *S. demissum* вполне понятен, если учесть наличие у него, помимо фитофтороустой-

чивости, таких признаков, как морозостойкость, устойчивость к некоторым другим заболеваниям и вредителям (колорадский жук, 28-пятнистая картофельная коровка).

Начиная с первых шагов использования *S. demissum*, ни этот вид, ни его гибриды (F_1 *S. demissum* \times *S. tuberosum*) не поражались фитофторой, о чем говорят результаты всех испытаний вплоть до 1932 г. Так, при скрещивании *S. demissum* с сортами *S. tuberosum* Бройли были получены гибриды, из которых в 1923 г. Мюллер выделил устойчивые к фитофторе, дав им название W-Rassen.

Осенью 1932 г. в Штреккентине внезапно были поражены фитофторой до этого устойчивые мюллеровские сеянцы, что заставило предположить о появлении более вирулентного биотипа паразита. Искусственное заражение образцов коллекции картофеля, включающей, помимо обычных сортов, дикие виды и их гибриды, различными штаммами фитофторы, собранными из разных мест в Германии, позволило установить два типа фитофторы. Первый тип поражал обычные сорта, но не поражал дикие формы. Второй тип поражал сорта и мюллеровские фитофтороустойчивые сеянцы, но не поражал *S. demissum* и F_1 *S. demissum* \times *S. tuberosum*. Таким образом было установлено наличие специализированных форм гриба (Шик, 1932; Мюллер, 1933). Каттерман и Венк (Katterman и Wenk, 1933) также наблюдали поражение фитофторой исходных мюллеровских сеянцев и устойчивых гибридов.

В дальнейшем, с 1933 по 1935 г., Шик и Леман испытывали большое количество гибридов *S. demissum* \times *S. tuberosum* и свыше 100 штаммов фитофторы разного происхождения. Они выявили 4 типа фитофторы, различающихся по вирулентности, и установили шкалу образцов картофеля для определения этих биотипов. При заражении ими разных форм *S. demissum* Шик и Шапер (Schick и Schaper, 1936) разбили последние по их отношению к разным биотипам на 8 групп. Леман (1937, 1938) на основании результатов заражения различными штаммами фитофторы гибридов *S. demissum* \times *S. tuberosum* приходит к заключению о наличии 8 биотипов фитофторы, различающихся по степени вирулентности при заражении ими стандартного набора из 50 клонов.

В 1932 г. появление более вирулентных рас было отмечено в Англии, а в последующие годы — в других странах мира. Постепенно в естественных условиях на смену обычной расе приходят более вирулентные специализированные расы, количество которых неуклонно возрастает. Пристон и Галлегли насчитывали к 1956 г. 15 рас фитофторы, обнаруженных в разных странах мира. Количество выявленных рас фитофторы еще более возросло в последние годы.

Малькольмсон (1965) насчитывал 9 основных факторов устойчивости, а в сообщении Шотландской селекционной станции

(1966) упоминается уже R_{10} (Ю. В. Клюквина, Ю. П. Лаптев, 1970). В соответствии с этим значительно возрастает количество возможных генотипов, определяющих сверхчувствительность к отдельным расам и количество рас, поражающих определенные генотипы*. С. Eide, R. Bonde, M. Gallegly, W. Mills, J. Niederhauser, C. Wallin (1959) сообщают об обнаружении ими рас 1.2.3.4.5; 1.2.3.4.6; 1.2.3.4.5.6. Новые гены устойчивости R_5 , R_6 , R_7 , R_8 , R_9 , R_{10} открыты в разных странах — в ГДР, Канаде, Шотландии (R. Schick, E. Schick, H. Hank, 1954; J. Howatt, P. Grainiger, 1955; W. Black, M. Gallegly, 1957; K. Graham, L. Dionne, W. Hodgson, 1961; J. Malkolmson, W. Black, 1966 и др.). Малькольмсон и Блэк выделили из менее стабильного канадского изолята популяции фитофторы расы 1.2.3.4.5.7; 1.2.3.4.6.7; 1.2.3.4.7; 1.2.3.4.7.8; 1.2.3.4.6.7.9; 1.2.3.4.5.6.7; 1.2.3.4.5.6.7.8; 1.2.3.4.5.6.7.8.9. Особенно значительно расообразование на родине паразита и фитофтороустойчивых видов картофеля — в Мексике, где в цикле развития гриба имеет место не только вегетативное, но и половое размножение (П. М. Жуковский, 1959).

Существуют различные мнения о причинах возникновения новых физиологических рас патогенов. Н. И. Вавилов (1935) отводил значительное место в этом процессе мутациям и скрещиваниям существующих рас. Он считал, что многие физиологические расы являются по вирулентности гетерозиготными. Некоторые авторы основную роль в возникновении новых рас склонны отводить мутациям (Рудорф и Шапер, 1951; Рудорф и Росс, 1952; Вридт (Wriedt), 1955; Галлегли и Эйхенмюллер, 1959; J. L. Jinks, M. Grindl, 1964 и др.). По мнению Мастенбрука (1966), расы более широкого спектра поражения появляются вследствие мутаций расы 0 или 4.

Реддик и Крозьер (1931), затем Реддик и Милс (1938) пришли к заключению, что вирулентность гриба может возрастать при последовательном выращивании его на образцах картофеля с повышающейся устойчивостью.

Реддик (1943) высказал мнение, в дальнейшем поддержанное другими селекционерами, что не следует передавать в производство сорта с промежуточным типом устойчивости. Путем их выключения, по его мнению, можно создавать такие растения, которые в полевых условиях будут устойчивы к разным биотипам фитофторы.

Вирулентность фитофторы может возрастать в полевых условиях в тех случаях, когда имеются разнообразные по степени устойчивости сорта, к которым постепенно может приспособляться паразит при благоприятных погодных условиях.

П. М. Жуковский (1960, 1965) считает возможным возникновение рас путем гибридизации, мутаций и на основе гетеро-

* О принципах обозначения рас фитофторы и генотипов см. стр. 47 и табл. 1.

кариозиса, т. е. сосуществования генетически различных ядер в цитоплазме одной клетки. Он склонен принять мнение исследователей об отсутствии данных, подтверждающих возможность адаптивных изменений паразитических свойств у генетически чистых линий грибов. В то же время, по его мнению, возможно присутствие нескольких и даже многогенетически различных биотипов в одной расе.

Из литературных данных известно, что иногда некоторые расы фитоторы не дают ожидаемой реакции на соответствующих растениях-дифференциаторах определенного генотипа (R. Webb и R. Bonde, 1955; K. Graham, J. Niederhauser и L. Servin, 1959; L. Larwood, 1960, 1961; Г. Ф. Маклакова и И. Н. Козловская, 1966 и др.).

Пристон и Галлегли (1956) сообщают, что в их опытах раса 1 вела себя на растениях-дифференциаторах как раса 4, а раса 0 — как раса 1. Другой изолят расы 1 вызвал на растениях-дифференциаторах такую же реакцию, как смесь рас 1 и 1.4. Галлегли и Эйхенмюллер (1959) отмечают быстрое изменение моноконидиальных и монозооспоровых культур: изолят расы 0 вел себя как раса 4; изолят расы 1 — как раса 1.4; изолят расы 3 — как 3.4; изолят расы 1.2 — как 1.2.4; изолят расы 1.2.3 — как раса 1.2.3.4. Таким образом, во всех случаях наблюдалось усложнение исходной расы за счет расы 4. Возможно, это изменение вызвано мутацией гетерокариотичного ядра в пределах одного мицелия, а способность быстро образовывать мутанты с возникновением расы 4 является характерной особенностью гриба.

Р. Шик наблюдал в Гросс-Люзевитце (ГДР), что раса 0 в некоторых случаях вела себя как раса 6 (Мастенбрук, 1966).

В опытах Н. П. Черепановой и Л. И. Пшедецкой (1965) один из штаммов фитоторы (№ 10) вызвал спорообразование лишь на растениях генотипа R_1R_4 и некротические пятна без спорообразования — на R_2 . На остальных растениях-дифференциаторах не было никаких признаков заражения. Обращается внимание на то, что если они имели дело с расой 1.4, то следовало ожидать заражения и спорообразования на растениях генотипов r , R_1 , R_4 , чего на самом деле не было.

Н. А. Дорожкин и З. И. Ремнева (1965) не наблюдали полного совпадения реакции растений-дифференциаторов при заражении их определенными расами гриба. Так, в одном из опытов из 66 образцов гриба лишь около половины вызвали заражение соответствующих им по генотипу растений-дифференциаторов и дали спорообразование. На остальные штаммы гриба эти растения не реагировали или образовывали некротические пятна без споруляции.

Эти и многие другие данные свидетельствуют о том, что не всегда определение расового состава с помощью растений-дифференциаторов является простым. Иногда возникают некоторые

осложнения, связанные со многими причинами, в частности с теми сдвигами, которые происходят в расах гриба под влиянием самых разнообразных условий. Несомненно, при этом большая роль принадлежит мутациям, гетерокариозису и скрещиваниям там, где, помимо вегетативного, существует и половое размножение гриба, например в Мексике.

В то же время процесс возникновения новых рас, по-видимому, невозможно отделить от условий среды, в частности от изменения субстрата, на котором развивается гриб. Появление все новых и новых межвидовых гибридов с различным биохимическим составом растений необычайно разнообразит возможную пищу для гриба.

Если под влиянием тех или иных условий возникла новая раса, то сорт с генотипом, соответствующим ей, способствует ее сохранению и размножению.

Наши наблюдения, равно как и многих других исследователей, показывают, что при наличии в посадках разных сортов картофеля (а тем более при выращивании коллекций сортов с различными R-генами) увеличивается и расовое разнообразие патогена. Причем это явление наблюдается и в отношении возбудителей других заболеваний.

Мастенбрук (1964, 1966) на основании своих наблюдений, начиная с 1943 г., в течение последних 22 лет на опытной станции в Хуфдорпе (Нидерланды) отмечает, что с 1952 г. обычная раса 0 не встречалась и была замещена расой 4. Расы 3; 1.3; 2.3 и 1.2.3 еще ни разу не были обнаружены в Хуфдорпе. Раса 1.2.3.4 наблюдалась лишь в течение трех лет: в 1954 г. — очень поздно, а в 1956 г. и 1960 г. — в более ранние сроки.

Важно отметить, что появление в отдельные годы тех или иных рас еще не означает, что они будут найдены и в последующие годы. Так, судя по данным Мастенбрука, высоковирулентная раса 1.2.3.4 весьма редко встречалась в полевых условиях. Раса 1 не появлялась с 1953 г. Расы 1.2.4 и 2.3.4 встречались лишь в течение четырех лет, а затем их не было в течение 10 лет и т. д. Количество рас, которое могло быть обнаружено в полевых условиях, в отдельные годы колебалось от 1—3 до 5—7 (реже). Наиболее часто, почти ежегодно с момента появления, встречается раса 4, которую по ее способности вытеснять другие расы Мастенбрук считает агрессивнее не только расы 0, но и рас 1.3.4 и 1.2.3.4. Кроме того, он полагает, что современная раса 4 агрессивнее, чем раса 4, найденная в 1945 г. На основании своих наблюдений, он считает также, что относительная агрессивность какой-либо расы независима от круга хозяев и не является стабильной.

В многочисленных работах, посвященных изучению рас фитотрофы (как, впрочем, и других паразитов), часто смешивают такие понятия, как вирулентность, патогенность, агрессивность различных рас. В то же время эти понятия неоднозначны

(Э. Гойман, 1954; P. R. Day, 1960; B. J. Samborski, 1963; C. Mastenbroek, 1964—1966; Ю. Т. Дьяков и И. Г. Коган, 1966; К. В. Попкова, 1968).

Мы под вирулентностью расы понимаем ее способность поражать тот или иной круг хозяев с различными генотипами. Чем этот круг шире, тем вирулентней раса. Так, раса 1.2.3.4 более вирулентна, чем, например, 1.2.3; 1.2; 3 или 4.

Под агрессивностью расы мы понимаем ее способность вытеснять другие расы при совместном выращивании с ними в условиях конкуренции на хозяине, восприимчивом ко всем этим расам. С этой точки зрения раса 4 значительно агрессивнее, чем многие более вирулентные расы, в том числе 1.2.3.4.

Преобладание расы 4 в полевых популяциях отмечают в Канаде (K. Graham, 1955; A. Cox, E. Large, 1960), в Северной Ирландии (Долинг, 1956), в ГДР (R. Schick, E. Schick, M. Hausdörfer, 1958) и других странах.

Первое появление фитофторы на межвидовых гибридах картофеля в Японии было отмечено в 1952 г. на сорте Кеннебек, носителе R-гена. С тех пор до 1960 г. было выделено 10 рас фитофторы: 0; 1; 2; 3; 4; 1.2; 1.4; 2.4; 3.4; 1.2.4 (N. Takase, 1968).

В СССР появление вирулентного биотипа фитофторы, так называемой «корневской» расы, впервые было отмечено под Москвой И. И. Пушкаревым в 1938 г. Нами в условиях Ленинградской области появление более вирулентных биотипов было установлено, начиная с 1951 г.

В Ленинградской области Н. П. Черепанова и Л. И. Пшедецкая (1965) выявили расы: 0; 1; 4; 1.4; 2.4; 1.3; 3.4 и в одном случае 1.2.3.4. В популяции гриба преобладали расы 4 и 0, реже встречались 1 и 1.4. По данным этих же исследователей (1966), раса 4 наиболее агрессивна.

Нашим аспирантом М. Я. Оша в разные годы на Приекульской селекционно-опытной станции (Латвийская ССР) выделено значительное число рас: 0; 1; 2; 3; 4; 1.2; 1.3; 1.4; 2.4; 3.4; 1.2.4; 1.3.4; 1.2.3.4. Наиболее распространенные 4; 1 и 1.4.

Большое разнообразие рас отмечено в БССР, но наиболее часто встречаются расы 1; 4; 1.4 (Н. А. Дорожкин и З. И. Ремнева, 1960, 1962, 1965).

В Московской области М. А. Чумаевская (1961) выявила расы 0; 1; 3; 4, причем первые две встречались наиболее часто в популяциях гриба. В Коренево появляются только расы 0; 4; 1; 1.4 (К. В. Попкова, 1970).

В западных областях Украины наибольшее распространение имеют (в порядке уменьшения частоты встречаемости) расы 4; 1.4; 3.4; 1.3; 1.3.4. Судя по данным лабораторных исследований, при менее благоприятных условиях, в частности при пониженных температурах, наилучшую выживаемость проявляет раса 4 (О. Г. Демкив, 1968).

По предварительным данным, в Армении наиболее распространены расы 4 и 1.4, редко встречается 3.4 (С. М. Петросян, 1970).

Т. И. Федотова и Н. Н. Кожевникова отмечают распространение в нашей стране до 1961 г. в основном рас 4; 1 и 0. Позже отмечены изменения по частоте встречаемости различных рас вследствие увеличения в популяции количества некоторых сложных рас (Т. И. Федотова, 1962). П. Н. Головин, Н. П. Черепанова и Л. И. Пшедецкая (1960) насчитывали на территории страны 13 физиологических рас.

На основании сборов и изучения популяций гриба из самых разнообразных районов установлено, что в нашей стране часто встречаются расы 4; 0; 1 и 1.4. В районах с продолжительным периодом развития болезни появляются более сложные расы. На сортах без R-генов встречаются преимущественно расы 0 и 4, а с R-генами — различные вирулентные расы (К. Попкова, А. Борисенко, 1968; А. Борисенко, 1968 и др.).

Почти ежегодно наибольшее количество разнообразных рас было выявлено различными исследователями на Дальнем Востоке: в Хабаровском крае — расы 0; 1; 2; 3; 4; 1.3; 1.4; 2.4; 1.2.4 (Ю. Г. Стороженко, 1965); в Приамурье — 0; 1; 2; 3; 4; 1.3; 1.4; 2.4; 3.4; 1.2.4; 1.3.4. На товарных посевах наиболее распространены были расы 4; 1 и 0 (Ю. Г. Стороженко, Е. В. Золотарева, 1970), на Сахалине — 0; 1; 3; 4; 1.2; 1.3; 1.4; 2.4; 3.4; 1.2.4; 1.3.4; 2.3.4; 1.2.3.4; 6 (Г. И. Локтина, 1965).

Сравнительно большое количество специализированных рас фитофторы было обнаружено нами также на полях Пушкинских лабораторий ВИР (Ленинградская область). Наши наблюдения, равно как и анализ данных других исследователей, свидетельствуют о том, что для каждого географического пункта состав рас в местной популяции фитофторы далеко не является стабильным: в зависимости от разнообразных условий, в первую очередь от сочетания метеорологических факторов того или иного года, он подвержен значительным колебаниям.

По нашим данным, на полях Пушкинских лабораторий ВИР было выявлено значительное количество рас, причем неизменно в популяциях гриба отсутствовали расы 1.3.4; 2.3.4; 1.2.3.4 и раса, поражающая дифференциатор типа $R_x R_y R_z$. Из дифференциаторов, присланных Блэком, в полевых условиях 1963—1964 гг. поразились растения с генотипами r , R_1 , R_2 , R_4 , $R_1 R_2$, $R_1 R_4$, $R_2 R_3$, $R_2 R_4$. Мы имели возможность наблюдать, что и на протяжении одного вегетационного периода состав местной популяции гриба претерпевает значительные изменения. Это в дальнейшем было подтверждено также исследованиями нашего аспиранта И. И. Киселева (1968). В 1965—1967 гг. он наблюдал в природных условиях изменчивость расового состава не только по годам, но также в течение вегетационного периода как на одних и тех же, так и на различных субстратах.

Начиная с первого дня появления фитофтороза в поле, а затем через каждые 8—10 дней он брал для анализа пораженные листья как с одних и тех же, так и с растений различных образцов, расположенных на разнообразных участках опытного поля.

В 1965 г. им было отмечено появление первых признаков болезни 6 августа на листьях образцов так называемых примитивных культурных диплоидных видов картофеля *S. tuberosum* P-351 и *S. phureja* P-157; в 1966 г. — 22 июля на селекционных сортах Одесский 24 и Одесский 38; в 1967 г. — 13 августа на чилийских формах *S. tuberosum* № 720 и 721.

В распространении фитофторы на различных группах образцов коллекции, как правило, наблюдалась следующая закономерность. Вначале более широко поражались в массе растения образцов примитивных культурных видов, затем чилийских форм и обычных селекционных сортов *S. tuberosum* и через некоторое время — образцов разнообразных форм культурного вида *S. andigenum*. Различные дикие виды в массе поражались в последнюю очередь, а многие оказывались фитофтороустойчивыми до конца вегетации.

В 1965 г. за вегетационный период Киселевым было исследовано 66 изолятов полевой популяции фитофторы. В общей сложности было отмечено в них 9 физиологических рас: 0; 1; 2; 3; 4; 1.2; 1.4; 2.4; 3.4. В 1966 г. в 84 исследованных изолятах было обнаружено 11 рас: 0; 1; 2; 3; 4; 1.2; 1.3; 1.4; 2.4; 3.4 и 1.3.4. В 1967 г. в 69 исследованных изолятах было найдено уже 15 рас: 0; 1; 2; 3; 4; 1.2; 1.3; 1.4; 2.3; 2.4; 3.4; 1.2.4; 1.3.4; 1.2.3.4 и 6.

Частота встречаемости различных рас значительно варьировала в разные годы. В 1965 г. наиболее часто встречалась раса 1.4 (30,3%). Далее в убывающем порядке шли: 1 (23,6%); 4 (19,8%); 2 (12,2%); 1.2 и 2.4 (по 4,7%); 3 и 3.4 (по 1,9%); 0 (0,9%). В 1966 г. на 1-м месте по частоте встречаемости была раса 4 (29,2%), а далее расы: 1 (28,5%); 1.4 (14,5%); 3 (7,3%); 1.2 (6,6%); 2 (4,6%); 1.3 (4%); 2.4 (2%); 0 и 3.4 (по 1,3%); 1.3.4 (0,7%). В 1967 г. частота встречаемости рас была следующей: 1.4 (33,9%); 4 (12,8%); 1 (11,9%); 1.2 (6,4%); 1.2.4 (5,5%); 2.4 (4,6%); 3; 1.3; 3.4 и 1.3.4 (по 3,7%); 2 (2,8%); 1.2.3.4 (1,8%); 0 и 6 (по 0,9%).

В 1965—1967 гг. также была выявлена изменчивость расового состава популяций фитофторы на протяжении каждого вегетационного периода. При появлении первых признаков заболевания растений в изолятах гриба отмечали расы меньшего спектра поражения: 1; 4; 1.4 и др., причем обычно в популяции присутствовали одна-две из названных рас. В период массового распространения фитофторы в каждом изоляте обнаруживали две расы и больше, в том числе более сложные, способные поражать наиболее широкий круг хозяев.

Изменчивость фитофторы по географическим районам в разные годы и на протяжении одного вегетационного периода де-

лает настоятельно необходимым проведение систематических наблюдений за расовым составом и картирование его. Это поможет правильно подобрать компоненты для гибридизации и выводить сорта, устойчивые к тем расам, которые имеют наибольшее значение в той или иной зоне страны.

УСТОЙЧИВОСТЬ КАРТОФЕЛЯ К ФИТОФТОРОЗУ

Генетика фитофтороустойчивости на основе сверхчувствительности. После первой работы Шика (1932) о наличии физиологических рас патогена генетика фитофтороустойчивости стала развиваться в разных странах с учетом физиологической неоднородности паразита. Одним из обстоятельных исследований по генетике картофеля является работа Сваминатана и Говарда (Swaminathan и Howard, 1953). Изучение устойчивости к различным расам гриба основывается в современных исследованиях почти исключительно на положениях так называемой классической генетики, исходящих из обусловленности устойчивости к тем или иным расам наличием соответствующих факторов наследственности (генов).

Блэк (1952) в Шотландии пришел к заключению, что существуют 4 главных гена, обуславливающих сверхчувствительность к фитофторе, и они были названы R_1 , R_2 , R_3 и R_4 . Им установлено 5 локальных шотландских рас фитофторы—обычная раса А и 4 специализированные расы: B^1 , B^2 , С и D. Помимо Блэка, ряд исследователей в других странах, например Мастенбрук в Голландии (1952), Милс и Петерсон в США (1952), выделили расы фитофторы, связывая поражение ими тех или иных растений с наличием у последних соответствующих наследственных факторов устойчивости.

Каждый из названных выше исследователей пользовался своим набором растений-дифференциаторов и своими обозначениями рас, но выводы, к которым они пришли, были в основном аналогичными. В дальнейшем указанные исследователи обменялись образцами картофеля и установили их устойчивость к расам, имевшимся в распоряжении каждого. В своей совместной работе (1953) они присоединились к предложению Блэка о создании интернациональной номенклатуры, в основу которой положены обозначения Блэка. Согласно этой номенклатуре раса 1 поражает генотип R_1 , раса 2 — генотип R_2 , раса 3 — генотип R_3 , раса 1.2 — генотипы R_1R_2 и R_1 , R_2 и т. д. Исходя из такого представления, создана схема для обозначения взаимоотношений между расами и генотипами растений (табл. 1).

Из этой схемы видно, что каждый гипотетический фактор устойчивости обуславливает устойчивость (сверхчувствительность) не только к обычной расе (0), но также к отдельным группам специализированных рас. Известные специализированные расы на основании этих гипотетических взаимоотношений

Гипотетические взаимоотношения между расами *Phytophthora infestans* и генотипами растений картофеля, обуславливающими их устойчивость к расам гриба

Генотипы	Расы															
	0	1	2	3	4	1.2	1.3	1.4	2.3	2.4	3.4	1.2.3	1.2.4	1.3.4	2.3.4	1.2.3.4
r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
R ₁	—	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	+	+	—	+
R ₂	—	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—	+	+	—	+	+
R ₃	—	—	—	+	—	—	+	—	+	—	+	+	—	+	+	+
R ₄	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+	+	—	+	+	+	+
R ₁ R ₂	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+
R ₁ R ₃	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	+
R ₁ R ₄	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+
R ₂ R ₃	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—
R ₂ R ₄	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+	—
R ₃ R ₄	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
R ₁ R ₂ R ₃	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+
R ₁ R ₂ R ₄	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+
R ₁ R ₃ R ₄	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
R ₂ R ₃ R ₄	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
R ₁ R ₂ R ₃ R ₄	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

Обозначения: — устойчив, + восприимчив.

классифицируются на несколько групп в соответствии с числом различных главных факторов, обуславливающих устойчивость.

Эта схема предполагает, что каждая раса коррелирует с определенным генотипом хозяина — «ген на ген». Отсюда можно заключить, что для каждой расы имеется естественный хозяин, на котором она должна проявить максимальную способность роста и спороношения.

В табл. 1 такие расы можно найти по диагонали со знаком +. Так, например, естественным хозяином для расы 2 (по интернациональному обозначению) является растение с генотипом R₂, для расы 2.4 — с генотипом R₂R₄, для расы 1.3.4 — с генотипом R₁R₃R₄. Помимо этих «естественных хозяев», некоторые расы могут поражать и другие растения, как это видно из табл. 1.

Наличие R-генов обуславливает полную устойчивость только к определенным расам. Механизм устойчивости, контролируемый R-генами, покоится на реакции сверхчувствительности клеток растения-хозяина, т. е. их немедленной гибели вместе с внедрившимся паразитом. Этот тип устойчивости весьма ценен, но не может обеспечить постоянную защиту против всех появляющихся высоковирулентных рас. Устойчивость на основе сверхчувствительности наследуется доминантно. R-гены при самоопылении и скрещивании независимо комбинируются в потомстве. Генотипы по R-генам обычно обозначаются только доминантными символами (табл. 1): R₁; R₂; R₁R₂ и т. д.

В зависимости от наличия R-генов сорта *S. tuberosum*, являющиеся тетраплоидами, могут быть нуллиплексами (полная генетическая формула $rggr$), симплексами ($Rrgg$), дуплексами ($RRrr$), триплексами ($RRRr$) и квадриплексами ($RRRR$). При скрещивании форм с различной генетической конституцией в потомстве может быть разное количество устойчивых к фитофторозу растений. Так, например, при скрещивании нуллиплекса ($rggr$) \times симплекса ($Rrgg$) возникает отношение устойчивых растений к восприимчивым 1:1 (т. е. устойчивых растений в потомстве 50%); нуллиплекс \times дуплекс дает соответственно отношение 5:1 (83,3%); нуллиплекс \times триплекс — $\infty:0$ (100%); симплекс \times симплекс — 3:1 (75%); симплекс \times дуплекс — 11:1 (91,7%); дуплекс \times дуплекс — 35:1 (97,2% устойчивых растений).

Подавляющее большинство сортов картофеля, содержащих R-гены, — симплексы. Отсюда при скрещивании их с нуллиплексами можно ожидать примерно 50% устойчивых растений в потомстве. Для увеличения выхода устойчивых растений важно вовлекать в скрещивания дуплексы, триплексы, квадриплексы.

Значительный выход устойчивых растений может быть при самоопылении растения с R-генами. Так, например, растения-симплексы ($Rrgg$) при самоопылении образуют два ряда гамет ($Rg + rg$) и дают соотношение $3R:1r$. Дуплексы ($RRrr$) уже имеют три ряда гамет ($RR + 4 Rg + rg$), и их потомство от самоопыления расщепляется в соотношении $35R:1r$.

Иногда теоретически ожидаемое соотношение может нарушаться по различным причинам, вследствие чего чаще увеличивается количество рецессивных (неустойчивых) генотипов (И. Яшина, К. Попкова, С. Ерохина, Р. Суханова, М. Черникова, 1966).

Приведенная схема предусматривает наличие лишь четырех основных генов устойчивости, комбинации которых теоретически обуславливают существование 16 генотипов по устойчивости и соответствующих им 16 рас фитофторы. Однако дальнейшие исследования привели к заключению, что данная схема далеко не исчерпывает всего возможного разнообразия генотипов и рас фитофторы.

Зарубежные авторы (Р. Шик, Е. Шик и Ханк, 1954; Нидерхаузер, Сервантес и Сервин, 1954; Галлегги, 1955; Р. Шик, Е. Шик и Хаусдёрфер, 1958; Р. Шик, Мёллер, Хаусдёрфер и Е. Шик, 1958), исследуя различные формы *S. demissum*, пришли к заключению, что в изучавшемся ими материале имеются еще один-два фактора устойчивости. Поэтому число рас повышается до 64. Р. Шик, Е. Шик и Ханк (1954) предположили, что существует фактор устойчивости R_6 . Некоторые расы фитофторы были ими обозначены как 1.4.5; 1.3.4.5. В дальнейшем Р. Шик с сотрудниками пришли к заключению, что среди *S. stoloniferum* наряду с формами, которые содержат r , R_2 и R_3 , имеются также обладающие геном R_6 . Это свидетельствовало о том, что данному

виду присущи факторы устойчивости, не укладывающиеся в обычную интернациональную схему.

С помощью форм, обладающих R_6 , было установлено, что раса фитофторы N_8 (по Мاستенбруку), или 1.2.4 (по интернациональной схеме), отличается от расы Н (1.2.4) Р. Шика. На основании своих данных, Р. Шик полагал, что раса N_8 должна быть обозначена как 1.2.4.6, а раса Мастенбрука N_5 (2 по интернациональной схеме) как 2.6.

Р. Шик с сотрудниками для определения различных рас фитофторы выделил преимущественно образцы *S. demissum* и несколько образцов *S. stoloniferum*, размножаемые семенами и гомозиготные по устойчивости к определенным расам фитофторы. С помощью набора таких образцов он считал возможным определять растения, обладающие генотипами r , R_1 , R_2 , R_3 , R_4 , R_1R_2 , R_1R_3 , R_1R_4 , R_2R_4 , R_3R_4 , $R_1R_2R_4$, $R_1R_3R_4$, $R_1R_2R_3R_4$, $R_xR_yR_z$, R_6 , R_6+ . Обозначение $R_xR_yR_z$ дано форме *S. demissum*, на растениях которой не могла расти ни одна из имевшихся в наличии рас фитофторы.

Наряду со шкалой Р. Шика имеется размножаемый клубнями набор растений-дифференциаторов, выделенный Мастенбруком и Блэком из сортов *S. tuberosum* и межвидовых гибридов.

Имеющиеся схемы определения рас фитофторы и набор дифференциаторов для их определения недостаточны при установлении уже существующих и вновь возникающих рас. Очевидно, чтобы обеспечить возможно более полное определение рас фитофторы, надо расширить набор дифференциаторов. Схема должна включать расы, встречающиеся не только на фитофтороустойчивых видах серий *Demissa* и *Longipedicellata* и их производных, но также и на других фитофтороустойчивых видах, объединяемых сериями *Bulbocastana*, *Cardiophylla*, *Pinnatisecta*, *Trifida* и др.

Наличие различных рас фитофторы резко осложнило селекционную работу по созданию устойчивых к ней сортов. Почти во всех странах, где были выведены подобные сорта, как только они начинали занимать значительные площади, появлялись новые расы гриба, которые в той или иной степени поражали до того устойчивые сорта. Правда, положение не представлялось столь тяжелым как в первые годы сокрушительного наступления фитофторы на поля картофеля. Селекция сделала значительный шаг вперед. Картофелеводство обогатилось такими сортами, при правильной агротехнике которых исключалась возможность катастрофических эпифитотий, как в 40-х годах прошлого столетия.

Однако с повестки дня не может быть снята задача создания сортов картофеля, обладающих способностью противостоять наиболее вирулентным расам. Если выведение иммунных ко всем расам фитофторы сортов не представляется осуществимым в ближайшем будущем, то не вызывает сомнений возможность

создания уже в настоящее время сортов картофеля, практически устойчивых к заболеванию. Но селекционер должен обладать более богатым арсеналом разнообразных средств борьбы с этим опасным патогеном.

Для успеха дальнейшей селекционной работы предстоит еще много сделать в области изучения условий, способствующих формированию новых рас, установления наиболее распространенных путей их появления в природе, закономерностей смены одних рас другими и т. д.

Знание изменчивости расового состава фитофторы на протяжении вегетационного периода крайне необходимо при оценке образцов по устойчивости к фитофторе в естественных условиях. Поскольку расовый состав чаще может усложняться в конце вегетационного периода, оценка образцов по устойчивости в разные сроки может быть различной не только вследствие иных фаз роста и развития растений, но и потому, что она проводится по отношению к разным расам.

На основе изучения изменчивости расового состава популяции фитофторы на протяжении вегетационного периода может быть сделан очень важный вывод для селекции фитофтороустойчивых ранних и среднеранних сортов. Известно, что сочетание фитофтороустойчивости со скороспелостью практически наиболее трудно осуществимо. В то же время, если ранний сорт будет обладать устойчивостью к тому ограниченному набору рас (а иногда только к одной расе), который имеется на поле в начальный период появления фитофторы, это при своевременной уборке позволит избежать поражения растений и клубней, даже если она проводится уже после распространения фитофторы на неустойчивых сортах.

Сорта более поздних сроков созревания должны обладать более сложными генотипами, обуславливающими их возможность противостоять расам фитофторы более широкого спектра поражения.

Относительная (полевая) устойчивость и ее значение в селекции. Многочисленные исследователи отмечают, что разнообразные сорта картофеля, даже поражаемые обычной расой фитофторы, реагируют на патоген по-разному, что выражается в сроках поражения, интенсивности споруляции и т. д.

Для селекционера весьма важно, что сортовые особенности картофеля, обуславливающие удлинение периода инкубации и меньшее спороношение гриба, являются стабильным фактором, не зависящим от вирулентности патогена, в то время как его биотипы — фактор, подверженный значительной изменчивости.

На растениях межвидовых гибридов от скрещиваний с фитофтороустойчивыми видами часто значительно удлинялся инкубационный период гриба по сравнению с растениями обычных сортов *S. tuberosum*.

Шапер (P. Schaper, 1951) установил, что различия между формами *S. andigenum* и чилоанскими формами *S. tuberosum* еще более значительные, чем у обычных сортов *S. tuberosum*. На растениях отдельных форм *S. andigenum* были отмечены более удлиненный инкубационный период гриба и слабое образование спорангиев. В то же время в соответствии с нашими данными анализа мировой коллекции картофеля не было найдено ни одного образца *S. andigenum* с полным отсутствием спороношения гриба. В опытах Шапера на растениях некоторых образцов уже через 3 дня было отмечено наличие спорангиев, но можно было отобрать и такие, у которых на 5-й день или даже на 6—7-й день встречались лишь единичные спорангии.

После обнаружения фитотфороустойчивых диких видов картофеля селекцию на устойчивость к фитотфоре стали строить на основе так называемой сверхчувствительности. Однако поскольку известны разнообразные расы фитотфоры и постепенно появляются новые, селекция на основе лишь одной сверхчувствительности, определяемой наличием тех или иных R-генов, явно недостаточна. Поэтому необходимо изучение других типов устойчивости и комбинирование их во вновь создаваемых сортах со сверхчувствительностью к определенным расам гриба, имеющим наибольшее значение для тех или иных районов.

Отсюда понятно то большое значение, которое в настоящее время придается так называемой полевой устойчивости. Она определяется, как это было отмечено выше, многими факторами, в том числе более длительным инкубационным периодом, замедленным распространением инфекции на растениях после появления явных признаков заболевания, меньшей споруляцией и т. д. Полевая устойчивость, будучи независимой от расовой специализации паразита, является эффективным фактором ограничения вредоносности заболевания в полевых условиях.

Ежегодно при сильном распространении фитотфоры в естественных условиях имеется возможность наблюдать большое разнообразие проявления полевой устойчивости. Много образцов с устойчивостью этого типа обнаруживается среди различных диких видов, форм культурного тетраплоидного вида *S. andigenum* и межвидовых гибридов.

В коллекции селекционных сортов в полевых условиях под Ленинградом обычно до конца вегетации не поражаются сорта — межвидовые гибриды: Анита, Аренза, Атцимба, Бергита, Гунда, Лаверта, Парис пир, Пума, Радоза, Реалта, Ректор, Роткельхен, Сафир, Сусанна, Формат, Хейко, Эверест, Эпока, Эрендира, образец МР1 49450/2 и др. Высокой полевой устойчивостью отличаются также сорта: Аквила, Анко, Вертифолия, Виргиния, Вулкан, Ева, Капелла, Кондея, Косма, Мира, Олев, Спартан, Флора, Херкула и др.

Чехословацкий исследователь Задина (1964) на основе изучения 486 сортов мирового ассортимента нашел, что 20,2% их обладают в той или иной степени полевой устойчивостью. В первую очередь это относится к таким сортам, как Эпока, Олев, затем

Эверест, Фальке, Херкула, Пентланд эйс, Сусанна, Уральский, Вертифолия, 'Виргиния и др. Этот ученый также отмечает, что полевой устойчивостью характеризуются прежде всего сорта — межвидовые гибриды, происходящие от скрещиваний с дикими видами. Значение, например, *S. demissum* как источника форм с полевой устойчивостью отмечают многие исследователи (Н. J. Тохорейс, 1964; V. Umaerus, M. Stalhammer, 1969; J. Zадина, 1964, 1965, 1968, 1970; W. Black, 1970; N. Takase, 1968, 1969 и др.). В результате межвидовой гибридизации полевая устойчивость мирового сортамента постепенно повышается. Так, полевая устойчивость, выраженная в баллах (0 — отсутствие заболевания, 5 — сильное поражение), составляла в среднем для сортов, выведенных в периоды: до 1930 г. — 3,13; с 1931 до 1940 г. — 2,77; с 1941 до 1950 г. — 2,62 и с 1951 до 1960 г. — 2,46 (Задина, 1964).

Полевая устойчивость как некоторых сортов *S. tuberosum*, так и южноамериканских диких и культурных видов и межвидовых гибридов является полигенной [F. J. Stevenson, E. C. Schultz, C. F. Clark, L. Cash, R. Bonde, 1937; R. Bonde, F. J. Stevenson, C. F. Clark, 1940; A. Montaldo, R. V. Akeley, 1946; N. Kedar (Kammermann), 1959; W. Black, 1960; K. M. Graham, 1962; C. E. Main, M. E. Gallegly, 1964; Н. J. Тохорейс, 1964; K. M. Graham, W. A. Hodgson, 1965]. Стивенсон (1937) и другие полагают, что этот признак рецессивный. Шик и Хопфе (1962) считают, что полевая устойчивость обусловлена многими доминантными и рецессивными генами, от взаимодействия которых зависит степень ее проявления.

Исследования, проведенные И. М. Яшиной (1968), показывают, что для форм, обладающих R-генами и без них, наследование полевой устойчивости идет по одному типу и обусловлено серией полимерных генов. При этом в потомстве родителей, обладающих R-генами и слабой или средней степенью полевой устойчивости, гибриды в естественных условиях меньше поражаются фитофторой, чем в потомстве форм с высокой полевой устойчивостью, но без R-генов.

И. М. Яшина в соответствии с данными ряда исследователей, а также нашими наблюдениями отмечает, что в потомстве от самоопыления или скрещивания устойчивых форм часто имеет место положительная трансгрессия, т. е. появление гибридов, превосходящих по устойчивости родительские компоненты. Отсюда вполне закономерен вывод о том, что степень проявления полевой устойчивости зависит от кумулятивного действия многих полимерных генов.

Это обстоятельство необходимо учитывать в селекции. Гены, контролирующие полевую устойчивость у дикого вида, в частности у широко используемого *S. demissum*, рассеиваются в процессе повторных скрещиваний с сортами *S. tuberosum* и отбора форм по комплексу хозяйственных признаков. Скрещивание

между собой различных гибридов может дать соединение разных генов, локализованных в хромосомах скрещиваемых компонентов, а отсюда большую полевою устойчивостью потомства сложных гибридов.

С этой точки зрения положительное значение может иметь также использование потомства от самоопыления межвидовых гибридов разной степени сложности. При этом в известной степени восстанавливается первичный уровень устойчивости, снижаемый при каждом повторном скрещивании с обычными сортами *S. tuberosum*.

Часто высокая степень фитофтороустойчивости связана с относительно позднеспелостью. Однако это отнюдь не исключает возможности выведения раннеспелых фитофтороустойчивых сортов (Н. J. Toxopeus, 1958, 1964; Mastenbroek, 1966; H. Ross, 1966; N. Takase, 1969; W. Black, 1970; J. Zadina, 1970 и др.).

В настоящее время имеется значительное число сортов, содержащих гены *S. demissum*. Согласно Россу (1966), в ФРГ они составляют около 70% всех сортов картофеля. Хотя большинство из них поражается в конечном счете различными специализированными расами гриба, тем не менее они обладают ценными генами для создания новых сортов с полевою устойчивостью. По мнению Блэка (1970), путем скрещивания между ними возможно вывести сорта с полевою устойчивостью более высокого уровня, чем у существующих хороших селекционных сортов.

Придавая большое значение полевою устойчивости, не следует недооценивать важности сочетания ее с R-генами у вновь выводимых сортов картофеля. Несомненно, полевая устойчивость значительно чаще встречается у растений, обладающих R-генами.

Первое появление фитофторы в поле, как правило, отмечают на сортах, не имеющих R-генов, причем оно вызывается обычно расами 0 и 4. Лишь спустя некоторое время при наличии благоприятных для гриба условий появляются более вирулентные расы, поражающие растения с R-генами. При этом растения с более сложными генотипами поражаются и в более поздний период. Лишь как редкое исключение при особых погодных условиях и зараженности посадочных клубней сложными расами последние могут появиться одновременно с простыми или даже несколько раньше их (Т. И. Воронина, 1969).

Комбинирование устойчивости разных типов: сверхчувствительности к наиболее распространенным расам в соответствующей зоне и полевою устойчивости может обеспечить практическую невосприимчивость к болезни в течение длительного периода.

При этом большое значение имеет не только устойчивость надземных частей растения, но и клубней. Иногда она совпадает, но часто такого совпадения нет.

Токсопеус (1958) отмечает наличие различий в степени устойчивости листьев и клубней. К сортам, у которых листья более устойчивы, чем клубни, он относит: Крейгс боунти, Якоби, Эссекс, Секвойя. По его данным, клубни более устойчивы, чем листья у сортов: Кинг Эдвард, Климакс, Арран пилот, Чиппева, Дева, Фрюботе, Купманс блауве, Вангвард, Браво, Бетека, Блёмграфье, Рояль кидней, Торма, Бона, Ди вернон, Эвергуд, Фрома, Префект, Сувенир. Конечно, эта устойчивость относительная: клубни перечисленных сортов в конечном счете могут сильно поражаться фитофторозом.

Различия по устойчивости листьев и клубней отмечает E. Davila (1964). Клубни некоторых сортов, обладавших геном R₁ (по листу), относительно легко, особенно через поврежденную ткань, были заражены расой 0; клубни других сортов заражались сравнительно редко.

N. Takase и Y. Umemura (1966) в полевых условиях наблюдали среди сортов, одинаково восприимчивых по ботве к фитофторозу, разную степень восприимчивости клубней. Даже при наличии R-генов устойчивость клубней к фитофторе была значительно слабее, чем листьев.

F. Zeman (1968) отмечает необходимость выращивания таких сортов, которые прежде всего обладали бы более высокой устойчивостью клубней. По его данным, сорт Мейзе, например, характеризуется относительно высокой устойчивостью ботвы, но очень сильной восприимчивостью клубней. Поэтому даже при минимальном поражении надземных частей отмечается очень сильная инфекция клубней. Сорт Красава, наоборот, сильно поражается по ботве, но очень устойчив по клубню. Новый чехословацкий ранний сорт Гера (Hera) обладает значительной устойчивостью клубней к фитофторозу.

Поскольку нет корреляции устойчивости надземных частей растения с устойчивостью клубней, весьма важно и в хозяйственном и в эпидемиологическом отношении отбирать формы, устойчивые не только по листу, но и по клубню.

Успех селекционной работы в значительной степени зависит от правильного подбора компонентов для гибридизации, что связано с всесторонней оценкой, в частности по устойчивости, исходных форм как в полевых условиях, так и при искусственном заражении. При этом весьма важно применять надлежащие методы оценки не только сверхчувствительности к тем или иным расам, обусловленной соответствующими R-генами, но и полевой устойчивости как надземной части растений, так и клубней.

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ФИТОФТОРУСТОЙЧИВОСТИ

Оценка устойчивости надземных частей растений к фитофторе. Для целей практической селекции пригоден наиболее простой, доступный всем способ: оценка в баллах поведения растений в полевых условиях. Мы пользовались при этом следующими баллами: 0 — отсутствие пятен фитофторы на листьях; 1 — единичные пятна на отдельных листьях; 2 — небольшие

пятна фитофторы менее чем у трети листьев куста; 3 — небольшие пятна фитофторы более чем у трети и до половины всех листьев куста; 4 — поражены почти все листья куста; 5 — все листья растения полностью поражены фитофторой, почти нет зеленых участков ткани.

В годы сильного распространения фитофторы этот способ полевой оценки позволяет быстро отобрать в поле наиболее устойчивые к фитофторозу по ботве образцы картофеля.

Мы обычно, с промежутками в 5—10 дней, оценивали растения по их устойчивости к фитофторозу, начиная с момента поражения ранних сортов картофеля. При изучении исходного материала, а также клубневой репродукции гибридов в полевых условиях отмечали время появления фитофторы и степень ее выраженности на каждом образце, а затем нарастание проявления болезни по срокам. Это позволяло выделить те формы, которые, если и поражались фитофторой, то в более поздние сроки, и у которых развитие болезни шло замедленно. Естественно, такие формы, не отличаясь полной устойчивостью, в то же время представляют практический интерес своей относительной устойчивостью.

Оценка в естественных условиях не дает совершенно точного представления о наличии у растений полигенного признака — полевой устойчивости. У некоторых форм устойчивость к фитофторозу в полевых условиях может быть следствием их сверхчувствительности (обусловленной R-генами) по отношению к тем расам, которые входят в полевую популяцию триба. При появлении в составе популяции более вирулентных рас может измениться и представление о полевой устойчивости. Однако это случается не столь часто, поскольку обычно растениям со сложным генотипом (по наличию R-генов) свойственна и полевая устойчивость.

Иногда погодные условия оказываются неблагоприятными для развития фитофторы, и массового заболевания растений в поле не наблюдается. Поэтому закономерны поиски путей определения полевой устойчивости растений в искусственных условиях.

В наших работах мы никогда не прибегали к искусственному заражению путем опрыскивания суспензией гриба растений в полевых условиях, подобно тому, как это практиковали некоторые исследователи (R. V. Akeley, R. W. Buck, 1954; C. J. Eide, F. J. Lawer, 1967 и др.). Это нам представляется далеко не всегда безопасным, так как в определенных условиях может способствовать распространению фитофтороза.

Н. А. Дорожкин и С. И. Бельская (1967) предложили использовать для заражения листьев в полевых условиях микрокамеру, изготовленную по принципу микрокамеры М. С. Дунина. Она состоит из проволочного зажима с двумя кольцами диаметром 15 мм, в которые вкладывается фото пленка (или целлофан).

На нижнюю поверхность доли листа наносят каплю инфекции и прикрывают микрокамерой. Инокулируют в вечерние часы. Через 10—12 часов камеры снимают и листья еще на 3 дня оставляют на растении. На четвертые сутки после инокуляции листья срезают и закладывают в лаборатории во влажную камеру для проявления заражения. Через 2—3 дня после этого учитывают результаты заражения. Преимущество такого способа состоит в том, что заражают нетравмированные растения в естественных условиях. Кроме того, камеры в какой-то степени изолируют наносимую инфекцию от соседних листьев и растений.

Результаты искусственного заражения в лабораторных условиях могут дать представление о полевой устойчивости. Согласно специальным исследованиям (К. В. Попкова, А. А. Быченкова, 1968; А. А. Быченкова, 1968), о степени полевой устойчивости можно судить по распространению мицелия (в баллах: 0 — нет поражения; 1 — точечно-штриховые некрозы; 2 — размер пятна не более инфекционной капли; 3 — пятно менее половины листа; 4 — пятно более половины листа; 5 — лист полностью поражен), интенсивности спороношения (в баллах: 0 — нет конидиеносцев; 1 — единичные; 2 — мало конидиеносцев; 3 — много конидиеносцев; 4 — сильный налет воздушного мицелия) и продолжительности инкубационного периода. Для заражения необходимо использовать оптимальные нагрузки инфекции (20—25 конидий в поле зрения микроскопа при увеличении в 120 раз).

А. А. Быченкова предлагает следующую формулу для расчета индекса поражаемости сортов:
$$P = \frac{c_1 d_1 + c_2 d_2}{n}$$
, где c_1 и c_2 — интенсивность спороношения на 4-й и 6-й день (в баллах); d_1 и d_2 — диаметр поражения на 4-й и 6-й день (в мм); n — продолжительность инкубационного периода (от времени заражения до появления пятна размером с инфекционную каплю). В зависимости от величины индекса предлагается разделить сорта примерно на следующие 5 категорий по полевой устойчивости: 0—10 — очень устойчивые; 10—20 — устойчивые; 20—30 — среднеустойчивые; 30—40 — слабоустойчивые; свыше 40 — неустойчивые. В зависимости от особенностей того или иного года индексы могут несколько меняться. Кроме того, необходимо учитывать, что поздние сорта в массе более устойчивы, чем ранние, поэтому их средний индекс поражаемости ниже.

Некоторые авторы (V. Umaerus, 1969, 1970; V. Umaerus и M. Stalhammer, 1969) для отбора форм с полевой устойчивостью считают пригодным метод воздействия на сеянцы инокулята инфекции в течение ограниченного времени. Сеянцы, которые при этом не поражаются, оказываются более устойчивыми и в полевых условиях. Этот метод получил широкое распространение в Швеции, Нидерландах и других странах. Сеянцы в фазе 2—3 листьев заражают при температуре 15—16° и 100% влажности воздуха с помощью пульверизатора суспензией расы 1.2.3.4, со-

державшей примерно 50 спор в 1 мл. Условия высокой влажности поддерживают в течение 12—15 часов, после чего путем усиленного вентилирования резко снижают ее. Уже через 1 час поверхность листьев становится сухой. Это делают для того, чтобы погибли споры, не успевшие внедриться в ткань листьев. После этого в помещении создают условия, близкие к тем, какие были перед инокуляцией. На 4—5—6-й день оценивают результаты заражения.

Ценность представляют не только растения, не имеющие никаких признаков поражения, но также характеризующиеся быстрым образованием некрозов и небольшой интенсивностью споруляции.

N. Takase (1968, 1969) также считает возможным оценивать полевую устойчивость при заражении растений в лабораторных условиях не слишком концентрированной суспензией. Если концентрация суспензии высокая, это может сгладить сортовые различия по полевой устойчивости. Т. И. Федотова (1963) и Такасе (1969) пришли к заключению, что существует положительная корреляция между восприимчивостью к фитофторе темновых ростков и листьев. Если в результате инокуляции срезанных темновых ростков слабой суспензией совместимой расы гриба отмечается обильный рост мицелия, это соответствует большей восприимчивости листьев в полевых условиях (Такасе, 1969).

Т. И. Федотова (1963) полагает, что оценку устойчивости по темновым росткам длиной 2—4 см лучше проводить в весенний период. В кюветы с крышками или другие вместилища насыпают слоем в 2—3 см хорошо увлажняемый песок, покрываемый двойным слоем фильтровальной бумаги, в которой стеклянной палочкой прожельевают дырочки и в них вставляют с небольшим наклоном ростки.

На каждый росток наносят с помощью пипетки 2—3 небольшие капли суспензии зооспор. Через 7—10 дней после заражения и пребывания ростков во влажной среде при температуре 17—20° оценивают результаты заражения. Наиболее высокая устойчивость (балл 0) — при полном отсутствии поражения; к устойчивым относят ростки, на которых пятна не выходят за границы инфекционной капли (балл 1); сильно поражаемые (балл 5) — при сплошном поражении ростков и их гибели; баллы 2—4 характеризуют разную степень поражения.

Мы в наших работах применяли также искусственное заражение ростков путем опрыскивания их суспензией конидий и зооспор гриба.

Искусственное заражение листьев в лабораторных условиях можно проводить разными способами. Отделенные от растения доли листа укладывают на увлажненную фильтровальную бумагу, которой покрыты равные по величине отрезки стекла, и помещают во влажную камеру. Лучше фильтровальную бумагу делать гофрированной и укладывать доли листьев таким обра-



Рис. 1. Шкафы для искусственного заражения фитофторой листьев и клубней картофеля.

зом, чтобы они верхней частью располагались на выступах гофрированной поверхности. Это предотвращает их чрезмерное увлажнение и загнивание.

Нами были использованы для заражения листьев небольшие шкафы специальной конструкции (рис. 1). Они состояли из деревянного каркаса и стеклянных стенок. По специальным ползкам в них можно было вдвигать стеклянные полки. Требуемая температура в шкафу поддерживалась с помощью терморегулятора.

Можно для заражения использовать кюветы, накрываемые стеклом. На дно кювета укладывают влажную фильтровальную бумагу. Листья размещают или непосредственно на ней, или (лучше) на капроновой сетке, натянутой на деревянных подставках над фильтровальной бумагой.

В наших опытах мы проводили заражение при температуре 12—15°, а через 3—4 часа после заражения поддерживали температуру 16—18°. При такой температуре более быстро на листьях и клубнях проявляются признаки заражения фитофторой.

Тот или иной биотип фитофторы мы поддерживали в отдельной камере или в чашках Петри путем систематического перезаражения клубней растений. Длительное выращивание фитофторы на клубнях снижает ее вирулентность. В целях избежания возможных случайностей и неконтролируемого снижения вирулентности мы чередовали выращивание фитофторы на клубнях и на листьях того же самого специфического хозяина для данного биотипа.

Способ заражения листьев может быть различным: опрыскивание долей суспензией зооспор с помощью пульверизатора, нанесение капли суспензии на каждую долю. Шапер (1951) считал надежным и быстрым способ заражения листочков путем погружения их в раствор. Мы в наших многолетних исследованиях предпочитали при заражении листьев наносить каплю суспензии на нижнюю поверхность каждой доли листа. При этом можно было, помимо прочего, наблюдать, в какой степени инфекция от мест нанесения распространяется на остальную поверхность доли.

При высокой степени устойчивости на листочке не обнаруживается никаких следов поражения. В некоторых случаях, особенно при заражении путем разбрызгивания пульверизатором, имеется лишь точечное побурение ткани без спороношения. Иногда наблюдаются не точечные, а штриховые некрозы, но также без спороношения гриба. Эти симптомы показывают устойчивость испытываемых растений. К числу устойчивых следует отнести образец и в том случае, если на листочке (клубне) в месте нанесения капли инфекции образовалось бурое пятно, иногда разрастающееся на значительную часть поверхности листочка, но нет спороношения гриба. Гриб не имел благоприятного для себя субстрата и не мог нормально развиваться. Только при наличии спорообразования можно говорить о неустойчивости. В случае сильного поражения почти весь листочек покрыт белым налетом гриба.

Мы применяли следующие обозначения для характеристики степени поражения фитофторой при искусственном заражении: балл 0 — отсутствие каких бы то ни было следов поражения; баллы 1—5 — пятна со спороношением, баллы с буквой б — наличие бурых пятен, но без спороношения (1 и б1 — маленькое пятно, не превышающее размера капли при заражении; 2 и б2 — пятно, занимающее до $\frac{1}{4}$; 3 и б3 — до половины; 4 и б4 — более половины площади листочка; 5 и б5 — пятно, распространяющееся почти на весь листочек).

Между отдельными образцами могут быть значительные различия не только по степени поражения при конечной оценке результатов испытания, но и по характеру проявления заболевания во времени. При одинаковых условиях испытания у одних сортов признаки поражения уже могут проявляться на 3—4-й день, у других — лишь на 7—8-й, а в некоторых случаях и позже. Иногда после появления первичных признаков слабого поражения очень медленно нарастает степень его, и балловая оценка в один срок сравнительно мало отличается от таковой в другой срок. Но бывает, что поражение развивается быстро. Все это свидетельствует о разной степени устойчивости (или поражаемости) испытываемых образцов.

При массовой оценке гибридных сеянцев в процессе селекционной работы с задачей выделения более устойчивых можно

уже при первом просмотре исключать из дальнейшего испытания все те образцы, на листьях которых было отмечено спороношение гриба в той или иной степени.

Заражение листочков можно начать еще до цветения растений и продолжать его до наступления заморозков. При этом в случае испытания сеянцев необходимо нумеровать их, чтобы иметь возможность отмечать те сеянцы, листочки с которых показывали устойчивость к фитофторе при искусственном заражении.

Для заражения надлежит брать доли от листьев средней части куста — примерно от 5—6-го листа, считая вниз от первого соцветия. Самые молодые и самые старые листья могут несколько различаться по устойчивости к фитофторе.

Для ориентировки вначале можно брать лишь по одному листочку от растения. В дальнейшем необходимо повторное заражение тех сеянцев, которые показали устойчивость при первоначальном заражении. При изучении исходного материала мы для точности брали по 10 долей листьев каждого образца.

Описанным способом можно проводить заражение листочков также в чашках Петри.

Для более точных исследований исходного материала, а также отдельных сеянцев, главным образом из числа выделенных в предыдущие годы и выращиваемых на 2-м селекционном питомнике, а также находящихся в предварительном и основном сортоиспытании, мы практиковали способ заражения фитофторой укоренившихся черенков или отводков.

Заражение фитофторой рассады сеянцев и проростков. В целях максимального увеличения масштаба работ по выведению фитофтороустойчивых сортов картофеля при минимальных затратах сил и средств целесообразно начиная с самого раннего этапа селекционного процесса в широких размерах применять искусственное заражение с выбраковкой неустойчивых сеянцев. На это в свое время указывали Мюллер (1925), Штельцнер и Леман (1938) и др.

В ВИР, начиная с 1937 г., практиковали ежегодно высев большого количества семян, полученных от скрещиваний с фитофтороустойчивыми дикими видами, а затем искусственное заражение сеянцев в фазах семядолей и одного-двух настоящих листочков.

В зависимости от имеющихся возможностей сеянцы следует заражать в парниках, посевных ящиках в теплице, в специально оборудованных кабинках, в которых обеспечиваются влажность воздуха, близкая к 100%, и температура 16—18°*.

Предварительное заражение сеянцев на раннем этапе их роста позволяет значительно расширить масштаб селекционной работы на фитофтороустойчивость. При этом способе, особенно

* Такие же условия создавали и при искусственном заражении листьев взрослых растений и клубней.

при заражении вирулентными расами фитофторы, резко сокращается количество растений, высаживаемых в поле. По нашим многолетним данным, в результате искусственного заражения семян популяцией вирулентных биотипов фитофторы уцелело в разные годы 0,62—5% растений. Лишь в последние годы устойчивыми при заражении семян оказывается большее количество растений. Это связано с использованием для посева семян от специально подобранных родителей, проявивших высокую устойчивость при последовательном искусственным заражении семян, листьев взрослых растений и клубней.

По нашим данным, примерно 90% растений, уцелевших при искусственном заражении молодых семян, сохраняли свою устойчивость в естественных условиях и во взрослом состоянии.

Возможно еще большее упрощение методики предварительного заражения семян. О. Д. Белова в 1938 г., а затем К. Свежинский в 1955 г. предложили заражать фитофторой проросшие семена картофеля после появления семядолей. Нами в последние годы также наряду с заражением молодых всходов в парниках был применен метод заражения проростков семян в чашках Петри или в специальных шкафах (А. Я. Камераз и И. И. Киселев, 1966). Прибегать к наиболее жесткой браковке при заражении проросших семян можно лишь при наличии большого количества семян, полученных от скрещиваний с высокоустойчивыми к фитофторе компонентами. При этом целесообразно часть семян данных комбинаций параллельно высевать в парниках и заражать уже всходы семян, а часть семян тех же комбинаций для более всесторонней оценки высевать для выращивания без последующего заражения семян в ранней фазе их роста. К. Свежинский особо подчеркивает большое значение для эффективности заражения этим способом концентрации суспензии. При очень сильной концентрации могут погибнуть и обычно устойчивые семена. Поэтому необходим подбор оптимальной концентрации суспензии, при которой возможен отбор наиболее устойчивых семян — гибридов от скрещиваний с высокоустойчивыми исходными формами.

В наших работах мы проводили массовое заражение проросших гибридных семян в сопоставлении с обычным способом заражения всходов семян. При этом мы не придерживались полностью метода, описанного К. Свежинским, и применяли такую его модификацию, которая представлялась нам более удобной.

Гибридные семена, полученные от многократных повторных скрещиваний мексиканских фитофтороустойчивых видов с различными селекционными сортами, а также от скрещиваний сложных гибридов между собой, высевали на расстоянии $0,8 \times 0,3$ см или в чашки Петри на увлажненную фильтровальную бумагу, или на такую же бумагу на стеклах, устанавливаемых затем в специальные шкафы, в которых поддерживали надлежащую температуру и влажность. Чашки Петри и шкафы ставили в свет-

лом лабораторном помещении. После прорастания семян и при появлении семядолей проводили путем опрыскивания заражение суспензией спорангиев и зооспор.

Заражение всходов сеянцев, проросших семян, листьев взрослых растений и клубней можно вести как отдельными расами, так и популяцией фитофторы, сформировавшейся в местных условиях. Материал для приготовления суспензии брали с клубней или листьев после появления на них пушка фитофторы. Концентрация суспензии обычно 15—20 спорангиев в поле зрения микроскопа при увеличении 120 \times . До нужной концентрации суспензию разводят дистиллированной водой. Суспензия наиболее эффективна после начала выхода зооспор из спорангиев. Сеянцы и проросшие семена удобнее заражать путем опрыскивания растений с помощью пульверизатора. Листья взрослых растений и клубни лучше заражать путем нанесения капли суспензии на поверхность ломтика клубня и на нижнюю поверхность доли листа.

При оптимальных условиях для развития гриба первые признаки заражения проросших семян (в фазе семядолей) появлялись через 1—2 дня. Массовое заражение обычно наступало через 5—6 дней. По истечении 7—8 дней уже полностью выявлялись результаты заражения. Все неустойчивые сеянцы потихоньку оставшиеся в живых сеянцы пинцетом высаживали по одному в небольшие горшки диаметром 10 см, в парниковую землю. В дальнейшем растения нормально развивались. До конца вегетации их можно выращивать в тех же горшках в теплице, или в рассадниках, или высадить как обычную рассаду в поле.

Весной 1966 г. в Пушкинских лабораториях ВИР было заражено в чашках Петри и боксах на стеклянных полках свыше 8 тыс. гибридных семян в фазе семядолей. Примерно половина из них была заражена местной популяцией фитофторы (инфицирующий материал взят с пораженных фитофторой клубней), а другая половина — расой 1.3.4. В первом случае уцелело 13,7%, а во втором — 4,7% от числа проросших семян. В парниках при заражении популяцией фитофторы свыше 30 тыс. сеянцев в фазе 2 настоящих листочков уцелело 16,2% растений. В 1967 г. в фазе семядолей было заражено около 5 тыс. сеянцев популяцией фитофторы и свыше 5 тыс. — расой 1.2.3.4. Уцелело в первом случае 4,4%, а во втором — 3,7% сеянцев по отношению к числу проросших семян. В парниках при заражении свыше 16 тыс. сеянцев популяцией и свыше 14 тыс. сеянцев расой 1.2.3.4 уцелело соответственно 9,2 и 5,2% растений. Таким образом, при искусственном заражении проросших семян происходит более жесткая браковка.

В 1969—1970 гг. искусственное заражение проростков разнообразных межвидовых гибридов проводил наш аспирант И. И. Антонов. Было посеяно около 10 тыс. семян. Примерно половина проростков одних и тех же комбинаций была заражена

расой 1.2.3.4, а другая — пушкинской популяцией. В первом случае в среднем по всем комбинациям уцелело 6,2% (колебания от 1,5 до 66,7%). Раса 1.2.3.4 оказалась вирулентнее популяции, которую составляли расы меньшего спектра поражения. Обращает на себя внимание резкое колебание количества уцелевших проростков в разных комбинациях. Это позволяет для дальнейшей работы отбирать наиболее перспективные из них.

Искусственное заражение семян, особенно проросших семян, позволяет резко увеличить масштабы работы по выведению фитофтороустойчивых сортов картофеля. Заражение проросших семян может быть осуществлено в обычных лабораторных условиях.

Для оценки и отбора наиболее устойчивых семян требуется всего 2—3 недели после посева семян. Данный способ особо жесткой браковки может быть осуществлен по отношению к тем комбинациям гибридов с участием высокоустойчивых родителей, по которым имеется особо большое количество семян.

Определение устойчивости клубней. Устойчивость клубней, так же как и надземных частей растения, может быть обусловлена сверхчувствительностью и относительной или полевой устойчивостью. В многочисленных опытах с 1937 г. мы обычно не наблюдали полного совпадения результатов заражения листьев и клубней.

Те генотипы по фитофтороустойчивости, которыми в настоящее время характеризуют различные сорта картофеля, установлены по результатам искусственного заражения листьев, и они обычно не соответствуют генотипам клубней.

Об отсутствии, как правило, корреляции между сверхчувствительным типом устойчивости ботвы и клубней свидетельствуют данные и других исследователей. По мнению К. В. Попковой (1968), исключение составляет ген R_1 . Наличие его в листьях может предотвратить поражение клубней теми же расами, к которым сверхчувствительна ботва, хотя и в этом случае нет полной корреляции.

По реакции типа сверхчувствительности клубни значительно менее устойчивы, чем листья. При той методике заражения свежесрезанных ломтиков клубней, которую мы применяли, растение, оказавшееся устойчивым к фитофторе по клубню, как правило, было устойчивым и по листу. Случаи, когда растение было устойчивым по клубню и не устойчивым к тем же расам по листу, встречались лишь в виде редкого исключения. Поэтому отбор в течение зимнего периода клубней, дающих реакцию сверхчувствительности к вирулентным расам фитофторы, позволяет выделить формы, наиболее устойчивые и по ботве.

Каждый раз перед заражением все внутренние части шкафа, в том числе выдвижные стеклянные полки, тщательно промывали спиртом. Каждый клубень, предварительно вымытый и просушенный, смачивали спиртом и обжигали на спиртовке. Затем по-

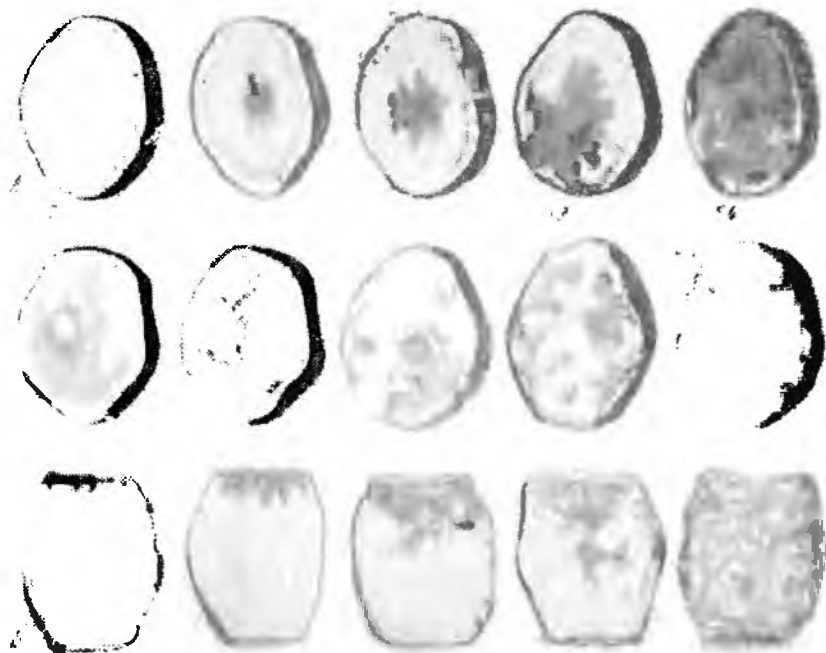


Рис. 2. Схема оценки поражения клубней фитофторозом при искусственном заражении.

А — степень поражения поверхности ломтиков клубней: 0 — нет признаков заражения, *б1—б4* — различная степень побурения ткани без спороношения гриба (устойчивые), *1—5* — различная степень поражения ткани со спороношением гриба (поражаемые); *Б* — различная глубина побурения ткани при заражении целых клубней.

жом по наименьшему диаметру отделяли часть клубня толщиной 1—1,5 см, на которой еще до обжигания клубня проставляли чернильным карандашом номер, одинаковый с номером, на остающейся верхней половине клубня.

Все части клубня в порядке номеров размещали на стеклянной полке и на их поверхность наносили пипеткой каплю суспензии фитофторы. После этого стеклянные полки немедленно вставляли в шкаф. Клубни, зараженные различными по вирулентности биотипами, находились в разных шкафах.

Для оценки степени устойчивости к фитофторе применяли ту же шкалу, что и при искусственном заражении листьев. балл 0 — высшая степень устойчивости к фитофторе, весьма редко встречается при описанном способе заражения клубня; балл с буквой *б* также свидетельствует о значительной степени устойчивости (особенно баллы *б1—б2*), так как при этой оценке на клубнях нет спороношения гриба; клубень хотя и бурет, но гриб не находит нормальных условий для жизнедеятельности (рис. 2).

При этом способе для оценки степени устойчивости имеет значение также время появления первичных результатов заражения и скорость дальнейшего развития болезни на клубне. Помимо осмотра поверхности ломтика клубня, следует учитывать также глубину побурения ткани на разрезе его. Побурение может быть лишь в самом поверхностном слое или распространяться на более или менее значительную глубину в толщу клубня.

Побурение ткани клубня, являющееся, по-видимому, следствием окисления при соединении с дубильными веществами (Meuer, 1940), у поражаемых форм часто протекает менее интенсивно, чем у форм устойчивых. Следует отметить, однако, что судя по тем многолетним наблюдениям, которые мы могли сделать на исключительно разнообразном материале, некрогенная реакция клубней на внедрение паразита может быть различной как у высокоустойчивых, так и у поражаемых форм.

Баллы 1—2 также отмечают известную степень устойчивости клубней. При этой оценке хотя и наблюдается спороношение, но пятно со спорангиеносцами занимает небольшую часть поверхности клубня. Баллы 3—5 свидетельствуют о сильной степени поражения.

Для установления полевой устойчивости клубней следует отмечать их поражаемость в полевых условиях и во время хранения. Кроме того, хорошие результаты дает искусственное заражение путем опрыскивания целых с неповрежденной кожурой клубней суспензией спорангиев и зооспор. Клубни размещают во влажной камере или на торфяной крошке. После опрыскивания их хранят при температуре 15—16° и при высокой влажности. Результаты заражения определяют на 7, 10 и 14-й день. Такой способ оценки хорошо отображает полевую устойчивость клубней. Его с успехом применял в Нидерландах J. C. Mooi (1964, 1965).

Исследования по определению полевой устойчивости клубней провели наши аспиранты М. Я. Оша (Прикульская селекционно-опытная станция) и И. И. Антонов (Пушкинские лаборатории ВИР).

Полевая устойчивость к фитофторе клубней и листьев также часто не совпадает. Большая степень совпадения наблюдается у сортов без R-генов. Так, например, D. H. Larwood (1967) нашел, что те сорта, которые были оценены в поле как очень поражаемые (Дюк оф Йорк, Бинтье, Арран баннер и др.), дали и наибольшее количество пораженных клубней при лабораторных испытаниях. Наоборот, сорта, устойчивые в полевых условиях (Аккерзеген, Зеебургер, Пимпернел и др.), обычно имели малое количество пораженных клубней и наименьшую выраженность ватнивания. Однако в то же время некоторые сорта, как поражаемые в поле (Арран пилот, Кинг Эдвард, Ап-ту-дет), так и более устойчивые (Арран викинг, Мажестик, Форан), не давали

ясного различия. Еще большее несовпадение в устойчивости листьев и клубней можно наблюдать среди форм с разнообразными R-генами.

Устойчивость клубней к фитофторе меняется в зависимости от их возраста. Очень молодые, равно как и старые, клубни при искусственном заражении менее устойчивы (Такасе, 1968).

При подборе исходного материала, а также при выведении наиболее фитофтороустойчивых сортов необходимо стремиться к сочетанию высокой устойчивости листьев, обусловленной сверхчувствительностью к наиболее сложным расам и полевой устойчивостью ко всем расам, с высокой устойчивостью клубней.

Устойчивость клубней имеет очень большое значение в предотвращении эпифитотий. При генотипе г могут перезимовать все расы. При генотипе с наличием R-генов клубня уменьшается количество рас, способных перезимовать на клубнях. Особенно важно, чтобы ранние сорта, высаживаемые в первую очередь, отличались устойчивостью клубней.

ИСХОДНЫЙ МАТЕРИАЛ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ НА ФИТОФТОРОУСТОЙЧИВОСТЬ

Устойчивость диких видов. Для селекции на устойчивость к фитофторозу может быть использован разнообразный исходный материал, прежде всего высокоустойчивые мексиканские дикie виды картофеля. Мексика, несомненно, является центром формирования фитофтороустойчивых видов. Здесь же известно и наибольшее расовое разнообразие возбудителя заболевания гриба *Phytophthora infestans*.

Однако фитофтороустойчивые образцы встречаются и среди некоторых южноамериканских видов картофеля. Селекционеру приходится считаться с полиморфизмом в пределах вида. У некоторых видов наряду с совершенно неустойчивыми (генотип г) могут быть выделены формы с большим разнообразием по генному составу, в том числе с весьма сложным генотипом (например, $R_1R_2R_3R_4$).

Поскольку появляются новые расы фитофторы более широкого спектра поражения, в селекции нельзя ограничиваться созданием сортов, устойчивость которых покоится только на основе сверхчувствительности к тем или иным расам, хотя бы и сложным. Этот признак необходимо сочетать с полевой устойчивостью, не зависящей от рас и определяемой полигенами, которые возможно аккумулировать. При этом, как отмечает Росс (1966), мы встречаемся с полигенной трансгрессией, при которой могут быть получены гибридные формы с большей устойчивостью, чем у родителей. Правда, появление такой трансгрессии в семьях от скрещиваний наблюдается не столь часто.

Сочетание сверхчувствительности к максимальному количеству рас с полевой устойчивостью, не зависящей от расового со-

става, — надежный путь создания практически устойчивых к фитофторозу сортов картофеля.

Исследования коллекции картофеля показывают, что наибольшее количество форм с отчетливо выраженной полевой устойчивостью встречается среди разнообразных диких видов картофеля и межвидовых тибридов. В ВИР И. И. Киселевым (1965—1967) и И. И. Антоновым (1969—1971) было выявлено большое количество образцов диких видов, которые в полевых условиях ни разу не были поражены фитофторозом. У этих образцов были определены генотипы с помощью искусственного заражения их различными расами фитофторы.

Основной исходный материал с полевой устойчивостью к фитофторозу и с различным составом R-генов, обуславливающим сверхчувствительность к соответствующим расам, был выявлен среди следующих диких видов, относящихся к различным сериям (группам).

Североамериканская группа. Подсекция *Arcticum*. Серия *Demissa*: *S. verucosum* — генотипы r, Rx*; *S. semidemissum* — R₁, R₁R₃R₄, R₁R₂R₃R₄, Rx; *S. demissum* — все генотипы, перечисленные в табл. 1, и Rx; *S. hougassii* — r, Rx; *S. brachycarpum* (= *S. iopetalum*) — R₁R₃R₄.

Серия *Longipedicellata*: *S. vallis-mexici* — R₁R₄, R₂R₄; *S. stoloniferum* — r, R₁, R₄, R₁R₂, R₁R₄, R₁R₂R₄, R₁R₃R₄, R₁R₂R₃R₄, Rx; *S. fendleri* — r, R₄, R₁R₂R₃R₄; *S. hjertingii* — r, R₁, R₁R₃R₄, Rx; *S. papita* — R₁R₃R₄, Rx; *S. polytrichon* — r, R₁, R₁R₂, R₁R₂R₃R₄, Rx; *S. nannodes* — R₁R₂R₃R₄.

Серия *Borcalia*: *S. wightianum* — R₁R₂R₄.

Серия *Polyadenia*: *S. polyadenium* — r, R₁R₄, R₁R₂R₄, R₁R₂R₃R₄.

Подсекция *Exinterruptum*. Серия *Pinnatisecta*: *S. jamesii* — r, R₁; *S. pinnatisectum* — r, R₁, R₄, R₁R₄, R₁R₂R₃R₄, Rx; *S. brachystotrichum* — R₂R₄; *S. sambucinum* — R₁R₃R₄, R₁R₂R₃R₄.

Серия *Trifida*: *S. trifidum* — R₁R₂R₄, Rx; *S. michoacanum* — r, R₁R₂R₄, R₁R₃R₄, Rx.

Серия *Cardiophylla*: *S. cardiophyllum* — r, R₄, R₁R₃R₄, R₁R₂R₃R₄, Rx; *S. ehrenbergii* — Rx.

Подсекция *Integrifolium*. Серия *Bulbocastana*: *S. bulbocastanum* — r, R₁R₄, R₁R₃R₄, R₁R₂R₃R₄, Rx.

Серия *Clara*: *S. clarum* — Rx.

Южноамериканская группа. Подсекция *Andinum*. Серия *Transaequatorialia*: *S. vernei* — r, R₄, R₁R₄, R₁R₂R₄, Rx.

Серия *Simpliciora*: *S. microdontum* — r, R₁, R₄, Rx.

Серия *Minutifoliola*: *S. cajamarcense* — r, Rx.

Серия *Piurana*: *S. chiquidenum* — r, R₁R₂R₃R₄, Rx; *S. piuranum* — r, R₁R₄, Rx; *S. huancabambense* — r, R₄, R₁R₂R₃R₄, Rx.

Подсекция *Orientalis*. Серия *Circaeifolia*: *S. capsicibaccatum* — r, R₁R₄.

Следует иметь в виду, что приведенные генотипы установлены по предварительным данным, нуждающимся в уточнении, и далеко не исчерпывают всего возможного разнообразия в пределах того или иного вида, так как часто получены на основе исследования сравнительно небольшого количества образцов, размножаемых клубнями. Для выявления всех возможных ва-

* Условное обозначение неизвестного генотипа; образец не поражен ни одной из испытанных рас, в том числе и расой 1.2.3.4.

риантов следовало бы изучить по каждому виду большее количество образцов и сеянцев ягодообразующих форм. Известно, например, что для определения рас фитофторы проф. Шик лишь в пределах *S. demissum* выделил различные дифференциаторы с генотипами от г до $R_1R_2R_3R_4$ и более сложных. Им же среди *S. stoloniferum* выявлены формы с генотипами R_6 и R_{6+0} и т. д.

При правильном подборе исходных форм и тщательном отборе на каждом этапе селекционного процесса можно и после многократных скрещиваний с *S. tuberosum* выделять гибриды, не уступающие по устойчивости исходным формам.

Наиболее устойчивые гибриды были выделены нами при подборе для скрещиваний исходных форм диких видов, а затем на каждом этапе скрещиваний — гибридов с более сложным генотипом по устойчивости к фитофторе и с ясно выраженной полевой устойчивостью. Широко применяли массовое искусственное заражение.

Устойчивость культурных видов серии *Andigena*. Так называемые примитивные, преимущественно диплоидные культурные виды и многочисленные формы тетраплоидного вида *S. andigenum* в естественных условиях поражаются фитофторой, причем не только высоковирулентными, но и обычными биотипами. При этом, как уже было отмечено выше, первые признаки фитофторы в естественных условиях появляются на примитивных культурных видах. В то же время отдельные образцы *S. tubinii*, *S. stenotomum* характеризуются некоторой степенью «инкубационной устойчивости».

Все многочисленные образцы полиморфного тетраплоидного культурного вида *S. andigenum* поражаются в естественных условиях как обычными, так и более вирулентными биотипами фитофторы. Однако поражение их в массе значительно слабее, чем обычных сортов и чилийских форм *S. tuberosum*. Это связано с тем, что на растениях многих форм *S. andigenum* позже появляются признаки заболевания и медленнее идет развитие болезни, т. е. ряду форм *S. andigenum* присуща полевая устойчивость.

Более высокую устойчивость *S. andigenum* по сравнению с *S. tuberosum* отмечает ряд исследователей, в частности на основании специальных исследований N. W. Simmonds и J. F. Malcolms (1967). N. E. Ramos и J. G. Naranjo (1969) сообщают о выведенных пяти сортах с высокой полевой устойчивостью к фитофторозу. Все они получены на основе использования в скрещиваниях с *S. tuberosum* форм *S. andigenum*: *Papa blanca* и *Jabonilla*.

Полевая устойчивость клубней встречается у форм *S. andigenum* значительно реже, чем листьев. По данным И. И. Антонова (ВИР), при заражении расой 1.2.3.4 целых клубней 240 образцов *S. andigenum* с полевой устойчивостью оказалось 5% образ-



Рис. 3. Растения дикого мексиканского вида *S. demissum* со столами и клубнями.

цов: из Перу — к-1757, к-4616; Боливии — к-4634; Аргентины — к-4100, к-3153 и др.

Поскольку инкубационный период гриба несколько удлиняется на отдельных формах культурного вида *S. andigenum* и некоторых сортах *S. tuberosum*, целесообразно их использовать в качестве компонентов при гибридизации с дикими фитофтороустойчивыми видами.

Использование в селекции диких фитофтороустойчивых видов картофеля. Изучение исходного материала свидетельствует о том, что для селекции на устойчивость к фитофторе необходимо использовать дикие виды картофеля, среди которых могут быть выделены наиболее устойчивые образцы, сочетающие сверхчувствительность к отдельным расам, в том числе широкого спектра поражения, с полевой устойчивостью. Наибольшую практическую ценность при этом представляют мексиканские виды, особенно серий *Demissa* и *Longipedicellata*.

Скращения с видами серии *Demissa*. В настоящее время во всех селекционных учреждениях мира *S. demissum* (рис. 3) наиболее широко вовлечен в межвидовую гибридизацию. Скрещивания этого вида с различными сортами *S. tuberosum*, а также с другими видами были начаты в ВИР в 1928—1929 гг. Их проводили Т. Г. Нестерович, Г. М. Коваленко, Ф. Ф. Сидоров и др. С 1936—1937 г. эта работа в больших масштабах с вовлечением более 200 сортов *S. tuberosum* была развернута нами. Были использованы все имевшиеся в коллекции разновидности *S. demissum* (v. *tlaxpahuacoense*, v. *xitlense*, v. *atrocyaneum*, v. *adpressoacuminatum* и др.). Широкому использованию этого

вида в селекции способствует его легкая скрещиваемость, особенно в качестве материнского растения, с *S. tuberosum*.

В процессе гибридизационной работы были получены многочисленные первые поколения (F_1), а также различной сложности бэккроссы *S. demissum* с разнообразными сортами *S. tuberosum*. Изучалось поведение гибридного потомства во втором, третьем и более высоких поколениях у значительного числа семей, отличававшихся наличием растений, образующих ягоды от естественного самоопыления.

Кроме того, рассмотрено значительное количество семей типа $S. tuberosum \times F_2$ ($S. demissum \times S. tuberosum$) и $S. tuberosum \times B_2$ ($S. demissum \times S. tuberosum$) $\times S. tuberosum^*$ и т. д.

В послевоенные годы работа проводилась нами как в Пушкинских лабораториях, так и в Свердловском филиале ВИР. Некоторые результаты наших исследований были опубликованы (Камераз, 1940, 1947, 1948, 1949, 1959; Камераз и Кобелева, 1951 и др.).

Однократное скрещивание *S. demissum* с *S. tuberosum* не дает возможности получить гибриды непосредственно практического значения. В F_1 резко преобладают морфологические признаки дикого вида. Особенности стебля, форма листа и цветка, характерная фиолетовая окраска цветка, длинные столоны, выбивающиеся на поверхность земли, напоминают габитус *S. demissum*. В то же время гибридизация с *S. tuberosum* явно сказывается на большей мощности куста, увеличении длины стебля, листьев и долей их, размеров венчика и отдельных частей цветка. Урожай в F_1 незначительный, чаще при малом числе клубней в гнезде, плохой их форме и интенсивной окраске.

Несмотря на кажущуюся однородность гибридного потомства от скрещиваний *S. demissum* с разнообразными сортами *S. tuberosum*, уже в F_1 выявляются заметные различия между семьями в зависимости от особенностей сортов *S. tuberosum*, использованных в качестве компонентов при скрещиваниях. Особенности сортов-компонентов в той или иной степени сказываются на габитусе куста, интенсивности окраски стеблей, на количестве клубней, их величине, форме, окраске, урожайности, содержании в клубнях крахмала, белка и т. д.

Для создания хозяйственно ценных гибридных форм необходима дальнейшая селекционная работа. Первостепенное значение при этом приобретает, в частности, правильное применение повторной гибридизации. Разумеется, для этого необходимы отбор в F_1 лучших сеянцев и подбор надлежащих компонентов.

* В дальнейшем изложении бэккросс имеет условное обозначение — В, повторный (двукратный) бэккросс — B^2 , трехкратный бэккросс — B^3 и т. д. Первое поколение бэккросса — B_1 , второе и третье поколения — соответственно B_2 и B_3 .

Фазы развития различных гибридов *S. demissum*. *S. demissum*, так же как и дикие виды серии *Acaulia*, отличается быстрым зацветанием и особенно коротким периодом между появлением всходов и цветением — иногда 8—12 дней. Клубни F_1 *S. demissum* \times *S. tuberosum* иногда в наших условиях дают полные всходы на 17—21-й день после посадки — раньше, чем у сорта Приекульский ранний (22—24-й день). Полное цветение растений некоторых гибридов F_1 иногда наступает уже на 36—40-й день после посадки, в то время как Приекульский ранний цветет на 50—53-й день.

Растения бэккроссов и повторных бэккроссов *S. demissum* по фазам роста и развития представляют большое разнообразие. Некоторая часть гибридов по фазам роста и клубнеобразованию не уступает наиболее скороспелым сортам (*S. tuberosum*). В то же время большая часть гибридов относится к позднеспелым формам. Более медленное или быстрое прохождение растениями бэккроссов фаз роста в значительной степени связано с подбором компонентов *S. tuberosum*. Особое значение при межвидовой гибридизации с дикими видами для получения урожайных, а тем более скороспелых форм имеет подбор для гибридизации ранних сортов *S. tuberosum*.

Урожайность гибридов *S. demissum*. Суммируя данные по урожайности различных групп гибридов *S. demissum* на основе анализа десятков тысяч растений, можно сделать следующие выводы.

В целях получения в семье наибольшего количества урожайных и полноценных по комплексу хозяйственных признаков форм необходима не менее как трехкратная гибридизация *S. demissum* с сортами *S. tuberosum*, т. е. получение повторных бэккроссов (B^2). При дальнейшей гибридизации повторных бэккроссов с *S. tuberosum* могут выщепляться отдельные более урожайные формы, но количество наиболее урожайных гнезд в семье, равно как и средняя урожайность одного гнезда, могут не только не увеличиваться, но даже иногда значительно понизиться. Урожайность B^3 и B^4 будет, по-видимому, меняться уже не столько в зависимости от степени преодоления отрицательных свойств дикого вида, сколько от правильного сочетания с компонентами из *S. tuberosum* и условий среды.

Второе поколение (F_2) всегда, а второе поколение бэккроссов (B_2 , B_2^2) *S. demissum* часто дают более высокую максимальную и среднюю в семье урожайность, чем первое поколение соответствующей группы гибридов.

Таким образом, основным методом выведения высокоурожайных гибридов при использовании дикого вида *S. demissum* является получение повторных бэккроссов. Наряду с этим весьма урожайные гибриды могут быть получены также при использовании вторых поколений бэккроссов разной степени сложности, а также в семьях типа *S. tuberosum* \times (F_2 *S. demissum* \times

× *S. tuberosum*). Семьи более высоких генераций гибридов (B_3 , B_3^2 и т. д.) пригодны в меньшей степени вследствие резкого снижения урожайности и увеличения количества выродившихся растений.

Крахмалистость гибридов *S. demissum*. Из анализов многочисленных растений следует, что крахмалистые гибриды (до 25% и более) могут быть получены уже в F_1 , т. е. на первой ступени межвидовой гибридизации, что является вполне закономерным, если учесть, что *S. demissum* свойственна повышенная крахмалистость. Отдельные формы с повышенным содержанием крахмала в клубнях имеются почти во всех группах семей.

Получение значительного количества высококрахмалистых гибридов при гибридизации с *S. demissum* зависит также от правильного подбора компонентов из *S. tuberosum*, дающих высококрахмалистое потомство, и может быть осуществлено на любом этапе селекционной работы. О подборе сортов из *S. tuberosum*, в частности о сортах-производителях высококрахмалистых форм, см. ниже.

Содержание белка в клубнях гибридов *S. demissum*. Как свидетельствуют многочисленные данные, разнообразные гибриды *S. demissum* могут иметь повышенное содержание белка в клубнях (иногда на 0,5—1% и более) сравнительно со стандартными сортами. Поэтому *S. demissum* наряду с другими видами может быть использован в качестве исходного материала при выведении сортов картофеля с повышенным содержанием белка. Необходим отбор таких гибридных форм, которые сохраняют повышенное содержание белка в отдельные годы, различающиеся по метеорологическим условиям, и в меньшей степени подвержены вырождению.

Гнездо гибридов *S. demissum*. Трудной задачей при межвидовой гибридизации с участием диких видов является преодоление в гибридном потомстве длинных столонов, свойственных дикому картофелю. В F_1 обычно столоны очень длинные, гнездо сильно разбросанное. Выщепления более короткостолонных форм среди F_1 не наблюдается. В F_2 также обычно гнездо некультурное, хотя столоны в основном несколько более короткие, чем в F_1 .

У сеянцев бэккроссов (B) сильно разбросанное гнездо. Преобладающее большинство семей обычно не имеет гнезд типа культурных. Лишь при повторных скрещиваниях с *S. tuberosum* представляется возможным отобрать растения с более культурным гнездом.

Клубни гибридов *S. demissum*. В F_1 клубни чаще невыравненные, глубокоглазковые, сильно пигментированные. Влияние сорта и на этой ступени сказывается на всех хозяйственных признаках, в том числе на форме, глубине глазков и пигментации клубней, которые более благоприятны при включе-

нии в комбинацию, например, таких компонентов, как сорта Катадин, Эрлийн и др. Однако влияние компонентов не таково, чтобы существенно изменить резко отрицательный в хозяйственном отношении комплекс признаков, свойственный гибридам в F_1 .

Среди повторных бэккроссов при соответствующем сочетании компонентов уже возможно отобрать относительно большое количество сеянцев с благоприятной формой и окраской клубней, сочетающих эти качества с комплексом других хозяйственно ценных признаков.

Вкус клубней. Почти всем диким видам, в том числе всем формам *S. demissum*, свойствен плохой, горький вкус клубней. В F_1 и F_2 при однократном скрещивании с *S. tuberosum* также в значительной мере преобладают плохие вкусовые качества клубней гибридного потомства.

При повторном скрещивании с *S. tuberosum* среди бэккроссов (В) значительно возрастает количество сеянцев с хорошим вкусом клубней. Сеянцы с горькими клубнями встречаются сравнительно редко. В повторных бэккроссах с *S. tuberosum* горькие клубни встречаются еще более редко; вкусовые качества клубней в массе значительно улучшаются; отдельные растения имеют клубни очень хорошего вкуса. При дальнейшей гибридизации с надлежащими компонентами из *S. tuberosum* вкусовые качества для массы растений могут быть улучшены в еще большей степени.

Анализ большого количества материалов исключает сомнения в возможности при надлежащем сочетании компонентов с участием *S. demissum* получать гибриды с хорошими вкусовыми качествами клубней. Об этом же свидетельствует наличие в мировом сорimente значительного числа сортов — производных *S. demissum*, в том числе районированных в нашей стране.

Фитофтороустойчивость гибридов *S. demissum*. Гибриды от скрещивания *S. demissum* ($2n=72$) с *S. tuberosum* ($2n=48$) имеют 60 хромосом: 36 от *S. demissum* и 24 от *S. tuberosum*. При повторных скрещиваниях с *S. tuberosum* обычно получают гибриды с 48 хромосомами. Это означает исключение 12 хромосом *S. demissum*, а с ними — и некоторых генов, в том числе, возможно, R-генов, определяющих устойчивость к различным расам фитофторы. При самоопылении также имеет место частичная элиминация хромосом. В гибридах F_2 содержится 50—60 хромосом, а в гибридах F_3 — 48—60 хромосом (И. М. Яшина, 1970).

Изучение рядом исследователей потомства от скрещиваний 48-хромосомных форм, обладающих различными R-генами, показывает, что в большинстве случаев наблюдается хорошая согласованность между полученным и теоретически ожидаемым отношением R:r. В отдельных комбинациях вследствие самых разнообразных причин это отношение может иногда нарушаться.

В зависимости от генетической структуры скрещиваемых пар в гибридном потомстве могут наблюдаться различные соотношения R : r и выщепляться формы с разными генотипами. Как уже отмечалось выше (стр. 49), количество гибридов, сверхчувствительных к наиболее вирулентным расам фитофторы, возрастает при использовании исходных форм с более сложным генотипом, несущих R-гены в состоянии дуплекса или триплекса, а еще лучше квадриплекса.

При комбинировании сверхчувствительности с полевой устойчивостью, что вполне осуществимо, в частности, при использовании *S. demissum* и его производных, равно как и других мексиканских фитофтороустойчивых видов, обеспечивается высокая практическая устойчивость создаваемых межвидовых гибридов.

Наибольшее количество фитофтороустойчивых как в полевых условиях, так и при искусственном заражении гибридных форм выявляется в F_1 (*S. demissum* \times *S. tuberosum*).

При повторной гибридизации с *S. tuberosum* значительно снижается количество фитофтороустойчивых форм. При дальнейших скрещиваниях у более сложных гибридов их устойчивость будет зависеть не только от количества повторных скрещиваний с *S. tuberosum*, но и от того, в какой степени были устойчивы исходные гибридные формы.

Имеет большое значение и то, что после появления новых биотипов фитофторы многие сложные гибриды от повторных скрещиваний *S. demissum* с разными сортами *S. tuberosum* сохраняют высокую степень устойчивости в полевых условиях.

В течение всех лет наблюдений высокая степень устойчивости в полевых условиях многих межвидовых гибридов, наблюдавшаяся до конца вегетационного периода, особо контрастировала с сильной поражаемостью стандартных сортов уже к середине августа.

«Инкубационная устойчивость» проявляется, как это было отмечено нами ранее, также при искусственном заражении листьев и клубней гибридов.

Многочисленные наблюдения показывают, что и после появления высоковирулентных рас гриба тщательный подбор на каждом этапе гибридизационной работы наиболее устойчивых компонентов в соответствии с изложенными выше принципами позволяет получить в отдельных комбинациях высокий процент сеянцев, характеризующихся, помимо полевой устойчивости, также сверхчувствительностью к различным расам фитофторы. Многие сложные гибриды по степени фитофтороустойчивости не уступают исходным формам диких видов.

В скрещиваниях с *S. demissum* и другими дикими видами целесообразно, помимо *S. tuberosum*, вовлечь также и формы *S. andigenum*. Исключительно высокая фертильность почти всех форм *S. andigenum* значительно увеличивает их ценность в селекционной работе при использовании в первую очередь в каче-

стве опылителей. Это позволяет увеличить набор возможных компонентов-опылителей, которых обычно недостаточно среди сортов *S. tuberosum*. Кроме того, включение в комбинацию высокофертильных форм сильно сказывается на увеличении фертильности гибридного потомства. Это имеет большое значение для получения более высоких генераций гибридов, что создает существенную предпосылку для расширения масштаба селекционной работы.

Наличие у ряда форм *S. andigenum* так называемой «инкубационной устойчивости» к фитофторозу, устойчивости к картофельной нематодe, некоторым вирулентным расам рака и других ценных признаков повышает их значение в селекционной работе. При этом следует иметь в виду, что формы *S. andigenum*, культивируемые туземным населением Латинской Америки, по комплексу хозяйственных признаков обычно значительно уступают селекционным сортам *S. tuberosum*. Нередко образцам *S. andigenum* свойственны плохая форма и сильная пигментация клубней, длинные столоны, невыравненное гнездо и др. Кроме того, в условиях длинного дня наших широт большинство форм *S. andigenum* характеризуется позднеспелостью и плохим клубнеобразованием. Поэтому исключается возможность (для создания полноценных фитофтороустойчивых гибридов) скрещивания *S. demissum* или других диких видов с одними формами *S. andigenum* без участия *S. tuberosum*. Во всех случаях межвидовой гибридизации *S. tuberosum* является обязательным компонентом для создания полноценных в хозяйственном отношении гибридов.

Замена в сложных гибридах одного скрещивания с *S. tuberosum* скрещиванием с *S. andigenum* показывает, что включение в сочетание некоторых форм *S. andigenum* иногда увеличивает среднюю урожайность растения в семье. В разные годы некоторые трехвидовые гибриды с участием, например, таких форм *S. andigenum*, как *v. bolivianum*, *v. quechuanum*, *v. longibaccatum* и др., дали высокую урожайность. Иногда при этом возрастает и количество сеянцев в семье с более крупными клубнями.

Скрещивания гибридов S. demissum между собой. Изучение большого количества сложных гибридов этого типа, преимущественно от скрещиваний бэккроссов и повторных бэккроссов, показывает, что в потомстве подобных гибридов значительно возросло количество растений, более устойчивых к фитофторозу. Однако это имело место только при тщательном подборе для скрещиваний наиболее устойчивых к вирулентным биотипам компонентов — гибридов *S. demissum*.

В семьях от скрещиваний гибридов *S. demissum* между собой несколько осложнен отбор форм, полноценных по комплексу хозяйственных признаков. Часто в таких семьях наблюдается пониженная урожайность по сравнению с обычными бэккроссами *S. demissum*. Гнездо часто с длинными столонами, с не-

выравненными клубнями, высоким процентом мелких клубней. Нередко форма клубня шекультурная, глубокоглазковая. Большинство гибридов позднеспелые.

Несмотря на некоторые трудности при выделении из гибридов этого типа полноценных в хозяйственном отношении форм, при наиболее тщательном и правильном подборе исходных гибридов *S. demissum* при их скрещивании между собой могут быть достигнуты положительные результаты.

Каждый из исходных гибридов должен характеризоваться максимумом положительных и минимумом отрицательных свойств. В частности, исходные гибриды должны отличаться компактным гнездом, клубнями хорошей формы, неокрашенными или слабо окрашенными, устойчивостью к фитофторе и раку и другими ценными признаками. При этом предварительно следует проверить наследуемость этих признаков в сеянцах от самоопыления.

Особое значение приобретает изыскание методов нарушения сопряженности полевой устойчивости и относительной позднеспелости. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что это может быть достигнуто, в частности, при скрещивании между собой и самоопылении бэжкроссов и повторных бэжкроссов, а также при последующей гибридизации их с ранними сортами *S. tuberosum*.

Этот путь перекомбинации генов может быть использован для достижения многих селекционных задач и в том числе высокой фитофтороустойчивости. Так, высокоустойчивые к фитофторе мексиканские сорта были получены следующим образом: Анита — $B_2[(DT^5 \times DT^5) \times T]^*$; Бертита и Кончита — $B_2[(DT^3 \times DT^5) \times DT^2]$; Дорита и Эленита — $B_2[(DT^3 \times DT^3) \times DT^4] \times T$; Эрендира — $(DT^? \times DT^?) \times T$; Грета — $DT^? \times$ Аквила (Н. J. Тохорейс, 1964).

Все сказанное здесь относится и к скрещиваниям сложных гибридов *S. demissum* с гибридами многих других диких видов картофеля. В последнем случае также могут быть получены весьма фитофтороустойчивые сложные многовидовые гибриды, нередко характеризующиеся наряду с фитофтороустойчивостью многими другими ценными признаками (табл. 2).

Гибридизация с другими видами серии *Demissa*. Пока с участием других гексаплоидных видов этой серии — *S. brachycarpum*, *S. guerreroense*, *S. hougasii* и *S. iopetalum* — не получено в отличие от *S. demissum* полноценных сортов картофеля. В то же время от скрещиваний с этими видами имеются гибриды (см. приложение 1).

Скрещивания с пентаплоидным видом *S. semidemissum*. В отличие от *S. demissum* он характеризуется мужской стерильностью. Поэтому для скрещиваний возможно ис-

* DT — гибрид *S. demissum* \times *S. tuberosum*; цифры — количество повторных скрещиваний с *S. tuberosum*.

**Устойчивость к фитофторе семян сложнх межвидовых гибридов картофеля
в естественных условиях**

(Пушкинские лаборатории ВИР, 1965—1967 гг.)

Виды, участвовавшие в происхождении гибридов	Общее количество семян за 3 года испытания	Количество семян, не пораженных фитофторой в разные годы (%)
demissum, tuberosum	1942	29—52,5
demissum, stoloniferum, tuberosum	746	6,4—23,5
demissum, stoloniferum, chacoense, tuberosum	250	7—28
demissum, stoloniferum, rybinii, bukasovii, tuberosum	615	16—33
demissum, stoloniferum, catarthrum, tuberosum	306	10
demissum, vallis mexici, tuberosum	134	82
demissum, vallis mexici, rybinii, bukasovii, tuberosum	313	19
demissum, infundibuliforme, tuberosum	339	3,9—39,5
stoloniferum, tuberosum	2943	38,6—44,3
stoloniferum, acaule, tuberosum	595	32
stoloniferum, rybinii, bukasovii, tuberosum	159	42
vallismexici, vernei, tuberosum*	621	40,2—51,3
chacoense, acaule, tuberosum*	327	9
chacoense, microdontum, tuberosum	610	9
molinae, catarthrum, vernei, tuberosum	303	33—48
canareense, tuberosum*	1378	32,3—47,2
vernei, tuberosum	219	13,2
virgultorum, papita, tuberosum	351	13,6
depexum, tuberosum*	435	9,5
semidemissum, tuberosum	121	28
brachycarpum, tuberosum	224	26—50
michoacanum, tuberosum	128	14

* Использованные сорта *S. tuberosum* являлись фитофтороустойчивыми гибридами *S. demissum*.

пользование этого вида лишь в качестве материнского растения. Известны его гибриды с *S. demissum* и *S. tuberosum*.

S. semidemissum ($2n=60$), по предположению С. М. Букасова и С. В. Юзепчука, возможно, является естественным гибридом между гексаплоидом *S. demissum* и тетраплоидом *S. stoloniferum*. Мы провели значительное число реципрокных скрещиваний между этими видами. Получено некоторое количество гибридных семян. Чаще гибриды ближе к *S. demissum*. Некоторые растения имеют промежуточный габитус между этими видами. Согласно цитологическому анализу гибридные растения с ясно выраженными и сравнительно длинными (в отличие от *S. demissum*) междоузлиями имели 60 хромосом. Их габитус был ближе к *S. stoloniferum*.

Среди семян гибридов *S. semidemissum* × *S. demissum* многие характеризуются высокой степенью фитофтороустойчи-

вости, а также морозостойкостью. Им присущи все те отрицательные качества диких видов, о которых было упомянуто выше. *S. semidemissum* с большим трудом скрещивается с *S. tuberosum*. Нами были получены ягоды в результате скрещивания с различными сортами (Консул, Сеянец Кранца, Штеркерагис, Юбель, Зикинген и др.). Количество семян в ягоде колебалось от 6 до 15.

S. semidemissum широко вовлечен в гибридизацию в НИИКС А. С. Филипповым и др. При повторных скрещиваниях с *S. tuberosum* в НИИКС было получено значительное количество фитотроустойчивых хозяйственно ценных гибридов (М. Ф. Черникова, 1967).

Скрещивание с диким диплоидным видом *S. verrucosum*. В пределах вида имеются формы, обладающие R-генами и полевой устойчивостью к фитотрозу. *S. verrucosum* был вовлечен в скрещивания как в качестве исходной диплоидной, так и искусственно полученной полиплоидной формы.

Многие исследователи считают, что целесообразно путем предварительного скрещивания между собой разнохромосомных видов создать гибриды, имеющие число хромосом, одинаковое с *S. tuberosum*. Исходя из этих соображений, гексаплоид *S. demissum* скрещивают с диплоидными видами *S. verrucosum*, *S. rubripilii* и др. Это дает возможность получить тетраплоидные гибриды.

По мнению многих авторов, такой генетически сбалансированный гибрид с 48 хромосомами не даст осложнений при прямых и обратных скрещиваниях с *S. tuberosum*, как, например, гибриды $S. demissum \times S. tuberosum$ ($2n=60$) или $S. verrucosum \times S. tuberosum$ ($2n=36$). Кстати, скрещивание между последними двумя видами очень редко удавалось.

При скрещиваниях $S. demissum \times S. verrucosum$, несмотря на их сравнительно значительное количество, получено мало ягод. Растения F_1 таких гибридов в дальнейшем легко скрещивались с *S. tuberosum*. При этом ягодообразование составило в среднем 41,2% (Рудорф и Шапер, 1951). Расщепление было очень пестрое, причем у одной группы гибридов преобладали признаки *S. demissum*, а у другой — *S. verrucosum*. Гибриды ($S. demissum \times S. verrucosum$) $\times S. tuberosum$ по урожайности превосходили семьи F_1 $S. demissum \times S. tuberosum$. При повторных скрещиваниях отобранных клонов F_1 тройных гибридов с *S. tuberosum* значительно возросла урожайность растений гибридных семей. Один клон ($S. demissum$ v. *flaxrehualcoense* $\times S. verrucosum$) $\times S. tuberosum$ был скрещен с гибридом $S. tuberosum \times S. andigenum$, при этом ягодообразование было 48,4%.

Урожай клубней некоторых гибридов доходил до 1,5 кг с одного растения, крахмалистость — до 17,8%. По времени созревания гибриды относились к разным группам — от ранних до

поздних, с преобладанием среднепоздних. Ряд сложных гибридов характеризовался высокой степенью полевой устойчивости. Гибриды этого типа менее поражались макроспориозом, чем двухвидовые гибриды *S. demissum* с *S. tuberosum*. Все это позволяет полагать, что наряду с гибридами *S. demissum*, полученными от скрещиваний его с одним или двумя культурными видами (*S. tuberosum* или *S. tuberosum* и *S. andigenum*), в селекционной практике могут быть также использованы сложные гибриды с участием не одного, а двух видов серии *Demissa*, в данном случае *S. demissum* и *S. verrucosum*, предварительно скрещенных между собой.

Гибридизация с видами серии Longipedicellata. В пределах данной серии известны разнообразные фитофтороустойчивые виды, из которых один (*S. vallis mexici*) триплоид, а остальные — тетраплоиды.

Наши при выведении фитофтороустойчивых сортов наиболее широко был использован полиплоид ($2n = 72$) *S. vallis mexici*, с участием которого был выведен сорт Пушкинский.

Большое количество гибридов разной степени сложности получено также при скрещивании с тетраплоидными и полиплоидными формами *S. stoloniferum*, *S. polytrichon* и др.

Результаты гибридизации с видами данной серии освещены в главе IX.

Наблюдения за поведением разнообразных гибридов *S. stoloniferum* в полевых условиях под Ленинградом при сильном распространении вирулентных биотипов фитотфоры свидетельствуют о том, что можно выделить значительное количество гибридных форм, практически не поражающихся фитофторозом в полевых условиях. Многие гибриды оказались также устойчивыми при искусственном заражении листьев различными расами триба. При искусственном заражении ломтиков клубней гибриды *S. stoloniferum* чаще бывают в массе менее устойчивыми, чем гибриды *S. demissum*. Это не исключает, однако, возможность выделения некоторого количества гибридов *S. stoloniferum* с хорошей устойчивостью к фитофторозу не только листьев, но и клубней.

В бэккроссах, а тем более в повторных бэккроссах гибриды нередко отличаются урожайностью, близкой к стандартам или превосходящей ее, удовлетворительным и хорошим вкусом клубней, повышенной крахмалистостью при сохранении у ряда растений практической устойчивости к фитофторозу. Некоторые наши гибриды *S. stoloniferum* по устойчивости выделились при испытании на Сахалине и в Хабаровском крае.

Известные трудности в большей степени, чем при гибридизации с *S. demissum*, представляет создание у гибридов компактного гнезда. В значительной мере осложняет селекционный процесс также подверженность многих гибридов *S. stoloniferum* вирусному заболеванию — скручиванию листьев. В то же время

устойчивость некоторых гибридов к вирусам Y и A значительно повышает значение *S. stoloniferum* для селекции.

Необходимо более широкое вовлечение в гибридизацию максимального количества специально отобранных по устойчивости образцов *S. stoloniferum*, что возможно на основе комплексного применения всех известных методов преодоления нескрещиваемости, в том числе путем предварительного создания полиплоидных форм.

Наличие устойчивости к фитофторозу, а также к некоторым вирусам других видов серии делает настоятельно необходимым вовлечение их в гибридизацию с целью установления возможности и перспективности использования в селекционной работе.

Скрещивание между видами серий Demissa и Longipedicellata и их гибридами. При этом скрещивании ставят задачу — обогатить наследственную основу сложного гибрида. Природа устойчивости к фитофторозу различных видов, тем более далеких один от другого, относящихся к разным сериям, может быть различной. Предварительная гибридизация между собой диких устойчивых видов или их гибридов предположительно рассматривается как одна из возможностей повышения устойчивости сложного гибрида к различным расам фитофторы. Помимо этого, в ряде случаев предварительное скрещивание диких видов между собой имеет большое значение для преодоления их нескрещиваемости, в частности с *S. tuberosum*.

При скрещивании разной степени сложности гибридов *S. demissum* с гибридами *S. stoloniferum* или *S. vallis mexici*, предварительно отобранных по устойчивости к фитофторозу, в потомстве было значительное количество форм, устойчивых к фитофторе, обладающих различными R-генами и характеризующихся полевой устойчивостью. Многие гибриды устойчивы к фитофторе и раку сочетали с другими хозяйственно ценными признаками, в том числе с урожайностью и повышенным содержанием крахмала.

Гибридизация с фитофтороустойчивыми диплоидными видами серий Polyadenia, Pinnatisecta, Trifida, Cardiophylla, Bulbocastana, Clara. Виды, входящие в каждую из этих серий, занимают совершенно обособленное систематическое положение. Филогенетически они весьма отдалены от всех видов остальных серий и, в частности, от *S. tuberosum*. Вовлечение их в гибридизацию представляет большие трудности. Пока от скрещивания с видами этих серий нет практически ценных результатов, что, однако, не исключает необходимости продолжать работу с ними. Результаты гибридизации с этими видами изложены в главе IX.

Гибридизация с дикими фитофтороустойчивыми диплоидными видами южноамериканских серий. Мексиканские дикие виды — основной источник исходного материала для селекции на устойчивость к фитофторозу. Однако и среди некоторых южноамериканских видов также встречаются образцы, харак-

теризующиеся высокой фитотфтороустойчивостью. Необходимо испытывать их с тем, чтобы выяснить, в какой степени они пригодны в практической селекционной работе.

S. capsicibaccatum (серия *Circaeifolia*) мало использован в скрещиваниях.

В серии *Transaequatorialia* значительный интерес представляет *S. vernei*, а в серии *Simpliciorga* — *S. microdontum*. Оба они содержат образцы, высокоустойчивые к различным расам фитотфтор и характеризующиеся полевой устойчивостью к ней. *S. vernei*, кроме того, отличается высокой устойчивостью к картофельной нематод и морозостойкостью. Среди *S. microdontum* также встречаются отдельные образцы устойчивые к картофельной нематод. Некоторые образцы отличаются сверхчувствительностью к вирусу Y. Оба вида с трудом, но вовлекаются в гибридизацию.

В некоторых сложных комбинациях с участием *S. vernei* иногда значительное количество растений не поражалось фитотфторой в полевых условиях и характеризовалось сверхчувствительностью к вирулентным расам триба. Так, например, по данным нашего аспиранта Л. Г. Чадаевой, в 1971 г. в семье c1-102 комбинации [(*S. vernei* × смесь пыльцы) × Аренза] × Франциска 16,6% семян не были поражены в поле фитотфторозом, а 50,2% имели слабую степень поражения (баллы 1—2). Большинству растений был присущ генотип г, но некоторым сеянцам генотип $R_1R_3R_4$. В семье c1-105 той же комбинации в поле 61,5% семян не поразились, а 34,6% слабо поразились фитотфторой; с генотипом $R_1R_3R_4$ оказался ряд растений. В семье c1-103 — [(*S. vernei* × смесь пыльцы) × Аренза] × Памир в поле без признаков поражения отмечено 78,5%, а со слабыми признаками поражения — 21,5% растений.

У 7 растений из числа непораженных были установлены генотипы: R_2R_4 (1 растение), $R_1R_3R_4$ (2), $R_1R_2R_3R_4$ (4). В семье c1-88 комбинации {*S. andigenum* × [Ульстер мальта, × (*S. catarthrum* × *S. molinae*)] × (*S. vernei* × смесь пыльцы)} × Амзель не поразились в поле 54,5%, слабо поразились 24,3% сеянцев. У части непораженных были определены генотипы (в скобках число растений): г (7), R_4 (1), R_2R_4 (1), $R_1R_3R_4$ (6), $R_1R_2R_3R_4$ (6). В семье c1-90 — {Антъе × [(*S. catarthrum* × *S. molinae*) × (*S. vernei* × смесь пыльцы)] × Аренза 28,6% сеянцев не поразились, а 71,4% слабо поразились фитотфторозом в поле. Помимо растений с генотипом г были выявлены сеянцы с генотипами $R_1R_2R_4$ (1) и $R_1R_2R_3R_4$ (1). Разумеется, одногодичные данные по определению генотипов не могут считаться окончательными. В то же время, несомненно, что значительное количество сеянцев, упомянутых и многих других комбинаций, не поразились фитотфторой в поле, а при искусственном заражении различными расами гриба характеризовались сложными генотипами.

S. sajamarcense (серия *Minutifoliola*) трудно вовлекается в гибридизацию с другими видами. Пока известно лишь небольшое число гибридов.

В селекции на фитофтороустойчивость, возможно, следует использовать также два вида из серии *Piurana*—*S. huancabambense* и *S. chiquidenim*, которые однако весьма трудно вовлечь в гибридизацию. Имеется упоминание лишь о немногих гибридах. По-видимому, из всех фитофтороустойчивых южноамериканских видов пока наибольшее значение имеет *S. vernei*.

Устойчивость к фитофторе современных селекционных сортов картофеля. Интенсивная селекционная работа во многих странах мира увенчалась созданием большого количества разнообразных сортов картофеля. Подавляющее большинство их характеризуется генотипом *t*, т. е. не имеет *R*-генов, определяющих сверхчувствительность к тем или иным расам фитофторы.

Широкое использование в селекции дикого мексиканского вида *S. demissum* повлекло за собой выведение многочисленных сортов—межвидовых гибридов с наличием *R*-генов. Наибольшее количество их обладает геном *R₁*. Данные о генотипах различных сортов картофеля содержатся в работах ряда исследователей (*R. Schick, K. H. Möller, M. Haussdörfer, E. Schick, 1958; С. М. Букасов, А. Я. Камераз, 1959; И. М. Яшина, К. В. Попкова, 1966; К. Попкова, А. Борисенюк, 1968; J. Zadina, 1970*). Большие исследования в этом направлении проведены в ВИР И. И. Киселевым в 1965—1967 гг. и И. И. Антоновым в 1969—1971 гг.

Сорта с генотипами: *R₁*—Августа, Агрономический, Аквила *, Амила *, Амцилла *, Апта *, Ашворт, Балтик, Белла, Бенедикта *, Бомба, Бона, Бренирагис, Верта, Винта, Висла, Виргиль, Влава, Вулкан, Вышеборске *, Галло, Гари, Гленмеер, Голаф, Голубоцветка *, Грета, Гудрун, Гюльцов 633, Делос, Детскосельский, Дроссель, Ева *, Занднудель, Ижера, Камераз № 1, 2, 3, Кансо, Карла, Кастор, Кеннебек, Кесвик, Коллектив, Корнелия *, Кортланд, Крэйгс боунти, Крэйгс снов уайт, Лама, Лори, Луна, Любимец, Марго, Маритта *, Мейзе, Ментор, Мерримак, Моника, Московский, Мэдисон, Нидерарнбахер Якоби *, Нова, Нова Гута, Норма, Оберарнбахер адельхейд, Ода, Орион, Паво, Пальма, Пантер, Петра, Петровский, Плимф, Плезид, Поммернботе, Поэт, Пунго, Разваристый, Рейнхорт, Ривал, Риеке, Робуста, Роза, Розита, Розеваль, Рубин, Рута, Сако, Самоковский, Санита, Сеянец 233 (столовый), Сеянец 156 (Надежда), Сноудрифт, Стендский белый *, Суэвия, Тава, Татранка, Тедриа, Темпо, Техо, Тиеса, Тревор, Уникат (по другим данным, *R₄*), Уртика, У-си-янь-юй, Уте, Фальке *, Филлмор, Фина, Финк, Фита, Фитофтороустойчивый, Флиск, Форелле, Фортуна, Фрюнудель *, Фунди, Ханты-мансийский, Харфорд, Херкула *, Хессенкроне, Хорза, Цейсиг, Ченанго, Чероки, Шпац, Шпербер, Штар, Штиглин, Эверест *, Электр, Эмпайр, Эрджанна, Эрика, Эссекс, Эшилль; *R₂*—Веселовский 2-4; *R₃*—Амбассадер, Вертифолия * (по другим данным, *R₁R₃* и *R₃R₄*), Делос, Коммандер, Патронес, Пентланд эйс, Регент, Сафир; *R₄*—Блэк 1563, Гибрид Кнаппе В 5018-2 *, Изстадес, Изола, Лошицкий, Столовый 19, Уникат (по другим данным, *R₁*); *R₁R₃*—Анко, Вулкан *, Реаал, Ремона, Роткельхен *, Спартан *, Сусанна * (по другим дан-

* Сорта, характеризующиеся высокой полевой устойчивостью к фитофторе.

ным, R₃R₄), Трембита *; R₁R₄ — Виргиния *, Йыгева тальвик, Мюнхенбергские гибриды — 40654/15 * и 40663/21 *, Олев *; R₂R₄ — Красноуфимский, Lū 56. 134/29, Lū 56. 134/30; R₃R₄ — Вертифолия * (по другим данным, R₁R₃), Лава, Lū 56. 132/18, Lū 56. 132/30, Уральский *, Эпока *; R₁R₃R₄ — Lū 56. 331/21, Lū 57. 333/2; R₁₀ — Мульта.

Высокоустойчивы к фитофторозу новые сорта, выведенные в Мексике, обычно с участием *S. demissum*, местных форм *S. andigenum* и *S. tuberosum*: Атцимба, Анита, Грета, Сангема, Флорита, Эленита, Монтсама, Хуанита (К. З. Будин, 1969).

По данным И. И. Антонова (Пушкинские лаборатории ВИР), на основании двухлетних опытов (1969—1970) по искусственному заражению целых клубней селекционных сортов расой 1.2.3.4 были получены следующие результаты. Из 117 испытанных сортов 20,5% не поразились фитофторой.

К числу этих сортов относились: Али, Антье, Апта, Борка, Виктор, Влтава, Вышеборске, Габриела, Грата, Дареза, Даттура, Коммандер, Каптан, Котнов, Ректор, Темп, Туния, Флорита, Фомбола, Хильда, Шпербер, Эрдманна, МР1 52.375/9 и др.

У сортов, клубни которых в той или иной степени поражались фитофторой, отмечалась различная глубина проникновения грибкицы: на 0,1—0,2 см (Лаверта, Олимпия, Пантер, Сусанна и др.); на 0,2—0,4 см (Атцимба, Белогорский, Веселовский 2-4, Кандидат, Капелла, Кончита, Красноуфимский, Левониха, Ора, Разваристый, Флора и др.); на 0,4—0,6 см (Бенедикта, Кармен, Ленино, Маритта, Столовый 19, Уральский и др.); на 0,6—0,8 см (Вудстер, Эверест, Эпока и др.); на 0,8—1 см (Амбассадер, Бекра, Эленита и др.); на 1—1,3 см (Аренза, Норма, Огонек и др.); на 1,3—1,6 см (Бертита, Сафир, Сулев и др.); до 2,5 см (Анцилла, Дорита, Лошицкий, Нова Гута и др.). У некоторых сортов (Вертифолия, Кусарчайский, Спартан, Юрани и др.) грибкица пронизывала весь клубень.

Я. Я. Сарв (Йыгеваская селекционно-опытная станция) на основании заражения клубней шестью местными изолятами гриба считал относительно менее поражаемыми сорта: Анко, Атцимба, Грета, Делос, Дорита, Ева, Карла, Ректор, Роткельхен, Форте, Хейко, Эрендира.

Устойчивость к фитофторе сложных межвидовых гибридов. Несмотря на распространение вирулентных рас, фитофтороустойчивые гибриды с комплексом хозяйственно ценных признаков, свойственных селекционным сортам, были выделены из разнообразных гибридных комбинаций, иногда весьма сложных. Большинство таких гибридов было создано с участием *S. demissum*. Иногда в гибридных комбинациях участвовали также другие дикие виды. Во многих случаях были использованы не только первые, но и вторые—пятые (В₂—В₅) поколения сложных гибридов. Чаще при включении в комбинации двух или нескольких диких видов каждый из них неоднократно скрещивался с сор-

тами *S. tuberosum*, а затем полученные гибриды, отобранные по комплексу признаков, — между собой.

Многие семьи таких гибридов уже в сеянцах характеризовались большим количеством растений, обладающих полевой устойчивостью (табл. 2). Полевая устойчивость сохранялась и в клубневых репродукциях.

При заражении листьев растений набором различных рас было установлено наличие у сложных гибридов разнообразных генотипов. Так, например, по данным И. И. Антонова (ВИР) за 1969—1971 гг., среди исследованных 274 межвидовых гибридных комбинаций с участием видов *S. demissum*, *S. tuberosum*; *S. stoloniferum*, *S. tuberosum*; *S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. tuberosum*; *S. demissum*, *S. vallis mexici*, *S. tuberosum*; *S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. vallis mexici*, *S. tuberosum*; *S. stoloniferum*, *S. vernei*, *S. tuberosum*; *S. vallis mexici*, *S. vernei*, *S. tuberosum* и других, помимо генотипа R_1 (большинство), многие оказались с генотипами $R_1R_2R_3R_4$, $R_1R_3R_4$, R_2R_4 и др. 141 гибрид не поразили расой 1.3.4.

Из 137 сложных межвидовых гибридов, в которых определяли полевую устойчивость путем заражения целых клубней расой 1.2.3.4, оказалось 22,6% устойчивых. Многие урожайные гибриды сочетали полевую устойчивость листьев с полевой устойчивостью клубней.

При оценке наших сложных гибридов различными учреждениями страны в разных условиях отмечается их высокая устойчивость к фитофторозу. Так, по данным ВИЗР (Т. И. Федотова, 1962), оказались устойчивыми к комплексу вирулентных рас, в том числе к расе 1.3.4, наши гибриды: P9-420, P9-421, P9-541, P9-548, P9-648, P9-888, P0-273, P0-562, У9-232 и др.

При испытании в 1968 г. в долине Толука (Мексика) в районе сильного распространения большого количества высоковирулентных рас фитофторы 6 наших межвидовых гибридов — ВИР 6-406, 6-833, 6-840, 6-891, 6-1944, 5-252 — оказались относительно устойчивыми к фитофторозу.

Перспективы селекции на устойчивость к фитофторозу. Приведенные выше материалы позволяют сделать вывод о том, что и после появления высоковирулентных рас гриба создание практически устойчивых к этому заболеванию сортов картофеля является вполне осуществимой задачей, реальность которой подтверждается практикой селекционной работы. В настоящее время в практической селекции нет необходимости начинать с первичных скрещиваний, вовлекая в гибридизацию нередко с трудом скрещиваемые исходные дикie виды. К услугам селекционера много разнообразных сортов картофеля — носителей различных R-генов. Большое количество фитофтороустойчивых гибридов можно получить от головных научно-исследовательских учреждений. Это позволяет значительно ускорить процесс селекции и повысить ее результативность.

СЕЛЕКЦИЯ КАРТОФЕЛЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К ГРИБНЫМ (ПОМИМО ФИТОФТОРОЗА) И БАКТЕРИАЛЬНЫМ БОЛЕЗНЯМ

СЕЛЕКЦИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К РАКУ КАРТОФЕЛЯ

Распространение и вредоносность рака. Рак картофеля вызывается грибом *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Pers. (класс Archimycetes, порядок простейших безмицелиевых грибов Mucoschytridiales, семейство Synchytriaceae). Это одно из наиболее опасных карантинных заболеваний. Обычно рак поражает клубни, но в некоторых случаях заболевание проявляется также на стеблях (в пазухах листьев и у основания стебля), столонах, листьях и цветках. В отличие от порошистой парши рак никогда не поражает корни растений картофеля.

Заболевание раком происходит в период вегетации. На клубнях оно проявляется вначале вблизи глазков в виде беловатых вздутий (наростов), напоминающих по виду небольшие кочаны цветной капусты. В дальнейшем идет разрастание наростов, которые у некоторых сортов при сильном поражении могут по величине превосходить непораженную часть клубня. К концу вегетации наросты постепенно темнеют, становятся черными и разлагаются, превращаясь в дурно пахнущую массу, содержащую большое количество возбудителя инфекции. В некоторых случаях, помимо обычной, отмечены листовидная, паршеобразная и гофрированная формы раковых наростов на клубнях (Н. А. Дорожкин, 1955).

Впервые болезнь описана в 1896 г. проф. К. Шильберским, получившим в 1888 г. больные клубни, собранные в округе Тренчин, входившем тогда в состав Венгрии, а ныне являющемся частью Чехословакии. В дальнейшем рак находили в разных странах Европы и других частей света. Рак зарегистрирован в Англии, Ирландии, на острове Мальта, в ГДР и ФРГ, Австрии, Бельгии, Голландии, Дании, Швеции, Норвегии, Финляндии, Швейцарии, Франции, Португалии, Чехословакии, Румынии, Польше, Югославии и других европейских странах. В последние годы рак обнаружен также в ряде пунктов СССР. Помимо Европы, рак зарегистрирован в США, Канаде, в странах Южной Америки (Перу, Боливия и др.), в Японии, Южной Африке, Палестине и др.

Хартман (Hartman, 1955) полагает, что рак был завезен в США из Европы, по-видимому, с импортированным картофелем. Э. Гойман (1954) также исходит из того положения, что на родине картофеля рак неизвестен, а поэтому не мог быть занесен в Европу с больными клубнями. Он высказывает предположение, что впервые болезнь появилась в Европе, причем, возможно, рак вначале паразитировал на сорняках, которые в настоящее время рассматриваются как побочные хозяева, а затем перешел на возделываемый картофель.

Нам представляется, что утверждения об отсутствии рака на родине картофеля не имеют достаточных оснований. Он уже обнаружен и в Перу, и в Боливии. Magis (1961) также подчеркивает, что паразит очень часто встречается в области Анд, откуда он, вероятно, был интродуцирован в Европу.

Рак поражает некоторые сорта томатов, паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara*), паслен черный (*Solanum nigrum*), а также некоторые виды *Nicandra*, *Lycium*, *Hyoscyamus*, *Physalis*. В отличие от картофеля очень слабые раковые наросты (размером не более 5 мм) у этих растений появляются не только на стеблях и листьях, но и на корнях.

Степень заражения растений картофеля в естественных условиях зависит не только от сортовых особенностей, но и от концентрации в почве зимних зооспорангиев гриба.

При полевых опытах, проведенных в Московской и Ленинградской областях, растения картофеля были полностью заражены, если в 100 г пахотного слоя почвы находилось 500—1000 и более жизнеспособных спорангиев. При наличии в 100 г почвы 50—99, 100—299 и 300—499 зооспорангиев пораженность соответственно составляла 12, 44,5 и 64,8%.

На сильно зараженных почвах, особенно при отсутствии правильного севооборота, рак наносит огромный ущерб урожаю картофеля, сводя их иногда на нет при выращивании сортов, не устойчивых к нему.

Биология возбудителя заболевания. Возбудитель зимует в почве в виде коричнево-черных толстостенных покоящихся клеток—спорангиев (цист). Весной при прорастании спорангия из него в большом количестве выходят зооспоры, снабженные одним жгутиком, с помощью которого они передвигаются в водной пленке. При попадании на ткань растения картофеля не устойчивого к раку сорта зооспоры теряют жгутики и проникают в эпидермальные клетки глазка. Питаясь протоплазмой пораженной клетки, зооспора разрастается, заполняя почти всю клетку.

В дальнейшем в пораженной клетке образуется сорус из нескольких самостоятельных спорангиев, внутри которых возникают в большом количестве новые одножгутиковые зооспоры, являющиеся источником последующего заражения. Наряду с этим процессом размножения паразита происходит под влиянием раздражения, вызванного инфекцией, быстрый рост окружающих

здоровых клеток, появляются наросты, увеличивающиеся в размере.

Зрелые зооспоры, попадающие в почву через разрывы стенок клеток пораженного клубня, становятся источником заражения новых клубней, в которых проходят цикл развития, давая новое поколение летних спорангиев с зооспорами. Зооспоры летних спорангиев иногда когулируют, в результате чего возникает новая сложная спора—зигота, способная поражать ткани растения картофеля, так же как и зооспора. Зигота, внедряясь в клетку ткани растения, не образует летних спорангиев, а переходит в стадию покоя.

Зимние покоящиеся спорангии покрыты толстой непроницаемой оболочкой. Они хорошо переносят недостаток влаги, сильное понижение температуры, повышенную кислотность или щелочность (колебания pH от 3,9 до 10,5) и прочие неблагоприятные условия и длительное время—возможно до 20 лет и более—сохраняют в почве жизнеспособность. Зимние спорангии также чрезвычайно устойчивы к различным химикалиям, используемым для их уничтожения. Поэтому полное очищение почвы от возбудителя инфекции представляет большие трудности.

Физиологическая неоднородность патогена. Пока не может считаться выясненной природа иммунитета. Высказывается предположение, что, по-видимому, нет ни одного сорта картофеля, в клетки клубней которого не могли бы проникнуть зооспоры рака (Уайтхед, Мак-Интош и Финдлей, 1955). Однако реакция клеток на внедрение паразита у восприимчивых и устойчивых сортов различна. В тканях восприимчивых сортов происходит быстрый рост клеток и образование наростов. У сортов устойчивых протоплазма пораженной клетки убивает зооспору или чаще нижележащие клетки образуют неплотную ткань — струпик, отваливающийся вместе с пораженной клеткой. В последнем случае могут образоваться летние, а иногда и зимние споры, попадающие в почву вместе с тканью струпики (Glynne, 1925, 1926).

Еще сравнительно недавно был известен один обычный биотип гриба, по отношению к которому были выведены разнообразные ракоустойчивые сорта. Этот биотип, известный под названием Далецкого (Д — по Хею, 1 — по Ульриху,) широко распространен во многих странах. Однако, начиная с 1941 г. (Браун, 1942), были открыты новые вирулентные биотипы рака.

Последовательность их открытия такова: 1941 г. — Гиссюбель, Южная Богемия, около Будвайса (по Хею биотип G₁, по Ульриху — 2) и Южная Богемия (биотип SB или 3); 1942 г. — Патпенхейм, Тюрингия (биотип P₁ или 4); 1950 г. — Рудольштадт, Тюрингия (биотип R₁); 1951 г. — Кооппатц, ГДР (биотип K₁ или 5); 1952 — Олпе, ФРГ (биотип 6, по Ульриху); 1953 г. — Швейнсберг, Марбург, ФРГ (биотип 7); 1954 — Кохлаус, Фульда, ФРГ (биотип 8); 1956 — Оллендорф, ГДР (по Хею, биотип E₁).

На основании имеющихся литературных данных (Blatný, 1942; Braun, 1942, 1959; Hey, 1954, 1959; Ullrich, 1951, 1958, 1959; Hruska, 1963; Zadina, 1963, 1964 и др.), на Западе установлено 10 различных биотипов рака. Один из наиболее известных вирулентных биотипов — тиссюбельский. Пока не вполне ясно, сколько биотипов рака обнаружено в разных странах, так как не завершена работа по их идентификации.

Новые расы локализованы сравнительно на небольшой территории Средней Европы. Помимо тех пунктов, в которых они были открыты, не отмечено их широкого распространения в других районах. Есть указания об отсутствии их на Британских островах, в США (Hartman и Akeley, 1944), в Швеции (Bjorling, 1948). В то же время есть данные о наличии, например, в Италии (Lorenzini, 1952), Индии (Ganguly и Paul, 1953), Югославии, Чили, Канаде (по Франдсену, 1958) биотипов, несколько отличающихся от обычного европейского биотипа Д.

Выявлены сорта, различающиеся по устойчивости к разным биотипам. Известны сорта, устойчивые не к одному, а к большому количеству биотипов. На основании данных перечисленных выше исследований, а также Т. И. Федотовой и В. И. Яковлевой (1964), J. Kušega (1968) и других, ниже дан перечень сортов, устойчивых к различным биотипам рака (табл. 3). Некоторые из этих сортов разными исследователями были использованы в качестве дифференциаторов при идентификации тех или иных биотипов рака. В последнее время (J. Kušega, 1968) для определения биотипов рака предложено использовать набор сортов: Деодара, Аккерзеген, Бланик, Универсал, Нова, Хассиа, Криженек, Ультимус, Ора. Первый из этих сортов взят как поражаемый всеми биотипами рака, второй — как устойчивый лишь к одному — обычному биотипу (Д или I). Остальные сорта обладают устойчивостью к разным биотипам.

Судя по дифференциатору Аше (сеянец), некоторые сорта, как исключение, поражаются обычным биотипом, но устойчивы к более вирулентным биотипам рака.

Есть основания полагать, что борьба с вирулентными биотипами при правильной организации может быть вполне эффективной. Один из таких биотипов G (2) отличается сравнительно более слабой инфекционностью. Число летних спорангиев в сорусе у него меньше, чем у обычного биотипа рака, и их созревание идет медленнее (Sass, 1953).

При испытании в СССР большого количества сортов и гибридов Всесоюзной научно-исследовательской станцией по раку картофеля (Черновицкая область), а также станциями по раку в Ленинграде, Минске и Вильнюсе, т. е. в разнообразных условиях, не было обнаружено таких различий в реакции сортов на заражение, которые бы дали достаточное основание для вывода о наличии разных по степени вирулентности рас рака.

Сорта картофеля, устойчивые к отдельным биотипам рака

Сорт	Устойчивость к биотипам (в основном по номенклатуре Ульриха)	Восприимчивость к биотипам (отмечена лишь для некоторых биотипов)
Арго	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, E ₁ [*] , R ₁ [*] , M ^{**}	P ^{**}
Аше (сеянец)	4, 5	1, 2, E ₁ , R ₁ , M
Бланик	1, 2, 7, E ₁	4, 5, 6, 8, M, P, R ₁
Гюльцов 107-4	1, 4	2, 5
Имандра	1, 2, 6, M	P
Криженек	1, 6, 7, 8	2
Нова	1, 7	2, 6, 8, M
Нова Гута	1, 2	
Ора (Мира)	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, E ₁ , R ₁	M, P
Парнассия	1, 3	
Пригништерке	1, 2, 6	
Ронда	1, 6	
Сафир	1, 6, 7, 8	
Тондра	1, 2, 6, 7, 8	
Ультимус	1, 2, 6, 7, M, P	8, B ^{**}
Универсал	1, 2, 4	5, 6, 7, 8, E ₁ , R ₁ , P
Фонтана	1, 2, 4, 5, 6, 8	7
Фортуна	1, 2, 4, 5, 6, 8, R ₁	7, E ₁ , M
Фрам	1, 2, 4, 5, 6, 8, M, P	7, E ₁
Фрюе хёрихен	1, 2, 4, 5	
Хассна	1, 2, 6, 8	7
Хилла	1, 2, 4, 5, 6, 8, E ₁ , R ₁ , M, P	7
Цейсиг	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, E ₁ , R ₁	M
Элда	1, 3	
Эдельрагис	1, 3	

* E₁ и R₁ — расы из ГДР, которыми Maris (1961) дополняет схему Ульриха.

** M — межгорский, P — раховский, B — буковский биотипы рака.

В 1961—1962 гг. В. И. Яковлева впервые обнаружила в горнокарпатской зоне вирулентные биотипы, описанные ею под названием межгорский, раховский, буковский.

Среди исследованных сортов международного тест-сортимента для определения различных биотипов рака не оказалось ни одного устойчивого к трем горнокарпатским биотипам. Сорта Арго, Ора и Цейсиг, устойчивые против 8 биотипов, восприимчивы к горнокарпатским биотипам, из них Ора поражается как межгорским, так и раховским биотипами, а сорта Арго и Цейсиг восприимчивы к одному из них.

Устойчивость исходных форм и гибридов к различным биотипам рака. Наследование устойчивости к раку (обычному биотипу) изучали Саламан и Лесли (1923), Блэк (1935) и др. Блэк полагал, что устойчивость обусловлена тремя доминантными генами — А, В и С. Лунден (1950) пришел к заключению, что наследование устойчивости идет на основе доминантного

гена X, или двух доминантных комплементарных генов Y и Z. Последние 2 гена не зависимы от X и обуславливают устойчивость только в том случае, если содержатся в генотипе совместно. Это объясняет появление иногда устойчивых гибридов при скрещивании двух неустойчивых исходных форм.

При отсутствии комплементарных генов сорт, содержащий ген X в симплексном состоянии (Xxxx), теоретически выщепляет в потомстве от самоопыления 75%, а при скрещивании с неустойчивым — 50% устойчивых семян. Дуплексные сорта (XXxx) дают в потомстве от самоопыления 97,2%, а при скрещивании с неустойчивой формой — 83,3% устойчивых растений. К сортам, содержащим X в дуплексном состоянии, относят, например, Дун стар, Керрс пинк и другие, а в симплексном — Юбель, Эдзель блю и др. (Schick, Hopfe, 1962).

Мэрис (Maris, 1961) считает, что наследование устойчивости к биотипу 2 имеет более сложную генетическую природу и базируется, по-видимому, не только на доминантных, но и рецессивных генах.

На основании очень большого количества данных несомненно, что выведение сортов картофеля, сочетающих практическую устойчивость к фитофторе и обычному биотипу рака, в настоящее время не представляет особых трудностей. Это объясняется доминантным характером наследования ракоустойчивости. Выявлены сорта, дающие наибольшее количество ракоустойчивых форм в потомстве.

К числу таких сортов относятся: Дун стар, Керре пинк, Грет Скот, Чемпион, Херальд, Эллай, Шэмрок, Имандра, Гладстон, Камераз № 1, Прикульский ранний, Громадские, Яра, Таборки, Делеша, Нова Гута, Арго, Корнелия, Бине и др.

В потомстве от самоопыления таких сортов или от скрещиваний с аналогичными сортами может быть получено до 90—95% и более, а при скрещивании с неустойчивыми — около 80—85% ракоустойчивых растений.

Другие ракоустойчивые сорта при самоопылении или скрещивании с сортами той же группы дают около 75% устойчивого потомства. Таковы, например, сорта Гинденбург, Зикинген, Кобблер, Парнассия, Пауль Вагнер, Пепо, Юбель и др. При скрещивании их с неустойчивыми компонентами получают около 50% и более устойчивого потомства. Некоторые сорта, как например Мажестик и другие, дают в потомстве около 60%, а при скрещивании с неустойчивыми — около 40% устойчивых растений.

Таким образом, при скрещивании неустойчивого сорта с ракоустойчивым, даже относительно плохо передающим устойчивость потомству, среди гибридов может быть 40—50% устойчивых растений. В среднем по различным многочисленным комбинациям потомство от скрещиваний двух устойчивых сортов имело около

84% устойчивых гибридов, от скрещивания устойчивых с восприимчивыми — около 64%, а от скрещивания двух восприимчивых компонентов — лишь 8,5% устойчивых форм.

В наших работах по межвидовой гибридизации при вовлечении в качестве одного из компонентов, как правило, ракоустойчивой формы ежегодно оказывается в среднем 70—80%, а иногда и более устойчивых к раку гибридных форм. В настоящее время в различных странах мира создано большое количество сортов картофеля, устойчивых к обычной расе рака.

По данным В. И. Яковлевой (1964) и других авторов, устойчивостью к обычному биотипу рака характеризуются многочисленные образцы различных диких видов, относящихся к самым разнообразным сериям.

Commersoniana: *S. commersonii**; Glabrescentia: различные формы *S. chacoense**; Tarijense: *S. tarijense**; Tuberosa: *S. maglia**, *S. tuberosum**, *S. molinae*, *S. leptostigma**; Vaviloviana: *S. wittmackii*; Andigena: некоторые формы *S. rybinii*, *S. ajanhuiri*, *S. phureja*, *S. stenotomum*, *S. chaucha*, *S. choclo*, *S. andigenum**; Transaequatorialia: *S. arace papa**, *S. catarthrum*, *S. sparsipilum*, *S. vernei**; Simpliciora: *S. microdontum* (= *S. simplicifolium*)*; Acaulia: различные формы *S. acaule**; Subacaulia: *S. juzepczukii*, *S. curtillorum**; Demissa: *S. verrucosum*, *S. demissum**; Longipedicellata: *S. vallis mexici*, *S. stoloniferum**; Polyadenia: *S. polyadenium*; Pinnatisecta: *S. jamesii*, *S. pinnatisectum*; Cardiophylla: *S. cardiophyllum* и др.

Не отмечено узкой географической и видовой приуроченности ракоустойчивости. Она встречается у самых разнообразных диких и культурных видов, происходящих из различных стран Латинской Америки. Чаше ракоустойчивость свойственна не всем образцам вида, у которого она отмечена. Поэтому, как и по большинству других признаков, необходимо отбирать устойчивые образцы в пределах вида.

Большие различия по устойчивости к раку свойственны также полиморфным культурным видам *S. andigenum* и *S. tuberosum* (в том числе чилийским формам этого вида).

Устойчивые образцы были, например, выделены у колумбийских форм *S. andigenum* — *v. colombianum* f. *tocanum*, f. *lilacinoflorum*, f. *caiceda*, f. *cauca*, f. *siachoque*, f. *funzanum*, f. *ibague*, f. *tolima*, f. *jenesano*; эквадорских форм — *v. pichinchense*, f. *aequatoriale*, f. *neocalvachii*, f. *flaviculum*, *v. tungurajuense*, *v. quitoense*; центральноперуанских форм — *v. latius*, *v. tenue*, *v. jana mata*, f. *huasense*, f. *dissecticorollatum*, f. *curao blanca*, f. *latipetalum*, f. *acuminatum*; южноперуанских форм — f. *ccaspa suncha*, f. *jurac suitto*, f. *juncal papa*, f. *acomayo*, f. *quilcana*, f. *puca nahui*, *v. quechuanum* f. *taccla*, f. *pacus*, f. *chimaco*, *v. cuzcoense*, *v. ccusi*, *v. soccohuaacoto*, f. *pomacanchicum*, f. *uncuña*, f. *huilca*, f. *microstigma*, f. *ccorau*, f. *hualta lomo*; боливийских форм — *v. ovatibaccatum*, f. *huaca lajra*, f. *bifidum*, *v. dilatatum*; аргентинских форм *chacorega* и других; среди чилийских *S. tuberosum* устойчивые к раку образцы были выявлены у форм: *v. chilotanum*, f. *viride*, f. *indianum*, f. *cebolla*, f. *oculosum*, *v. brachykalukon*, f. *pirihuaña*, f. *tenuipedicellatum*, f. *enode*, f. *caballera*, f. *seda*, f. *ovatum*, *v. brevopilosum*, f. *auriculatum*, *v. crassipedicellatum*, *v. jutuense*, f. *huinco*, f. *crassifilamentum*, f. *cabra*, f. *nalca*, f. *camota*, f. *latum*, f. *pichuña*, f. *liña*.

* Наличие образцов, устойчивых также к вирулентным биотипам рака.

Предстоит исследовать устойчивость всех многочисленных образцов диких и культурных видов и их гибридов как к обычному, так и к различным новым биотипам рака. Но уже и сейчас известны некоторые латиноамериканские виды, сочетающие устойчивость к биотипу 1 и к некоторым другим биотипам, открытым в Западной Европе.

Так, образцы, устойчивые к биотипам 1 и 2, могут быть выделены у видов *S. demissum* и *S. agassii* (Хей, 1954). Почти все испытанные образцы морозостойкого *S. acaule* оказались высокоустойчивыми к обычному и более вирулентным биотипам 2 и 6. Устойчивость к этим биотипам отмечена и для гибридов *S. acaule*. Однако известно, что в Перу встречаются поражаемые формы *S. acaule* (Очоа, по Франдсену, 1958).

Образцы, устойчивые к биотипам 1 и 2, могут быть выделены в пределах нематодоустойчивых видов *S. vegnei* и *S. microdontum* (Ротакер, 1957). Значительное варьирование по устойчивости к раку отмечено у фитофтороустойчивого *S. polyadenium*. Некоторые его образцы были устойчивы к обычному биотипу рака, другие поражались им (Ротакер, 1957). Отдельные гибриды от скрещиваний *S. polyadenium* с различными селекционными сортами были устойчивы к биотипам 1 и 6.

Кучера (1968) в Чехословакии исследовал 103 образца 21 вида картофеля и выявил формы, дающие 100%-ную устойчивость потомства от самоопыления к расе 1 (обычной). Такие формы были найдены среди *S. acaule* (9 образцов), *S. schreieri* (2 образца), *S. microdontum* (2 образца), *S. rybinii* (1 образец). Среди ряда видов (*S. rumaе*, *S. commersonii*, *S. chacoense* и др.) были как устойчивые, так и восприимчивые образцы. К расе 2 устойчивость была обнаружена у некоторых образцов диких видов серий *Demissa*, *Longipedicellata*, *Bulbocastana*, *Pinatisecta*, *Polyadenia*, а также у культурного вида *S. andigenum* (J. Кусега, 1968).

Результаты исследования большого количества наших сложных межвидовых гибридов на устойчивость к обычному биотипу рака показывают, что придание ракоустойчивости вновь выводимым сортам при правильном подборе компонентов не представляет серьезных затруднений.

Если для скрещиваний были отобраны устойчивые исходные формы латиноамериканских видов и ракоустойчивые сорта, а для дальнейших скрещиваний также использованы только устойчивые компоненты, то в некоторых семьях сложных гибридов количество ракоустойчивых семян приближается к 100%. В потомстве от самоопыления ракоустойчивых гибридов самых различных гибридных комбинаций с участием видов *Demissa* в среднем было получено около 75% устойчивых гибридных семян, а в некоторых семьях их количество также приближалось к 100%.

Вновь выводимые сорта должны отличаться устойчивостью прежде всего к обычному, широко распространенному биотипу рака. В то же время наличие высокопатогенных биотипов рака и открытие новых очагов их делает необходимым изыскание возможностей борьбы с ними и селекционным путем.

Оценка устойчивости различных сортов к гиссибельскому биотипу рака, судя по литературным данным, иногда противоречива. Достоверно устойчивы на основании ряда исследований сорта: Арго, Ора (Мира), Цейсиг, Фонтана, Фрам, Фрюе хёрнхен, Хилла, Хохпроцентиге, Имандра, Пригништерке и др. К таким сортам с учетом результатов испытания потомства можно причислить и сорт Фортуна (Грушка, 1963).

Сорта Арго, Ора, Хилла, Цейсиг были получены от скрещивания с ракоустойчивым гибридом БРА-9089, выведенным К. О. Мюллером (Франдсен, 1958). Сорта Имандра и Фортуна — гибриды *S. andigenum*. Сорта Арго, Ора, Цейсиг считают устойчивыми к 8 биотипам рака. Высокоустойчив к вирулентным биотипам также сорт Антарес.

Как правило, сорта, устойчивые к более распространенному из вирулентных — гиссибельскому биотипу (2), характеризуются также устойчивостью и к обычному биотипу (1). Согласно исследованиям J. Zadina и W. Gottschling (1964), потомство от самоопыления сортов, устойчивых к биотипу 2, имело следующее количество (в %) семян, устойчивых к биотипу 1: Хохпроцентиге — 98,2, Арго — 97,2, Фортуна — 96,7, Ора — 91,2, Хилла — 90,6%; в среднем по всем этим сортам — 94,8%.

При скрещивании между собой сортов, устойчивых к биотипу 2, количество растений в потомстве, устойчивых к биотипу 1, колебалось от 76,2 до 94,1%; в среднем оно было равно 89,3%.

В исследованиях указанных авторов лишь немногие из сортов, устойчивых только к биотипу 1, давали в потомстве такой высокий процент устойчивых растений к этому биотипу (Депеша — 98,2%, Юбель — 98, Корнелия — 97, Бине — 96,9, Зикинген — 96,7, Острагис — 94,1, Амзель — 93,9, Олимпия — 93,1, Балтик — 92,7, Флава — 92,1%), хотя среди сортов, устойчивых к биотипу 1, встречались и такие, у которых устойчивых растений в потомстве было до 100%, например чехословацкие сорта Громадские, Яра, Таборки.

В потомстве от скрещиваний сортов, устойчивых к биотипу 2, с сортами, устойчивыми к биотипу 1, в среднем было 89,3% устойчивых к биотипу 1.

От самоопыления сортов, устойчивых к биотипу 2, в потомстве было в среднем 81,64%, а по сорту Хохпроцентиге — 100% устойчивых к нему растений.

При скрещивании между собой сортов, устойчивых к биотипу 2, устойчивых семян было в среднем 89,57%. В таких комбинациях, как Арго × Хохпроцентиге, Фортуна × Хохпроцен-

тиге, Хилла × Хохпроцентиге, было 100% сеянцев, устойчивых к биотипу 2.

В потомстве комбинаций от скрещиваний между собой устойчивых к биотипам 2 и 1 было устойчивых к биотипу 2 в среднем 73,52% растений; в комбинации Нова × Арго устойчивыми оказалось 100% гибридных сеянцев.

Из этих данных следует, что сорта, устойчивые к биотипу 2, в большинстве случаев не только передают потомству устойчивость к нему, но и к обычному широко распространенному биотипу 1. При использовании одного компонента, устойчивого к биотипу 2, а другого — к биотипу 1 или даже восприимчивого к нему, в потомстве может быть выделено гибридов, устойчивых к биотипу 1, в среднем около 90% в первом случае и свыше 77% во втором случае.

Новые вирулентные биотипы — межгорский, раховский и буковский — распространены пока узлокально, но отличаются высокой патогенностью.

По данным Всесоюзной научно-исследовательской станции по раку картофеля, из 58 исследованных ракоустойчивых сортов, районированных в СССР, 52 сорта поражались межгорским биотипом.

В. И. Яковлева и Л. П. Салтыкова (1966) на основании своих предварительных данных полагают, что в потомстве от самоопыления некоторых сортов (Октябренок, Пролина, Петровский, Штеркерагис, Голубоцветка) может быть выделено 76—89% растений, устойчивых к межгорскому биотипу. Следует отметить, что сорт Октябренок из известных ракоустойчивых сортов наименее устойчив к обычному биотипу рака Д.

Из 46 исследованных районированных сортов 41 сорт был восприимчив к раховскому биотипу. Из 18 районированных в СССР сортов было выделено 2 сорта, не пораженных этим биотипом, — Смачный и Фрам.

Результаты испытаний Всесоюзной научно-исследовательской станции по раку картофеля свидетельствуют о том, что среди южноамериканских диких и культурных видов картофеля может быть выделено значительное число форм, устойчивых к вирулентным биотипам рака.

Так, например, к межгорскому биотипу оказались устойчивыми некоторые образцы диких видов, относящихся к разным сериям: *Acaulia* — *S. acaule*; *Cardiophylla* — *S. cardiophyllum*; *Pinnatisecta* — *S. pinnatisectum*; *Transaequalia* — *S. vernei*; *Glabrescentia* — *S. chacoense* (с его формами *gibberulosum* и др.); *Commersoniana* — *S. commersonii*; *Longipedicellata* — *S. stolonifera* и др.

В пределах некоторых видов серии *Glabrescentia* (*S. chacoense*) устойчивыми к этому биотипу оказались около 60% всех исследованных образцов. Исследованные образцы *f. gibberulosum* чаще поражались этим биотипом рака. В то же время в половом потомстве около 50% сеянцев были устойчивы. Среди

S. stoloniferum около 60% образцов устойчивы. Устойчивые образцы, хотя по предварительным данным и в меньшем количестве, чем у других видов, могут быть выделены и среди *S. demissum*. В потомстве этого вида, так же как и *S. stoloniferum*, В. И. Яковлева и Л. П. Салтыкова отмечают чаще наличие восприимчивых форм.

Исследованные образцы чилийских форм культурного вида *S. tuberosum* оказались в массе поражаемыми, но и среди них 20% не поражаются межгорским биотипом рака. Особенно большой материал для селекции на устойчивость к новым биотипам дают различные формы *S. andigenum*. Так, по В. И. Яковлевой и Л. П. Салтыковой (1965, 1966), из 365 образцов *S. andigenum* оказались непораженными межгорским биотипом 74%. Некоторые образцы одновременно устойчивы и к раховскому биотипу, другие — только к раховскому. Многие гибриды Полярной опытной станции ВИР, полученные, как правило, от скрещиваний с *S. andigenum*, устойчивы к этим биотипам.

В настоящее время известны сорта, преимущественно межвидовые гибриды картофеля, высокоустойчивые к обычному и новым биотипам рака. Оказались устойчивыми к межгорскому и раховскому биотипам сорта: Екатерининский, Темп, Петровский урожайный, Северный, Хилла, Острагис, Калистовский, Смачный. По последним данным (1971), устойчив к межгорскому и обычному биотипам рака ранний сорт картофеля Смена (Каме-раз № 1 × Приекульский ранний).

УСТОЙЧИВОСТЬ К МАКРОСПОРИОЗУ

Макроспориоз (сухая концентрическая пятнистость листьев) как у картофеля, так и у томатов вызывается грибом *Macrosporium solani* Ell. et Mart. из группы несовершенных грибов, подгруппы гифомицетов. Заболевание известно также и под названием альтернариоза. В этом случае возбудителем болезни считают *Alternaria solani* (Ell. et Mart.) Jones et Grout, а по другим данным, *Alternaria solani* (Ell. et Mart.) Sorauer. Некоторые авторы отрицают наличие различий между макроспориозом и альтернариозом (Гровс и Сколко, 1944). А. А. Потебня (1911), изучая болезнь в Курской губернии, и М. И. Бойко (1954) в Ленинградской области установили существенные различия между *Macrosporium* и *Alternaria*. Они приходят к заключению, что возбудитель макроспориоза — *Macrosporium solani*, а *Alternaria solani* — сапрофит, часто сопровождающий *Macrosporium solani*.

Заболевание распространяется с помощью обратнобулавовидных конидий. Длина конидий с хвостовидным придатком 100—200, а ширина — 14—16 микрон, на конидиях 7—10 поперечных и 1—3 продольные перегородки (И. Н. Абрамов, 1953). Конидии образуются на конидиеносцах. Ветром они разносятся на растения картофеля и, попадая с каплями росы или дождя на

здоровые листья, прорастают. Ростовые трубочки удлиняются и через устьица проникают в ткани листа. Каждая ростовая трубочка разрастается в грибницу, вызывающую отмирание тканей растения.

Макроспориоз проявляется в образовании сухих темно-коричневых пятен округло-угловатой формы с наличием внутри нескольких концентрических кругов. Пятна макроспориоза беспорядочно разбросаны на долях листьев. Они постепенно разрастаются и сливаются. Помимо листьев, поражаются также и клубни, на которых образуются черные сухие пятна.

Макроспориоз поражает картофель разных сроков созревания, но обычно вначале появляется на нижних листьях ранних сортов, например, в условиях Майкопской опытной станции ВИР на таких, как Эпрон, Белорусский ранний, Малаховский, Ранний желтый, Одесский 24, Амбра, Асока, Комтесса, Фина и др. (Ю. А. Александров, 1968). При благоприятных условиях инфекция распространяется на листья средней и верхней части растения, вызывая их отмирание. Распространению макроспориоза способствует чередование сухой жаркой погоды с кратковременными дождями или обильной утренней росой. Меньшее значение, чем поражение листья, имеет заболевание клубней, которому менее подвержены поздние сорта (Кёлер, 1953; Тешнер, 1953; Вестфален, 1956). Так же как и при фитофторозе, далеко не всегда наблюдается параллелизм между устойчивостью надземных частей и клубней (Задина, 1949).

Макроспориоз весьма широко распространен во многих странах Европы (Нидерланды, Бельгия, ГДР, ФРГ, Польша, Чехословакия и др.), в Америке (США, Канада, латиноамериканские страны), Австралии, Южной Африке, причем нередко причиняет весьма значительный ущерб. В СССР макроспориоз распространен почти повсеместно, за исключением наиболее северных районов, но особенно вредоносен в южной и центральной частях страны. Он отмечен в Харьковской, Полтавской и других областях правобережья Украины, в Краснодарском крае, в Пензенской, Воронежской, Курской, Московской, Свердловской, Ленинградской, Мурманской и других областях. Встречается в азиатской части СССР (Томск, Иркутск, Хорог на Памире), иногда весьма вредоносен на Дальнем Востоке (И. Н. Абрамов, 1953; Е. П. Киселев, 1968), в Казахстане (С. Т. Бубенцов, 1967).

По американским данным, ущерб от макроспориоза может достигать до 10—25 и даже 50%. Гибель клубней иногда достигает 25%. Особенно сильно болезнь развивается в годы с повышенной температурой и частыми дождями во второй половине лета.

Для оценки устойчивости, помимо визуальных наблюдений, применяется также искусственное заражение. Поддержание инфекционного материала на живых растениях и клубнях затрудняется незначительным образованием спор. Культура гриба на

питательных средах также дает обычно недостаточное спорообразование. При повреждении мицелия разрыванием или разрезанием с одновременным медленным подсушиванием можно вызывать обильное спорообразование. Оптимальная температура для образования спор 26° . Влияние света не установлено.

Споры легко смывают с культуры гриба и в виде суспензии равномерно наносят пульверизатором на растения. Заражают вначале во влажных условиях и все время при повышенной температуре: $20-30^{\circ}$ для зеленых частей растений и 15° для клубней. Заражать можно как целые растения в поле или горшках, так и сеянцы, черенки или срезанные листья. Использование мицелия для заражения растений более трудно. Методика заражения описана Рейлингом (Reiling, 1930). Бонде (Bonde, 1929) установил различия в патогенности и морфологии гриба разных мест происхождения и односпоровых культур. Устойчивость оценивается по инкубационному периоду и скорости роста мицелия, о чем судят по величине пятен на листьях.

Наиболее радикальным средством снижения потерь от макроспориоза является выращивание устойчивых к нему сортов.

На основании имеющихся до сего времени материалов, полученных разными исследователями в различных условиях, к относительно более устойчивым сортам можно отнести следующие: Аккерзеген, Вольтман, Гольден вондер, Грет Скот, Индустрия, Катадин, Корневский, Меномини, Мерримак, Мурманский, Нью метадор, Рояль кидни, Свердловский, Себаго, Секвойя, Харбингер, Шарпс Виктор, Эрдгольд, Юли, Ямпа.

Ле Клерг (Le Clerg, 1946) относил сорт Меномини к наиболее устойчивым из всех выращиваемых в США сортов картофеля. Он же отличается и устойчивостью к парше обыкновенной. Ле Клерг характеризовал сорт Секвойя как умеренно устойчивый. В то же время этот сорт зарекомендовал себя устойчивым в разных условиях, например в Чили, наряду с Рояль кидни и Себаго (Montaldo, 1950), и на Дальнем Востоке (Е. П. Киселев, 1968).

Согласно наблюдениям за ряд лет на Дальневосточной опытной станции ВИР не поражаются макроспориозом сорта: Аккерзеген, Амбассадер, Бурмания, Влтава, Ева, Индустрия, Кеннебек, Лава, Магна, Майзе, Регале, Секвойя, Фекула, Эверест, Эрдмана, Эрдкрафт. Сорт Влтава в полевых условиях не поражался также и фитофторозом.

Наблюдения, проведенные на Майкопской опытной станции ВИР, свидетельствуют о значительной изменчивости поражаемости макроспориозом одних и тех же сортов в разные годы и сроки посадки.

Наиболее слабо поражаются в течение всех лет испытания сорта: Араиальма, Влтава, Кармен, Луна, Оптима, Робуста, Штар, Фихтельгольд, Хилла, Хоума, Эверест (Ю. А. Александров, 1968).

Некоторые из этих сортов характеризовались также устойчивостью к фитофторозу. У части сортов отмечена «инкубационная

устойчивость» к макроспориозу. Эти сорта поражались макроспориозом, но только в поздние сроки.

Таковы, например, сорта: Андреа, Бленкит, Виргиния, Ева немецкая, Кондеа, Норма, Ода, Пантер, Приска, Сагитта, Универсал, Флемингскост, Шпац, Эбро и др.

У некоторых сортов наряду с сильно поражаемой макроспориозом надземной частью отмечалось значительное поражение этой болезнью и клубней.

К таким сортам относятся: Виктория Патерсона, Процентрагис, Ред понтиак, Ульстер съюприм, Фригольд, Экспресс, Аллерфрюесте гелбе, Антарес, Векарагис, Уникат, Шемрок и др.

Многие сорта, в том числе со слабо, средне и сильно поражаемой макроспориозом надземной частью, не имели пораженных клубней.

Таковы, например, сорта: Андреа, Луна, Паво, Пальма, Эверест, Моника, Пантер, Августа, Адвир, Амила, Бленкит, Виргиния, Влтава, Вулкан, Лава, Магна, Маритта, Ода, Ора, Спекула, Тава, Эпока и многие другие.

Чарльз (A. W. Charles, 1956) отмечал наиболее высокую устойчивость (но не иммунитет) в пределах различных форм *S. chacoense* (f. *saltense*, f. *schickii*), *S. tarijense*, *S. totalapanum* и, возможно, *S. bulbocastanum*. Устойчивость — рецессивный признак, имеет полигенную обусловленность.

При искусственном заражении макроспориозом (Н. Д. Хробрых, ВИР) слабо были поражены в пределах *Glabrescentia* некоторые образцы: *S. chacoense* f. *schickii*, f. *gibberulosum*; *Andigena* — *S. phureja*, *S. rybinii*; *Acaulia* — *S. punae*, *S. depexum*, *S. schreiteri*; средние поражаемыми были — *S. chacoense* f. *parodii*, *S. rybinii* f. *cafareense*, *S. macmillanii*; сильно поражались исследованные образцы *S. stoloniferum* (*Longipedicellata*).

A. Montaldo и C. Sanz (1962) отмечают устойчивость некоторых чилийских форм *S. tuberosum*.

При наблюдении в естественных условиях на Майкопской опытной станции ВИР были отмечены сильные колебания по степени поражения макроспориозом различных образцов одного и того же вида, например *S. chacoense*. Наряду с относительно устойчивыми встречались образцы и сильно поражаемые.

Ю. А. Александров (ВИР) выделил 4 группы по степени поражения макроспориозом.

Относительно устойчивые (балл 1): *S. commersonii* f. *rionegrinunt* (Д0-13-11), *S. chacoense* f. *dolichostigma* (Д-400), f. *garciae* (к-2935), f. *gibberulosum* (Д-763, Д-1328), f. *horovitzii* (к-2305-2), *S. trigalense* (159c-1), *S. sucense* (к-2899, к-4437), *S. microdontum* (к-5399), *S. semidemissum* (к-3330), *S. ehrenbergii* (ск-2874-2), *S. bulbocastanum* (ск-4207-10).

Слабо восприимчивые (балл 2): *S. chacoense* (к-2929-3-1) f. *boergeri* (Д9-943), f. *dolichostigma* (Д9-939-6-8), f. *garciae* (Д3), f. *gibberulosum* (Д9-886), f. *parodii* (Д-420-4), *S. tarijense* (Д9-401), *S. maglia* (к-2883), *S. leptophyes* (к-5762-1), *S. catarthrum* (Д9-554), *S. brevicale* (к-5182), *S. schreiteri* (к-3557), *S. semidemissum* (к-3329), *S. stenophyllidium* (к-4482).

К средне восприимчивым (балл 3) относились некоторые образцы *S. commersonii*, *S. chacoense*, *S. molinae*, *S. vernei*, *S. venturii*, а к сильно восприимчивым (баллы 4 и 6) — ряд образцов *S. commersonii*, *S. chacoense*, *S. tarijense*, *S. maglia*, *S. leptostigma*, *S. sucrense*, *S. stoloniferum*, *S. polytrichon*, *S. cardiophyllum*.

Таким образом, и по отношению к макроспориозу наблюдается в пределах видов сильно выраженный полиморфизм. Имеющиеся материалы свидетельствуют о том, что, по-видимому, особо большое количество устойчивых образцов может быть выделено в пределах серии *Glabrescentia*.

Виды серии *Demissa*, в частности наиболее широко используемый *S. demissum* и его гибриды, обычно сильно поражаются макроспориозом. В то же время некоторые гибриды не поражались при выращивании их в различных условиях. Таковы, например, наши гибриды P1-554, P1-555, P1-563 (Н. А. Дорожкин и З. И. Ремнева, 1965) и др.

При испытании на Майкопской опытной станции ВИР некоторые межвидовые гибриды были относительно устойчивы к макроспориозу. Эти гибриды были получены путем скрещивания образцов видов серий — *Glabrescentia* (*S. chacoense*), *Transaequatorialia* (*S. catarthrum*, *S. vernei*), *Demissa* (*S. demissum*), *Longipedicellata* (*S. stoloniferum*) и других с селекционными сортами.

Поскольку среди образцов различных видов, а также среди селекционных сортов *S. tuberosum* могут быть выделены образцы, более устойчивые к макроспориозу, их следует использовать в первую очередь при выведении сортов для тех районов страны, в которых макроспориоз наносит значительный ущерб.

УСТОЙЧИВОСТЬ К ВЕРТИЦИЛЛЕЗУ

К вертициллёзу (увяданию от *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berth.), по данным различных авторов, устойчивы или слабо поражаются следующие сорта:

Вольтман, Герой, Рубия, Крюгер, Лорх, Оденвельдер блаус, Юбель, Дедара, Эрсте фон Фрёмсдорф, Бисмарк, Топаз, Герлах, Катадин, Хоума, Сенпец 41956, Меномини, Онтарио, Саранак, Секвойя, Ред быоти, Хоума, Популер, Аквила, Аккерзеген, Форан.

Комплексная устойчивость к вертициллёзу, кольцевой гнили и черной ножке может быть отмечена у сорта Вольтман; к вертициллёзу и кольцевой гнили — у сорта Лорх; к вертициллёзу, парше и раку — у сорта Юбель.

Из южноамериканских видов устойчивость к вертициллёзу отмечена у многих образцов *S. chacoense* (R. E. Webb и R. W. Buck, 1955; R. E. Webb и R. W. Hougas, 1959; R. W. Ross и P. R. Rowe, 1965) и некоторых его гибридов с *S. tuberosum*, а также у отдельных образцов *S. vernei*, *S. spegazzinii*, *S. kurtzia-num*, *S. microdontum*, *S. acaule*, *S. tarijense*. C. Bazan de Segura

и С. Очоа (1959) нашли 11 устойчивых и 5 умеренно устойчивых образцов *S. andigenum* из 100 испытанных.

УСТОЙЧИВОСТЬ К РИЗОКТОНИОЗУ

Ризоктониоз (возбудитель *Rhizoctonia solani* Kühn) иногда причиняет значительный ущерб картофелеводству в разных зонах страны, но особенно в местностях с холодными веснами в северной и средней частях СССР. Ризоктония обычно встречается в виде склероциев на клубнях. Поражение ризоктонией может вызвать гибель почек глазков, что нередко является причиной массовой невсхожести клубней.

При сильном поражении ризоктониозом, наблюдавшемся нами, в частности, в 1968 г. в условиях Ленинградской области, отмечается появление коричневых язв у основания стебля, а иногда и несколько выше. Листья и стебли желтеют. Верхние, а при сильном поражении листья всех ярусов скручиваются, самые верхние иногда приобретают антоциановую окраску; в пазухах листьев образуются воздушные клубни. Во влажную погоду во второй половине лета нередко у основания стебля возникает серовато-белый войлочный налет — «белая ножка» (базидиальная стадия гриба — *Hyphochytrium solani* Pril. et Del.). Ризоктониоз часто поражает и корни растений, на которых появляются постепенно разрастающиеся бурые пятна, приводящие к отмиранию корневой системы и увяданию растений.

До сих пор ни из селекционных сортов, ни из южноамериканских видов не выделено форм, высокоустойчивых к ризоктониозу. Отмечены лишь некоторые различия по степени поражения. Так, относительно меньше поражались сорта Юбель, Вольтман, Индустрия, Мажестик, Арран консул, Лорх, Фитофтороустойчивый 8670 и др. Известной устойчивостью к ризоктониозу отличался очень далекий вид *S. suaveolens* из секции *Basarthrum* (Eschenhagen, 1954). На основании исследований, проведенных в последние годы в СЗНИИСХ, оказалось возможным выделить ряд устойчивых образцов в пределах диплоидных культурных видов *S. tuberosum* и *S. phureja*.

Согласно наблюдениям А. Лебедева (1969), в полевых условиях на провокационном фоне сильно поражались ризоктониозом вплоть до полной гибели растений *S. bulbocastanum*, *S. cardiophyllum*, *S. ehrenbergii* (формы исходной пloidности и полиплоидные) и полиплоид *S. macolae*. В то же время не поражалась ризоктониозом полиплоидная форма *S. vernei*, а также различные гибриды, полученные с участием ее и других видов.

Впредь до выделения высокоустойчивых форм селекцию возможно вести в направлении создания практически менее поражаемых в полевых условиях сортов, в том числе обладающих хорошей способностью к регенерации (например, сорт Эрдгольд) и быстрому росту корней.

Парша обыкновенная вызывается, как считает большинство исследователей, разными штаммами гриба *Streptomyces scabies* (Thaxter) Waksman et Henrici. Некоторые исследователи основным возбудителем парши обыкновенной считают *Actinomyces scabies* (Thaxter) Cüssow, а также и другие виды актиномицетов (А. Х. Хашхожев, 1970).

Разные штаммы вызывают различные типы поражения паршой. Выделяют паршу плоскую, обычную, глубокую, пуговичную, выпуклую, бородавчатую. Расы парши были выделены и описаны рядом исследователей (Schaal, 1944; Taylor и Decker, 1947; Thomas, 1947 и др.). Заболевание это распространено повсеместно. У нас оно, иногда в сильной степени, встречается от Крайнего Севера и до южных районов страны. Наиболее сильно поражение паршой на почвах легких, слабощелочных и слабокислых, при обильном свежем навозном удобрении, при заправке почвы в предшествующие годы большим количеством извести. На торфяных почвах распространение парши обычно значительно слабее.

Сильное проявление парши в северо-западной зоне СССР З. Н. Халеева (1963) связывает с умеренно сухим и теплым летом. На Ротамстедской опытной станции поражение паршой возрастало при совпадении клубнеобразования с сухим периодом (D. H. Larwood и P. W. Dyson, 1966). Поливы и орошение могут оказывать существенное влияние на степень поражения паршой. Так, по данным Московской опытной дождевальной станции, в сухие годы без орошения поражение клубней паршой составляло 30—42%, а при дождевании в норме 180—207 м³ воды на 1 га — 6—9% (Б. Писарев и Ю. Шнейдер, 1967). Опытами в Нидерландах установлено значительное снижение поражения картофеля паршой при дождевании в первые 3 недели после начала клубнеобразования. При этом было отмечено повышение активности почвенных бактерий и ослабление жизнедеятельности актиномицетов (R. E. Labruyere, 1965).

Однако в некоторых условиях парша сильнее поражает картофель на орошаемых участках. Это наблюдалось, в частности, в Центральном Казахстане. Поливные воды в Карагандинской области содержат большое количество солей кальция (от 50 до 100 мг на 1 л) и характеризуются большой щелочностью (рН 8). Поэтому при поливах происходят подщелачивание почвы и повышение интенсивности поражения клубней. Так, в контроле (без полива) средние и сильно пораженных клубней не было, а при трехкратном поливе из расчета 500 м³ на 1 га таких клубней оказалось 36% (С. Т. Бубенцов, 1956, 1967). Поражение паршой также часто возрастает при поливе сточными водами.

Оптимальная температура для роста гриба 25—30°, а для спорообразования еще более высокая (Шаповалов, 1915). Для

роста гриба имеет большое значение свободный доступ воздуха (Миллард, 1921). Отмечено косвенное влияние влажности почвы на степень поражения паршой. При увеличении влажности выше определенного уровня создаются неблагоприятные условия для возбудителя болезни вследствие затрудненного доступа воздуха.

Изучая причины сильного развития парши после известкования почвы, Чернышева (1946, 1947) пришла к заключению, что известность необходима для жизнедеятельности гриба, а кислотность является сопутствующим фактором. Количество инфекции в почве и степень заболевания клубней паршой были связаны не с pH почвы, а со сроками внесения больших доз извести. Небольшие дозы извести не усиливали заболевания клубней паршой. И. В. Воронкевич, С. В. Горленко, Г. М. Развязкина, К. С. Сухов (1954), G. Redlich и G. Lemarie (1965) полагают, что кислотность почвы не оказывает существенного влияния на развитие парши.

Основным источником инфекции парши служит почва. В то же время и это заболевание может быть передано посадочными клубнями. Из опытов Александрова следует, что при использовании зараженного посадочного материала в 2—3 раза и более увеличивается доля средние и сильно пораженных клубней в урожае. Внесение кожур с паршой в лунки при посадке свободных от парши клубней вызвало поражение в урожае 25% клубней, в то время как в контроле их было 4%, притом пораженных лишь в слабой степени.

При сильном поражении паршой могут быть повреждены почки глазков клубней, что вызывает пониженную всхожесть и снижение урожая. С. Т. Бубенцов (1967) отмечает, что при использовании сильно пораженных посадочных клубней урожай снижается на 15—20%. В опытах нашего аспиранта Ю. А. Александрова (1968) на Майкопской опытной станции ВИР на пораженных паршой клубнях сортов Волжанин и Мажестик (рис. 4) было соответственно на 12,5 и 28,7% меньше ростков, чем на здоровых; 11,4% клубней сорта Мажестик и 22,3% клубней сорта Эпрон, сильно пораженных паршой, не дали всходов; при посадке сильно пораженными клубнями сорта Мажестик урожайность снизилась на 12,9%. При более слабом поражении не было отмечено снижения ни всхожести, ни урожайности.

Наличие язв парши увеличивает поражение клубней различными гнилями и снижает содержание крахмала в клубнях. Так, например, в урожае весенней посадки клубнями здоровыми, слабо и сильно пораженными паршой содержание крахмала было равно по сорту Эпрон соответственно 13,2, 13 и 12,6%, а по сорту Мажестик — 15,5, 15,2 и 13,5%. Иногда парша поражает и корневую систему (W. Millard и S. Burr, 1926; A. Jones, 1931), подземную часть стеблей и столоны (H. Wollenweber, 1920; A. Jokes, 1931; G. Hoffmann, 1955).

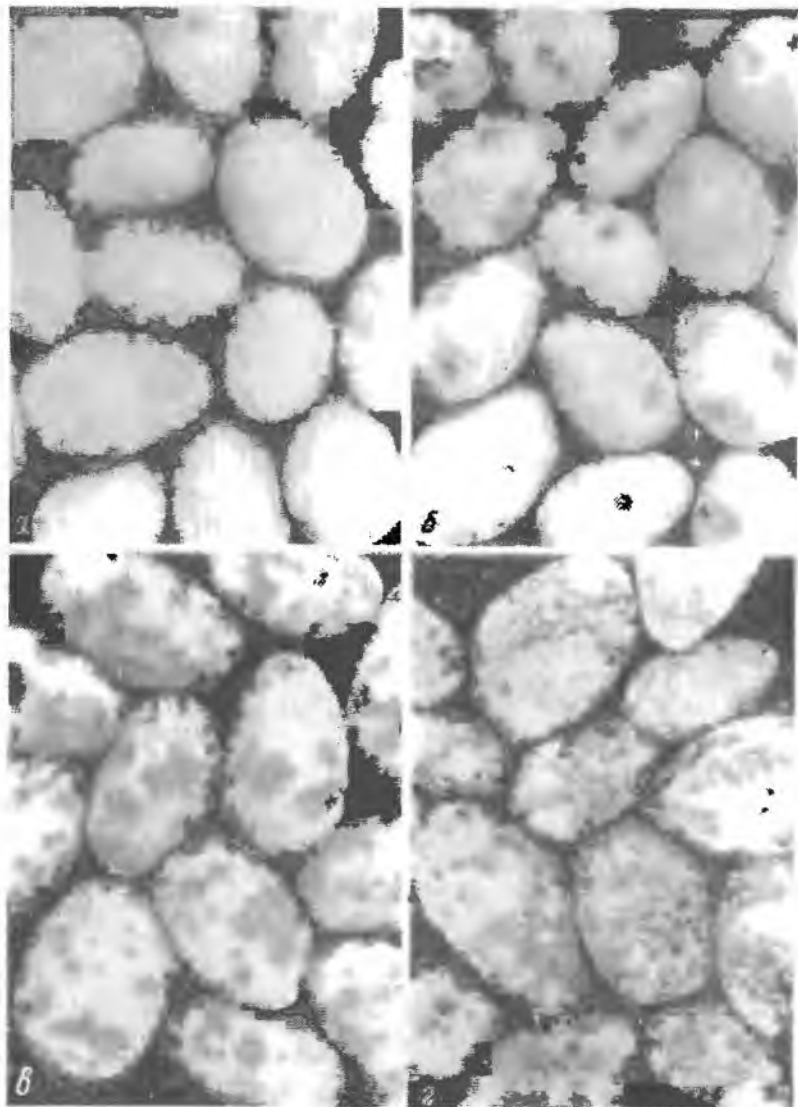


Рис. 4. Различная степень поражения клубней паршой обыкновенной (сорт Мажестик).

а — здоровые клубни (балл 0), *б* — на поверхности клубня до 5 язв (балл 1),
в — на клубне более 5 язв, занимающих не более $\frac{1}{2}$ его поверхности (балл 2),
г — язвы парши занимают более $\frac{1}{2}$ поверхности клубня (балл 3).

В борьбе с паршой большое значение имеет выращивание более устойчивых к ней сортов.

Оценку устойчивости удобно вести на провокационном фоне. На Майкопской опытной станции ВИР провокационный фон был создан на запольном участке. Для лучшего выявления более устойчивых образцов в каждую лунку при посадке закладывали кожуру с язвами парши.

Применяют также опрыскивание подземных органов растений суспензий, содержащей большое количество спор гриба. Паршой поражаются только растущие клубни. Обычно их заражают, когда наиболее крупные клубни ко времени внесения инфекции достигают в поперечнике 3 см. Через 7—10 дней появляются первые симптомы заболевания, которые более отчетливо заметны через 2—3 недели. Иногда растения выращивают в сосудах специальной конструкции, позволяющей наблюдать за образованием столонов и клубней с тем, чтобы выбрать благоприятное время для заражения (Hooker, 1950; Гофман, 1954).

Н. Т. Wiersema (1969) в последнее время предложил усовершенствованный им метод испытания устойчивости клубней к парше в оранжерейных условиях. При этом большое внимание уделено способу увлажнения инфицированной почвы в горшках с растениями, исходя из того, что во влажной почве образуется меньше парши на клубнях. Поэтому поливают растения в теплице таким образом, чтобы на протяжении периода клубнеобразования верхний слой почвы был сухим, а обеспечение водой осуществлялось снизу. При таком способе испытания заражались даже устойчивые сорта. Этот метод наиболее пригоден для выделения устойчивых форм и менее для установления степени поражаемости восприимчивых форм.

Среди селекционных сортов существуют значительные различия по степени поражения паршой. Суммируя данные многих зарубежных и отечественных исследователей и результаты наших наблюдений, можно выделить значительное количество сортов, относительно менее поражаемых паршой.

К их числу относятся: Авон, Августа, Адвир, Акебия, Аккерзеген, Альфа, Андреа, Анко, Антиго, Арран пилот, Арника, Берлихинген, Бевеландер, Белла, Бланник, Борка, Выеборске, Герлах, Гинденбург, Глюкскинд, Гольден вондер, Грата, Делос, Деодара, Дун стар, Добрава, Йссельстер, Кардинал, Кайюга, Карнеа, Кер понди, Кинг, Комтесса, Кондеа, Котнов, Любимец, Марта, Меномини, Моника, Норма, Олев, Онтарио, Ора, Осаж, Острагис, Рассет Бербанк, Редкот, Ренета, Робиния, Сабина, Себаго, Сенек, Сиртема, Спартан, Сусанна, Тава, Танненберг, Тетон, Топаз, Универсал, Фина, Фита, Фламиния, Флемингскост, Флемингштерке, Фитофтороустойчивый, Фрам, Фрюнудель, Хайг, Хлопья, Хурон, Чероки, Эверест, Эпока, Эрика, Эрдгольд, Эрли тем, Юбель, Ямпа и др.

Из новых сортов, выведенных в США, более устойчивы Навахо и Бланка (W. C. Edmundson и др., 1961), Пенчип (W. Mills, 1964), Плат и Хи-Плейнз (R. B. O'Keefe и Н. O. Werner, 1965), Каскад (Amer. Pot. J., № 9, 1969), характеризующийся, по аме-

риканским данным, также устойчивостью к вертициллёзу, ризоктонии и скручиванию листьев.

Г. Гофман (1962) нашел, что при искусственном заражении сортов Аккерзеген, Бланик, Карнеа, Котнов, Меномини, Онтарио, Постемп, Сабина, Эрдгольд, Юбель и других они были довольно устойчивыми к нескольким штаммам парши. В то же время, по другим данным, в частности Ю. Александрова на Майкопской опытной станции ВИР, сорт Меномини сильно поражался паршой. В Австралии новые сорта Эмилия и Алка Кончита были более устойчивы к парше, чем сорта Меномини и Аккерзеген (R. J. Conroy и R. J. Jessup, 1962).

Различная поражаемость одних и тех же сортов связана с почвенными особенностями и метеорологическими условиями тех или иных лет испытания.

Кроме того, необходимо считаться с наличием разных рас возбудителя заболевания.

Из перечисленных выше выделены как наиболее пригодные в качестве производителей паршестойких сортов:

Акебия, Аккерзеген, Арника, Гинденбург, Кардинал, Карнеа, Котнов, Острагис, Робиния, Танненберг, Юбель и др.

Согласно Стевенсону, сорта Гинденбург и Острагис гомозиготны по устойчивости. При скрещивании с неустойчивыми они дают в потомстве значительное количество устойчивых форм. При скрещивании этих сортов между собой можно получить почти исключительно устойчивое потомство. Сорт Аккерзеген устойчив к двум расам парши (J. Leach, P. Decker, H. Becker, 1939). Сорт Юбель устойчив к одной менее вирулентной расе и гетерозиготен, его потомство сильно расщепляется по устойчивости к парше.

Устойчивый исходный материал для селекции на паршестойкость можно черпать среди некоторых диких видов, в первую очередь серий *Glabrescentia* и *Commersoniana*. По нашим данным, многие гибриды от скрещиваний с видами этих серий отличались устойчивостью к парше. Паршестойкие образцы найдены также у некоторых видов других серий: *S. sparsipilum*, *S. tuberosum* (не только селекционные сорта, но и чилийские формы), *S. goniocalyx*, *S. andigenum*, *S. stoloniferum*, *S. polyadenium*, *S. jamesii* и др.

Гофман (Hoffmann, 1958) считал наиболее устойчивым к двум расам парши один образец *S. polyadenium*. Очень слабо поражались в его опытах некоторые образцы *S. chacoense* f. *boergeri*, *S. demissum*, *S. stoloniferum*.

A. V. Calderoni и C. J. Induni (1952) отмечают некоторую устойчивость к парше аргентинского сорта Руна, являющегося формой *S. andigenum*. Rothacker (1961) наблюдал устойчивость к парше некоторых образцов *S. acaule*, *S. microdonum*, *S. vernei* и др.

По данным Ю. А. Александрова за 1964—1967 гг., в условиях Майкопской опытной станции ВИР из образцов диких видов оказались устойчивыми к парше следующие:

S. commersonii f. *piriforme* ск-4319-2-10, *S. chacoense* f. *dolichostigma* Д-400, f. *garciae* к-2935, f. *gibberulosum* Д9-763, Д9-886, f. *horovitzii* к-2305-2, *S. leptostigma* Д-178, *S. microdontum* к-5413, *S. cardiophyllum* к-4224; к относительно устойчивым были отнесены *S. chacoense* f. *gibberulosum* Д9-1328, f. *horovitzii* к-2305-5-3, f. *subtilius* к-2724-1, *S. catarthrum* Д9-554, *S. vernei* к-5392.

Из примитивных культурных видов на фоне поражения стандартного сорта Мажестик на 100% (в т. ч. 52% средне и сильно пораженных клубней) устойчивыми оказались *S. stenotomum* (1664, к-3373), *S. curtilobum* (к-3559). Относительно более устойчивыми (поражение до 10%) были *S. rybinii* (к-2892, к-5768-1, 1680), *S. phureja* (1815в). Среди полиморфного культурного вида *S. andigenum* большинство образцов поражалось паршой, иногда сильно. В 1964—1967 гг. в слабой степени были поражены образцы из Аргентины к-4030 и к-4033. В 1966—1967 гг. относительно устойчивыми были образцы к-1706 (*f. dissecticorollatum*), к-3895 (из Аргентины), образцы из США Р1-195211 (к-4709), Р1-205624 (к-4713). Пораженность их паршой от 5 до 12%. Не были поражены образцы к-1752 (*f. cuzcoense*), к-4002, Р1-230499 (к-4716). В течение всех 4 лет испытания образцы к-1764 (*f. тоско сенса*) и к-3191 не были поражены паршой.

Чилийские формы *S. tuberosum* в массе поражаются паршой в средней и сильной степени. В то же время некоторые образцы в условиях Майкопской опытной станции были очень слабо поражены в годы наиболее сильного развития парши. К числу таких образцов относились: к-3410, к-3411, к-3425, к-3456, к-3463, к-3496, к-3517, к-3518. Александров особо отмечает устойчивость образца к-3463, который на запольном участке при весенней и летней посадках в некоторые годы был совершенно здоровым, а в другие годы имел лишь до 1% клубней, пораженных паршой. Из новых чилийских образцов в 1967 г. при пораженности клубней стандартных сортов Эпрон и Мажестик на 54—68% не были поражены образцы к-6079 и к-6087.

Таким образом, в настоящее время могут быть подобраны исходные образцы для селекции на паршестойкость не только из селекционных сортов, но также из чилийских форм *S. tuberosum*, диких видов (преимущественно относящихся к сериям *Glabrescentia*, *Commersoniana*, *Polyadenia* и др.) и некоторых форм *S. andigenum*.

При испытании большого количества межвидовых гибридов различной степени сложности, полученных с участием разнообразных диких видов картофеля, не представлялось возможным выделить иммунные к парше формы. Однако ряд гибридов отличался практической устойчивостью к ней. Так, например, на Майкопской опытной станции ВИР некоторые наши межвидовые

гибриды в течение 2—3 вегетационных периодов не были поражены паршой, а в годы ее наибольшего развития (1965, 1967) имели до 20% слабо (балл 1) пораженных клубней.

Таковыми были, например, гибриды: 56-242—F₂ *S. chacoense* × Камераз № 1; 55-402—B₂ [(*S. chacoense* f. *parodii* × Катадин) × смесь пыльцы № 1] × Октябренюк; 56-124—B₃ [(*S. chacoense* f. *schickii* × Октябренюк) × Камераз № 1]; P3-1045—B₁ [(*S. vallis mexici* 6х × Штеркератис) × Эдельгард × Фрюгольд × Эрендира]; P3-675—B₁ [(*S. demissum* × Глюкауф × Бусола) × (Дун перл × *S. demissum* × Глориоза × Катадин × *S. tuberosum*)] × Эрендира; P3-131 — B₁ [(*S. acaule* × Фюрстенкроне) × (*S. rybinii* × *S. bukasovii*) × Гольдштерке × Регина] × [(*S. demissum* × Глюкауф × Бусола) × (Дун перл × *S. demissum*) × Глориоза × Катадин × *S. tuberosum*].

Этот список может быть продолжен гибридами разной степени сложности с участием, помимо перечисленных видов, *S. vernei*, *S. stoloniferum*, *S. catarthrum*, *S. molinae* и др.

Таким образом, при подборе относительно устойчивых исходных форм практически устойчивые гибриды могут быть выделены и в очень сложных комбинациях, полученных с участием самых разнообразных видов и селекционных сортов *S. tuberosum*.

Л. А. Dionne и С. Н. Lawrence (1961) получили устойчивые к парше гибриды от скрещивания *S. chacoense* (2n = 24) с примитивным культурным диплоидным видом *S. phureja*. Многие из них характеризовались повышенным содержанием соланина в клубнях (от 0,4 до 2 мг, в то время как у сорта Катадин — от 0,2 до 0,024 мг). Многие гибриды в F₂ имели сходство с ранними формами *S. phureja*. Судя по характеру наследования, можно было предположить, что оно полифакториальное. С помощью колхицина были получены тетраплоидные формы гибридов, использованные для дальнейших скрещиваний с *S. tuberosum*.

УСТОЙЧИВОСТЬ К ПЫЛЬНОЙ ПАРШЕ

Пыльная, порошистая парша, или спонгоспора [*Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerh], слабо распространена в СССР и не наносит существенного ущерба урожаям картофеля. Согласно имеющимся данным, к спонгоспоре относительно устойчив ряд сортов *S. tuberosum*: Кардинал, Кобблер, Парнассия, Тетон, Эри, Юбель и др.

Зади́на (1958) установил высокую устойчивость некоторых образцов диких и культурных видов картофеля.

Такие образцы были найдены у диких видов: *S. acaule*, *S. punae*, *S. depexum*, *S. schreiteri*, *S. commersonii*, *S. chacoense* (в том числе формы *gibberulosum*, *parodii*, *boegeri*), *S. microdontum* (*simplicifolium*) и у культурных — *S. andigenum*, *S. rybinii* (в частности, f. *kesselbrenneri*).

При межвидовой гибридизации с широким использованием упомянутых видов представляется возможным вывести сорта, сочетающие комплекс хозяйственно ценных признаков с устойчивостью к спонгоспоре.

Серебристая парша картофеля, вызываемая грибом *Spondyliocladium atrovirens* Harz, проявляется на клубнях в виде серебристых пятен, обычно развивающихся к весне при хранении картофеля. Вредоносность этого заболевания невелика. В то же время по степени его проявления многие сорта сильно различаются между собой.

В ВИР Н. Д. Хробрых (1953) определила как устойчивые следующие образцы:

Парнасся, Силезия, Стахановский, Фридолин; гибриды (Эпикур × *S. rubinii* f. *boyacense*), Форан × Эрика, (Калибан × *S. and v. colombianum*) × Катадин и другие; слабо поражались сорта Аккерзеген, Вольтман, Гавроне, Профессор Герлах, Советский.

УСТОЙЧИВОСТЬ К ООСПОРОЗУ

Ооспороз, вызываемый грибом *Oospora pustulans* Owen et Wakef., является в некоторых случаях, в частности в условиях севера, исключительно вредоносным заболеванием клубней картофеля. На них появляются черные пятна («черная кожа»), обычно распространяющиеся на глазки. Почки в глазках отмирают, и клубни теряют всхожесть.

Симптомы этого заболевания клубней впервые отметил Sarguthers (1904) в Англии, хотя, как пишет Moore (1959), болезнь была известна в Шотландии в прошлом столетии (Johnston, 1846). Наименование *skin spot* предложил Pethybridge в 1915 г., но лишь в 1919 г. Owen опубликовал полное описание болезни. Помимо Великобритании, болезнь отмечена в Новой Зеландии, Тасмании, Норвегии, в различных провинциях Канады (Аноним, 1950, по Бойду и Леннарду — A. E. W. Boyd, J. H. Lennard, 1961). В дальнейшем болезнь зарегистрирована в ГДР и ФРГ (Fuchs, 1954), Швеции (Emilsson, 1960), в США, хотя здесь она была отмечена еще в 1927 г. (Folsom и Bonde, 1950). В СССР ооспороз известен в разных районах страны, но особенно тяжелый ущерб причиняет на Крайнем Севере.

Первичное заражение происходит в поле во время роста растений. Источником инфекции являются почва и посадочный материал. Болезнь проявляется на клубнях обычно в период зимнего хранения. Но в отдельные годы мелкие темные пятна ооспороза начинают появляться уже при образовании клубней (Н. М. Руденко, 1963).

Поражение ооспорозом усиливается при низких температурах и достаточном увлажнении в период выращивания (А. Е. W. Boyd, 1957; В. К. Неофитова, 1957; Н. Д. Хробрых, 1958; Н. М. Руденко, 1960). Некоторые исследователи считают, что большей восприимчивостью к ооспорозу обладают наиболее зрелые, поздно убранные клубни (Бойд, 1957; Аллен, 1957). Отсюда рекомендация Бойдом ранней уборки картофеля.

Однако, по наблюдениям Руденко на Полярной опытной станции ВИР, наибольшей восприимчивостью к ооспорозу обладают, наоборот, незрелые клубни. Зрелые клубни с плотной, хорошо развитой кожурой характеризуются повышенной устойчивостью. Руденко склонен считать одной из причин особой вредоносности ооспороза на Крайнем Севере невызревание клубней из-за короткого безморозного периода. Ранние сроки уборки на Полярной опытной станции ВИР увеличивали количество больных клубней.

А. П. Харьков и Н. М. Руденко (1958) установили, что возбудитель ооспороза зимует на остатках растений картофеля. Поэтому при бессменной культуре накапливается инфекция в почве.

Было установлено, что селекционные сорта *S. tuberosum* различаются по степени их поражения ооспорозом. Бойд и Леннард (1961) на основании испытания 24 сортов пришли к заключению, что к числу более поражаемых можно отнести следующие сорта:

Крейгс аллианс, Керрс пик, Крейгс рояль, Шарпс экспресс, Кинг Эдуард, Арран баннер, Редскин, Гладстон, Хом гвард, Эпикур, Ульстер чифтейн; остальные испытанные сорта были более устойчивы и в порядке возрастания устойчивости располагались в следующий ряд — Арран пилот, Катриона, Мажестик, Рекорд, Мак Интош, Грет Скот, Ап-ту-дет, Дюк оф йорк, Арран пик, Дун стар, Денбар стандарт, Денбар ровер, Гольден вондер; последние 3 сорта были относительно наиболее устойчивые.

По данным Полярной опытной станции ВИР (Н. М. Руденко и др.), из селекционных сортов устойчивы или слабо поражаемы ооспорозом следующие:

Аквила, Барима (—) *, Борка, Бинтье, Бургония кишвардай, Вале, Виола Вулкан **, Гавронек, Гемма **, Геркулес, Грация, Грин маунтен ** (—), Громдаские ** (—), Делеша, Дроссель **, Зеебургер, Индустрия (—), Кальроз, Красава, Крейгс дифайенс **, Крейгс рояль **, Магдебургер блауе, Модель, Мохавк ** (—), Наркота ** (—), Нидерарнбахер, Нова Гута **, Ноорделинг **, Пантер **, Парнассия ** (—), Перкун, Перл роз ** (—), Пионер **, Профит, Робиния **, Северянин, Седов, Сульки ** (—), Ульстер супрем, Униперсал, Уртика, Фарфадетта ** (—), Финк, Флисак **, Фортуна, Хеймкер, Хилла ** (—), Чиппева (—), Эверест **, Экспорт, Эпрон.

Из распространенных на Крайнем Севере сортов особо сильно поражались ооспорозом:

Пилот, Имандра, Сестра Имандры; относительно устойчивы Снежинка, Мурманский и новый сорт — межвидовой гибрид *S. andigenum* — Хибинский ранний.

Многолетними исследованиями Н. М. Руденко (1964) на Полярной опытной станции ВИР были установлены большие раз-

* Знаком (—) отмечены сорта, не поражавшиеся или слабо поражавшиеся при искусственном заражении ооспорозом в 2 срока.

** Не поражались в полевых условиях также и ризоктониозом.

личия по степени поражаемости ооспорозом образцов диких и культурных видов картофеля.

К числу очень сильно поражаемых примитивных культурных диплоидных видов относились *S. gubinii* и его формы *boyaacense*, *caparensense*, *kesselbrenneri*, а также некоторые другие виды без периода покоя клубней. Наиболее устойчивые образцы как в естественных условиях, так и при искусственном заражении были выделены у следующих диких морозостойких видов:

S. acaule (Д-1512, Д-1536 и др.), *S. schreiteri* (Д-960), *S. demissum* (Д-1130, Д-1472, Д-1152 и др.); слабо поражаемые, практически устойчивые к ооспорозу формы были обнаружены также среди диких видов *S. leptostigma* (Д-202, Д-205, Д-446, Д-452), *S. molinae* (Д-521, Д-213, Д-215, Д-220), *S. catarthrum* (Д-305, Д-353, Д-955-13), *S. stoloniferum* (Д-635, Д-1206), *S. chacoense* (f. *gibberulosum* — Д-872, Д-922-2, f. *parodii* — к-2935-5 и др.), а по последующим данным — *S. multidissectum*; среди культурных видов более устойчивые образцы были найдены у *S. chaucha* (Р-37, Р-205), *S. macmillanii* (Р-5), *S. mammilliferum* (Р-397), *S. tenuifilamentum* (СР-209, Р-391), *S. andigenum* (А-19, А-90, А-120, А-339, А-462, А-669, А-681, А-787, А-6-886, А-947), чилийских форм *S. tuberosum* (В-42, В-76, В-84, В-94, В-109, В-147, В-163, В-220, В-228), *S. curtilobum*.

При искусственном заражении перечисленные выше образцы поражались на 0—0,1 балла.

Изучение межвидовых гибридов показало, что наиболее устойчивые из них были получены тогда, когда в качестве одного из родителей фигурировали высокоустойчивые образцы видов, относящихся к сериям *Acaulia* и *Demissa*, и их гибриды. У видов этих серий ооспорозостойчивость в известной степени коррелирует с морозостойкостью.

Сильно поражались гибриды от скрещивания неустойчивых сортов между собой и с такими поражаемыми видами, как *S. gubinii* и др. Таковы, например, гибриды Полярной опытной станции ВИР — Хибинь 3, Хибинский двуурожайный, Хибинский скороспелый 4/29, полученные от скрещивания с *S. gubinii* f. *boyaacense*.

Устойчивость к ооспорозу неоднородна даже в пределах некоторых, в целом высокоустойчивых видов, в том числе *S. acaule* и *S. demissum*. В то же время среди сильно восприимчивых могут быть выделены относительно менее поражаемые. Отсюда исключительная значимость отбора наиболее устойчивых компонентов и проверки их по поведению потомства. При этом особое значение должно быть придано искусственному заражению. Для обеспечения лучших условий заражения Руденко в условиях Мурманской области применял: 1) внесение кожуры или больных клубней с вырезанными глазками при посадке испытуемых образцов картофеля; 2) хранение изучаемого материала в мешочках в верхнем слое закрома с картофелем, где всегда отмечается повышенная влажность. Для усиления возможности заражения в каждый мешочек добавляли по 1—2 больных прошлогодних клубня.

Возбудитель антракноза — гриб *Colletotrichum atramentarium* (B. et Br.) Taubenh. В некоторые годы потери от этой болезни могут быть весьма значительными. Согласно наблюдениям Е. В. Никитиной, в период вегетации возможны 3 формы проявления болезни: 1) размокание, ослизнение и гниль стеблей; 2) преждевременное засыхание и черная точечность стеблей; 3) черная гниль клубней и столонов. В отличие от бактериального заболевания — «черной ножки» — не наблюдается гнили корней и почернения основания стеблей, а пораженные растения с трудом выдергиваются из почвы.

В период хранения на клубнях отмечены также 3 формы проявления болезни: 1) черная гниль; 2) сухая гниль и черная точечность; 3) кольцевой некроз. Источником инфекции являются зараженные посадочные клубни и растительные остатки, на которых гриб в виде микросклеротиев может сохраняться длительное время.

Обследование 92 сортов коллекции ВИР; проведенное Е. В. Никитиной в 1970 г., показало, что это заболевание было на 74 сортах. При этом 60 сортов поразились в сильной и средней степени. Наряду с этим на некоторых сортах не было отмечено никаких признаков заболевания.

К числу их относятся: Богатырь, Бульба, Вита, Детскосельский, Дзінтарь, Екатерининский, Киевский ранний, Крепыш, Левониha, Полесский ранний, Ранняя роза.

Было поражено менее 30% растений у сортов Веселовский 2-4 (20%), Вирулане (10%), Идеал (10%), Искра (15%), Каме-раз (15%), Катюша (20%), Корневский (5%), Курганский (25%), Островский (10%), Отличник (10%), Павлинка (20%), Петровский (20%).

Поражение 30% растений и более наблюдалось у сортов Боро-дянский (40%), Дружба (60%), Еленовский (30%), Изстадеc (100%), Имандра (30%), Йыгева (80%), Калистовский, Канди-дат (50%), Колташевский (40%), Корналийский (60%), Кра-саец Алтая (60%), Одесский (30%), Передовик (60%), Пови-ровец (80%), Приекулю балтые (40%), Приекульский ранний (30%), Пышминский (30%), Разваристый (30%), Эпрон (80%).

Предстоят дальнейшие поиски устойчивых форм среди обширной коллекции селекционных сортов и многочисленных образцов диких и культурных видов картофеля.

УСТОЙЧИВОСТЬ К ФУЗАРИОЗУ (СУХОЙ ГНИЛИ)

Сухая (фузариозная) гниль клубней (*Fusarium* sp.) проявляется в период хранения. На клубне образуются серовато-бурые слегка вдавленные пятна. Мякоть под пятном становится рых-

лой (трухлявой), сухой, кожица на пораженной части клубня сморщивается, на ее поверхности появляются подушечки гриба, приобретающие разнообразную окраску — белую, серую, желтоватую или розоватую. Гниль быстро распространяется в клубне, иногда целиком поражая его. Если в хранилище сухо, большие клубни мумифицируются, сморщенная кожица покрывает засохшую мякоть клубня. При повышении влажности пораженная ткань клубня становится более рыхлой, образующиеся внутри пустоты заполняются грибами.

Фузариозные клубни могут явиться источником заражения соседних здоровых клубней, что нередко вызывает образование очагов сухой гнили, обычно в верхнем слое хранящегося картофеля. Фузариозной гнили в наибольшей степени подвержены клубни с механическими повреждениями, ушибами, содранной кожурой, трещинами, пораженные другими болезнями, например фитофторозом и т. д.

По данным Шика и Хопфе (R. Schick, A. Hopfe, 1962), некоторые сорта относительно устойчивы: Арран баннер, Эпикур, Кинг Эдуард и др. Из 19 испытанных сортов в ФРГ все оказались поражаемыми, причем сорта Маритта, Олимпия и Аккерзеген были сравнительно с наименьшей степенью поражения (J. Kranz, 1959). Учитывая особенности механизма этого паразитического заболевания, Хеннигер (H. Henniger, 1966) считает маловероятным выделение абсолютно устойчивых форм. Однако он полагает принципиально возможным путем повышения устойчивости к фитофторозу, черной ножке, фузариозу значительно уменьшить потери при хранении.

УСТОЙЧИВОСТЬ К БАКТЕРИАЛЬНЫМ БОЛЕЗНЯМ

Возбудители черной ножки стеблей и мокрой гнили клубней картофеля известны под различными наименованиями: *Pectobacterium phytophthorum* (Appel) Waldee, *Pectobacterium carotovorum* (Jones) Lehmann et Neumann var. *atrosepticum* (van Hall) Dowson, *Erwinia phytophthora*, *Erwinia carotovora*, *Bacterium phytophthorum* (Appel) Burgwitz.

Источником инфекции являются больные клубни и зараженная почва, в которой инфекция сохраняется 4—5 лет. Заболевание легко передается также от растений некоторых других культур — томатов, огурцов, моркови, редиса и ножом при резке больных клубней.

От больных клубней, рано высаженных в холодную влажную почву, появляются больные растения; иногда всходы гибнут. Однако чаще развитие болезни иное. Вначале растение не имеет внешних признаков поражения, но затем, примерно в середине лета, верхние листья желтеют, скручиваются, стебли у основания чернеют и легко выдергиваются из почвы. При раннем поражении растения не образуют клубней, иногда образовавшиеся

молодые клубни гнивают. При более позднем поражении признаки болезни могут проявляться в слабой степени и лишь на отдельных стеблях. Некоторые из образовавшихся клубней загнивают, начиная с места их прикрепления к столонам. Загнившие клубни издают неприятный запах. Инфекция может находиться в скрытом состоянии, чаще в столонной части клубня.

Заболевание быстро распространяется при ранней весенней переборке клубней, во время уборки урожая при соприкосновении больных клубней со здоровыми, при хранении в неблагоприятных условиях (повышенная температура и влажность), когда в хранящемся картофеле в первую очередь в поверхностном слое образуются очаги мокрой гнили.

Учитывая исключительную инфекционность бактериальных болезней, необходимо строго соблюдать севооборот, избегать резки клубней, своевременно в поле удалять и уничтожать пораженные кусты вместе с материнскими и молодыми клубнями. Гниющие в почве клубни представляют собой опасный очаг распространения инфекции в полевых условиях. Согласно исследованиям шотландских ученых, бактерии распространяются на расстояние до 120 см (Г. В. Пыжикова, 1969). Необходимо создать оптимальные условия хранения, от которых в дальнейшем зависит разная степень поражения растений в полевых условиях. При всех работах, связанных с посадкой, уходом, уборкой и хранением картофеля, следует избегать повреждения клубней. Механические повреждения, даже мелкие, открывают путь проникновению инфекции в клубни.

Немаловажное значение имеют правильное применение удобрений с преобладанием фосфорных (но не азотных), своевременное уничтожение сорняков, благоприятные условия роста и оптимальные сроки уборки урожая. В целях более быстрого появления всходов и лучшего развития растений в начальный период роста целесообразно сажать проросшими клубнями в рыхлую, достаточно (но не избыточно) влажную почву. Очень важно перед закладкой картофеля на хранение создать условия, при которых могло бы быстрее происходить образование защитного пробкового слоя на поврежденных частях клубней. Наблюдения показывают, что это возможно при повышенной температуре и высокой влажности (см. главу X). Такие условия должны предшествовать созданию в хранилище оптимальной температуры 2—4° и относительной влажности 85—93 %.

Отбор для посадки здоровых клубней имеет большое значение в борьбе с бактериальными болезнями. Однако он затруднен тем, что в начальный период болезни, а также при слабом поражении трудно обнаружить больные клубни по внешним признакам. Существенную помощь может оказать серологический метод определения заболевания в скрытом виде.

Успешную работу в этом направлении проводил Ю. И. Шнейдер (НИИКХ), который добился получения эффективных анти-

сывороток для определения бактериальных заболеваний. Было установлено 6 серотипов *Pectobact. phytophthorum*. Поэтому понадобилось приготовление полиштаммовых сывороток. Оказалось, что их лучше получать смешиванием моноштаммовых антисывороток. При изготовлении антисывороток для определения другой бактериальной болезни — кольцевой гнили — штаммовый состав имеет меньшее значение. О большой значимости применения серологических анализов свидетельствуют данные Ю. И. Шнейдера, выявившего в этом случае в 2—2,5 раза больше больных растений, чем при обычных визуальных наблюдениях.

Для испытания устойчивости к черной ножке применяют искусственное заражение клубней. Хеннигер (H. Henniger, 1965) заражал целые клубни путем инъекции шприцем суспензии бактерий из 5 штаммов.

Был применен также способ заражения цилиндров из ткани клубней. Такие цилиндры диаметром 8 мм брали с помощью бура из достаточно крупных клубней и разрезали на части длиной 50 мм. До начала опыта клубни в течение 2—3 недель хранили при температуре 4—6°. Цилиндры погружали в пробирки диаметром 16 мм, наполненные бактериальной суспензией по 0,5 мл в каждой, при этом глубина погружения составляла 4—5 мм.

Через 5 дней после выдерживания цилиндров при температуре 15° оценивали степень заражения путем измерения в мм длины непораженной части ткани. Этот способ мог быть еще более упрощен путем погружения цилиндров на одинаковую глубину (3—3,5 мм) в общий сосуд (20×20 см, 6 см высотой) с суспензией. При этом цилиндры вставляли через специальные отверстия (диаметром 10 мм) в органических стеклах, укрепленных над сосудом с суспензией.

С помощью этого метода можно установить восприимчивость к загниванию с большей достоверностью. Наблюдалось соответствие между степенью поражения ткани цилиндров и поведением исследованных сортов в практических условиях хранения.

Проникновение бактерий возможно лишь через поврежденную кожуру. Поэтому большое значение для предотвращения инфекции имеет быстрота опробкования пораненной части клубня. Она может быть различной у разных сортов. Для ее определения Хеннигер применял следующий способ. Клубни дезинфицировали, разрезали поперек и через 0, 4, 8, 16, 32 и 40 часов заражали, после чего помещали во влажную камеру (большие стеклянные сосуды) при температуре 18°.

Для заражения пригодно накладывать смоченных в суспензии бактерий кусочков фильтровальной бумаги диаметром 8 мм на ткань клубня. Оценку степени поражения проводили через 8 дней. При этом могли быть установлены четкие различия в скорости опробкования ткани между отдельными сортами. Так, например, при заражении через 32 и 40 часов после разреза



Рис. 5. Искусственно зараженные черной ножкой ломтики клубней картофеля.

клубни сорта Пират не имели признаков поражения, в то время как сорта Шпац были сильно поражены.

Начиная с 1970 г., в ВИР нашим аспирантом М. И. Коромысловой предприняты исследования по изучению устойчивости различных образцов коллекции картофеля к черной ножке при искусственном заражении ломтиков клубней (рис. 5) и срезанных стеблей. В основном была использована методика Ю. И. Шнейдера. Ломтики клубней и стебли заражали с помощью шприца суспензией 1—2-суточной чистой культуры возбудителя (концентрация 10 млн. бактерий в 1 см³).

Хеннигер (1966) считает, что между степенью поражаемости клубней и стеблей имеется статистически достоверная корреляция. Насколько это применимо к имеющемуся большому разнообразию картофеля, должны показать дальнейшие исследования.

Черной ножкой иногда в сильной степени поражается большинство известных сортов картофеля. В то же время некоторые сорта отличаются относительно меньшей поражаемостью.

Так, по некоторым данным, преимущественно немецких исследователей, менее поражаются сорта:

Альтгольд, Виола, Гольдверунг, Дабер (родоначальник многих более устойчивых сортов), Зикинген, Иммертрей, Карнеа, Мейзе, Меркур, Приска, Сабина, Тони, Флава, Фрам, Фрюгольд, Штеркерагис, Эрдгольд и др.

По последним данным НИИКС (Ю. Шнейдер, 1965; К. Попова, А. Воловик, Ю. Шнейдер, 1967), повышенная устойчивость при заражении клубней и стеблей отмечена у следующих сортов:

Камераз № 1, Олев, Ульяновский, Агрономический, Смысловский, Аквила, Совхозный, Веселовский, Волжанин.

Добиаш (К. Dobiás, 1970) к наиболее устойчивым относит сорта:

Зикинген, Флава, Нова, Изола, Приска, Иоганна, Красава.

Из испытанных Коромысловой селекционных сортов, по предварительным данным, относительно более устойчивыми оказались:

Агрономический, Камераз № 1, Лаймдота, Лори, Олев, Смысловский, Суvine.

Относительно менее поражались также некоторые из испытанных межвидовых гибридов.

В литературе имеются упоминания об относительной устойчивости некоторых образцов диких и культурных видов:

S. commersonii, *S. chacoense*, *S. tarijense*, *S. berthaultii*, *S. microdontum*, *S. acaule*, *S. semidemissum*, *S. stoloniferum*, *S. polyadenium*, *S. jamesii*, *S. pinnatisectum*, *S. bulbocastanum*, *S. rybinii*, *S. phureja*, *S. andigenum*.

По предварительным данным Коромысловой (ВИР), среди диких видов устойчивостью к черной ножке выделялся *S. chacoense*, многие образцы которого при искусственном заражении слабо поражались или не имели признаков заболевания.

Таковы, например, образцы: к-2052-6, к-2052-10, к-2061-3-2, к-2061-3-7, к-2061-3-8, к-2747а-5, к-2747а-11, к-2730-1-2-8, к-2730-1-2-10, к-2939-1-5, к-2939-1-10, к-3060-24-9 и другие; устойчивые образцы были выделены также у *S. setulosistylum* (к-2944-1) и других видов; преимущественно поражались черной ножкой образцы в пределах *S. kurtzianum*, *S. velascanum*, *S. spagazinii*, *S. brevicaulis*, *S. bukasovii*, *S. sparsipilum*, *S. ruiz ceballosii*, *S. catarthrum*, *S. vernei*, *S. sucrense*, *S. microdontum*, *S. infundibuliforme*, *S. boliviense*, *S. megistacrolobum*, *S. raphanifolium*, *S. acaule*, *S. molinae*, *S. leptostigma*, *S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. pinnatisectum*, *S. trifidum*, *S. morelliforme* и др.

Среди примитивных культурных видов устойчивые образцы выявлены у *S. rybinii* и *S. phureja*. В пределах *S. stenotomum*, *S. macmillanii*, *S. gomocalyx*, *S. siezae* встречались более и менее восприимчивые образцы.

Большинство образцов *S. andigenum* поражалось черной ножкой. Лишь несколько образцов не имели признаков заболевания

или поражались в слабой степени. Из чилийских форм *S. tuberosum* относительной устойчивостью характеризовались к-7551, к-7560, к-7562 и др.

Кольцевая гниль также является одной из распространенных и вредоносных бактериальных болезней картофеля. Она встречается почти повсеместно, но особый ущерб наносит в средней полосе европейской части СССР и в Сибири. Эта болезнь вызывает преждевременное увядание растений и гниение клубней. В некоторых случаях потери урожая картофеля от кольцевой гнили доходят до 20—45 % и более. Иногда массовое гниение клубней наблюдается во время хранения.

Возбудитель болезни — *Corynebacterium sepedonicum* (Spickermann et Kotthof) Skaptason et Burkholder. Первичная форма заболевания, по О. Д. Беловой (1937, 1940), — ямчатая гниль.

Из клубней, пораженных ямчатой гнилью, вырастают растения, пораженные кольцевой гнилью. Клубни вначале внешне не отличаются от здоровых, но на разрезе у них заметны по сосудистому кольцу пожелтение и размягчение тканей. При посадке в поле такие клубни часто дают нормальные всходы. Однако в дальнейшем, к концу вегетации, некоторые стебли растения начинают увядать, молодые листья становятся хлоротичными и скручиваются.

В случае сильного поражения полностью разрушается сосудистая система клубня и превращается в слизистую кашицеобразную массу. Поражение иногда захватывает паренхимные ткани, прилегающие к сосудистому кольцу. При хранении в условиях повышенной влажности клубни, пораженные кольцевой гнилью, полностью гниют от мокрой гнили. При пониженной влажности на больных клубнях развивается сухая гниль.

Болезнь передается клубнями. Из них бактерии проникают в сосудистую систему стеблей, затем во вновь образующиеся клубни. Через 1,5—2 месяца после посадки картофеля бактерии могут быть обнаружены в стеблях и молодых клубнях. Возбудитель заболевания не может жить в почве, но в растительных остатках сохраняется до их сгнивания.

Распространению кольцевой гнили, как и некоторых других болезней, способствуют резка клубней, использование загрязненной тары во время посадки и уборки, нанесение клубням механических повреждений. При соприкосновении больных клубней со здоровыми может происходить поверхностное заражение клубней, проявляющееся в виде ямчатой гнили. Инкубационный период этой фазы болезни длится 5—6 месяцев (К. Ф. Мурзакова, 1964). Ямчатая гниль проявляется весной в виде поверхностных желтых пятен, хорошо заметных после удаления кожуры клубней. Для уменьшения возможности заражения клубней ямчатой гнилью их убирают в зрелом состоянии с прочной, менее повреждающейся кожурой в сухую погоду (М. В. Бордукова и О. Д. Белова, 1958).

В борьбе с кольцевой гнилью хорошие результаты дают: предуборочное удаление ботвы (за 10—14 дней до уборки), ускоряющее опробковение кожуры клубней, уменьшающее возможность проникновения в них бактерий из пораженных стеблей; просушка и светозакалка клубней, способствующая уничтожению инфекции на их поверхности и улучшающая лежкость при хранении; двуурожайная культура с летней посадкой свежееубранными клубнями. Этот прием позволяет почти полностью оздоровить картофель от кольцевой гнили даже при 100% исходной зараженности (К. Ф. Мурзакова, 1966).

У части внешне здоровых клубней, полученных от больных кустов, инфекция может находиться в скрытом состоянии, а затем передаваться потомству. Поэтому весьма важно своевременно обнаруживать скрытые формы болезни и не допускать в посадку зараженные клубни. Для обнаружения их применяют специфические антисыворотки, так же как это делают в отношении черной ножки. По опытам Мурзаковой (1966), в некоторых случаях количество выявленных больных растений с помощью серологических анализов в 2—6—8 раз превосходило таковые при оценке лишь по внешним признакам. Это различие по результатам визуальных наблюдений и с помощью серологического метода особо значительно при проведении анализов в более ранние сроки.

Для серологических анализов берут отрезки оснований стеблей, промывают их водой, обсушивают на воздухе или с помощью фильтровальной бумаги. После этого на уровне корневой шейки делают срез и пинцетом на предметное стекло выдавливают две капли сока. К одной из них прибавляют 1—2 капли нормальной сыворотки, а к другой — диагностической. В случае положительной реакции в капле с диагностической сывороткой через 1—2 минуты появляются хлопьевидные стустки, в то время как капля с нормальной сывороткой остается равномерно мутной. Анализируют все стебли куста и выбраковывают те клоны, у которых хотя бы один стебель даст положительную реакцию на кольцевую гниль. Серологический анализ, по данным НИИКХ (Ю. И. Шнейдер и К. Ф. Мурзакова, 1964), лучше проводить в конце вегетации. Однако его можно применять и на сухих стеблях в течение 3 месяцев после уборки (а для анализов на черную ножку еще дольше).

В первичном семеноводстве для отбора здоровых клонов, в том числе свободных и от скрытых форм бактериальных заболеваний, представляется возможным клубни того или иного клона убирать в один пакет вместе с отрезками оснований стеблей, а в дальнейшем проводить соответствующие анализы. Предварительно нижние концы сухих стеблей опускают на 15—30 минут в воду, а после обсушивания анализируют.

Пока имеется весьма мало данных по устойчивости различных видов и сортов картофеля к кольцевой гнили.

При испытании в США 54 селекционных сортов (Бонде, Стевенсон и Акелей, 1947) выделены лишь 2 устойчивых: Фризо и Президент (Пауль Крюгер). При испытании во Франции наиболее устойчивым оказался сорт Фурор (Lansade, 1950).

В США выведен ряд устойчивых сортов:

Мерримак, Саранак, Тетон (Ридль, Стевенсон и Бонде, 1946; Стевенсон и Ливермор, 1949; Акелей и др., 1955).

Было установлено, что устойчивость в основном наследуется доминантно. В потомстве от самоопыления устойчивых сортов преобладают устойчивые формы, например Пауль Крюгер — 55% и Тетон — 85%.

Анализ родословных ряда устойчивых сортов (Вольтман, Мерримак, Пауль Крюгер, Саранак, Фризо, Фурор) показывает, что они произошли от первичного скрещивания Дабер × Эрсте фон Фремсдорф (Франдсен, 1958).

В последние годы в НИИКХ было испытано небольшое число сортов на устойчивость к кольцевой гнили (Ю. И. Шнейдер и К. Ф. Мурзакова, 1964; К. Ф. Мурзакова, 1965, 1966). Испытание вели на искусственно созданном инфекционном фоне. Непосредственно перед посадкой (на глинистой и песчаной почвах) клубни заражали суспензией, приготовленной из больных клубней сорта Прикульский ранний. Для этого брали гнилостную массу желтого цвета из сосудистой системы клубней, растирали в ступке с водой (из расчета 10 г на 100 мл стерильной воды) и фильтровали через двойной слой марли. Суспензию готовили в день заражения клубней. В верхушечную часть около глазков каждого заражаемого клубня вводили с помощью шприца по 0,5 мл суспензии. В контрольные клубни таким же путем вводили стерильную воду. Высаживали по 50 клубней.

Во время вегетации не было признаков заболевания растений. Урожай клубней убирали покусно, а учет их заболевания проводили лишь на следующий год в конце мая—начале июня. Можно заражать и чистой культурой возбудителя кольцевой гнили, но при этом число и степень поражения клубней оказались значительно меньше.

Испытанные сорта по степени их поражения были распределены следующим образом:

относительно устойчивый — Лорх; средне поражаемые — Берлихинген, Прикульский ранний; сильно поражаемые — Любимец, Передовик, Северная роза.

Среди диких и культурных видов картофеля встречаются как относительно более устойчивые, так и сильно поражаемые. Сравнительно часто может быть отмечена одновременная относительная устойчивость к кольцевой гнили и к черной ножке.

Кнопп (L. C. Knorr, 1948) нашел устойчивость лишь у некоторых образцов *S. demissum*. Другие исследованные им образцы перечисленных ниже видов оказались поражаемы:

S. chacoense, *S. uyunense*, *S. vernei*, *S. stoloniferum*, *S. flaxcalense*, *S. verrucosum*, *S. fendlerii*. В НИИКС устойчивость к кольцевой гнили была отмечена у *S. chacoense*, *S. phureja*, *S. rybinii* f. *kesselbrenneri*, *S. semidemissum*, *S. jamesii*; поражались *S. stoloniferum*, *S. molinae*, *S. leptostigma* (Зайцева, 1950).

Бактериальное увядание вызывается возбудителем *Pseudomonas solanacearum* E. F. Smith. Высокую устойчивость к этому заболеванию Т. Н. Thung (1947) нашел у *S. chacoense*, а также у некоторых образцов *S. andigenum* и других видов. Ross и Rowe (1965) отмечают устойчивость к бактериальному увяданию не клубненосного *S. brevidens*, а также нескольких образцов *S. ascaule* и *S. curtilobum*.

БОРЬБА С ГНИЛЯМИ КЛУБНЕЙ

Потери от различных гнилей клубней в последние годы в некоторых странах, например в ГДР, ЧССР и других, становятся все более значительными. Проблема борьбы с гнилями имеет существенное значение и для нашей страны. Она становится особо острой в связи с широким внедрением механизированной уборки картофеля, при которой значительно повышается повреждение клубней, а отсюда и заболевание их различными гнилями, особенно при неблагоприятных условиях уборки и хранения. Важнейшие болезни, вызывающие гниение клубней, — фитофтороз, бактериальная мокрая гниль, часто обусловленная черной ножкой и кольцевой гнилью картофеля, и фузариозная сухая гниль. Меньшее значение имеют гнили клубней, вызываемые *Phoma solanicola* (Хеннигер, 1966; Н. Stachewicz, 1971).

На основании массовых потерь при хранении в неблагоприятных условиях урожая клубней, убранного комбайном, Галль (Н. Gall, 1966) выделяет сорта, подверженные гнилям клубней (Антарес, Мейзе, Финк, Кастор, Швальбе, Цейсиг, Шпац, Шпербер, Герлинде) и устойчивые к ним (Аурига, Роткельхен, Дроссель, Аполло, Ора).

По мнению немецких исследователей (Н. Gall, Р. Lamprecht, Е. Fechter, 1967), большое значение имеет эластичность клубней. Чем она выше, тем больше их способность противостоять механическим повреждениям и проникновению инфекции. Для определения эластичности клубней Галль и Лампребхт сконструировали специальный прибор (*Rückschlagpendel*). По мнению Галля, Лампребхта и Фехтера (1967), испытания разных сортов и гибридов дали ясные различия в способности их противостоять повреждениям. При этом у сортов от среднеранних до поздних между чувствительностью клубней к повреждениям и низкой эластичностью были найдены статистически подтверждаемые отношения. По обоим признакам хорошими формами оказались: некоторые гибриды и сорта Бинтье, Аквила, Ора; плохими — Кастор, Швальбе, Поллюкс и ряд гибридов.

Помимо соблюдения соответствующего комплекса агроприемов и усовершенствования комбайновой уборки, необходима планомерная селекционная работа: повышение устойчивости сортов к фитофторозу, черной ножке и другим заболеваниям, вызывающим гниль клубней, а также к механическим повреждениям.

Из краткого обзора, приведенного выше, видно, что селекционеры в настоящее время располагают материалом для создания сортов картофеля, более устойчивых к грибным и бактериальным заболеваниям. Особое значение имеет выведение сортов с комплексной устойчивостью к фитофторозу, раку и некоторым другим болезням. Селекция на комплексную устойчивость имеет большие перспективы.

ВЫВЕДЕНИЕ ВИРУСОУСТОЙЧИВЫХ СОРТОВ КАРТОФЕЛЯ

Каких бы успехов ни добился селекционер в создании сортов картофеля с комплексной устойчивостью к некоторым грибным и бактериальным болезням, его успех не будет полным, если новый сорт не обладает хотя бы относительной устойчивостью к важнейшим вирусным болезням, наиболее широко распространенным и вредоносным в той зоне, для которой его выводят.

ФОРМЫ ПРОЯВЛЕНИЯ И ПУТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИРУСНЫХ БОЛЕЗНЕЙ

Существуют различные формы проявления вирусных болезней на растениях картофеля. Наиболее широко распространены разнообразные мозаичные болезни: крапчатость, курчавость, морщинистая и полосчатая мозаика и пр. При этом на растениях проявляется в разной степени выраженная мозаичность — желтоватая расплывчатая пятнистость листьев. Иногда она не сопровождается деформацией листовой пластинки (крапчатость); иногда, при более тяжелых формах заболевания, наблюдаются также в разной степени морщинистость, укорочение листьев, отогнутость вершины долей и т. д. Тяжелые формы заболевания сопровождаются нередко резким угнетением роста растений, сильной морщинистостью, некрозами, ломкостью, опадением нижних листьев (морщинистая и полосчатая мозаики).

Как установлено, в настоящее время мозаичные болезни вызываются различными вирусами (X, S, M, Y, A, F и др.), как самостоятельно, так и в смеси. Наиболее тяжелые формы мозаичных вирусных болезней обычно наблюдаются при смешанной инфекции.

Другая группа вирусных болезней — желтухи. При этом не наблюдается мозаичности, но для растений характерен хлороз. Одной из наиболее опасных болезней этого типа является скручивание листьев, при которой наряду с хлорозом отмечается также сильное скручивание их долей в трубку.

В последнее время ученые ряда стран обнаружили в растениях при некоторых заболеваниях, считавшихся вирусными, ми-

коплазмоподобные тела. Это поставило под сомнение их вирусную природу и дало повод для выделения новой группы возбудителей болезней растений. К микоплазменным болезням картофеля отнесены столбур и ведьмина метла.

Вирусы различают также и по особенностям их распространения: контактным путем или с помощью насекомых. Вирусы первой группы могут переноситься в естественных условиях при соприкосновении больного растения со здоровым, особенно при сильном ветре, а также орудиями ухода, одеждой работающих. К ним относятся такие широко распространенные мозаичные вирусы, как X, S, вирус табачной мозаики и др.

Как сообщают Бродбент и Мартини (L. Broadbent и C. Martini, 1959), вирус табачной мозаики может сохраняться на сельскохозяйственных машинах до 2 лет, вирус X — на одежде до 6 недель. В одном из опытов при обработке тракторами участков здорового картофеля после больного, вирусом веретеновидности клубней было поражено от 4 до 12% растений. Этот же вирус может распространяться при предпосадочной резке клубней. В опытах Клинковского (1951) растения картофеля, зараженные вирусом X, находились рядом со здоровыми, причем был исключен контакт листьев. В то же время $\frac{3}{4}$ здоровых растений оказались зараженными этим вирусом. Отсюда возникает предположение о возможности передачи вируса контактом корней или другим способом.

Исследования Робертса (1948—1950), проведенные с несколькими вирусами, поражающими картофель и томаты, показали, что томаты могут заражаться при выращивании на почве, содержащей измельченные корни растений, инфицированных вирусом X. Тлей-переносчиков вирусов X, S не установлено. В то же время, учитывая широкое распространение этих вирусов, по-видимому, нельзя полностью исключать возможность их переноса не только контактным путем.

Это подтверждают некоторые литературные данные, суммированные Габриэлем (1967) в его обстоятельной работе. Так, например, переносчиками вируса X могут быть: *Tettigonia viridissima* L., так же как и вируса Y, *Melanoplus differentialis* Thomas, колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say), 28-пятнистая картофельная коровка (*Epilachna vigintioctomaculata* Motsch.), переносящая, по Е. Г. Лебедевой (1963), также вирусы Y и L, *Phytometra gamma* L. По некоторым данным, этот вирус может быть перенесен также зооспорами рака картофеля [*Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Persival].

Наиболее вредоносные формы вирусов мозаичных (Y, A, M) и типа желтух (L) переносятся тлями, в первую очередь персиковой и др. Чаще персиковая тля (*Myzodes persicae* Sulz.) является основным переносчиком вируса скручивания листьев. Наиболее важными векторами вируса Y часто являются тли *Aphis nasturtii* Kalt., *Aphis frangulae* Kalt. (W. Gabriel, 1969).

В зависимости от района выращивания на первый план в качестве основных переносчиков того или иного вируса выдвигаются разные виды тли.

Вирусы, переносимые тлями, подразделяются в свою очередь на персистентные (стойкие) и непersistентные. К группе персистентных относится вирус скручивания листьев. Чтобы произошло заражение вирусом, он должен попасть в проводящие пучки растения. Поэтому переносчиком вируса может быть только такая тля, которая прокалывает проводящие сосуды растения. При этом от момента попадания вируса в насекомое до того времени, когда тля может перенести его на здоровое растение проходит не менее часа, так как вирус должен попасть через желудок, кишки и гемолимфу в стилет. Такая особенность переноса вируса имеет большое значение, давая возможность бороться с переносчиками путем применения системных инсектицидов. Это чрезвычайно важно, так как вирус размножается в тле, которая может переносить его на большие расстояния от источника заражения.

Неpersistентными вирусами являются Y, A, M. Эти вирусы сразу же после укола тлей в больное растение воспринимаются и передаются ею здоровым растениям. При этом эффективность переноса вирусов тлями в значительной степени зависит от видовых особенностей переносчиков. Когда тля только 1 раз погружает стилет в ткань зараженного, а затем здорового растения, вирус Y персиковой тлей передавался в 55%, тлей *Aphis abbreviata* — в 31%, *Macrosiphum solanifolii* — в 9% и *A. solanii* — в 4% всех случаев (Бродбент и Мартини, 1959).

Боуден с сотрудниками (1954) считал, что непersistентные вирусы находятся в основном в эпидермисе зараженного растения. Бредли (1956) нашел, что тли одинаково воспринимают вирус как из мезофилла, так и из эпидермиса. Они редко становятся инфекционными после проникновения стилета глубже верхнего слоя клеток. Вирусы этой группы обычно находятся вблизи кончика стилета тли (Бредли и Ганонг, 1955, 1957).

Они слабо защищены и относительно быстро инактивируются. Поэтому перенос их может быть лишь в течение непродолжительного времени (примерно в течение часа). Они редко переносятся вирофорной тлей на большие расстояния. W. Gabriel и W. Walczak (1966) отмечают, что в районах среднего «вырождения» вирус Y передается прежде всего на ближайшие растения.

По имеющимся данным, при кратковременном питании на картофеле, зараженном вирусом Y, примерно 40% неголодавших и 60% голодавших тлей становятся инфекционными. Если тли находятся на зараженном растении несколько часов, все они становятся инфекционными.

Отсюда следует, что в целях уменьшения возможности инфекции большое значение имеет выращивание растений в изолированных местах, для посадки в которых допускается лишь

практически полностью свободный от вирусов семенной материал. Даже небольшое количество пораженных растений является исходным материалом для быстрого распространения вирусов. В этом отношении, как правильно подчеркивает Боде (1968), и сравнительно небольшой процент больных растений в посеве часто существенно опаснее, чем сильно зараженные вирусом Y поля, но на большом удалении от места выращивания семенного картофеля.

Исходя из особенностей неперсистентных вирусов, борьба с их переносчиками путем применения инсектицидов не может дать того эффекта, как с персистентными вирусами. Это связано с тем, что тля немедленно передает вирус после того, как воспринимает его. Замечено, что при обработке инсектицидами тля не сразу погибает, а до своей гибели становится более активной и делает больше укусов, что способствует распространению неперсистентных вирусов (K. Neitzel, 1965).

Вирусы этой группы могут переноситься не только с помощью вирофорной тли, но и путем соприкосновения с соседними кустами, подобно тому, как это имеет место у контактных вирусов (Боде, 1968). Некоторые вирусы, помимо описанных, могут передаваться и другими способами, например почвенными грибами и свободно живущими в почве нематодами. Примером первых может служить так называемая «АВС-болезнь», известная в Нидерландах и вызывающая различные, частично звездообразные растрескивания на коже клубней. Наиболее часто эта болезнь проявляется на сорте Эрстлинг, но встречается и на других сортах. Она вызывает некрозы на растениях табака и распространяется живущим в почве грибом *Olpidium brassicae*.

Другой вирус, обнаруженный в Великобритании, являющийся причиной заболевания *top top disease*, вызывающий у некоторых английских сортов желтую пятнистость более старых листьев, дугообразные некрозы в мякоти клубней, а также деформацию и морщинистость верхних листьев куста, переносится грибом *Spongospora subterranea* (Боде, 1968).

О возможности переноса некоторых вирусов свободно живущими в почве нематодами сообщают W. B. Hewitt, D. J. Raski, A. C. Goheen (1958), R. Fritzsche (1967) и др. Примером переносимых таким путем вирусов могут служить вирусы пестростебельности и букетной болезни (Боде, 1968).

Общепринято, что вирусы картофеля передаются потомству лишь вегетативным путем, но не через семена. В массе это действительно так. В то же время наши наблюдения, равно как данные других исследователей, говорят о том, что в отдельных случаях некоторые вирусы могут передаваться через семена. Так, например, Sprau (1950) отмечал это в отношении вируса Y. По нашим предварительным данным, это возможно имело место у вирусов Y и M. Специальные опыты Н. М. Щербаковой выявили возможность передачи через семена вируса M искус-

ственно зараженными им растениями *S. demissum*. На вероятность передачи семенами вируса М указывает также Б. Х. Нурмисте. К аналогичному заключению на основании своих наблюдений пришел наш аспирант Э. В. Трускинов (1971).

С. И. Гребенщикова (1970) находила вирус Х в мякоти и семенах свежесобранных ягод картофеля, а также в созревших семенах. Было отмечено снижение степени заражения вирусами Х и S сеянцев, выращенных из промытых семян. В связи с этим интересны данные об очень высоком проценте передачи через семена вируса скручивания листьев инфицированными им растениями паслена (*Solanum dulcamara* L.), о чем сообщают Бродбент и Мартини (1959).

Представляет несомненный не только теоретический, но и практический интерес постановка в широких размерах точных опытов по выявлению возможности передачи различных вирусов картофеля через семена.

ВИРУСЫ, ВИРУСНЫЕ БОЛЕЗНИ И УСТОЙЧИВОСТЬ К НИМ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ

Существует большое количество вирусов, поражающих картофель. Растения могут проявлять ту или иную степень устойчивости к ним. Различают четыре основных типа устойчивости: 1) иммунитет, 2) сверхчувствительность, 3) полевую устойчивость, 4) толерантность.

Наиболее ценен первый тип устойчивости — полная невосприимчивость. Большую ценность представляет также сверхчувствительность, при которой растение реагирует на вирус образованием некротических пятен, представляющих собой барьер, препятствующий дальнейшему распространению вируса.

Возможно, локализация вирусных частиц в зоне некроза связана с накоплением вокруг нее ингибиторов вирусов (Е. Jermoljev, 1966; W. A. Hodgson, J. Munro, R. P. Singh, F. A. Wood, 1969 и др.). В. А. Князев (1971) установил, что в листьях растений картофеля содержатся белковые ингибиторы вируса Х, а их количество коррелирует со степенью устойчивости к этому вирусу. Оно наибольшее в период цветения в листьях верхних ярусов.

При полевой устойчивости заражение хотя и происходит, но вследствие особенностей сорта идет медленно, что сдерживает распространение заболевания. Нарастание инфекции при выращивании в течение ряда лет сравнительно замедленное.

Толерантность представляет собой особое свойство выносливости к вирусу, когда растение поражено им, но заметно не снижает продуктивности. Некоторые толерантные сорта, не проявляя внешних признаков заболевания, являются постоянными носителями вируса в скрытой (латентной) форме.



Рис. 6. Листья растения картофеля с симптомами полосчатости, вызываемыми вирусом Y (по Боду).

1 — точечные некрозы, 2 — некрозы жилок.

Вирус Y [tobacco veinal necrosis virus, *Solanum virus 2* (Ortoy) Smith; штаммы: вирус C, *Solanum virus 5* Smith, stipple — streak virus; полосчатая мозаика, морщинистая мозаика, стрик, Strichelkrankheit]. Это один из наиболее вредоносных и часто встречающихся вирусов картофеля. Первичные симптомы заболевания проявляются на листьях в виде мозаичных или темно-коричневых пятен. Заболевание с каждым годом прогрессирует. Растения сильно отстают в росте. Листья деформируются, становятся морщинистыми, доли и дольки уменьшаются в размере. Вершины долей отогнуты книзу. На листьях между жилками и на жилках, на черешках и стеблях появляются участки отмершей ткани — некрозы (рис. 6). Черешки и стебли становятся хрупкими. Часто нижние листья чернеют и отмирают, свисая вниз. Остаются морщинистые, сильно деформированные листья лишь на вершине растения (пальмовидность). Клубни мелкие, часто уродливые. Урожай резко снижается на 50—90%. При поздней инфекции могут быть заражены не все клубни под кустом.

Симптомы сильно варьируют в зависимости от сорта и штамма вируса. Штамм C вируса Y в отличие от основного

типа вируса не переносится тлями. Особо тяжелые формы мозаичных заболеваний картофеля, известные в литературе под различными наименованиями, часто вызваны вирусом Y, особенно в смеси с другими вирусами (X, A и др.). Некоторые штаммы вируса на отдельных сортах могут быть в латентной форме или проявляются лишь в виде легкой мозаики.

С 1955 г. в Европе получили распространение новые штаммы вируса, вызывающие покоричневение жилок табака (*veinal necrosis*), а в некоторых случаях — некротические пятна между жилками. Эти штаммы известны под наименованиями *tobacco veinal necrosis virus*, *Tabakripfenbräune*, RBV, Y^R. В случае заражения ими растения не приобретают иммунитета против других штаммов вируса Y. В год инфекции штаммы этой группы часто остаются в латентном состоянии или вызывают на растениях картофеля очень слабую мозаику с малой морщинистостью листьев. Вследствие этого зараженные растения при прочистке остаются незамеченными. В последние годы В. Садовниковой и Г. Ефимовой (1971) отмечено распространение штамма Y^R в Ленинградской области, в особенности на сортах Фаленский, Столовый 19, Гатчинский. Их опытами подтверждается возможность переноса этого штамма вируса не только тлями, но и контактными путем.

Вирус Y может быть определен серологически. Однако определение его таким способом менее надежно, чем, например, вирусов X, S, M. Антисыворотка к вирусу Y оказывается действенной только при надлежащей концентрации вируса в растении и для определения тех штаммов, по отношению к которым она приготовлена. Следует также иметь в виду, что при сильной степени выраженности симптомов заболевания на растениях (некрозы, полосчатость) серологический анализ вируса Y ненадежен.

Для определения вируса может быть использован электронный микроскоп. Частицы вируса тонкие, нитевидные, различной длины (средние размеры 15×729 мμ).

Вирус легко переносится с соком, а в естественных условиях — различными тлями: *Myzodes persicae*, *Aphis nasturtii*, *A. frangulae*, *Aulacorthum circumflexum*, *A. solani*, *Macrosiphum euphorbiae* и др.

Устойчивость к вирусу Y. Сорта *S. tuberosum* значительно различаются по степени их поражаемости вирусом Y. Чаще это характеризуется как устойчивость к инфекции (полевая устойчивость) и значительно реже, как сверхчувствительность. Суммируя данные многих исследователей, к относительно менее поражаемому этим вирусом можно отнести такие сорта:

Альфа, Амарил, Анко *, Апта (сильно поражается скручиванием) *, Ари, Арран баннер, Арран виктори, Балтик, Барима, Бланик, Беа, Бурмания, Вера,

* Устойчив и к новым штаммам Y — RBV.

Виргиния, Вольтман, Вулкан, Герлинде, Гольдзеген, Даттура *, Дезире, Делос, Дун эрли, Ева *, Зиглинде, Изола *, Иоганна, Иссельстер, Капелла, Катадин, Керрс пник, Конкордия, Корнелия, Крейгс сноу уайт, Ленино, Леона *, Либертас, Лори *, Лорх, Мажестик, Маритта *, Мейзе, Ментор, Оберарнбахер фрюе (сильно поражается скручиванием), Ода *, Остара, Остботе, Патронес, Пимпернел, Планет *, Рекорд, Рейнхорт (устойчив к скручиванию) *, Саския *, Сиентье, Сноуфлек, Спартан, Сюрприз, Татранка, Татры, Ультимус, Уран, Фельдеслон *, Форан, Форелле, Фортуна, Франциска, Фрома, Фрюботе, Ханза, Чемпион, Чиппева, Швальбе *, Эверест и др.

Высокой устойчивостью характеризуется селекционный образец картофеля BRA 9089, происходящий от одной из чилийских форм. Ряд сортов с полевой устойчивостью к вирусам Y и A происходит от гибрида, полученного К. О. Мюллером путем скрещивания *S. demissum* с сортом Поланин (происходящим от *S. andigenum*). Так, полевой устойчивостью к вирусу Y отличаются следующие сорта, происходящие от этого гибрида:

Маритта, Делос, Лори, Капелла, Апта в ФРГ; Швальбе, Герлинда в ГДР; Ленино, Уран, Вулкан, Татры, Балтик в Польше. Эти сорта хорошо передают полевую устойчивость потомству.

По имеющимся данным, некоторые сорта отличаются сверхчувствительностью к Y. Таковы, например, Катадин (Джонс и Винсент, 1937; Боуден и Кассанис, 1946), Сноуфлек (Болд и Пагслей, 1941) и др. По американским данным, устойчивость сорта Катадин передается семенному потомству.

Согласно исследованиям Сельскохозяйственного департамента США совместно с опытной сельскохозяйственной станцией (1960), при испытании на устойчивость к Y при заражении тлями в полевых условиях и в оранжерее не поразились следующие сорта:

Кальроз, Канога, Кансо, Канус, Эссекс, Гольден, Норланд, Уанвей, Ред бьюти, Мажестик, Пентланд эйс, Ургента и др.; устойчивыми в полевых условиях оказались и гибриды ряда комбинаций, в том числе потомство сорта Катадин.

По сообщению Акелея и других (1961), полевой устойчивостью к Y характеризовались сорта Хайг, Уинкел (Huinkel) Норкота, Осаж.

В работах Задины (1965) более устойчивое к вирусам гибридное потомство было в тех комбинациях, где в качестве одного из партнеров был использован сорт Швальбе. Сорта Аквила, Шпербер, Мейзе давали меньшее количество устойчивых растений.

При искусственном заражении вирусом Y с помощью листа-распылителя сеянцев от самоопыления 180 сортов мирового ассортимента большее количество относительно устойчивых растений было в потомстве следующих сортов:

Катадин (75% непораженных) а затем в убывающем порядке: Хохпроцентиге, Кайюга, Букурешти 24/53, Луна, Нарвик, Нордштери, Вулкан, Швальбе, Уникат, Браво, Энергия и т. д.

Наличие различных штаммов вируса Y усложняет селекционную работу. Наряду со штаммами, которые переносятся механически (путем втирания сока) и тлями, имеются такие, которые передаются только тлей. Боуден (1936) нашел штамм С в сорте Ди Вернон. Свойства этого штамма вируса Y исследовали Боуден и Шеффилд (1944), Болд и Норрис (1945), Боуден и Кассанис (1947) и др. Штамм С вызывает на ряде сортов картофеля и форм диких видов и на некоторых индикаторах (*Physalis floridana*) более сильные симптомы, чем Y. На сортах картофеля вместо полосчатых наблюдаются большей частью пятнистые некрозы.

Росс и Бэреке (1951) считают, что хотя распространение С в полевых условиях меньше, чем Y, он является более опасным вследствие того, что во многих сортах находится в латентной форме. Некоторые сорта — немецкие (Карла, Танненцапфен, Фрюхернхен), голландские (*Zeeuwse blauwe*, Торбеке и др.), а также сорта Эджекот перл, Ди Вернон, Род стар, Таммисто Ай-кайнен и другие — в латентной форме заражены сильным штаммом С. Наличие его выявляется реакцией верхушечного некроза при прививке на сорт Эрстлинг — индикатор штамма С.

Появление в последние годы в ряде европейских стран особо вредоносных штаммов вируса Y (штаммы RBY) в еще большей степени усложнило селекционную работу, тем более, что в год заражения они внешне не проявляются на растениях, а в дальнейшем приводят их к гибели. Эти штаммы легко переносятся тлями. Некоторые, в том числе широко распространенные до недавнего времени на Западе сорта, такие как Аккерзеген, Эрстлинг, Бона, Сиртема, Сабина, Эрдгольд, Вельтвундер, Хейда, Фина и другие, оказались сильно поражаемы новыми штаммами вируса. Это сделало практически невозможным их выращивание. Пришлось быстро заменить такие сорта новыми, хотя в ряде случаев и худшего качества, но менее поражаемыми.

Иммунитет и сверхчувствительность к вирусу Y (и A) обнаружены у ряда диких видов картофеля, в частности, относящихся к серии *Longipedicellata* (Cockerham, 1943, 1951; Cockerham и M'Ghee, 1949; G. D. Easton, 1957; G. D. Easton, R. H. Larson, R. W. Hougas, 1958; Stelzner, 1949, 1950; H. Ross, 1951, 1952, 1953, 1956, 1958 1960; H. Ross и M.-L. Baerecke, 1950, 1951; W. Rudolf и H. Ross, 1952, 1954; R. E. Webb и R. W. Buck, 1955; R. E. Webb и R. W. Hougas, 1959; R. E. Webb и E. S. Schultz, 1961; D. Rothacker и I. K. Witt, 1959; Букасов и Камераз, 1959; Камераз и Иванова, 1965, 1970 и др.).

По данным различных исследователей, устойчивые к вирусу Y образцы обнаружены в пределах видов:

S. brevidens (неклубненосный), *S. commersonii*, *S. chacoense**, *S. acaule*, *S. canasense*, *S. kurtzianum*, *S. simplicifolium*, *S. sparsipilum*, *S. vernet*,

* Устойчив (иммунный) и к наиболее вирулентным штаммам вируса Y.

S. rybinii, *S. andigenum*, *S. wittmackii*, *S. capsicibaccatum*, *S. fendleri*, *S. stoloniferum**, *S. verrucosum*, *S. demissum*, *S. hougasii**, *S. polyadenium*, *S. jamesii*, *S. pinnatisectum**, *S. bulbocastanum*, *S. cardiophyllum*, *S. sambucinum*, *S. ehrenbergii*.

Задина (1965) нашел крайнюю степень устойчивости к вирусу Y у одного образца культурного диплоидного вида *S. stoloniferum*.

Исследования, проведенные в ВИР, позволяют считать, что для целей селекции на устойчивость к вирусу Y (и A) первостепенное значение имеют, в частности, многие образцы видов, относящихся к серии *Longipedicellata*.

Заражение в течение ряда лет семян различных образцов *S. stoloniferum*, а затем их клубневого потомства с проверкой результатов заражения на растениях-индикаторах позволило выделить ряд образцов, в пределах которых могли быть отобраны высокоустойчивые к вирусу Y.

Таковы, например, образцы: *S. stoloniferum* — иф-16 **, к-4219-2, 4219-4, 4219-5, 2769 **, 2490 **, 1417-11, 1440-13, 3326, 3527, 3529, 3530, 4275, 4276, 4278, 2492, 2494 **, 2533 **, 2534 **, 3335, 3551-7, 2354-2, 2767, 2768, 3333-11 **, 2683, 2535 **, 2537, 2500 **, 2504 и другие; *S. polytrichon* — к-4472; устойчивые образцы были выделены также у *S. chacoense* (серия *Glabrescentia*) — к-2729, 2949а-3, 3061-3, 2741-4, 2737, 910 и другие; *S. hougasii* (*Demissa*) — к-2835, 2835-4, 2835-5 и в пределах других серий (Камераз и Иванова, 1965).

Среди образцов *S. stoloniferum* и некоторых других видов серии *Longipedicellata* можно выделить формы, иммунные ко всем штаммам вируса Y или сверхчувствительные к нему. Весьма важно при этом, что иммунитет доминирует над сверхчувствительностью, а последняя — над восприимчивостью. Кроме того, иммунитет к вирусу Y у форм *S. stoloniferum* часто сопровождается иммунитетом или сверхчувствительностью и к вирусу A. Это облегчает при правильном подборе пар выведение сортов, высокоустойчивых к обоим вирусам.

В настоящее время как в ВИР, так и за рубежом имеется значительное число гибридов от скрещивания с видами, устойчивыми к вирусам Y и A. Эти гибриды являются ценным исходным материалом для дальнейшей селекционной работы.

Шик и Хопфе (1962), ссылаясь на ряд исследователей, отмечают, что сверхчувствительность против всех штаммов Y некоторых образцов *S. demissum*, *S. phureja* (по-видимому, имеется в виду *S. rybinii*), *S. simplicifolium* определяется доминантным геном N_y . Однако наличие этого гена обычно не ведет к полевой устойчивости, так как ранняя инфекция в поле заканчивается уничтожением растений вследствие общего поражения их некрозами.

* Устойчив и к наиболее вирулентным штаммам вируса Y.

** Устойчивы также и к вирусу A.

Росс и Бэреке (1951) находят, что значительный процент сеянцев *S. vernei* не поражался Y^N и Y^C ни при искусственном заражении, ни в полевых условиях. Наличие устойчивости к Y у образцов *S. vernei* представляет большой интерес, поскольку она может сочетаться с устойчивостью к картофельной нематоде (к вирулентным биотинам) и фитофторозу, свойственной этому виду.

Хорват (J. Horvath, 1968) отмечает наличие иммунитета к смеси четырех штаммов вируса Y ряда образцов *S. chacoense*, *S. stoloniferum*, *S. vernei*, *S. microdontum*.

Липинская (J. Lipińska, 1970), применяя искусственное заражение и отборы, в течение ряда лет выделила устойчивые гибриды в комбинациях:

S. chacoense \times *S. stoloniferum*, *S. chacoense* \times *S. rybinii*, *S. commersonii* \times *S. rybinii*, *S. rybinii* \times *S. chacoense*, *S. rybinii* \times *S. stoloniferum*, *S. simplicifolium* \times *S. rybinii*, *S. rybinii* \times *S. vernei*, (*S. chacoense* \times *S. rybinii*) \times (*S. simplicifolium* \times *S. rybinii*), (*S. commersonii* \times *S. rybinii*) \times (*S. simplicifolium* \times *S. rybinii*), (*S. commersonii* \times *S. rybinii*) \times *S. stoloniferum*.

Количество устойчивых колебалось, доходя в некоторые годы в среднем по всем комбинациям до 50%, а в первой из упомянутых выше комбинаций — до 70%.

На основании имеющихся у нас материалов, мы склонны полагать, что пока наибольшее практическое значение в селекции на устойчивость (иммунитет и сверхчувствительность) к вирусу Y имеют виды *Longipedicellata* (в первую очередь *S. stoloniferum*) и *Glabrescentia* (*S. chacoense*).

Росс (1966) высказывает предположение, что иммунитет к Y (причем ко всем его штаммам) у *S. stoloniferum* обусловлен только одним геном, передающимся по наследству дисомически. Доминантный ген R_y обуславливает крайнюю устойчивость (иммунитет), доминантный ген R_{yn} — сверхчувствительность (локальные повреждения без системной инфекции) и рецессивный ген gy — восприимчивость (проявляющуюся в виде системной мозаики).

Росс (1960) полагает, что эти гены у некоторых образцов *S. stoloniferum* плейотропно контролируют и степень устойчивости к вирусу A .

У некоторых образцов *S. stoloniferum* Росс нашел также доминантный ген R_{ym} , при наличии которого растение реагирует на Y -вирус мозаичной реакцией, сопровождаемой слабыми некрозами, а на A -вирус — локальными повреждениями и системной мозаикой.

Мономерно-доминантный характер наследования свойствен как некоторым образцам *S. stoloniferum*, так и *S. chacoense*, что представляет большую ценность при использовании этих видов в селекционной работе. Полевая устойчивость к заражению, присущая некоторым из перечисленных выше сортов, обусловлена множественными факторами (Росс, 1958).

Вирус А (potato virus A, Kartoffel-A-virus, Solanum virus 3 Smith, Matmor solani Holmes; supermild mosaic, potato veinial-mosaic, Rauhmosaik). Этот вирус часто вызывает на листьях крупнопятнистую мозаичность, иногда сопровождаемую выпуклостью участков ткани листа между жилками (складчатость или курчавость). Кроме того, иногда выражена волнистость края долей листьев и отогнутость вершины конечной доли в сторону. Курчавость особо хорошо заметна на развивающихся листьях. На листьях, закончивших рост, симптомы вируса часто исчезают. Более сильные штаммы вызывают у восприимчивых сортов сохраняющуюся резкую мозаику. У некоторых сортов часто наблюдается полная латентность (Мак Лахлан, Ларсон и Вокер, 1954).

Сильно выраженные симптомы курчавости (crinkle) могут быть вызваны вирусом А самостоятельно, но чаще в смеси с другими, обычно вирусами Х или Y. Снижение урожая при этом может быть весьма значительным и достигать 50% и более.

Разнообразие вируса А меньшее, чем других мозаичных вирусов. Он имеет довольно широкий круг хозяев. К вирусу А иммунны *Nicotiana glutinosa* L. и *Datura stramonium* L., используемые в качестве индикаторов на другие вирусы.

Вирус легко перенести на табак и другие растения (стр. 172) втиранием сока с применением карборунда, но при этом он чувствителен к высоким температурам. В качестве векторов вируса А известны тли: *Myzodes persicae*, *Aphis nasturtii*, *A. frangulae*, *Aulacorthum circumflexum*, *Macrosiphum euphorbiae*. В переносчике вирус не персистентен. Частицы вируса имеют размер в среднем 15×730 мμ. Вирус распространен довольно широко, но встречается значительно реже, чем такие мозаичные вирусы, как Х, S и др.

Устойчивость к вирусу А. Выделение форм, устойчивых к вирусу А, облегчается отсутствием у этого вируса большого штаммового разнообразия, свойственного другим вирусам.

Выявлены сорта — латентные носители вируса А: Аллерфрюе гелбе, Юли, Сабина, Сеянец 41 956 и др.

С другой стороны, известно (Кокерам, 1939; Росс, 1952, 1953, 1955, 1958 и др.) значительное число селекционных сортов, устойчивых (преимущественно сверхчувствительных) к вирусу А.

К таким сортам относятся: Августа, Адельхейд, Аккерзеген*, Алапах, Ап-у-дет, Арран кайри, Арран крэст, Арран пик, Баллидун, Бенедикта, Бинтье*, Бине, Бона, Бритиш квин, Вега, Гинденбург, Гладстон, Грата, Грет Скот, Денбар стандарт, Дун стар, Дун эрли, Дюк оф йорк, Зоммеркроне, Интернейшнл кидни, Кармен, Керрс пинк, Кинг Эдуард, Крейгс дефайенс, Крейгс рояль**, Крейгс сноу уайт, Либертас, Маритта, Марктредвитцер фрюе, Меерландер*, Миттельфрюе (Бэм), Найнтифолд, Нова, Оберарнбахер фрюе, Пантер, Пентланд эйс**, Примула*, Проф. Брукма*, Редскин, Рекорд*,

* По-видимому, иммунный.

** Устойчив и к Х.

Род эрстлинг *, Розвита, Саския *, Сиентье *, Стелла, Сусанна, Ульстер монарх, Фихтельгольд, Фортуна **, Фрюнудель, Фрюперл, Эпикур **, Эрстлинг * и др.

Полевой устойчивостью к вирусу А характеризуются также, по некоторым данным, сорта: Апта, Зиглинде, Кеннебек, Кобблер, Олимпия, Форан, Хейда.

Вернер (E. Werner, 1965) выделяет как наиболее устойчивые к вирусу А ряд сортов, в том числе (помимо некоторых из перечисленных выше): Амбасадер **, Атлет, Белль де фонтеней, Гинеке, Голиаф, Далько, Делос, Ди вернон, Ева, Катадин, Кеннебек, Керс пинк, Котнов, Крейгс альянс, Мак Интош, Мезаба, Пентланд бюти **, Петра, Реалл, Род эрстлинг, Сако **, Себаго, Тава **, Тетон **, Ульстер премьер, Ульстер принс, Хилла, Хом гуард, Цива, Чероки, Чиппева, Экстаз.

Среди южноамериканских картофелей иммунитет или сверхчувствительность к вирусу А отмечены у *S. stoloniferum* и *S. cha-soense*. Некоторые образцы *S. stoloniferum* сочетают высокую степень устойчивости одновременно к вирусам А и Y, что повышает их ценность для селекции. Как уже было отмечено выше, Росс (1966) полагает, что гены, обуславливающие различную степень устойчивости к вирусу Y у *S. stoloniferum*, плейотропно контролируют и устойчивость к вирусу А. Таким образом, R_y обуславливает иммунитет к вирусу А, R_{yp} — сверхчувствительность, а r_y — неустойчивость, сопровождающуюся системной мозаикой. Рудорф еще в 1954 г. высказал мысль о том, что иммунитет и сверхчувствительность различаются по степени, но не качественно.

По литературным данным, сверхчувствительностью к вирусам А и Y характеризуется *S. simplicifolium*.

Помимо упомянутых выше, по данным некоторых исследователей, образцы, сверхчувствительные к вирусу А, обнаружены также у видов:

S. commersonii, *S. infundibuliforme*, *S. curtlobum*, *S. kurtzianum*, *S. sparsipilum*, *S. sucense*, *S. andigenum*, *S. phureja*, *S. leptostigma*, *S. maglia*, *S. semidemissum*, *S. hougasil*, *S. polyadenium*, *S. pinnatisectum*.

Вирус X [latent potato virus, potato mottle virus, potato ring spot virus, Solanum virus 1 (Orton) Smith; штаммы вируса: B, D, Solanum virus 4 и 6; крапчатость, легкая мозаика, potato common mosaic, potato interveinal mosaic]. Повсеместно является одним из наиболее распространенных вирусов картофеля. Известны его многочисленные штаммы. В полевых условиях картина заболевания, вызываемая вирусом X, сильно меняется в зависимости от штамма, сорта картофеля и окружающих условий. Очень часто отмечается полная латентность (например, у сорта Эрстлинг). При наличии внешних симптомов заболевания они наиболее часто проявляются в расплывчатой светло-зеленой или слабо-желтой пятнистости, так называемой крапчатости, без деформации листовой поверхности и снижения мощности растения (рис. 7).

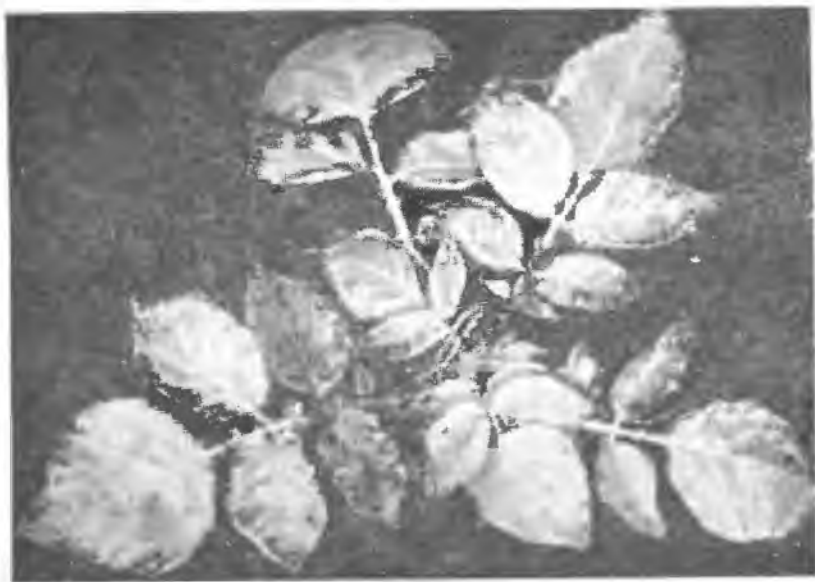


Рис. 7. Побег растения картофеля, зараженный вирусом X.

В редких случаях наблюдаются более сильные симптомы заболевания: помимо мозаичности, волнистость поверхности или морщинистость листа, а иногда некрозы. Часто крапчатость хорошо видна на растениях лишь в первый период роста, до или в начале цветения. Она может быть незаметной при высокой температуре и при сильном солнечном освещении, а также при пониженной температуре. По некоторым данным, симптомы вируса X в отличие от проявления симптомов вируса Y отчетливее выступают при относительно пониженной температуре и менее интенсивном освещении (G. Borchardt, 1961). Снижение урожая исчисляются в 10—20%. Наиболее значительно оно при смешанной инфекции с вирусами Y или A.

Частицы вируса нитевидные, размеры $10-15 \times 500-525$ мр. Вирус легко переносится соком при небольших поранениях ткани, при повреждении ростков. На поле здоровые растения могут заражаться от больных при контакте листьев и корней. Заболевание может разноситься людьми и орудиями при уходе за растениями. Восприимчивость к заболеванию снижается с возрастом (Altersresistenz). Насекомые—переносчики этого вируса достоверно неизвестны, хотя и встречаются указания о переносе его некоторыми из них (стр. 124).

Устойчивость к вирусу X. Выделение устойчивых форм осложнено наличием большого числа штаммов вируса, которые могут вызвать различную реакцию как на разных сортах, так и на растениях-индикаторах.

Джонсон (Jonson, 1925) выделил штаммы, вызывающие неодинаковые симптомы на табаке, — крапчатость (mottle) или кольцевую пятнистость (ringpot). Наличие штаммов вируса X отмечали многие исследователи (Smith, 1933, 1937; Köhler, 1933, 1934, 1939; Böhme, 1933; Salaman, 1938, Clinch и Loughnane, 1933; Cockerham, 1943; Bawden, 1934, 1936, 1952; Bawden и Scheffeld, 1944 и др.). Описан штамм коричневой пятнистости (brown-spot) вируса X (R. C. Ladeburg, R. H. Larson, J. C. Walker, 1949, 1950; R. H. Larson, M. A. Stahmann, J. C. Walker, 1955; S. E. Hansen и R. H. Larson, 1957). Он отличается от обычных штаммов X темнью-коричневыми локальными повреждениями на инокулированных листьях *Nicotiana rustica* L. и летальной реакцией при последующем заражении *Datura tatula* L. На *N. rustica* некрозы медленно развиваются вдоль жилок, но не наблюдается общего заражения.

Некоторые исследователи относили те или иные штаммы вируса X к самостоятельным вирусам. Таков, например, вирус D, вызывающий некроз листьев на некоторых сортах (Боуден, 1934), или вирус B, найденный Боуденом (1936) в сорте Ал-ту-дет, вызывающий у ряда сортов после прививки верхушечный некроз. Вирус B найден в сорте Эрстлинг = Дюк оф Йорк (Кокерам, 1943). По Кокераму некоторые сорта реагировали на X акронекрозами, а на B — мозаикой. У других сортов реакция была обратной. Те штаммы X, которые на сортах Эликур и Кинг Эдуард вызывали акронекрозы, были отнесены к группе X, а не дававшие акронекрозов на этих сортах, но вызывавшие их на сортах Президент и Арран виктори, — к B.

Вирус X в толерантных сортах преимущественно латентен. Обычно он или не дает симптомов, или дает очень слабую крапчатость.

Наибольшую ценность для селекции, естественно, представляют формы, устойчивые ко всем штаммам вируса. Однако они встречаются крайне редко. Чаше можно выделить формы, устойчивые лишь к некоторым штаммам. Необязательно для выделения устойчивых форм заражать испытываемые образцы всеми штаммами вируса X. Для предварительной ориентировки можно пользоваться лишь некоторыми популяциями вируса. Кёллер и Росс (1951) отмечают, что сорт Юбель содержит популяцию вируса X, состоящую из очень слабых штаммов. Сорта, не дающие с популяцией сорта Юбель некрозов, не являются сверхчувствительными. Поэтому сорт Юбель как носитель вируса X может быть широко использован при испытании сверхчувствительности сортов к этому вирусу.

Для селекции на устойчивость к вирусу X особое значение имеют формы, иммунные к этому вирусу. Таков, например, Сеянец 41956, поражаемый, как и другие известные американские сорта — Катадин и Эрлайн, вирусом S (Розендааль и Бруст, 1955). Помимо вируса S, Сеянец 41956 содержит в латентной форме

также вирус А. Сеянец происходит от чилоанской формы *S. tuberosum-villagoela*. В дальнейшем с его участием выведены еще 3 сорта, иммунные к Х, — Сако (иммунный также и к вирусу S), Тава и австралийский Сеянец 11-84.

По данным А. Бенсона и В. Хукера (1959), в случае прививки зараженных вирусом Х привоев на Сеянец 41 956 и на сорта Сако и Тава вирус Х может быть обнаружен в стеблях подвоев. Это приводит к заключению, что данные сорта не иммунные, а сверхчувствительные к вирусу Х. Хэттон (1951) полагал, что иммунитет или сверхчувствительность является проявлением той же самой биохимической реакции. Около 80% сеянцев, иммунных к Х, давали некротическую реакцию, если были инокулированы им при относительно пониженной температуре.

По-видимому, иммунен к вирусу Х, во всяком случае к распространенным в наших условиях штаммам, среднеранний сорт Детскосельский, являющийся трехвидовым гибридом: Ранняя роза \times (F_2 *S. demissum* \times *S. andigenum* v. *bolivianum*). Сорт не поражался при искусственном заражении путем втирания инфицирующего сока. Растения его, в течение ряда лет выращиваемые в полевых условиях, при массовых анализах никогда не показывали наличия вируса Х. В то же время сорт является носителем в латентной форме вируса S.

Высокая степень устойчивости к вирусу Х свойственна также некоторым образцам latinoамериканских диких и культурных видов картофеля. Иммунитет к вирусу Х найден у видов серии *Acaulia* (Штельцнер, 1950; Росс и Бэреке, 1950, 1951; Мастенбрук, 1953; Букасов и Камераз, 1959; Камераз и Иванова, 1965 и др.).

Сверхчувствительность к вирусу встречается у отдельных форм *S. chacoense*, *S. sparsipilum*, *S. andigenum*, *S. curtilobum*, *S. juzepczukii*, а также у *S. cardiophyllum*, *S. demissum* (Кокерам, 1943). По американским данным, к вирусу Х устойчивы отдельные образцы *S. kurtzianum*, *S. maglia*, *S. phureja* (по-видимому, *S. rybinii*), *S. stoloniferum*, *S. verrucosum* (Д. Ротакер, 1961). Устойчивы к этому вирусу боливийский дикий вид *S. suscepense* и мексиканский фитофтороустойчивый *S. bulbocastanum* (Росс, 1958). Высокой устойчивостью отличается *S. brevidens* из не клубноносных видов серии *Etuberosa* (Д. Хокс, 1947). По некоторым данным, устойчивые образцы встречаются также у *S. macleae*, *S. fendleri*, *S. polyadenium*.

Исследования, проведенные в ВИР, позволили выделить ряд образцов, высокоустойчивых к вирусу Х, в пределах видов *S. chacoense*, *S. taripense*, *S. vernei*, *S. acaule* (Камераз и Иванова, 1965), *S. andigenum* и др.

Иногда отдельные исходные образцы значительно расщеплялись по устойчивости в потомстве от самоопыления. Отбор устойчивых сеянцев в пределах таких образцов дал возможность в ряде случаев уже в I_2 повысить количество устойчивых к виру-

су растений иногда до 70—80%. Отборы в последующих поколениях позволили добиться у ряда образцов, в частности *S. ascaule*, гомозиготности по устойчивости к вирусу X. В пределах *Ascaulia* найдены образцы, как иммунные, так и сверхчувствительные к вирусу X.

Таким образом, в настоящее время известен разнообразный исходный материал для селекции на устойчивость к вирусу X, причем устойчивость имеет различную генетическую природу.

Стивенсон, Шульд и Кларк (1939) полагают, что иммунитет к вирусу X Сеянца 41956 обусловлен двумя доминантными генами. Таким образом, наследование иммунитета в данном случае имеет характер комплементарного сочетания генов. К этому мнению присоединяются Шик и Хопфе (1962). Возможна такая формула устойчивости данного сеянца к вирусу X: AAaaBbbb. При самоопылении его в потомстве может быть примерно 70—80%, в то время как при скрещивании с поражаемым (aaaaBBBB) образцом — около 40% иммунных сеянцев. Причем иммунитет сеянца действителен по отношению ко всем известным штаммам вируса X.

Наряду с этим бифакториально наследуемым иммунитетом иммунитет некоторых образцов *S. ascaule* носит монофакториальный характер и обусловлен одним геном R_x . При наличии гена R_{x1} растения проявляют реакцию сверхчувствительности, при R_{x2} отмечаются локальные повреждения, из которых вирус распространяется и становится системным, в то время как при r_x наблюдается системное поражение без образования локальных повреждений. Ген R_x у *S. ascaule* наследуется дисомно (Шик и Хопфе, 1962).

H. Kishore, G. H. Rieman (1969) сообщают, что ими у *S. tuberosum* обнаружен новый тип иммунитета к X, обусловленный рецессивным геном C. Этот ген действует независимо от двух известных ранее комплементарных генов A и B.

В 1955 и 1956 гг. (Wiersema, 1958) было установлено, что образец *S. andigenum* C.P.C. 1673, устойчивый к картофельной нематодe, обладает генами иммунитета и к вирусу X. В дальнейшем было выявлено, что некоторые другие образцы *S. andigenum* (C.P.C. 1676 и др.) также характеризовались иммунитетом к этому вирусу. Изучение потомства образца C.P.C. 1673 привело к предположению, что его иммунитет к вирусу X, по-видимому, регулируется одним доминантным геном (Росс, 1966 и др.).

Образцы *S. andigenum* широко используются в Голландии при выведении сортов, устойчивых к картофельной нематодe. В последние годы, как свидетельствует Вирсема, было создано большое количество выдающихся сеянцев, выведенных голландскими частными селекционерами. Более 50% из них оказались также высокоустойчивыми к вирусу X.

Выведение сортов, высокоустойчивых к вирусу X, в настоящее время облегчается тем, что, помимо различных диких трудно скрещивающихся видов, иммунитетом к этому вирусу характеризуется ряд межвидовых гибридов. Различные селекционеры широко используют Сеянец 41956, Сако, Тава, Сафир, Амарил, Анетт, Ина, Интензо (также устойчивый ко всем штаммам вируса), гибрид МР1 44.1016/10 и др. Некоторые из выведенных в Институте Макса Планка (ФРГ) гибридов наряду с иммунитетом к X обладают устойчивостью к скручиванию листьев, отдельным биотипам рака и фитофторозу.

Вирус S. По-видимому, данный вирус наряду с вирусом X является повсеместно и наиболее широко распространенным. Во многих сортах он находится в латентной форме. В других сортах симптомы, вызываемые вирусом S, особенно в начальный период болезни, настолько незначительны, что остаются незамеченными. Вирус открыт в Нидерландах в 1950 г. на основании серологических исследований. До этого времени отсутствовали надежные растения-индикаторы для его определения.

Наши исследования обширной коллекции картофеля, выращиваемого на полях Пушкинских лабораторий ВИР, выявили сильное распространение вируса S у многочисленных сортов, в том числе отечественной селекции, и у разнообразных межвидовых гибридов (Камераз и Щербакова, 1957).

Симптомы заболевания неодинаковы на разных сортах и в разнообразных условиях. Часто наблюдается легкое посветление листа, иногда слабая мозаика, углубление жилок долей, небольшая отогнутость книзу вершины листьев и уменьшение их размера, меньшая облиственность и другие признаки. Было установлено наличие разных штаммов вируса.

Симптомы вируса S проявляются обычно позже, чем X и A. При смешанной инфекции (например, совместно с A, X, Y) наличие вируса S сравнительно мало влияет на картину заболевания, обычно незначительно усиливая симптомы, типичные для каждого из упомянутых вирусов. Вирус S сравнительно мало влияет на урожай, снижая его у особо восприимчивых сортов на 10—15% (О. Боде, 1968).

Вирус легко переносится с соком, при прививках, контактным путем. В последнее время (Боде, 1969) появились данные о возможности переноса его некоторыми видами тли. Под электронным микроскопом вирус S обнаружен в виде нитевидных слегка изогнутых частиц при среднем размере их 15×657 мк.

Устойчивость к вирусу S. Вирус S обнаружен в латентном состоянии у многих сортов картофеля, в том числе устойчивых к вирусу X (как, например, Тава и др.). На 100% латентно заражены вирусом, например, английские сорта:

Арран виктори, Бритиш квин, Дюк оф йорк, Кинг Эдуард, Эклипс, Энн-кур; американские — Варба, Катадин, Ла салле, Понтиак, Рассет Бэрбанк, Себаго, Сеянец 41956, Триумф, Уайт клоуд, Эрли гем.

По-видимому, латентным носителем вируса является средне-ранний и высокоурожайный сорт Детскосельский (иммунный к штаммам вируса X). Почти все сорта поражаются вирусом S. Та или иная степень устойчивости к нему встречается еще реже, чем к вирусу X.

Гена (Чепеа, 1965) отмечает, что 98% сортов, выращиваемых в Румынии, поражены вирусом S. Наименее распространен этот вирус на сортах: Арго, Зиглинде, Бинтье, Ора, Нова и др. Такие сорта, как Иоганна, Миттельфрюе, Леона, Мейзе, Амзель, были в ГДР заражены на 100% (Шик, 1965).

Шольц показал, что лишь при относительно более высокой устойчивости можно выпускать семенной материал, свободный от вируса S. У восприимчивых сортов даже незначительное заражение исходного материала ведет почти к 100%-ному заражению семенного картофеля.

Относительно устойчивыми можно считать те сорта, на растениях которых вирус S не был обнаружен в естественных условиях, например Арран пик, Денбар ровер, Денбар стандарт, Крейгс дефаенс, Крейгс рояль (Макартур, 1956), Сабина (Клиновский, 1956). Сравнительно редко инфекция в полевых условиях встречается у сортов Альфа, Себаго, Сеянец X-927-3 (устойчивый к скручиванию листьев), Форан, Эйгенхеймер (Багналл, Ларсон и Вокер, 1956).

По Шик (1965), почти отсутствует заражение в естественных условиях у сортов: Аквила, Ора, Швальбе, Шпац, Сагитта, Снекула и др.

Иммунитет к вирусу S установлен у сорта Сако. Этот сорт происходит от скрещивания Сеянец X-96-56 × Сеянец 41956. Устойчивость к X сорта Сако унаследована от Сеянца 41956 (Багналл и Юнг, 1959).

Изучалась устойчивость к вирусу S сорта Сако путем втирания в листья растений инфицирующего сока. При этом во всех случаях сорт не поражался (Багналл, 1965; Бэреке, 1967; Багналл и Юнг, 1968). Однако Багналл установил, что после прививки в течение длительного времени вирус S был обнаружен у данного сорта. В опытах Бэреке при заражении с помощью прививки вирус оказался в 2 из 42 растений и был передан потомству. Поэтому Бэреке склонна считать, что сорт Сако обладает высокой устойчивостью к инфекции S-вирусом, но не иммунитетом.

В то же время несомненна высокая устойчивость сорта к вирусу S. Для того чтобы заразить его с помощью прививки, необходима ее длительность, по данным Бэреке, не менее 6, а по Багналлу — 16 недель. Потомство от самоопыления сорта Сако на 100% характеризуется устойчивостью к вирусу S при испытании его с помощью механической инокуляции. Если в опытах Багналла и Юнга в потомстве от самоопыления сорта Сако было получено 100% устойчивых растений, то в потомстве от самоопы-

ления Сеянца 41956 — 27%, а от скрещиваний — Сеянец В-96-56 × Сако — 15%, 41 956 × В-96-56 — 7% и в потомстве от самоопыления В-96-56 — 3%. По мнению указанных исследователей, эти данные подтверждают гипотезу, что устойчивость сорта Сако контролируется одним гомозиготно-рецессивным геном.

Таким образом, используя этот высокоустойчивый к вирусу S сорт в селекции, необходимо считаться с преобладанием рецессивного наследования данного признака. Так, по данным Бэреке, при гибридизации с сортом Сако могло быть выделено 20—30% растений, характеризующихся от слабой до высокой устойчивостью к вирусу при механической инокуляции.

Бэреке отмечает наличие неблагоприятных свойств у данного сорта: сильная подверженность фитофторозу клубней и скручиванию листьев, плюхая форма клубня, длинные столоны; положительные признаки: крупноклубневость, средняя поспеваемость. В F₁ маловероятно нахождение форм с требуемым комплексом признаков. Для этого нужны повторные скрещивания с селекционными сортами.

Наряду с использованием сорта Сако в качестве исходного материала при селекции на устойчивость к вирусу S необходимы поиски новых исходных форм, обладающих более благоприятным типом устойчивости, хорошо наследуемым гибридным потомством.

В поисках материала, устойчивого к вирусу S, Д. Ротакер исследовал много образцов различных диких и культурных видов и гибридов картофеля. Устойчивые формы были найдены им в основном у *S. andigenum* и среди гибридов этого вида с селекционными сортами *S. tuberosum*. В течение трех лет отобранные исходные клоны не удалось заразить механическим путем, а прививками заражение удавалось лишь в виде исключения. В F₁ от скрещиваний с отобранными клонами наблюдалось расщепление после заражения механическим путем примерно по принципу монофакториального доминантного наследования. Однако клубневая репродукция растений, зараженных с помощью прививок, оказалась большей частью пораженной вирусом.

М.-Л. Бэреке (1967 и сообщение на симпозиуме в Гросс-Люзевитце, 1968) выделила из *S. andigenum* клон P1-285907, реагирующий сверхчувствительностью на вирус S. Эта реакция наследуется мономерно-доминантно. После двукратного скрещивания клона с сортами *S. tuberosum* примерно 50% растений в семьях бэккроссов имеет такую же сверхчувствительность к вирусу S, как исходный клон. В полевых условиях репродукция сверхчувствительных клонов не поражалась вирусом S, в то время как контроль был поражен преимущественно на 80—100%.

Этот сверхчувствительный к вирусу S клон *S. andigenum* не удалось также заразить ни прививкой, ни втиранием сока трех штаммов вируса X. В потомстве от скрещивания и самоопыления имеются как сверхчувствительные, так и иммунные растения. Часть восприимчивых растений крайне незначительна.

Таким образом, базис для селекции на устойчивость к вирусу S расширен. Можно надеяться, что дальнейшие исследования всего многообразия видов и форм картофеля в еще большей степени пополнят исходный материал для селекции в данном направлении.

Вирус М [вирус К, вирус мозаичного закручивания, Rollmosaik, leafrolling, interveinal mosaic, paracrinkle; potato virus E, *Solanum virus 7* Smith, *Solanum virus 11* (Schultz et Folsom) Smith]. Багналл, Ларсон и Вокер (Bagnall, Larson и Walker, 1956) обнаружили вирус М наряду с X и S у растений сорта Кобблер с симптомами междужилковой мозаики (interveinal mosaic). Вирус М вызывает локальные кольцеобразные повреждения на *Vigna sinensis*. Как установили Багналл, Ларсон и Вокер, растения томата и баклажана могут быть носителями вируса М, но не S. С другой стороны, *Physalis philadelphica* Lam. может быть носителем вируса S, но не М. Монгренье и Девернь (Augier de Montgremier и Devergne, 1958) нашли вирус М без комплекса других вирусов в сорте Ратт.

Симптомы заболевания на картофеле очень различны в зависимости от сорта, штамма вируса и условий произрастания. Иногда поражение бессимптомное или сопровождаемое более или менее выраженной мозаикой. Чаше для больного растения характерны мозаика, закручивание долей, особенно верхних листьев, иногда волнистость края долей и слабое пожелтение или красноватое окрашивание листьев. Эти симптомы иногда путают с теми, которые вызывают грибное заболевание ризоктониоз, имеющее, однако, ряд специфических признаков, позволяющих отличить его от закручивания листьев, вызванного вирусом М. В отличие от другого вирусного заболевания — скручивания — ткань листьев нормальной плотности, не кожистая, не хрупкая. Иногда вместо характерного закручивания листьев встречается более или менее выраженная курчавость (рис. 8).

Ранее предполагали, что это заболевание слабо распространено и связано лишь с некоторыми сильно поражаемыми сортами, как например Кинг Эдуард, у которого оно было известно под названием paracrinkle.

Однако в настоящее время, возможно, в связи с вовлечением в селекцию большого разнообразия новых форм заболевание распространено на многих сортах и почти повсеместно.

Б. Х. Нурмисте (1956) установил широкое распространение вируса М в Эстонской ССР и в дальнейшем выделил несколько штаммов его. Мы, изучая обширную коллекцию диких и культурных видов, селекционных сортов и межвидовых гибридов кар-



Рис. 8. Побеги картофеля (по Боде).
1 — здоровый, 2 — зараженный вирусом М.

тофеля в условиях Ленинградской области, установили исключительно широкое распространение этого вируса и нередко очень сильное проявление его на отдельных образцах. Наблюдения, проведенные нашими аспирантами в Московской области, а также результаты анализов различных сортов картофеля в разных областях страны заставляют по-новому оценить значение вируса М для практики селекционно-семеноводческой работы. Мы склонны считать его одним из наиболее вредоносных мозаичных вирусов. Вряд ли можно согласиться, с тем, что потери урожая, вызываемые вирусом М, лежат в пределах 10—20% (О. Боде, 1968). Это может быть верно лишь в отношении слабых штаммов и некоторых относительно менее поражаемых сортов. В других случаях снижение урожая более значительное, особенно при смешанной инфекции. Так, Нурмисте (1964) считает, что потери от данного вируса на сортах Олев и Тальвик доходят до 40%. Коновалов (1968) отмечает, что на сортах Лорх и Агрономический снижение урожая достигает 60—70%.

Вирус легко передается с соком и практически всеми видами тлей картофеля. Изоляты паракринкль-штаммов не переносятся тлями. В качестве индикаторов пригодны разнообразные растения (стр. 174). Хорошие результаты дает определение вируса серологическим методом. Однако сложность состоит в том, что для выявления почти каждого штамма вируса требуется специфическая к нему антисыворотка. Одной сывороткой, как правило, невозможно, подобно тому, как это имеет место, натри-

мер, в отношении вируса Х, определить все штаммы. Кроме того, как отмечает Бодэ, поскольку вирусы М и S имеют общие антигенные свойства, для более точного определения вируса требуется пассаж через иммунные к вирусу S растения томатов или картофеля сорта Сако. Однако, по последним данным Н. М. Щербаковой и Э. В. Трускинова (1971), некоторые сорта томатов (например, сорт Невский) могут поражаться вирусом S.

Выявление вирусов в растениях, особенно вируса М, осложнено также тем, что их концентрация в тканях зараженных растений не является постоянной. Она изменяется в зависимости от многих условий на протяжении всего вегетационного периода. (R. Bartels, 1967; Л. Т. Харченко, 1971 и др.). R. Bartels и J. Völk (1966) отмечают, что при искусственном заражении вирусом М томатов концентрация его на протяжении 14,5 недель после инфекции лучше сохраняется в самых молодых верхних листьях, в том числе и пазушных побегов.

Устойчивость к вирусу М. Имеется пока мало материалов по устойчивости к вирусу М и его штаммам. Исследования, которые были проведены до последнего времени, не выявили высокоустойчивых форм.

Заражение вирусом М большого количества образцов 98 видов 12 серий, как сеянцев, так и клубневой репродукции, позволило Ротакеру уже вскоре после визуальной оценки и серологического анализа отбраковать 83% исследованных образцов. Растения, не имевшие вируса, испытывали путем прививки. В конце вегетационного периода выявилось, что большая часть их поразила в результате прививки.

С весны 1969 г. в ВИР нашим аспирантом Э. В. Трускиновым предпринято исследование с применением искусственного механического заражения и прививок большого видового разнообразия картофеля. Пока не выявлено высокоустойчивых форм, но наблюдаются большие различия по результатам заражения. Многие формы через 3—4 недели после втирания инфицирующего сока характеризуются явными симптомами заболевания, некоторые не дают внешне проявляемых симптомов, хотя и заражены вирусом, что устанавливалось с помощью серологических анализов. Другие образцы и после повторной инфекции не имели признаков поражения, которые иногда появлялись лишь на следующий год или еще позже. С помощью прививки заражались все испытанные до последнего времени образцы. В. Шмыгля и Р. Абрамова (1970) также отмечают, что от механического заражения молодых растений вирусом М до появления серологической реакции и признаков заболевания может пройти значительный период времени. Вследствие этого осложняется оздоровление сортов картофеля от вируса М, так как зараженные им растения не сразу могут быть выявлены с помощью серодиагностики. Независимо от результатов дальнейших испытаний имеющиеся данные свидетельствуют, по-види-

мому, о возможности выделения некоторых образцов, различающихся по устойчивости к инфекции.

Наблюдения позволяют выявить сорта, сравнительно менее поражаемые в полевых условиях. Это отмечено рядом исследователей в разных странах. Наиболее обстоятельную работу проводил за рубежом Задина (J. Zadina, 1964, 1970), а в нашей стране — В. И. Дуда (1963, 1966, 1968) и Э. В. Трускинов (1971, 1972).

Задина приводит обширный список сортов, которые по-разному реагируют на вирус М в полевых условиях. Из 630 сортов вирус М, по данным серологического анализа, не был обнаружен у 23,2%.

Трускинов, сопоставляя результаты своих анализов, проведенных в Ленинградской области, с литературными данными других авторов, пришел к заключению, что они не всегда совпадают. Так, например, с помощью серологических анализов он выявил вирус почти у 40 сортов, относимых Задиной к непоражаемым в полевых условиях. Примерно еще по 30 сортам, включенным в группу непоражаемых, имеются противоположные сведения, судя по другим источникам. Ниже перечислено небольшое количество сортов, которые пока оказались устойчивыми в полевых условиях, по данным разных авторов и по наблюдениям Трускинова:

Авенир, Альфа, Амила, Литарес, Барима, Бем (Миттельфрюе), Бетека, Бояр, Бритиш квин, Зикинген, Идеал, Изола, Иоганна, Кармен, Каро, Кондеа, Косма, Красава, Лаверта, Леона, Лерхе, Липинске вчесне, Майо, Моравия, Овальгельбе, Пирола, Поэт, Приска, Реалта, Респонс, Рита, Сириус, Уртика, Хом гард, Хеймкер, Эрдманна, Эрика, Эрляйн.

Вирус пестростебельности [Stengelbuntvirus, Pfropfenkrankheit, stem mottle, kringerigheid, spraing, corky ring spot, rattle virus, Nicotiana virus 5 (Böning) Smith; в Шотландии родственный вирус описан как ring necrosis virus]. Проявление на растениях различно в зависимости от штамма вируса и сорта картофеля. Чаще отмечается крупнопятнистая мозаика, иногда волнистость поверхности листьев; в других случаях встречаются некротические пятна на листьях, черешках и стеблях. Характерно, что симптомы наблюдаются лишь на одном или нескольких стеблях куста, в то время как на других нет никаких признаков заболевания. Отсюда и название пестростебельность. В мякоти клубней часто появляются ржаво-пятнистые некрозы. Иногда на кожуре клубней образуются глубокие кольцевые трещины. На разрезе клубней они выглядят в виде полукольцевого покоричневения, проникающего на разную глубину в ткань клубней. Бессимптомные и пятнистые клубни дают довольно высокий процент здоровых растений.

Штаммы, вызывающие сильные симптомы на надземных частях растений, часто не дают или вызывают слабые симптомы на

клубнях. С другой стороны, при сильном поражении клубней некоторыми штаммами не наблюдается никаких симптомов на растении. Из свеженекротизированной ткани может быть выделен вирус rattle.

Отличить ржавую пятнистость физиологического характера от вирусной можно лишь путем втирания сока клубней в растение-индикатор. Основные индикаторы на вирус: *Nicotiana tabacum* (крупные некротические локальные повреждения), *Chenopodium amaranticolor*, *S. quinoa*. При испытании зимой на табаке появляются такие же симптомы, как от букетного вируса. Летом наблюдаются сильные некрозы на нижних частях стебля (Росс, 1958). Новые побеги свободны от вируса. Вирус никогда не удавалось перенести от бессимптомных побегов в больных кустах (С. Н. Cadman, 1959). Болезнь встречается преимущественно на картофеле, возделываемом на песчаных и болотистых почвах.

Вирус передается через почву. Не установлено, передается ли он в природе путем контакта растений. Насекомые-переносчики неизвестны. Боде (1968) пишет о том, что в качестве переносчиков вируса, так же как и другого вирусного заболевания — букетной болезни, могут быть свободно живущие в почве нематоды. Букетная болезнь распространяется с помощью ряда нематод *Longidorus*, в то время как rattle-вирус — различными видами рода *Trichodorus*. Эти нематоды встречаются в почве до глубины 1 м. Нематоды переносят вирус в корни различных многолетних растений, в которых он размножается, обычно не переходя в стебли. Из 650 исследованных видов растений около 300 поражалось вирусом. При этом особое значение имеют такие сорняки, как лебеда, пастушья сумка, крестовник, мокрица и др. У последнего вида вирус достигает высокой концентрации как в корнях, так и в надземных частях растения. Таким образом, в борьбе с этим заболеванием особую роль играет своевременное уничтожение сорняков.

Вред, причиняемый вирусом пестростебельности, состоит прежде всего в снижении, иногда очень сильно выраженном, качества клубней. Несомненно, подбор и выведение более устойчивых сортов могут резко снизить ущерб от данного заболевания. Планомерное изучение имеющегося видового и сортового разнообразия картофеля в этом направлении совершенно необходимо. Оно проводится в ряде стран. Согласно данным Хоген-Эш и Цингстра (Hogen-Esch и Zingstra, 1957; по Россу, 1958), сорта следующим образом распределяются по устойчивости к *Pfropfenbildung* (1 — наиболее поражаем, 10 — наиболее устойчив):

3—5 — Альфа, Моника, Оберарнбахер фрюе, Пепо, Фрюботе, Фрюмелле, Фрюперл, Эйгенхеймер, Эрдгольд, Эрстлинг, Юбель; 6 — Аккерзеген, Вера, Вига, Иммертрей, Кармен, Парнассия, Розвита, Саския, Флава, Фортуна,

Фрам, Хейда, Эрика, Юли, Якоби; 7 — Агнес, Аллерфрюесте гелбе, Бона, Виола, Деша, Зиглинде, Иоганна, Капелла, Марктредвитцер фрюе, Меркур, Миттельфрюе, Остботе, Робуста, Ронда, Сабина, Фрюнудель; 8 — Аквила, Карнеа, Магна, Маритта, Пантер, Ронда, Сиртема, Ургента, Форан; 9 — Бинтье, Индустрия, Климакс, Сюрприз, Торма, Эпикур.

По другим источникам, относительно устойчивы также сорта: Вертифолия, Пимпернел, Популэр. Имеются данные о распространении вируса в ряде европейских стран. В СССР пестростебельность, встречающуюся в Латвийской ССР, описал Дуда (1968).

Букетный вирус (Bukett-virus). Он вызывает букетную болезнь картофеля (Bukettkrankheit, potato bouquet), или «буке-тообразность». Впервые это заболевание наблюдали в ФРГ в 1950 г. Проявляется в карликовости, резком укорочении длины стеблей, междоузлий, листьев, черешков. Вершины долей отогнуты в сторону и вниз, часто сильно морщинистые. Наряду с этой типичной картиной есть различные переходы в проявлении болезни. Иногда на некоторых листьях заметны темно-коричневые некротические кольца. В отдельных случаях наблюдается хлоротичность. Урожай картофеля сильно снижается — иногда на 80% и более. Больные клубни прорастают медленно и нередко не дают всходов.

Болезнь наблюдается преимущественно на песчаных почвах. Вирус распространяется с помощью почвенных нематод. Сравнительно редко он передается вегетативному потомству через клубни больных кустов. У некоторых растений-хозяев отмечена возможность передачи вируса через семена. Частицы вируса изометрические, около 29 мк в диаметре. Болезнь отмечена в ряде европейских стран. В СССР встречается редко, преимущественно на юге. Вследствие малого распространения практического значения не имеет. Об устойчивости сортов к этой болезни достоверных сведений пока нет.

Вирус аукубы [potato virus F/G, potato aucuba mosaic virus, Solanum virus 8 et 9 (Clinch, Loughnane et Murphy) Smith, Marmor aucuba Holmes; Aucubamosaic, potato aucuba mosaic]. Аукуба-мозаика проявляется в более или менее выраженной ярко-желтой пятнистости, преимущественно нижних листьев куста. У некоторых сортов на всем растении резкая пятнистость (подобно характерной желтой пятнистости декоративного растения Aucuba japonica). В ряде случаев полностью отсутствуют на листьях симптомы болезни (латентная форма), например у сортов Альбион, Глория, Май квин, Триумф и др. У многих сортов при поражении вирусом появляется в коре и сердцевине клубней на протяжении зимнего хранения коричнево-некротическая пятнистость, снижающая столовую ценность их. В отличие от сетчатого некроза, вызываемого у некоторых сортов вирусом скручивания листьев, это явление обозначается как ложный сетчатый некроз (Кваньер, Тунг и Эльце, 1922). Повышен-

ная температура благоприятствует его проявлению. Известны разнообразные штаммы вируса. На основании имеющихся до сего времени данных, ущерб, причиняемый вирусом, вследствие его слабого распространения небольшой.

Вирус легко передается с соком. Переносчики вируса — различные тли (*Myzodes persicae*, *Aphis nasturtii*, *Aulacorthum circumflexum*, *A. solani*). Обычно этими векторами вирус передается совместно с другими вирусами, например Y или A (Бодэ, 1967). Частицы вируса имеют размер в среднем 13×586 мμ. По сообщению американских авторов, все испытанные образцы *S. chacoense* были устойчивы к вирусу F (R. W. Ross и P. R. Rowe, 1965).

Помимо перечисленных, на картофеле встречается ряд других заболеваний, вызываемых, например, вирусом мозаики люцерны, вирусом огуречной мозаики, вирусом бронзовой пятнистости листьев и т. д.

Ввиду их сравнительно редкой встречаемости и малого ущерба, причиняемого ими картофелеводству, они здесь не рассматриваются.

Вирус скручивания листьев [Blattroll-virus, potato leafroll virus, *Solanum virus 14* (Appel) Smith, virus L]. Вызывает тяжелое заболевание типа желтух — скручивание листьев. Первые симптомы в год заражения проявляются в лодочкообразном свертывании долей верхних листьев с краев вдоль средней жилки с одновременным хлорозом или у некоторых сортов — антоциановым окрашиванием листьев. Иногда этих симптомов может и не быть. В некоторых случаях в пределах одного куста незараженные стебли в течение продолжительного времени не имеют признаков заболевания. В дальнейшем скручивание переходит на нижние листья. Они патологически утолщаются, становятся кожистыми, хрупкими и неэластичными. На следующий год обычно доли всех листьев, начиная с нижней части растения, трубкообразно скручиваются. На вершинах желтеющих конечных долей нижних скрученных листьев появляются многочисленные коричневые пятна отмирающей ткани. Обычно все растение хлоротично (рис. 9).



Рис. 9. Растение картофеля, пораженное вирусом скручивания листьев (L).

При дальнейшем развитии болезни растения многих сортов приобретают окоченелый метлообразный вид. Листовые стержни и стерженьки долей загнуты кверху. При трении листьев слышен металлический шум. Растения особо восприимчивых сортов сильно угнетены, урожай клубней резко снижается. Материнский клубень часто остается почти неиспользованным.

Быстрота появления и степень выраженности симптомов скручивания зависят от особенностей сорта, штаммов вируса, окружающих условий. В проводящих лучках больных растений появляются характерные изменения — некрозы флоэмы, что в той или иной степени нарушает отток углеводов. Ассимилированный крахмал задерживается в листьях. Это легко устанавливается иодной реакцией на крахмал.

Некрозы флоэмы у восприимчивых сортов отмечаются не только в стеблях, но и клубнях. В клубнях некоторых сортов при первичной инфекции образуются так называемые сетчатые некрозы (Netznekrose). Со скручиванием иногда связана нитевидность ростков клубней. Урожай клубней больных растений резко снижается — на 40—90% (Бюде, 1968).

Болезнь легко передается с посадочными клубнями и может усиливаться из года в год. Вирус механически (путем втирания сока) не переносится. В естественных условиях заболевание распространяется тлями. Из тлей-векторов первостепенное значение имеет *Myzodes persicae*. Но вирус может переноситься и другими тлями. Вирус относится к числу персистентных. Во взрослом растении картофеля для перехода вируса до клубней от места укола тлей листьев требуется 8—10 дней (Мэрфи и Мак-Кэй, 1926; Брэдли и Ганонг, 1953; Дэвидсон, 1955; цитировано по Бэреке, 1958). Скорость перехода вируса из листьев в клубни в большой степени зависит от внешних условий и сортовых особенностей. Вирус в Европе и США встречается в большом количестве вариантов, вызывающих разную степень поражения в зависимости от сорта (Rozendaal, 1946, 1952; Webb, Larson и Walker, 1951, 1952; Webb, Schultz и Akeley, 1955; Baerecke, 1958). В СССР заболевание распространено главным образом на юге и на Дальнем Востоке, реже в Центральной полосе. Последние годы скручивание листьев отмечается также на посадках картофеля в некоторых районах Северо-Запада.

Устойчивость к скручиванию листьев. Пока не выявлено иммунных форм к вирусу L. Селекция на устойчивость к нему осложнена наличием многочисленных штаммов, по отношению к которым разные виды и сорта картофеля ведут себя различно. Кроме того, устойчивость к этому вирусу обусловлена большим количеством генов, наследуемых независимо один от другого. Искусственное заражение вирусом L при массовых испытаниях значительно сложнее осуществить, чем другими вирусами. Оно возможно только с помощью некоторых видов тлей (в первую очередь — персиковой) или прививкой. Оба способа весьма тру-

доекки. Явные симптомы болезни проявляются лишь через несколько недель после заражения, а у толерантных сортов — только на следующий год. Поэтому более перспективно массовое испытание гибридов в районах сильного распространения этой болезни, что, например, осуществляют в ГДР (К. Х. Мёллер, 1965) и в других странах.

До последнего времени известны лишь относительно устойчивые в полевых условиях к вирусу L сорта:

Августа, Ада*, Адвира, Аквила*, Амбассадер, Амзель, Анемоне*, Антарес, Апта, Атланта, Атлет, Аурига, Бевеландер, Бинтье, Бисмарк, Бурмания, Варба, Вера*, Вышеборске, Герлинде, Гинденбург*, Грата*, Гюноза, Империя, Капелла*, Кардинал*, Кастор, Катадин*, Комтесса, Корнелия*, Корона, Леона*, Маритта, Мейзе, Нова, Ора, Пимпернел, Пират, Роткельхен, Самоков 9010, Санита, Саутеск, Сиентье*, Скерри чемпион, Сусанна, Триумф (голландский), Ультимус, Уран, Уртика, Фальке, Финк, Форелле, Фортуна, Хейда, Хоума, Цейсиг, Швальбе*, Шемрок, Шпац, Шпербер, Шпика, Штар, МР1 44.1004/5*, МР1 44.1016/10, ВРА 3/333.

В США получены гибриды от межсортowych скрещиваний: В-24-58, В-24-78 (Империя × Эрляйн) и В-1276-185 (Хоума × Катадин), до некоторой степени устойчивые к скручиванию листьев. Высокой толерантностью к вирусу L обладает ВРА 9089, происходящий от одной из форм чилоанского картофеля. В отличие от имеющихся литературных данных сорта Шемрок и Хоума оказались в условиях Болгарии весьма не устойчивыми к скручиванию листьев. Хаманн (1965) при искусственном заражении виофорными тлями установил, что сорта Швальбе, Шпац и Финк всегда поражались в меньшей степени, чем сорт Аквила. Такие поражаемые сорта, как Аполло, Меркур, Форан, Фрюмелле и другие, во все годы испытаний поражались в большей степени, чем Аквила.

Сорт Апта, устойчивый к вирусу L в полевых условиях, особо резко реагирует на данный вирус. Большинство клубней пораженных растений этого сорта дают нитевидные ростки или не прорастают вовсе. В некоторых случаях вырастают слабые, быстро отмирающие растения. Таким образом происходит самоочищение посадок от больных растений. Однако при очень сильной инфекции может иметь место значительное падение урожая (Шик и Хопфе, 1962). Вирусом L в полевых условиях поражаются многие сорта картофеля, но особо сильно Зиглинде, Фрюнудель, Фрюботе и др. Некоторые из перечисленных выше сортов широко используют в селекции на устойчивость к вирусу скручивания листьев. В Польше устойчивые к вирусу L гибриды были выделены в ряде комбинаций: (Капелла × Аквила) × (Иоганна × 9089); Эпока × Шемрок; самоопыление Апта; Фли-сак × Лихтблик; Швальбе × (S. andigenum × Оберарнбахер фрюе); Капелла × Аквила; Аквила × Пригницштерке; Форан × Аквила (Х. Буткевич, 1965).

* Одновременно относительно устойчив и к мозаичным болезням.

J. P. Mackinnon (1970), испытывая на устойчивость 717 клонов (от 6 комбинаций скрещиваний и 3 самоопыленных линий), выделил 41 из них, оставшихся свободными от вируса как в сеянцах, так и в последующих четырех клубневых репродукциях. Наибольшее количество таких клонов отмечено в потомстве от скрещиваний $F 5569 \times F 4896$ и от самоопыления сорта Катадин. Наряду с упомянутыми были использованы также некоторые гибриды Института Макса Планка (ФРГ), устойчивые к скручиванию листьев; например MPI 44.685/1, по габитусу напоминающий *S. andigenum*; MPI 44.335/130: (*S. demissum* \times *S. tuberosum*) $F_3 \times$ (*S. tuberosum* \times *S. andigenum*) F_2 ; MPI 44.1004/5 — Аквила \times (*S. tuberosum* \times *S. andigenum*) F_2 ; MPI 44.1016/10 — (*S. acaule* \times *S. tuberosum*) F_3 , устойчивый также к X.

На основании изучения этих и других производителей X. Буткевич (1965) приходит к выводу, что лучшими из них при селекции на устойчивость к скручиванию являются Lüs. 56-207/52; Lüs. 53-808/31; MPI 44.685/1; 53L 430; 57L-1211, 26 899, 27 040; 53L-455; Аквила; KLV-448-45; Швальбе; Гюльцов 633; Lind. 1814/48; Фортуна; Ленино; 57Y-479; MPI 44.1016/10; Алта.

Большую результативную работу по селекции вирусоустойчивых сортов проводят в Гросс-Люзевице (ГДР). Вначале для скрещиваний здесь особо широко были использованы сорта: Аквила, Герлинде (Капелла), Алта, Корнелия, Флава и Гюльцов 633, а позже свои устойчивые гибриды, равно как и некоторые клоны MPI. Был создан сортимент устойчивых к вирусам сортов: Ада, Амзель, Дроссель, Мейзе, Сагитта II, Спекула, Швальбе, Шпац, Шпербер, Штиглиц, Цейсиг, Финк. С участием сорта Швальбе (Аквила \times Герлинде) Менгдель вывел сорт, который в зоне сильной дегенерации слабо заражался вирусами L, Y и A. Мёллер (1965) полагает, что выведенные в Гросс-Люзевице новые сорта, устойчивые к дегенерации, дают основание считать, что относительная устойчивость, обусловленная полигенной наследственностью, имеет значение не только при селекции на устойчивость к скручиванию листьев, но также для отбора форм, устойчивых к вирусам Y и A. В короткий срок трудно создать сорта различного хозяйственного назначения, иммунные или сверхчувствительные ко всем известным мозаичным вирусам. Поэтому следует использовать также имеющийся селекционный материал, относительно устойчивый к тем или иным вирусам, а в дальнейшем скрещивать его с формами, обладающими высокой степенью устойчивости к вирусам.

Для массовой оценки комбинаций гибридов по их устойчивости к вирусам в Гросс-Люзевице принята такая методика. Сеянцы выращивают в горшках (диаметр 10 см) в теплицах или парниках. Осенью в пределах каждой комбинации отбирают от 200 сеянцев по одному клубню. В следующем году этот материал («рамш») без повторностей выращивают в поле на опытной станции в Бернбурге, в районе сильного вырождения картофеля.

В таких условиях восприимчивые сорта (Миттельфрюе, Меркур, Форан, Аккерзеген, Ора и др.) при посадках в апреле после трехлетнего испытания поражены вирусами на 90—100%, в то время как очень устойчивые сорта Швальбе и Шпац поражены лишь на 4—10%. В дальнейшем в целях выделения наиболее устойчивого материала «рамши» высаживали в конце мая. При этом позднем сроке посадки значительно интенсивнее шло заражение вирусами.

После двух лет испытания в Бернбурге на 3-й год «рамши» высаживали снова в Гросс-Люезевитце на изолированном участке и учитывали количество здоровых растений в каждой популяции.

В Бернбурге преобладал вирус скручивания листьев. Это облегчало в этих условиях отбор форм, устойчивых к нему. В последние годы, однако, преобладающее распространение получили также тяжелые формы мозаичных заболеваний (вирусы YN, YR и A). Это позволяет осуществлять при выращивании в Бернбурге отбор форм, устойчивых также и к ним.

Исследования Мёллера (1957, 1965) показывают, что комбинации с большим количеством здоровых растений при испытании в Бернбурге дают и большее количество вирусоустойчивых растений в потомстве.

Хорошие результаты давали такие комбинации, как Апта × Швальбе (до 60% здоровых растений); Корнелия × Гюльцов 633 (до 50%); Апта × Гюльцов 633 (около 60%); Корнелия × Гюльцов 633 (около 50%); Шпербер × Гюльцов 633 (40%) и т. д. Сорта Швальбе и Апта зарекомендовали себя хорошими производителями, особенно когда их скрещивали с устойчивыми компонентами. Хороший эффект получен от скрещивания Саския × Швальбе. Из этой комбинации могут быть выделены ранние формы картофеля с относительной устойчивостью к вирусам L, Y и A. Многие рано созревающие клоны этой комбинации после трехлетнего выращивания в Бернбурге имели низкий процент растений, в тяжелой форме пораженных вирусами: Lüs. 58.238/109 — 0%; Lüs. 58.238/41 — 2,1%; Lüs. 58.238/150 — 4% и т. д.

Бэреке (1956) упоминает наряду с другими о клоне MPl 44.335/130 как хорошем партнере при селекции на устойчивость к скручиванию листьев. Однако, по данным Мёллера (1965), в комбинациях с участием этого клона встречается значительно больше растений, пораженных мозаичными вирусами, чем при скрещивании с сортом Швальбе. Этот клон наряду с несомненной высокой устойчивостью к вирусу скручивания листьев очень сильно поражается вирусом Y.

Бэреке и Росс рекомендуют в целях повышения устойчивости к возможно большему числу штаммов вируса скручивания комбинированные скрещивания с использованием разных форм, обладающих хотя бы частичной устойчивостью, происходящей из

разных источников. Таким путем удается получать формы, более устойчивые, чем каждый компонент в отдельности. В работах Мёллера также было отмечено, что относительная устойчивость к вирусам, распространенным в Бернбурге (в том числе к наиболее вредоносным из них — Y, A, L), значительно повышалась при повторных скрещиваниях (80% непораженных растений в комбинации). К числу таких наиболее благоприятных сочетаний можно отнести следующие: Lüs. 56.102/58, 56.102/59 — (Апта × MPI 44.335/130) × Швальбе; Lüs. 51.58/67 — (Корнелия × Гюльцов 633) × Швальбе и др.

После двухгодичного выращивания при поздней посадке в Бернбурге некоторые комбинации по малому количеству растений, пораженных тяжелыми формами вирусных болезней, достигали или превосходили высокоустойчивый сорт Швальбе. К их числу относился ряд гибридов: (Апта × MPI 44.335/130) × Швальбе и Апта × MPI 44.335/130 — 2% растений с тяжелыми формами вирусных заболеваний. В то же время сорт Цейсиг (Аквила × Хилла) имел 40% больных растений, а Мейзе (Аквила × Флава) — 57%.

В качестве исходного материала в селекции на повышение устойчивости к скручиванию листьев венгерские селекционеры используют сорта: Атланта, Империя, Корнелия, Швальбе, соответствующие гибриды MPI (стр. 193); венгерские гибриды: Ке 55.38.864; Ке 55.38.2553 (самый устойчивый к вирусу L и экологическому вырождению, полевая устойчивость к фитофторозу); Ке 55.38.2139; Ке 56.4.83; Ке 56.4.190; Ке 56.17.416 (устойчив к L, Y и полевая устойчивость к фитофторозу).

В Румынии для селекции на устойчивость к скручиванию листьев используют сорта: Аквила, Апта, Катадин, Маритта, Миттельфрюе, Форан, Фортуна, Хавилла и др. Новые румынские сорта Врешовян и Мэгура относительно устойчивы в полевых условиях к скручиванию листьев и к вирусу Y. Сорт Колина устойчив к Y, но восприимчив к L; сорт Бучур восприимчив к Y и относительно устойчив к скручиванию.

По данным, приводимым Л. Йотовым (Болгария), о результатах испытания в 1963—1966 гг. коллекции различных сортов и гибридов картофеля, относительной устойчивостью к вирусу скручивания листьев характеризовались некоторые упомянутые выше сорта и следующие гибриды ряда научных учреждений: MPI 44.1004/5; MPI 44.1016/10; MPI 44.335/130; Gū 54/549; Li. 35/55; Li. 306/55; Lü. 54.872/172; Lü. 55.958/47.

Среди видов Центральной и Южной Америки также не найдено форм, иммунных к вирусу L. В то же время отдельные образцы некоторых видов проявляют значительную устойчивость ко многим штаммам вируса. Такие образцы могут быть выделены среди *S. acaule*, *S. berthaultii*, *S. chacoense*, *S. demissum*, *S. andigenum*.

Согласно данным Хаманна (ГДР), помимо указанных видов, устойчивый исходный материал можно черпать также среди видов: *S. soukupii*, *S. setulosistylum*, *S. raphanifolium*.

При скрещиваниях устойчивость в ряде случаев передается гибридному потомству.

Исследования Е. П. Киселева (ВИР), проведенные в районах сильного распространения вируса L — в Приморском крае Дальнего Востока, позволили выделить некоторые образцы, в меньшей степени поражаемые скручиванием листьев, у следующих видов: *S. chacoense*, *S. acaule*, *S. multidissectum*, *S. megistacrobium*, *S. stoloniferum*, *S. cardiophyllum*. Некоторые из этих видов оказались и менее привлекательными для тли — переносчика вируса.

Полевую устойчивость к скручиванию листьев имели некоторые образцы культурных видов: *S. stenotomum*, *S. phureja*, *S. andigenum*, чилийских форм *S. tuberosum*, а также некоторые наши сложные гибриды с участием видов: *S. demissum*, *S. tuberosum*; *S. acaule*, *S. demissum*, *S. tuberosum*; *S. stoloniferum*, *S. tuberosum*.

По нашим данным, *S. stoloniferum* в целом сильно поражается вирусом скручивания листьев. В то же время, как свидетельствует опыт ряда селекционных учреждений, при сложной гибридизации с участием *S. stoloniferum* и других видов (*S. acaule*, *S. andigenum* и пр.) возможно добиться создания гибридных форм, сочетающих устойчивость к вирусам Y, A, X с полевой устойчивостью к вирусу L.

Специальные исследования, начатые в 1967 г. в Пушкинских лабораториях ВИР Е. Д. Герасенковой, пока не дали возможности выявить среди мировой коллекции картофеля иммунные к L формы. Однако при искусственном заражении вирофорной персиковой тлей сеянцев многочисленных образцов диких и некоторых культурных видов удалось установить большие различия между отдельными образцами по степени поражения их вирусом L.

Сеянцы некоторых образцов уже в год заражения проявляли явные симптомы болезни. У других растений симптомы поражения вирусом L наблюдались лишь на следующий год при посадке клубней от растений, инфицированных в предшествующем году. Наконец, отмечен ряд образцов, у которых признаки заражения появились лишь на 3-й год. Часть образцов, а также потомство отдельных сеянцев некоторых образцов и на 3-й год не имели симптомов заболевания. Проверка путем пересадки тли, питавшейся на зараженных бессимптомных растениях, на растения-индикаторы *Physalis floridana* чаще выявляла у них наличие вируса.

Таким образом, если окончательное суждение можно будет вынести лишь после повторных заражений как с помощью вирофорной тли, так и прививок, то уже сейчас могут быть выде-

лены некоторые клоны, явно отличающиеся устойчивостью к инфекции. Растения бессимптомные или проявляющие симптомы заражения лишь на 3-й год, несомненно, имеют значительную ценность для использования в селекции на устойчивость к скручиванию листьев. На основании этих опытов наибольший интерес представляют образцы *S. chacoense*, несколько меньший — *S. acaule*, *S. demissum*.

Полевая устойчивость не определяет в полной мере устойчивости к скручиванию листьев, хотя имеет большое практическое значение. Наиболее обещающим в селекции является выведение сверхчувствительных сортов, для чего необходимо усилить поиски соответствующего исходного материала.

По литературным данным (Бэреке, 1955), исключительной интолерантностью к вирусу L отличается *S. berthaultii*, один из исследованных образцов *S. demissum* и *S. fendleri*. Среди растений *S. simplicifolium* также встречаются растения с интолерантной реакцией, выраженной в меньшей степени, чем у *S. berthaultii*. В противоположность этим видам *S. vernei* Росс и Бэреке (1951) рассматривают как настоящий толерантный вид.

Некоторые сорта и гибриды, характеризующиеся полевой устойчивостью к L, получены путем межвидовой гибридизации. Таковы, например, X-927-3 — гибрид от скрещивания с видами *S. maglia* и *S. demissum* и сортом Катадин (Стивенсон и Акелей, 1953), сорта Аквила. Апта, Августа, Пантер и другие, устойчивость которых происходит от форм *S. demissum* и *S. andigenum*.

Бэреке (1955, 1956), изучив наследование признаков полевой устойчивости к вирусу скручивания листьев, установила, что оно имеет полигенный характер при доминировании признака устойчивости. Скрещивание между собой четырех относительно устойчивых форм позволило получить гибриды с повышенной полевой устойчивостью к вирусам, в частности к вирусу скручивания листьев.

Веретеновидность клубней [готика, Spindelknollenkrankheit, potato spindle tuber virus, *Solanum virus 12* (Schultz et Folsom) Smith]. Болезнь широко распространена в США и в некоторых европейских странах, в том числе в Болгарии, Польше и СССР — преимущественно в центральной полосе и более южных районах.

Клубни удлинены по сравнению с обычной для данного сорта формой и заострены на апикальном конце. Иногда они искривлены и бугристы. Рост вершины клубня заканчивается позже. Глазки расположены на более коротких расстояниях один от другого, число их увеличено. Глазки заметно более плоские, иногда даже выпуклые. У сортов, клубням которых свойственно наличие антоциана в коже, наблюдается уменьшение окрашивания или почти полное отсутствие его. У больных клубней всех сортов кожа более гладкая, чем у нормальных, иногда блестящая; сетчатость, свойственная некоторым сортам, пропадает (рис. 10).

Появление всходов, равно как и дальнейшее развитие надземных частей, сильно замедленно. Немногочисленные побеги кустов вытягиваются вверх и лишь редко ветвисты. Листья больных растений чаще окрашены темнее, они уже нормальных и под более острым углом отходят от стебля; доли складываются по средней жилке вверх, края их волнистые, они мельче и более хрупкие, чем здоровые. Мозаичности нет. Столоны не отсыхают и остаются связанными с клубнями. Сходное заболевание под названием готики было выявлено на Украине (А. И. Терещенко, 1937).

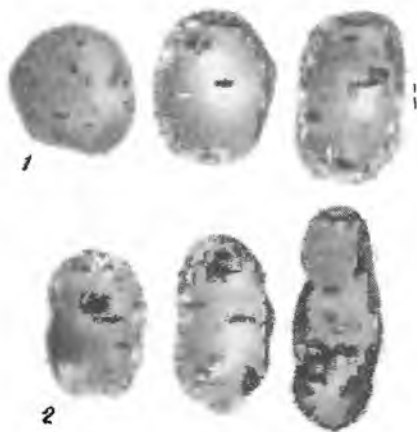


Рис. 10. Клубни картофеля (по Боду).
1 — здоровые, 2 — пораженные вирусом веретеновидности.

Вирус легко передается с соком, а также при резке клубней. Заражение может иметь место и на ростках (Bonde и Megriam, 1951). При оценке устойчивости образцов с помощью искусственного заражения эффективно исхлестывание испытуемых растений пучком больных (Ю. А. Леонтьева, 1971).

Установлены различные переносчики вируса: тли [(*Myzodes persicae* Sulz., *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (= *M. solanifolii*)], саранчовые, жуки (*Systena elongata* F.), личинки колорадского жука и пр.

D. E. Hunter, H. M. Darling, W. L. Beale (1969) отмечают передачу вируса семенами, полученными от самоопыления больных растений сорта Катадин и от скрещивания больных растений Рассет себаго × Катадин.

Потери от веретеновидности клубней, вследствие не столько уменьшения их количества, сколько величины клубня Боду (1968) исчисляет в 20—35%. В опытах Хантера и Рича (J. Hunter, A. Rich, 1964) снижение урожая у больных готикой растений составило в среднем 64,8%. Потери могут быть особо значительны при сочетании веретеновидности с другими вирусными болезнями.

По данным Ю. А. Леонтьевой (1971), при искусственном заражении все испытанные сорта (свыше 300) очень сильно поражались готикой.

В полевых условиях реже поражаются сорта: Ульяновский, Волжский, Волжанин, Прикульский ранний, Ранняя роза, Кинельская роза, Секвойя, Ред Варба, Чиппева, Бетуля, Катадин, Кеннебек и др. Часто и сильно поражаются сорта: Лорх, Смысловский, Советский, Островский, Вырыпаевский, Московский, Пензенская скороспелка, Столовый 19, Вольтман, Парнассия, Приска, Элла и др.



Рис. 11. Растения картофеля.

1 — конечные симптомы столбурного увядания, 2 — здоровое растение

R. W. Ross и P. R. Rowe (1965) отмечают устойчивость одного из образцов *S. kurtzianum*.

Столбур (Stolbur). В ряде стран и на юге СССР иногда весьма широко распространено и наносит значительный ущерб урожаям картофеля и некоторых других пасленовых (томаты, перцы, баклажаны) так называемое столбурное увядание. Начальные признаки болезни на растениях картофеля чаще проявляются в хлорозе, а иногда в окрашивании (от фиолетового до красного) краев долей верхушечных листьев и в свертывании их кверху, причем в отличие от скручивания листьев, вызываемого вирусом L, не наблюдается хрупкости и жесткости листьев. В дальнейшем хлороз и свертывание листьев охватывают все растение. Увядание листьев, начинающееся с нижней части куста, постепенно распространяется на все растение, вызывая его гибель (рис. 11). Клубни от таких растений нередко уже в полевых условиях мягкие, сморщенные. В дальнейшем они прорастают нитевидными ростками и дают ослабленные растения с многочисленными тонкими стеблями. Столбур механически не передается, но легко переносится прививкой, в частности с картофеля на томат. В полевых условиях передается, как это было установлено К. С. Суховым и А. М. Вовком (1949), цикадой *Hyalestes obsoletus* Sign. с полевого вьюнка *Convolvulus arven-*

se L. По другим данным, переносчиками также могут быть цикады *Aphrodes bicornis* и др. Инфекция столбура не передается через клубни последующим поколениям.

Степень проявления болезни в отдельные годы зависит от количества векторов и наличия некоторых злостных сорняков как резерваторов возбудителя.

Нитевидность ростков, характерная для столбура, может быть следствием и других причин, в том числе повышенной температуры почвы (А. И. Руденко, 1958; Orad и San Roman, 1955 и др.).

Устойчивость к столбуру. Бойнянский и Козлярова (Bojnyansky и Kosljatova, 1965), придавая большое значение также подбору относительно более устойчивых сортов, применяли лабораторный метод ориентировочного определения устойчивости по клубням, используя для этого гиббереллиновую кислоту и тепловое воздействие в водяной бане (45° в течение 2 часов). Этим нарушается энзиматический режим (метаболизм) клубней, что приводит к нитевидности ростков вплоть до непрорастаемости клубней, аналогично тому, что имеет место при столбуре. Более восприимчивые к столбуру сорта чувствительнее реагируют на гиббереллин и на водяную баню.

По результатам исследований, проведенных в Болгарии, не выявлено сортов с высокой устойчивостью к столбуру. Относительно повышенной устойчивостью характеризовались следующие сорта (Йотов, 1968, сообщение на симпозиуме в Гросс-Люзевитце, ГДР):

Ульстер чифтейн, Воронежский, Искра, Катадин, Крезус, Крейгс рояль, Приекульский ранний, Рояль кидней, Самоков 239-36, Самоков 248-177, Саския, Седов, Хоум гард, Цива, Яра.

П. Вълчев (1969) на основании изучения полевой устойчивости 200 сортов картофеля в одном из районов Болгарии с массовым распространением столбура установил, что основная часть сортов имела от 70 до 100% клубней с нитевидными ростками. Лишь у нескольких сортов максимальное количество клубней с нитевидными ростками не превышало 12—38%.

Таковы сорта: Гильблом, Недерландер, Ред Варба, Саския, Хоум гард, Цива, Яра.

По другим данным, относительно устойчивы: Аккерзеген, Мирка, Триумф. Эрли роз, в то время как Красава, Бинтье и другие очень сильно поражаемы.

На Майкопской опытной станции ВИР в зоне сильного распространения столбура в отдельные годы выявлены практически устойчивые к нему образцы в пределах видов:

S. chacoense, *S. tarijense*, *S. acaule*, *S. phureja*, *S. stoloniferum*, *S. polytrichon*, *S. demissum*, *S. pinnatisectum*, *S. cardiophyllum*; относительно устойчивыми к столбуру оказались сорта — Авон, Гемма, Детскосельский, Нова, Ожел, Фунди, Швальбе и другие, а также многие гибриды от скрещивания с формами из серий *Glabrescentia*, *Longipedicellata*, *Demissa*, выделенными по устойчивости к столбуру.

Ведьмина метла (*Virus der Hexenbesenkrankheit, potato witches broom virus*). Микоплазменная болезнь картофеля, известная под названием ведьминой метлы, по некоторым данным, идентичная так называемому северному столбуру, описанному К. С. Суховым и А. М. Вовком (1950). Растение карликовое, с признаками пожелтения листьев. Стебли нитевидно-тонкие, с большим числом развивающихся из пазух очень тонких разветвленных побегов с мелкими бледно-желтыми листьями. Нижние листья еще сохраняют иногда нормальную величину. Цветение обычно отсутствует. Клубней или нет, или они очень мелкие и образуются в большом количестве; в некоторых случаях много воздушных клубней в пазухах листьев. Клубни не имеют периода покоя и вновь дают тонкие ветвящиеся побеги. Больное растение практически не дает урожая полноценных клубней. В то же время вследствие очень редкой встречаемости пораженных растений данное заболевание не имеет существенного значения.

Инфекция с соком не передается. Заражение может быть осуществлено с помощью прививки на томаты и картофель. Переносчики в Европе неизвестны. В Японии вектором считают некоторых цикад.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИРУСОВ

Вирусы распространены повсюду, где возделывают картофель, но в разной степени — в зависимости от экологических условий, наличия переносчиков, особенностей выращивания сортов и уровня семеноводческой работы.

В целом по мере продвижения с севера на юг нарастает распространение скручивания листьев и тяжелых форм мозаичных болезней — морщинистой, полосчатой мозаики и других, вызываемых вирусами Y, A, M, часто совместно с X, S, F и др.

Возрастание тяжелых форм вирусной инфекции с севера на юг может быть отмечено лишь как общая тенденция. Особенности микрорайонов, в частности выращивание картофеля в горах, может создать предпосылки для меньшего проявления тяжелых форм вирусных заболеваний даже в зоне их сильного распространения.

Повсеместно во всех основных картофелепроизводящих районах количество вирусных болезней возрастает там, где посевы расположены вблизи парниково-тепличного хозяйства, особенно в небольшом удалении от крупных промышленных центров, вокруг которых создаются мощные парниково-тепличные комплексы. В теплицах имеются благоприятные условия для перемещения тлей — основных переносчиков вирусов.

Возрастает распространение вирусов также при выращивании в одном хозяйстве многих сортов картофеля. При этом облегчается возникновение тяжелых форм смешанной инфекции. Наи-

большее разнообразие вирусных болезней, в том числе их тяжелых форм, бывает на опытных станциях, на сортоучастках, где сосредоточено большое количество различных сортов картофеля. По нашим наблюдениям в Ленинградской области, обычно в хозяйствах, наиболее удаленных от промышленных центров, выращивающих небольшое количество сортов картофеля и не занимающихся интенсивным овощеводством, встречались наиболее здоровые посадки картофеля. Элитный материал, завезенный в эти хозяйства, при последующих репродукциях в течение более длительного времени сохранял свои положительные семенные качества.

Распространение тяжелых форм вирусной инфекции, переносимой тлями, как правило, идет параллельно с распространением соответствующих видов тли (Schick, 1965; Neitzel, 1965; R. Diercks, W. Hunnius, A. Obst, 1968; Gabriel, 1966, 1967; Л. Иотов, 1966; S. Zimmermann-Gries, I. Nagraz, 1967 и др.).

По наблюдениям А. Г. Зыкина, в течение нескольких лет на полях Пушкинских лабораторий ВИР примерно до июля в водных чашах, используемых для улавливания крылатой тли, появлялась *Aphis frangulae*, составлявшая в это время около 90% всех экземпляров тли в чашах. В июле появлялась *Aphis nasturtii*, которая занимала доминирующее положение (90—95%). В начале августа усиливался лёт *Myzodes persicae*. В других зонах нашей страны эти виды тли также имеют большое распространение.

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИРУСНЫХ БОЛЕЗНЕЙ («ВЫРОЖДЕНИЯ»)

В разное время были предложены различные методы определения вирусных болезней. Некоторые из этих методов не претендуют на распознавание определенных вирусов, находящихся в растениях, но преследуют одну цель — выявление здоровых или больных клубней. С известной степенью достоверности о качестве клубней судят по росткам, в частности по их толщине и интенсивности окраски, по энергии прорастания, или по молодым растениям, выросшим из заблаговременно высаженных в теплице или в парниках кусочков клубней («индексация клубней»). Некоторые методы основаны на патологических изменениях морфологии, анатомии и физиологии растений под влиянием вирусных заболеваний.

Отбор посадочных клубней по толщине ростков. Клубни с очень тонкими (нитевидными) ростками не пригодны для посадки. Причина нитевидности может быть разная. По Сухову (1948), нитевидность ростков и кудряш могут быть вторичными симптомами столбура. Это же явление может быть следствием развития клубней при высокой температуре почвы (Руденко, 1948). Независимо от причины нитевидности ростков клубни с

такими ростками должны быть отбракованы до посадки. В этих целях клубни перед световым проращиванием выдерживают в темноте до появления у них ростков длиной до 1,5 см. Затем отбирают посадочные клубни с нормальной толщиной темновых ростков. Этот метод может быть совмещен с описанным ниже способом отбора по энергии прорастания.

Отбор посадочных клубней по энергии прорастания. П. Ф. Медведев (Кубанская опытная станция ВИР) установил зависимость урожая картофеля от энергии прорастания клубней. Энергией прорастания клубней он назвал количество проросших за пятидневный период (считая от первого дня прорастания) клубней, выраженное в процентах. Если принять за 100% урожай клубней, прораставших на 1-й день, то урожай клубней, прораставших на 3, 5, 7-й день, был соответственно равен 79, 70, 49%, причем такая зависимость сохранялась при использовании клубней как от весеннего, так и от летнего сроков посадки.

Таким образом, метод, предложенный Медведевым, сводится к тому, что для посадки отбирают лишь клубни, давшие нормальные ростки в течение пятидневного периода, считая от первого дня прорастания.

Отбор по интенсивности окраски ростков. Мартин и Кемене (Martin и Quemener, 1956) отмечают, что интенсивность антоциановой окраски ростков меняется под влиянием заболевания вирусами. Ростки больных клубней при одинаковом периоде проращивания слабее пигментированы, чем здоровые, что может быть отмечено в зависимости от особенностей окраски ростков, свойственной сорту, или на всем ростке, или в зоне его пигментации при прерывистой окраске.

Массовый просмотр на многих сортах коллекции картофеля, проведенный в ВИР, не дал, однако, возможности установить четкой картины. Пока неясно, на каких сортах и по отношению к каким вирусам этот метод может быть применен с полным успехом.

Метод «индексации клубней». Этот метод предпосадочной браковки клубней сравнительно старый и не вполне точный. Однако он полезен при отборе для посадки более здоровых клубней и поэтому может быть использован наряду с другими в селекционно-семеноводческой работе. Метод в том виде, как мы его применяли в ВИР, заключается в следующем.

Ранней весной клубни того или иного сорта нумеруют. От каждого клубня вырезают кусочек диаметром и глубиной 1,5—2 см (весом около 10 г), с одним вершинным глазком. Для вырезки глазков удобнее применять специальные ножички, которые необходимо обеззараживать перед вырезкой каждого глазка. Следует иметь несколько таких ножичков: пока работают одним, другие стерилизуют в кипящей воде.

Вырезанные кусочки клубней под теми же номерами, что и клубни, от которых они взяты, в строгом порядке высаживают в теплице (в ящики, на стеллажи, в маленькие горшки) или в теплые парники на расстоянии 10×10 см и на глубину 1—1,5 см. Землю берут сравнительно бедную питательными веществами (дерновую с добавлением примерно 50% песка) во избежание маскировки вирусов при выращивании на богатом фоне. Маскировка вирусов может быть также при повышенной температуре. Поэтому следует поддерживать ее примерно в пределах 17—23°.

По достижении молодыми растениями высоты 10—15 см начинают их периодический осмотр через каждые 2—3 дня. Растения с признаками тех или иных вирусных болезней немедленно удаляют. Для предотвращения появления тли и возможного заражения во время испытаний молодые растения систематически (через каждые 3—5 дней) опрыскивают раствором анабазин-сульфата. Растения испытывают примерно в течение месяца. Все клубни, вырезанные глазки которых дали растения слабые, отставшие в росте, с признаками тех или иных вирусных болезней, выбраковывают. Для посадки в поле используют лишь клубни, из глазков которых выросли полноценные, здоровые по внешним признакам растения.

Чтобы удлинить период испытаний и выращивать молодые растения не только в течение весенних, но также осенних и зимних месяцев, можно искусственно прервать период покоя клубней с помощью тех или иных стимуляторов. Для нормального роста молодых растений в темные осенне-зимние месяцы их необходимо обеспечить дополнительным источником света, содержащим ультрафиолетовые лучи.

Для прерывания периода покоя клубней используют различные стимуляторы: риндит, тиомочевину, гиббереллин, а иногда их комбинации.

Газацию клубней риндитом проводят в герметически закрытом помещении в течение 24 часов при температуре около 24°. Жидкую смесь наливают в противень, устанавливаемый внизу камеры, или, если обрабатывают небольшое количество клубней, — наливают в эксикатор. Количество риндита на 1 кг картофеля 0,8—1 мл при обработке в стеклянных сосудах и 1,5—2 мл — при газации в помещении, стены которого (например, с цементной штукатуркой) обладают большой адсорбционной способностью. После обработки клубни проращивают в темном помещении при температуре около 20°. По истечении 2—3 недель клубни уже имеют ростки.

Обработку гиббереллином проводят при разной концентрации раствора и экспозиции, в частности в зависимости от сортовых особенностей. Н. Литвер (1970) применяла концентрации 0,001%, 0,0025 и 0,005% при обработке клубней в течение 30 минут. По ее данным, наибольшее стимулирующее действие оказывала последняя концентрация. При обработке риндитом и тиомо-

чевинной образовались толстые и крепкие ростки, в то время как при обработке гиббереллином до 48% ростков были нитевидными. Это явление усиливалось с увеличением концентрации раствора. Несомненно, концентрация раствора и продолжительность обработки должны быть выбраны с большой осторожностью, индивидуально для разных сортов картофеля.

Ж. А. De Bokx (1970) применял разные способы обработки клубней — риндитом, гиббереллиновой кислотой и риндитом + гиббереллиновая кислота. В двух последних случаях кусочки клубней с глазками погружали на 10 минут в 0,002%-ный раствор. Все эти способы оказывали стимулирующее влияние на прорастание.

Ж. Bruinsma, А. Sinnema, D. Bakker, J. Swart (1967) считают, что гиббереллиновая кислота имеет значительные преимущества по сравнению с риндитом. Глазок с кусочком ткани клубня они также на 10 минут погружали в раствор гиббереллиновой кислоты (GA). Отмечено, что сорта, с трудом прорастающие после обработки риндитом, хорошо реагировали на GA. Для прерывания периода покоя достаточна, как правило, концентрация 0,001%, а для сортов с особо длинным периодом покоя она может быть повышена до 0,005%. Названные выше исследователи подчеркивают, что метод обработки клубней с помощью GA быстрый, удобный. Кроме того, данный стимулятор не является ядовитым.

Хорошие результаты в прерывании периода покоя клубней получены от применения тиомочевины. Клубни намачивают в 2,5—3%-ном растворе тиомочевины в течение 2 часов. Затем раствор сливают, клубни на 8—12 часов накрывают брезентом, после чего раскладывают на проращивание в неглубоких ящиках.

На основании сравнения эффективности различных стимуляторов, Н. Литвер отдала предпочтение тиомочевине, так как обработка ею проста, удобна, не вызывает нитевидности ростков и загнивания клубней.

В последние годы в южных районах страны получила распространение двуурожайная культура картофеля с искусственным прерыванием периода покоя свежесобранных клубней для летней посадки. Для этого часто используют смесь растворов гиббереллина (1—2 мг на 1 л) и тиомочевины (2%). Для предупреждения загнивания семенных клубней в почве на 100 л раствора стимуляторов добавляют 8—10 кг ТМТД, при этом его расходуют 2—2,5 кг на 1 т клубней. Свежесобранные клубни весом 40—60 г со стимулирующими надрезами погружают в такой раствор на 30—60 минут, в зависимости от глубины покоя сортов. Вынутые из раствора клубни загружают в ящики и сразу отправляют на посадку. 1000 л такого раствора можно обработать 35—40 т клубней. Одним и тем же раствором можно пользоваться 6—7 дней (Н. Бойко, 1970).

Так как преждевременное прорастивание посадочных клубней может вредно отразиться на их качестве, целесообразно при проведении предпосевных анализов обрабатывать стимулятором лишь кусочки клубня, чтобы основная часть его, предназначенная для полевой посадки, хранилась в нормальных условиях.

Наибольшей точности в предварительном определении качества посадочных клубней можно достичь, если осмотр молодых растений, выросших из кусочков клубней, дополнить серологическим анализом листьев на вирусы X, S, M (Y определяют на А-6 или ТЕ-1, см. стр. 172).

В целях экономии тепличной площади и перенесения части аналитической работы на зимне-весенние месяцы целесообразно провести предварительный серологический анализ по росткам клубней (стр. 183). Все клубни с признаками вирусной инфекции бракуют. В этом случае в теплицу высаживают лишь частицы клубней, свободных от вирусов, исходя из предварительных результатов серологических анализов ростков.

Определение вирусов на основании анатомических изменений ткани пораженных растений. Этот способ наиболее часто и с большим успехом применяют для распознавания поражения вирусом скручивания листьев.

На поперечных разрезах стеблей после окрашивания фуксином (Бодэ, 1947) или флороглюцином (Шеффилд, 1943; Вильсон 1948); Хэттон, 1949) становятся видимыми под микроскопом некрозы флоэмы, что свидетельствует о поражении вирусом скручивания листьев. По свидетельству Натти и Росса (1954), у ряда американских сортов некрозы стеблей видны даже макроскопически.

Согласно данным В. Д. Костина (1966), точность метода различна в зависимости от сортовых особенностей картофеля, например 92—96% у сортов Агрономический и Пауль Вагнер, не более 86% у сортов Приекульский ранний и Вольтман.

Особое значение имеет определение заражения вирусом скручивания листьев по клубням. Наиболее широкое распространение получило определение по методу Игель-Ланге (известное также под названиями испытания с помощью резоблау, или резорцина, исследование каллэзы и т. д.).

Метод основан на том, что под влиянием вируса скручивания листьев во флоэме клубня (в ситовидных трубках) образуется каллэза (особый полисахарид), которую можно обнаружить путем окрашивания с помощью резоблау. Клубни перед анализом по меньшей мере в течение двух недель выдерживают при температуре около 18°. У каждого клубня отделяют нижнюю часть на расстоянии примерно 2 см от столонного следа перпендикулярно к продольной оси клубня. С отделенной части берут 2—3 среза рядом со столонным следом в поперечном направлении к плоскости первоначального разреза. Толщина срезов 0,5—1 мм. Срезы на 10 минут опускают в заранее приготовленный раствор

резоблау. Для этого 1 г резорцина растворяют в 100 мл дистиллированной воды и к раствору прибавляют 1 мл концентрированной 35%-ной аммиачной воды. Раствор оставляют стоять в течение 14 дней на свету при доступе кислорода. За это время он приобретает синеватый оттенок.

H. Wenzl и H. Foschum (1969) с целью лучшего проникновения резорцина и более четкой реакции рекомендуют обработать срезы в течение 3 минут 8%-ным раствором NaOH с последующей промывкой водой в течение 7 минут перед окрашиванием. После окрашивания срезы вынимают и промывают чистой водой, чтобы смыть избыток краски, а затем рассматривают под микроскопом при 60—80-кратном увеличении. Диагностическое значение имеют исключительно некрозы клеток внутренней и внешней флоэмы проводящих пучков. Отмершие элементы флоэмы закупориваются каллём, которая окрашивается резорцином и хорошо заметна в виде отдельных темно-синих крупных точек или тяжей (штрихов). У здоровых клубней в ситовидных трубках могут быть только небольшие окрашенные точки.

Де Бокс (J. A. De Bokx, 1967) считает, что вопреки литературным данным (Weller и Arenz, 1957; Schuster и Byhan, 1958) при диагностике вируса должна приниматься во внимание каллёма, образующаяся в коре и сердцевине клубня. Это означает, что, если в этих участках ткани много каллём, а в ситовидных трубках вблизи ксилемы ее не найдено, клубни должны считаться зараженными.

Клубни от растений, которые на поздней стадии развития были инфицированы вирусом скручивания листьев, образовали каллём не более, чем здоровые клубни. Отсюда следует, что метод не является совершенно точным. Костин (1966) сообщает, что на основных сортах, возделываемых в Приморском крае, этот метод выявляет зараженные клубни с точностью от 69,6 (сорт Курьер) до 86,2% (сорт Пауль Вагнер).

Каллёма образуется также под влиянием заболевания столбуром (Wenzl, 1956). Вирусы A, X, S и букетный не вызывают образования каллём (Nechl и Arenz, 1963). Де Бокс (1967) не наблюдал каллём под влиянием вируса Y. Однако, по некоторым нашим наблюдениям, такая возможность не исключается.

Определение вирусов картофеля с помощью растений-индикаторов. Сущность метода состоит в том, что у разнообразных видов растений различных семейств при заражении их определенными вирусами проявляются через некоторый промежуток времени соответствующие симптомы. По этим симптомам на индикаторах возможно заключить о наличии тех или иных вирусов у испытуемых растений картофеля.

В некоторых случаях одни и те же растения-индикаторы дают сходные симптомы при заражении разными вирусами. Иногда индикатор реагирует на одни штаммы вируса и не реагирует на другие. Все это осложняет определение вирусов этим методом и

требует для большей достоверности заражать соком одного испытуемого растения значительное число индикаторов.

К индикаторам прибегают для определения вирусов в скрытой форме и в сомнительных случаях — для уточнения вирусов, вызвавших те или иные симптомы заболевания на растениях картофеля.

Определение мозаичных вирусов. Наиболее распространенный способ при испытании на мозаичные вирусы — втирание сока испытуемого растения в листья растения-индикатора.

Растения-индикаторы, распикированные в небольшие (5—10 см) цветочные горшки, используют для заражения в молодом возрасте при появлении у них 2—4 (не более 6) настоящих листьев.

Вулич и Хунниус (M. Vulić, W. Hunnius, 1967) установили, что реакция некоторых индикаторов на вирусы S и M может несколько различаться в зависимости от фазы роста растения-индикатора, когда заражали: 1) семядоли или первые настоящие листья; 2) наиболее молодые полностью развитые листья на 2—3 недели позже, чем в первом случае, до цветения растений; 3) полностью развитые верхние листья в фазе цветения растений.

Семена высевают за 1—1,5 месяца до начала заражения. Чтобы ко времени испытания все растения-индикаторы были примерно одного возраста, их высевают в разное время — с учетом особенностей развития каждого из них. Семена *G. globosa* и *N. tabacum*, у которых всходы появляются позже, высевают на 7—10 дней раньше срока посева семян перца, а семена быстро развивающихся дурмана и *S. demissum* — на 15—20 дней позже срока посева семян томата. Для того чтобы постоянно иметь для новых испытаний молодые растения-индикаторы, посев семян повторяют с промежутками около двух недель. Для обеспечения своевременного появления всходов и дальнейшего нормального развития растений-индикаторов, большинство которых теплолюбиво, в теплице поддерживают температуру не ниже 18—20°. Необходимо следить за тем, чтобы в теплице не было насекомых. Во избежание их появления открытые окна и двери затягивают плотной сеткой или марлей и систематически (через каждые 3—5 дней) опрыскивают растения инсектицидами (например, анабазин-сульфатом).

Для испытываемого растения картофеля берут не менее 2—3 растений каждого вида индикатора. За 2—3 дня до заражения растения-индикаторы выносят в прохладное (около 12—15°) и полутемное помещение, например в тамбур теплицы. Здесь же проводят и заражение. Для этого несколько листьев испытуемого растения картофеля тщательно растирают в фарфоровой ступке. Затем растертую массу помещают в марлю, сложенную в 2—3 слоя, и через нее отжимают сок в стеклянный стаканчик. Выжатый сок разбавляют дистиллированной водой (1:1), после чего приступают к заражению. Верхнюю поверхность двух-трех ли-

листьев в средней части растения-индикатора слегка присыпают карборундовой (наждачной) пудрой в целях облегчения проникновения сока в ткань при последующем втирании. Стеклянным шпателем берут каплю сока из стаканчика и осторожно, без надавливания, круговыми движениями втирают сок в верхнюю поверхность листьев. Лист с нижней стороны поддерживают пальцем, чтобы чувствовать силу трения и не допустить излишнего повреждения поверхности листа. Еще лучше сок втирать в листья с помощью кусочков пластмассовой губки. После втирания остатки карборунда и сока смывают с листьев водой с помощью пульверизатора.

В последнее время с успехом применяют заражение листьев индикатора путем непосредственного натирания их срезом исследуемых растений (Р. Согни, 1966, по М. Chrzanowska и E. Pietkiewicz, 1970; А. Зезюкин, 1971).

По окончании заражения всех индикаторов соком одного испытуемого растения картофеля перед заражением соком другого необходимо всю посуду и инструменты, бывшие в употреблении, тщательно промыть водой, протереть спиртом или простерилизовать в кипящей воде.

Зараженные растения-индикаторы в течение суток оставляют в полутемном помещении, а затем переносят в обычные теплицы. При этом следят за тем, чтобы растения-индикаторы, в листья которых втерт сок одного растения картофеля, не соприкасались с растениями-индикаторами, зараженными соком других испытуемых растений картофеля.

В жаркие часы дня растения затеняют от яркого солнечного света. Через 4—5 дней после заражения начинают систематический осмотр растений в целях своевременного обнаружения появляющихся симптомов.

При испытании на индикаторах, сравнительно быстро реагирующих на инфекцию, возможно заражать листья, отделенные от растения. В этом случае листья помещают в чашки Петри, покрытые влажной фильтровальной бумагой или на влажную фильтровальную бумагу в эмалированный противень, устанавливаемый в герметичный пакет из полиэтиленовой пленки или в специальных камерах, подобных тем, в которых ведут испытание на фитофтороустойчивость, при температуре около 24°, искусственном освещении около 2000 лк и относительной влажности воздуха, близкой к 100%.

Можно вести испытание на некоторых индикаторах и в условиях естественного освещения, но при этом увеличивается период от времени заражения до проявления симптомов болезни.

Таким способом можно вести испытания на листьях *S. demissum* для определения вируса А, на листьях *Gomphrena globosa* для определения вируса Х, на долях листьев гибрида *S. demissum* А-6 (*S. demissum* × Аквила) и TE-1 и TE-2 (*S. chacoense*) для определения вирусов Y и А.

Вилкинсон и Блуджет (1948) отмечают, что при заражении листьев гомфрены, не отделенных от растения, вирус остается локализованным в пятнах на инфицированных листьях. Это позволяет использовать каждый лист растения для других испытаний.

Определение на отделенных от растения листьях, а тем более на долях листьев имеет большие преимущества, позволяя значительно экономить место, количество необходимых растений-индикаторов, каждое из которых можно использовать для многих анализов, облегчает возможность создания при проведении опытов оптимальных условий для проявления реакции на заражение.

Способность давать четкую реакцию на заражение вирусом резко меняется в зависимости от условий выращивания индикатора, возраста растений и яруса расположения листьев.

Беркс и Келлер (S. Berges и E. R. Keller, 1968) провели специальные исследования с индикатором А-6, на основании которых пришли к заключению, что лучше всего реагируют листья молодых растений в возрасте от 3 до 5 недель. Листья А-6, взятые во время цветения растений, т. е. в возрасте от 5 до 8 недель, менее пригодны. После периода цветения снова повышается способность реагировать на заражение листьев А-6. Неблагоприятное влияние цветения не может быть исключено при удалении цветков, поскольку физиологические изменения в растениях уже имеют место. Внесение азотного удобрения $[(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4]$, особенно с недельными промежутками, замедляет образование цветков. Хорошая способность к реакции листьев А-6 остается в этом случае также на протяжении периода цветения.

Для анализов предпочтительны полностью развитые листья. Старые листья слишком рано желтеют — еще во время периода инкубации в них вируса; очень молодые листья образуют типичные симптомы позже, чем вполне развитые листья. О растениях-индикаторах, используемых для определения мозаичных вирусов, см. на стр. 171—176.

Определение вируса скручивания листьев. В отличие от мозаичных вирусов вирус скручивания листьев переносится лишь путем прививки или тлями. Так как прививки трудно проводить на очень маленьких растениях сеянцев, при искусственном заражении инфекцию обычно переносят с помощью главного переносчика — персиковой тли.

В качестве индикаторов обычно используют молодые растения (с 2—3 листьями) *Physalis floridana*. Для этой цели пригодны также и другие растения.

Персиковую тлю, свободную от вирусов, размножают в изолированных кабинах на растениях рапса, репы, кормовой брюквы или китайской капусты. В ВИР тлю размножали также на молодых растениях обычной капусты.

В зависимости от цели исследования — установить степень устойчивости растений к вирусу скручивания листьев путем ис-

кусственного заражения здоровых растений или выявить наличие скрытой инфекции, а также для проверки результатов искусственного заражения испытание с помощью тлей ведут по-разному.

В первом случае бескрылую персиковую тлю, свободную от вирусов, переносят вместе с листьями кормового растения на растения картофеля, зараженного вирусом скручивания листьев. В Институте селекции в Гросс-Люзевитце (ГДР) для этого используют сорт Зиглинде, в ВИР — сорт Пауль Вагнер. Тля переходит на листья растений картофеля, на которых питается не менее трех дней (в ВИР ей давали возможность питаться в течение 7—10 дней).

Согласно методике Хамана (U. Hamann, 1964, 1965; U. Hamann, H. Gall, K. H. Möller, 1968), в день проведения заражения испытуемых растений листья картофеля вместе с бескрылой вирофорной тлей помещают на специальных полочках в холодильный шкаф на 2 часа при температуре минус 5—7°. После этого полочки вставляют в камеру и подсвечивают в течение 4 часов. Тля с замороженных листьев устремляется на свет в специальные отверстия камеры, где ее собирают в стеклянные трубочки диаметром 8—12 мм и больше в зависимости от того, что предполагается заражать — росток клубней или часть растения сеянца. В последнем случае в ВИР применяли трубочки большего диаметра. В каждую трубочку собирают по 10 тлей. Один конец ее закрыт капроновой сеткой, другой после сбора в нее 10 тлей — пробкой. При заражении пробку снимают и трубочку надевают на заражаемый росток или сеянец.

Для того чтобы своевременно получить надлежащие ростки, за 10 дней до заражения вырезают от каждого клубня один глазок с кусочком мякоти. Глазки высаживают в определенном порядке в посевные ящики. В течение 3 дней для лучшего укоренения температуру поддерживают 12—15°, затем в темноте 20—22° с тем, чтобы ростки несколько вытянулись, а в дальнейшем их снова держат на свету в теплице. К времени заражения ростки достигают 8—10 см и имеют несколько зеленых листочков.

Через 3 дня после заражения ростки пересаживают в небольшие гончарные горшки. Примерно через 1,5—2 месяца, после достижения растениями высоты 30 см и появления первичных симптомов скручивания, проводят оценку результатов заражения. Больные растения выбрасывают, а без признаков поражения оставляют расти до отмирания ботвы. От каждого растения отбирают по одному клубню. Зимой выросшие из них растения вновь проверяют с помощью индексации, после чего делают окончательные выводы о результатах заражения.

Сеянцы, испытываемые на устойчивость к скручиванию листьев, выращивают как обычно, затем рассаживают в гончарные горшки и заражают, когда у растений образуется 2—3 настоящих листа, с помощью трубочек, содержащих вирофорную тлю, остав-

ляемую на растении в течение 3 дней. После этого испытуемые растения опрыскивают анабазин-сульфатом для уничтожения тли. Визуальную оценку результатов проводят как в год заражения, так и в последующие годы при посадке клубней от инфицированных растений. Кроме того, возможна зимняя проверка с помощью индексации, а также анализов на каллэзу.

Для выявления скрытой формы заражения вирусом и проверки результатов искусственного заражения проводят испытания с помощью растений-индикаторов. Тлю, свободную от вирусов, с помощью увлажненной кисточки или трубочек, как описано выше, сажают на испытуемое растение, по 10 экземпляров на каждое, а через 7—10 дней (по методике, принятой в ВИР) — на растение-индикатор, на котором она питается в течение 3 дней. Через некоторое время оценка по симптомам на индикаторе (стр. 175).

В нормальных оранжерейных условиях первые симптомы скручивания на листьях некоторых растений *Physalis floridana* появляются через 8—12 дней после заражения. Период между заражением и появлением полной картины симптомов у всех зараженных растений более значителен — от 18 дней (в июне—июле) до 30 (в марте) и 33 дней (в сентябре). В обычных оранжерейных условиях испытание на растениях *Ph. floridana* ограничено временем от марта до октября. Однако применение дополнительного освещения позволяет использовать этот индикатор для обнаружения вируса скручивания листьев в течение всего года (Наманп, 1956).

Можно пользоваться также методом, предложенным Бэреке (1950) для испытания наличия вируса скручивания листьев в клубнях. Тлю сажают на ростки испытываемых клубней, а затем пересаживают на сеянцы *Ph. floridana* высотой 1,5 см. Вирус скручивания листьев вызывает прекращение роста этих растений. Если уже имеются ростки клубней, для подобных испытаний требуется всего 14 дней.

Для обнаружения вируса скручивания применяют также прививку испытуемых клонов на здоровые растения сильно реагирующего сорта картофеля, каким является, в частности, Зиглинде. Ниже места прививки вырастающие побеги сорта Зиглинде примерно через 3 недели имеют ясные симптомы скручивания.

Для определения вирусных болезней приводим перечень растений-индикаторов и симптомов, вызываемых на них различными вирусами картофеля.

Симптомы, вызываемые вирусами картофеля на растениях-индикаторах

Вирус Y

Nicotiana tabacum L. (Самсун) *. Сильное посветление жилок на молодых листьях (в дальнейшем «проходящее»), окаймление жилок более старых

* Основное растение-индикатор.

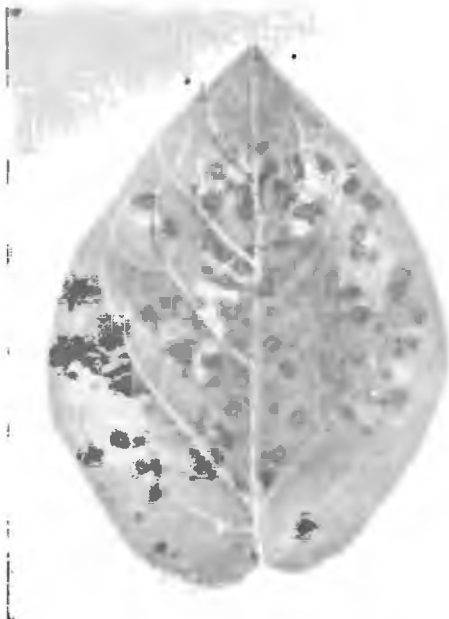


Рис. 12. Доля листа индикатора А-6 с симптомами вируса Y.

листьев или «бисерность» Распространение на всех листьях. Появление на 17—24-й день. Сходные симптомы и от А. Штаммы покоричневения жилок табака (RBV)— на листьях некротизация (покоричневение) главных жилок, эпинастия и свертывание долей листьев.

S. demissum Lindl. (наиболее пригодны некоторые формы). Некротические пятна на листьях. Шарвари (Венгрия) выделил штамм VT-1 *S. demissum*, гомозиготный по реакции на вирус, размножаемый семенами. Определенные — на молодых растениях высотой 9—11 см при обычных условиях выращивания. Симптомы — локальные некротические точки, появляющиеся на 3—4-й день, в дальнейшем переходящие в системное заражение, проявляющееся в виде сильной полосчатой мозаики.

А-6 (гибрид *S. demissum* × *Х* Аквила)*. Определение на срезахных долях листьев во влажной камере при температуре 24° и хорошем освещении около 2000 лк. Появление на

5—7-й день кольцевых некрозов, отличных от мелких точечных пятен, вызываемых вирусом А (рис. 12). Дифференциальный диагноз штаммов вируса Y с помощью А-6 невозможен (R. Bartels, 1970).

ТЕ-1 и ТЕ-2 (штаммы *S. chacoense*)*. Выделены в НИИКХ (Л. Трофимец и Л. Егорова). Определение на срезахных долях листьев в тех же условиях, как и при индикаторе А-6, но возможно и в обычных комнатных условиях, при более позднем проявлении симптомов — некротической кольцевой пятнистости.

Nicotiana glutinosa L. Мозаика и морщинистость (последняя обычно отсутствует при наличии только вируса X); симптомы на листьях всего растения на 25—26-й день. Этот индикатор иммунен к вирусу А и последний не дает на нем симптомов.

Physalis floridana Rydb. * Сильные некрозы листьев.

Datura metel L. Яркая мозаика, посветление жилок и морщинистость листьев при дальнейшем росте растений (на X реагирует только мозаикой).

S. miniatum. Реагирует на вирусы Y и F; реакция на оба вируса сходная, но на Y позже (через 30 дней), чем на F (через 10 дней), что позволяет дифференцировать оба вируса на этом индикаторе (А. В. Крылов, 1966).

Вирус А

S. demissum Lindl. (некоторые формы) и А-6*. На инфицированных листьях на 3—5-й день черно-коричневые звездообразные мелкие некрозы (в отличие от более крупных кольцеобразных, вызываемых на этом индикаторе вирусом Y), иногда на жилках полосчатые некрозы. Испытание на А-6 ведется при тех же условиях, что и вируса Y.

* Основное растение-индикатор.

Lycopersicon plimipnellifolium (Just.) Mill.* Некрозы на нижних листьях через 7 дней, затем распространяются по всему растению; через 2 недели наступает гибель растения; в отличие от *S. demissum* реагирует некрозами исключительно на А, не давая реакции на Х и Y. По некоторым данным (Крылов, 1966), иногда на Х реагирует очень слабой мозаикой.

Lycium barbarum L. и Lycium halimifolium Mill.

Локальные поражения в виде расплывчатых пятен, в дальнейшем становятся оранжевыми, с некротическим окаймлением на 5—10-й день.

Nicotiana tabacum (Самсун, Уайт барлей). Иногда лишь кратковременно заметное слабое посветление жилок.

Nicandra physaloides (L.) Caertn. В зависимости от штамма вируса в разной степени выраженные точечные некрозы на всех листьях растения. Некоторые исследователи не наблюдали симптомов при заражении этого индикатора вирусом А.



Рис. 13. Симптомы поражения вирусом Х на листьях растения-индикатора *Gomphrena globosa*.

Вирус Х

Gomphrena globosa L.* Единичные желтоватые некротические пятна, окруженные красными кольцами. Проявляются на инфицированных листьях на 8—10-й, а при более благоприятной температуре — на 5—6-й день (в отличие от вируса М, который проявляется на этом индикаторе не ранее, чем через 14 дней). Определение можно вести на листьях, отделенных от растения (рис. 13).

Datura stramonium L.* [а также *D. tatula* (L.) Torr. и *D. inermis*]. Мозаика (иногда с некротическими вкраплениями) на листьях, расположенных выше подвергавшихся заражению. Проявление на 19—23-й день. При заражении штаммами коричневой пятнистости — летальная некротическая реакция.

Datura metel L. При температуре 24° появление пятнистости на инокулированных листьях через 3—5 дней и системной пятнистости на молодых листьях через 5—7 дней. При 13° на инокулированных листьях локальные круглые темно-коричневые некрозы через 5—7 дней; системное появление некрозов замедленное (R. P. Singh, 1969).

Nicotiana tabacum L. (сорт Самсун). Системная мозаика — резко отграниченные пятна различной формы и величины на всех листьях растения. Некоторые штаммы вызывают кольцевую пятнистость и мраморность по всей поверхности листьев. Проявление на 18—23-й день.

Nicotiana glutinosa L. Системная мозаика, различимая на 21—24-й день. При наличии вируса Y, помимо мозаики, также морщинистость.

Nicotiana debneyi Domin. Мозаичность.

Capsicum annuum L. Различные симптомы в зависимости от штаммов вируса: мозаика на молодых растущих листьях, расположенных выше инфицированных; проявление на 18—23-й день; некрозы разной степени интенсивности.

* Основное растение-индикатор.

Nicotiana rustica L. Желтоватая пятнистость. При заражении штаммом коричневой пятнистости темно-коричневые локальные повреждения на инфицированных листьях, постепенно разрастающиеся и вызывающие их опадение. Начальные симптомы через 5—7 дней при 24°.

Вирус S

Solanum rostratum Dunal*. Некротические красноватые некрозы, вначале (через 28 дней) локальные, а затем (через 35—42 дня) системные. Инфекция до цветения ведет к общему отмиранию листьев, остающихся висеть на стеблях. На родственный вирус M реакции не было получено (Крылов, 1966). Боде (1968) считает данный индикатор на вирус M ненадежным. Вулич и Хунниус (1967) наблюдали реакцию и на вирус M (см. ниже).

Nicotiana debneyi Domin*. Хорошо выраженное общее (системное) пожелтение жилок и мозаичность через 20—25—28 дней.

Cyamopsis tetragonoloba (L.) Tab. (семядоли). Небольшие локальные некротические повреждения через 6—10 дней. Может реагировать сходными симптомами также на вирусы X, M, F.

Lycopersicon chilense Dun. Растения инокулируют в фазе 4—6 листьев при высоте 6—8 см. Симптомы не ранее как через 10—15 дней после инокуляции. Стержень листьев выше инокулированных начинает искривляться книзу. Через несколько дней листья желтеют и опадают. Рост растений в длину не прекращается. У вновь выросших листьев искривление менее выражено. От некоторых штаммов вируса проявление симптомов сильно замедленно: лишь через 10 недель начинается типичное отмирание листьев. Если заражать ими с помощью прививки, симптомы проявляются уже через 4 недели. Индикатор дает сходные, но отличимые симптомы при заражении вирусом M (Росс, 1968) — см. ниже.

Chenopodium quinoa Willd., C. album L., C. amaranticolor Coste et Reyn. Локальные, только на инфицированных листьях, желтые пятна, величиной 1—3 мм, через 18—25 дней. Почти одинаковые симптомы и на вирус M (Вулич, Хунниус, 1967).

Gomphrena globosa L. При заражении в фазе семядолей, а также в фазе цветения растений симптомов нет; при инфекции до цветения через 17 дней локальные красноватые пятна размером 1—2 мм (Вулич и Хунниус, 1967).

Вирус M

Gomphrena globosa L.* Локальные некрозы, у которых красная внешняя зона менее четко ограничена, чем при инфекции вирусом X, и переходит в зеленую ткань. Дифференциация вирусов X и M возможна по срокам проявления симптомов: от X — на 5—10-й день, а от M — несколько позже. В отличие от вируса S четкие симптомы при заражении в фазах до цветения и цветения (Булич и Хунниус, 1967).

Vigna sinensis (Stickm.) Sari et Hassk. При заражении первых листьев красноватые локальные кольцевые пятна, окруженные светло-желтоватой зоной, и некрозы по жилкам, через 15—25 дней.

Lycopersicon chilense Dun. Через 10 дней после инокуляции (условия заражения — см. вирус S) появление морщинистости верхних листьев, а затем также искривление их стержня. Рост в длину растений ясно заторможен. Иногда позже листья среднего яруса становятся коричневыми и могут опадать. Для более четкого разграничения вирусов M и S испытываемые растения можно прививать на некоторые сорта томата, которые характеризуются иммунитетом к вирусу S, а затем соком с томатов заражать растения-индикаторы. Предварительную прививку на томаты иногда проводят и при серологических анализах, так как M и S могут обладать общими антигенными свойствами.

S. demissum Lindl. Сильная мозаика, закручивание и антоциановое окрашивание листьев.

* Основное растение-индикатор.

S. rostratum. При заражении до цветения и в фазе цветения на инфицированных листьях через 15 дней кольцевые некрозы, а на остальных листьях через 22—27 дней желтоватое посветление (Вулич и Хунниус, 1967).

Nicotiana debneyi Domin. При заражении до цветения и в фазе цветения через 12—14 дней желтовато-коричневые, кольцеобразные, частично некротические пятна размером 2—5 мм только на инфицированных листьях (отличие от симптомов, вызываемых вирусом S); в дальнейшем побледнение пятен (Вулич и Хунниус, 1967).

Datura metel. На инфицированных листьях при заражении до цветения через 30 дней 1—2 крупных (1—3 см²) некротических пятна, а в фазе цветения через 19 дней желтоватые пятна размером 2—3 мм; через разные промежутки времени (26—60 дней) курчавость верхних листьев, свертывание, хлороз, некрозы. При заражении вирусом S лишь иногда слабая системная мозаичность; локальных симптомов нет (Вулич и Хунниус, 1967).

Вирус пестростебельности

Nicotiana tabacum *. Крупные локальные некротические повреждения (Бодэ, 1968). Крапчатость и деформация верхних листьев через 2 недели после инокуляции (M. Chrsanowska, C. Sniegovski, 1965).

Nicotiana glutinosa. Выраженные некрозы в форме дубового листа (Кржановская, Снеговский, 1965).

Gomphrena globosa. На зараженных листьях ясные некротические разлитые пятна.

Datura stramonium. На зараженных листьях отдельные некротические пятна; позже слабая мозаика растений.

Вирус букетной болезни

N. tabacum *. Типичные некротические, у более молодых листьев хлоротичные, крупные кольцевые пятна. Фаза явного заболевания сменяется фазой, при которой симптомы полностью исчезают.

Gomphrena globosa *. Крупные желтые кольцевые, иногда неправильной формы пятна обычно с красным окаймлением. Симптомы на инфицированных листьях. Часто весь лист некротизируется. Отличия от симптомов, вызываемых X: более широкие и крупные кольцеобразные некрозы и более быстрый их рост.

Nicotiana glutinosa. Единичные некротические кольца или вдавленные пятна на инфицированных листьях.

Phaseolus vulgaris. Черные локальные повреждения на инфицированных листьях, часто развиваются акронекрозы.

Вирус аукцы

Nicotiana glutinosa *. Характерная яркая мозаика.

N. tabacum. То же.

Capsicum annuum *. Локальные некрозы, посветление жилок, системная мозаика и опадение листьев. Иногда симптомы трудно отличимы от вызываемых вирусом X.

Вирус скручивания листьев

Physalis floridana Rydb., Physalis angulata L. Заражение молодых растений с помощью виофорной тли. Сильное торможение роста; хлороз, скручивание листьев, некрозы флэмы; симптомы через 15—30 дней; при температуре 24° начальные симптомы уже на 6—8-й день.

Datura tatula. Хлороз и слабое скручивание листьев.

Сеянцы сорта картофеля Эрлайн. Скручивание листьев с последующей задержкой роста растений; начальные симптомы через 4 дня.

* Основное растение-индикатор.

Растения сорта картофеля Зиглинде. Скручивание листьев на побегах, вырастающих ниже места прививки, при использовании здоровых растений Зиглинде в качестве подвоя; симптомы через 3 недели.

Вирус веретеновидности клубней

Lycopersicon esculentum (сорт томатов Роджерс) *. После заражения прививкой или исхлестыванием растений томатов ботвой картофеля (Ю. А. Леонтьева, 1971) — снижение высоты растений, торможение роста боковых побегов, светло-зеленая окраска и морщинистость листьев верхнего яруса, уменьшающихся в размере, некрозы. Появление симптомов через 2—4 недели и более в зависимости от температуры. Пригодны также *L. glandulosum*, *L. hirsutum*, *L. peruvianum* и некоторые гибриды *L. esculentum*.

Nicotiana glutinosa и *Petunia hybrida*. Во время полного цветения пестролепестность.

Scopolia sinensis *. Через 7—10 или 10—15 дней (в зависимости от штамма вируса) после инокуляции появление на листьях локальных некротических пятен. Индикатор не реагирует на другие вирусы картофеля (Anonim, 1971; открыл индикатор R. P. Singh).

Столбур

Lycopersicon esculentum (сорт Брекодей и др.). При переносе инфекции путем прививки картофеля на томат — редукция верхушечных листьев (измельчение, хлороз), антоциановое окрашивание листьев, срастание чашелистиков, редукция венчика, обесцвечивание или позеленение лепестков.

Datura stramonium. Симптомы столбура на дурмане после прививки: измельчение и хлороз верхушечных листьев, значительное уменьшение количества плодов-коробочек и их размеров (Л. Н. Трофимец, 1964).

Вирус mop-top

В последние годы в ряде стран (Северная Ирландия, Англия, Швейцария, Нидерланды и др.) все большее распространение получает заболевание под названием «mop-top» (mop-top). Для него типичны: карликовость растений, укорочение побегов, метельчатость верхушки, мозаичность. Симптомы на клубнях: некротические кольцевые пятна, углубление глазков, резкая выраженность надбровных дуг, а в дальнейшем сильная трещиноватость клубней и некротизация их внутренней ткани. У некоторых сортов (Арран пилот, Консул, Альфа, Ульстер премьер и др.) иногда поражается до 50% клубней и более.

В соке больных растений под электронным микроскопом обнаружены палочковидные частицы — елипсичные или в виде беспорядочных скоплений. Симптомы: на *Nicotiana debneyi* — светлые некрозы, распространяющиеся от черешка к середине листовой поверхности; на *Chenopodium amaranticolor* — резкие светлые кольцевые некрозы.

Предполагают, что заболевание вызывают почвенные вирусы. Передаться оно может, в частности, грибом *Spongospora subterranea* — возбудителем порошистой парши (R. A. C. Jones, B. D. Harrison, 1969). Симптомы на растениях картофеля и клубнях варьируют в зависимости от температуры и сорта.

Серологический метод определения вирусов. Этот метод основан на антигенных свойствах растительных вирусов. Антигены — вещества, способные вызвать образование антител в крови животных. Антитела (преципитины), накапливающиеся в крови животного в результате повторных внутривенных инъекций со-

* Основное растение-индикатор.



Рис. 14. Реакция агглютинации.

Слева — видны хлопья в капле сока картофеля, содержащей вирус, смешанный с каплей антисыворотки, специфичной к нему; справа — контрольная капля (сок того же растения, но смешанный с нормальной сывороткой).

ответствующих антигенов, характеризуются способностью вступать с последними в специфические реакции. Так, при смешивании прозрачного раствора кровяной сыворотки, содержащей антитела, выработавшиеся под воздействием определенного антигена, с прозрачным раствором данного антигена образуется хлопьевидный осадок — преципитат.

Осадок хорошо виден в прозрачной жидкости. Исследуемый сок растений обычно мутный. Поэтому для того чтобы была ясно видна реакция преципитации, необходима предварительная очистка сока, что достигается, например, центрифугированием. Однако наряду с реакцией преципитации свободных вирусных частиц, находящихся в состоянии коллоидного раствора, протекает также другая реакция агглютинации — между антителами и вирусными частицами, адсорбированными клеточными телами (хлорофилловыми и крахмальными зернами и пр.). В результате реакции агглютинации (склеивания) хорошо видны хлопья (осадок) и в мутной жидкости, не подвергавшейся предварительному осветлению (путем центрифугирования, фильтрования и пр.). Это позволяет для значительной части серологических анализов существенно упростить методику исследований (рис. 14).

Серологический метод был широко применен в растениеводстве Т. И. Федотовой (1935, 1936, 1938, 1939), А. Н. Мамонтовой (1947), Б. П. Мацулевич (1936, 1938, 1953). Мацулевич еще в 1936 г. опубликовала методику определения вирусных болезней картофеля с помощью реакции преципитации в пробирках (длиной 10 см, диаметром 1 см).

В 1937 г. М. С. Дунин и Н. Н. Попова предложили разработанный ими простой и всюду доступный «капельный метод» быстрого определения вирусов на основе серологических реакций. Приготовленные и законсервированные сыворотки они разливали в специальные, сконструированные ими ампулы-пипетки.

При проведении анализа к капле сока листьев испытуемого растения на предметном стекле прибавляют каплю сыворотки из ампулы пипетки. Обе капли смешивают иглой. Если растение

не заражено вирусом, то смешивание двух капель сока и сыворотки не вызывает какого-либо изменения смеси, остающейся равномерно мутной. Если же в соке присутствует соответствующий вирус (для распознавания которого изготовлена сыворотка), то уже через 20—30 секунд после начала перемешивания однородная мутная жидкость разбивается на множество мелких зеленоватых творожистых комочков. По мере размешивания эти комочки соединяются один с другим; в результате этого увеличивается их размер и они становятся более отчетливо видимыми.

Капельный метод применим не только к листьям, но и к проросткам клубням. При использовании клубней и ростков необходимо предварительное осветление сока (центрифугированием, фильтрованием). Рекомендуют также отстаивание в течение 30—40 минут сока из клубней в маленьких пробирочках.

В ВИР, начиная с 1956 г., были проведены десятки тысяч серологических анализов растений картофеля на вирусы X, S, M, при частичном сопоставлении с данными определений на растениях индикаторах. При этом было установлено хорошее совпадение результатов анализов от обоих методов.

С 1957 г. в целях экономии сыворотки нами в ВИР широко был применен, с некоторыми изменениями и упрощениями при проведении части анализов, серологический метод «микрореакций», разработанный Д. Х. М. ван Слоттереном (1955). Он отличается от обычного капельного метода серологических определений малым размером капель, соответствующим образом предохраняемых от высыхания.

Антисыворотки, специфичные к различным вирусам, равно как и поливалентные сыворотки, пригодные для определения нескольких вирусов, в нашей стране готовит ряд учреждений, в том числе Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений (ВИЗР), Тимирязевская сельскохозяйственная академия (ТСХА), НИИКХ, БНИИПОК и др. Большинство этих учреждений рассылает сыворотки в жидком виде в специальных запаянных ампулах.

Для лучшего сохранения сыворотки многие зарубежные учреждения, так же как и у нас ВИЗР, применяют лиофильную сушку. В таком виде сыворотка может длительное время сохраняться при температуре около 0°.

Перед употреблением в ампулу, содержащую высушенную сыворотку, добавляют физиологический раствор (0,85% NaCl) в количестве, указанном на ампуле. После того как сыворотка примет комнатную температуру, она готова к употреблению. Разведенная сыворотка, хранящаяся при температуре около 0°, пригодна примерно в течение 6 дней. Каждый день, в случае помутнения, ее необходимо центрифугировать в течение 30 минут при 3000—4000 об/мин. Параллельно с определением вируса с помощью специфической антисыворотки проводят контрольные

анализы. Для этого используют нормальную сыворотку неиммунизированного животного.

Для нанесения малых капель сыворотки применяют пипетки Пастера с возможно более тонким оттянутым концом (капилляром).

Для анализа берут 2—3 листа с разных ярусов растения до или во время цветения. Слишком молодые растения и листья имеют пониженное содержание вируса, не всегда улавливаемое серологической реакцией. Старые листья также непригодны. Если листья были опрыснуты химикалиями, они перед анализом должны быть хорошо прополоснуты водой или протерты влажным полотенцем.

Доли листа (6—8 долей) складывают в плотный комок, обертывают кусочком чистой марли (для каждого листа другим) и выжимают с помощью металлического ручного пресса. Можно для этой цели использовать обычные плоскогубцы, так чтобы их внутренние полости не касались непосредственно листьев. Первую каплю сбрасывают, а последующую отжимают в специальную небольшую пробирку или на отдельное предметное стекло.

При проведении массовых анализов относительно трудоемкий процесс отжимания капель должен быть максимально механизирован. В этих целях применяют различные прессы: ручной, ножной (например, конструкции ИИИКХ), электрический (например, сконструированный в ВИР), позволяющие при минимальной затрате времени и сил быстро набирать микропробирку сока.

Для лучшего протекания реакции при смешивании сыворотки с испытуемым соком последнего должно быть примерно в 2—3 раза меньше, чем сыворотки. Для нанесения сока используют тонкие стеклянные палочки толщиной 1—1,5 мм, конец или оба конца которых расплавляют в пламени и придают им форму маленьких шариков. Такую палочку погружают в отжатый сок испытуемого растения, а затем в каплю антисыворотки при осторожном помешивании. Тем же способом сок испытуемого растения смешивают с каплей контрольной сыворотки. После размешивания каждой капли стеклянную палочку тщательно протирают влажной хлопчатобумажной тканью.

Мы наносили непосредственно на предметные стекла очень малые капли сыворотки: из 1 см³ 300 капель, в то время как при обычном капельном методе их наносят из такого количества 20—25, а по Д. Х. М. ван Слогтерену при «микрореакциях» — 150 капель. Под предметные стекла была положена миллиметровая бумага для равномерного распределения капель. На одном предметном стекле могло быть размещено 3 ряда по 9 капель в каждом. Во избежание высыхания капель предметные стекла после смешивания сыворотки с испытуемым соком помещали в чашки Петри, дно и внутренняя поверхность крышки которых были покрыты влажной фильтровальной бумагой. Поверх бумаги на

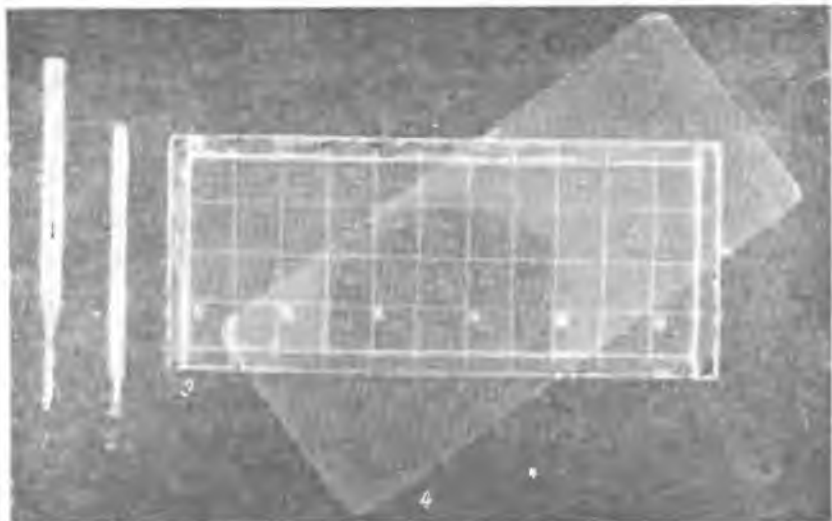


Рис. 15. Серологический анализ путем «микрореакций».

1 — пипетка для нанесения капель антисыворотки, 2 — стеклянная палочка с шариком на конце для нанесения сока испытуемого растения, 3 — палетка из органического стекла с нанесенными на нее каплями антисыворотки, специфичной к различным вирусам, нижний ряд капель — нормальная сыворотка для контроля, 4 — крышка, которой накрывается палетка с каплями антисыворотки после смешивания их с соком испытуемых растений.

дно были уложены чистые предметные стекла, а на них — предметные стекла с каплями. Малые капли не растекались по поверхности предметного стекла и помещенные в чашки Петри в течение суток не высыхали. Чашки Петри могут быть заменены отрезками органического стекла с наклеенными по краям ободками также из органического стекла шириной и высотой 5 мм. Непосредственно на органическое стекло наносят капли, а после их смешивания на ободки накладывают в качестве крышки другой отрезок стекла. Так получается влажная камера, вполне заменяющая чашку Петри (рис. 15).

Определение вирусов М, S и X методами серологических «микрореакций» и обычным капельным показывает, что они дают аналогичные результаты. В то же время при «микрореакциях» требуется значительно меньше сыворотки.

Не все вирусы пока возможно использовать в качестве антигена для получения соответствующих антисывороток. Однако серологическим методом в листьях можно четко определить наиболее распространенные мозаичные вирусы картофеля: X, S, M.

Диагностика вируса Y серологическим методом не является надежной и возможна, по-видимому, только при надлежащей концентрации вируса в растении и соответствии антисыворотки его определенным штаммам.

Реакции на некоторые вирусы, в частности S, идут иногда медленно, поэтому капли на стеклах лучше выдерживать во влажной камере в течение 20—40 минут. Реакцию можно хорошо читать при подсвечивании предметного стекла снизу зеркалом, а также с помощью обычной лупы при увеличении 4—5× или большем. Можно пользоваться для этого настольной или бинокулярной лупой при 24—72-кратном увеличении, как это принято, например в ГДР (А. Г. Зыкин, 1968).

В случае наличия вируса появляются ясно заметные хлопья. При его отсутствии смешанная капля равномерно мутная. Контрольная сыворотка должна давать с испытуемым соком отрицательную реакцию. Если же реакция с контрольной сывороткой положительная, результаты анализа данного образца бракуют. Положительная реакция сока с контрольной сывороткой может быть следствием разных причин: использования для анализа старых листьев или опрыснутых химикалиями, порчи сыворотки, недостаточной чистоты.

Четкость серологических реакций зависит от окружающих условий, сортовых особенностей и концентрации вирусов в растениях. Определять вирусы серологическим методом можно, начиная с разных фаз роста растений, однако более четкая реакция на вирус X и M достигается в фазе бутонизации и цветения растения, после чего концентрация этих вирусов в нем падает и в соответствии с этим реакция становится менее четкой. Серологическая реакция на вирус S наиболее отчетлива в фазе цветения и позднее, вплоть до конца вегетации. Отмечено, что в жаркую погоду при температуре выше 25° концентрация вирусов в растениях падает, но листья, сорванные при относительно пониженной температуре (10°), давали вполне четкие реакции (В. И. Садовникова, В. А. Колобаев, И. М. Щербакова, Г. К. Лытаева).

Листья для серологических анализов можно собирать в различные вместилища. Удобны ящики с небольшими ячейками, в каждую из которых, имеющую соответствующую нумерацию, укладывают листья, сорванные с одного растения.

При проведении массовых серологических анализов листьев вполне достаточна та упрощенная методика, которая изложена выше: сбор листьев — выжимание сока — смешивание его с соответствующими сыворотками, параллельно с контрольной — чтение (через некоторое время) реакций с помощью лупы даже при небольшом увеличении.

В ГДР считают целесообразным несколько усложнить процесс серологических анализов с тем, чтобы уменьшить возможность неспецифических реакций и сделать чтение реакций более достоверным. В соответствии с этим процесс серологических анализов идет следующим образом: сбор листьев в ящики с ячейками; выжимание сока из листьев с помощью специального пресса в микропробирки; охлаждение сока в течение 15 минут в

холодильнике при минусовой температуре для лучшего осаждения белковых соединений, содержащихся в соке, при последующем его центрифугировании; центрифугирование сока при 5500—6000 оборотах в минуту в течение 10—20 минут; нанесение капель антисыворотки на пластины из прозрачного органического стекла; нанесение рядом с каплями сывороток капель отцентрифугированного сока исследуемых растений; смешивание капель сыворотки и сока стеклянной палочкой (каждый раз чистой); выдерживание пластин со смешанными каплями в шкафах с постоянной температурой 24° 10 минут при определении вируса X, 20 минут при определении вируса IS и 40 минут при определении вируса Y; просмотр реакций с помощью настольной лупы при 24—72-кратном увеличении. Производительность труда 120—150 анализов на одного человека.

В основном такой же процесс серологических анализов осуществляют в своей работе А. Г. Зыкин (ВИР) и А. И. Онищенко (Украинский научно-исследовательский институт картофельного хозяйства) и др. При этом работа идет поточным методом в соответствии с последовательностью проводимых операций. Последний этап — чтение реакций — осуществляет наиболее квалифицированный работник.

В Эстонии при проведении массовых анализов для выжимания сока, нанесения капель антисывороток, сока растений и их смешивания сконструирован специальный высокопроизводительный агрегат.

Большое значение для отборов здорового материала в течение зимнего периода имел бы анализ вирусов в клубнях. Кёлер (1954) указывает, что применение различных способов определения вирусов в клубнях картофеля связано с известными трудностями, частично вследствие того, что клубни содержат значительно меньше вируса, чем листья. Кроме того, клубни содержат меланин, что обуславливает окрашивание сока (Штапп и Беркс, 1940).

Начиная с 1956—1957 г., Н. М. Щербакова в ВИР проводила определение вирусов в клубнях картофеля. При этом было подтверждено значительно меньшее содержание вируса в клубнях по сравнению с листьями. Диагностика вирусов в клубнях не всегда была достаточно надежной.

Опыты Ниенхауса (F. Nienhaus, 1960) показали, что в определенных частях клубня, прежде всего в области коры до кольца сосудистых пучков, имеется высокоактивное ингибирующее вирусы вещество. Этот ингибитор может препятствовать диагностированию вирусов на растениях-индикаторах при использовании сока непосредственно из клубня. Возможно, удаление ингибирующего слоя повысит также достоверность серологических реакций при анализе сока клубней.

При проведении серологических анализов в течение осенне-зимнего периода, по-видимому, наиболее надежным является

определение по росткам. Чтобы вызвать прорастание клубней в осенне-зимние месяцы, необходимо искусственным путем прервать период их покоя (стр. 163).

Ногейл (J. Nohejl, 1964, 1965) проращивал клубни в темноте при 20° и высокой относительной влажности до тех пор, пока ростки не достигали 4—5 см. С помощью серологического метода он определял вирусы как в ростках этиолированных, так и выдержанных перед анализом в течение 4 дней на рассеянном дневном свете. В обоих случаях вирусы (X, S, M, Y) определены с высокой точностью. Искусственное нарушение периода покоя клубней повышало точность серологических анализов сока из ростков. Результаты анализа этиолированных и световых ростков несколько различны в зависимости от испытываемого сорта, но в общем не наблюдалось большой разницы при определении вирусов в их соке.

Высокую степень достоверности определения вирусов в ростках отмечают Л. Трофимец, Л. Егорова, М. Астащенко (1969). Они определяли вирусы X, S, M серологическим методом, а вирус Y — на индикаторах TE-1 и TE-2.

Обстоятельные исследования, проведенные аспиранткой НИИКХ Н. Н. Литвер (1969, 1970) под нашим руководством, установили перспективность использования световых и темновых ростков для серологических анализов.

По ее данным, наибольшая достоверность определения вирусов была при использовании этиолированных ростков длиной 3—5 см, пророщенных при температуре 20—21°. Достоверность серологических анализов световых ростков была несколько ниже. При использовании разных частей длинных этиолированных ростков наиболее пригодной для определения вирусов была часть, начиная от основания 0—5 см, а наименее пригодной — свыше 10 см.

Положительные результаты при определении вирусов в ростках с помощью серологического метода и растений-индикаторов в течение осенне-зимнего периода получили Н. М. Щербакова и Е. П. Ганжина (ВИЗР). Было отмечено, что у некоторых сортов (Детскосельский, Пауль Вагнер) вирус M с большей достоверностью диагностируется в листьях растений, а не в ростках.

Имеющиеся данные свидетельствуют о необходимости широкого применения в практике селекционно-семеноводческой работы существующих методов определения вирусов, особенно серодиагностики и анализов на растениях-индикаторах.

МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИОННОЙ РАБОТЫ НА ВИРУСОУСТОЙЧИВОСТЬ

Выделение сортов с полевой устойчивостью к вирусам. Как уже было отмечено выше, наибольшую ценность представляют сорта, которые отличаются иммунитетом или сверхчувствительностью к наиболее вредоносным вирусам, распространенным

в соответствующей зоне выращивания. Однако выведение высокоустойчивых сортов не всегда возможно. Поэтому немаловажное значение имеет также выделение сортов, практически более устойчивых в полевых условиях. Для этого необходимы систематические наблюдения за поведением различных образцов картофеля при их выращивании в тех зонах, где распространены те или иные вирусные заболевания. После ряда лет наблюдений представляется возможным выделить формы с полевой устойчивостью. Такие материалы накоплены во многих странах. Ниже перечислены некоторые сорта, которые, по данным полевых наблюдений, проведенных в Чехословакии (Зади́на, 1964; Беранек, 1964); в ГДР (Шик, 1964; Мёллер, 1965), в Болгарии (Вълчев, 1965) и в СССР на опытных станциях ВИР — Пушкинской и Волгоградской, отличаются устойчивостью в полевых условиях*:

Авенир (П), Авон (П), Ада (Ш, М, Вч), Аквила (З, Б, М, П, В), Альфа (Вч), Амбассадер (П), Амбра (П), Амзель (З, Б, Ш, М), Анемоне (Вч), Антарес (Ш, Вч), Анцилла (З), Апта (З, М), Арго (П), Атланта (З), Барима (П), Беа (П), Бланик (З, Б), Бурмания (В), Вера (Вч), Виргиния (П), Волжанин, Вулкан (П), Гемма (В), Гивонт (П), Гинденбург (Вч), Гинекс (П), Грата (Вч), Гр. Люз. 52.331/31 (Вч), Гурон (П), Гюльцов 633 (М), Гюноза (Ш), Дроссель (Ш, М, П, В), Дубар ровер (П), Империя (З), Индустрия (В), Искра (Б), Капелла (М, Вч), Кардинал (Вч), Карма (П), Катадин (Вч), Кеннебек (В), Климакс (П, В), Клодия (П), Конференс (П), Корнелия (З, М, Вч), Красава (Вч), Крейгс дефайенс (Вч), Лама (П), Леона (Вч), Либертас (З), Маритта (П), Меерландер (П, В), Мейзе (Ш, М, В), Миттельфруе (Вч), Моравия (З), Мохавк (В), МРІ 44.335/180 (Вч), МРІ 1004/5 (Вч), Нордост (З), Ода (З), Орлик (Б), Остботе (Вч), Райка (Вч), Рита (Б), Роткельхен (Ш), Рояль кидди (Вч), Сагитта (П, М), Сако (П), Самоковски (Вч), Саския (Вч), Себаго (В), Синтье (П, Вч), Спекула (Ш, М), Спутник (П), Сусанна (З, Б), Тава (П, Вч), Татранка (З, Б), Тетон (П), Ульяновский (В), Уникат (З), Уран (П), Ургента (П), Фанфара (П), Финк (Ш, М, П), Фита (П), Флава (М, Вч), Флора (П), Форелле (З), Фортуна (П), Цейсиг (Ш, М), Чайка (Б), Чероки (П), Чиппева (П, В, Вч), Швальбе (З, Ш, М, П, Вч), Шпац (З, Ш, М), Шпербер (З, Б, Ш, М), Штар (П), Штиглиц (Ш, М), Эверест (П), Эрдмана (П, В), Экспресс (П), Эпока (П), Яра (П).

Сорта, которые в местных условиях длительное время не имеют явных признаков дегенерации, если и не обладают высокой степенью устойчивости, то, по-видимому, все же отличаются толерантностью к тем вирусам, которые распространены в данной местности. Разумеется, эти сорта, относительно устойчивые в одних условиях, могут поражаться в других, что связано с преимущественным распространением в той или иной местности различных вирусов или их штаммов. Так, например, по Вълчеву, вопреки данным других стран, сорта Апта, Амзель, Маритта и

* Здесь приняты следующие обозначения: П — Пушкинские лаборатории ВИР; В — Волгоградская опытная станция ВИР; Ш — по данным Шика; М — по данным Мёллера (ГДР); З — по данным Зади́ны; Б — по данным Беранека (Чехословакия); Вч — по данным Вълчева (Болгария).

другие в условиях Болгарии не характеризуются устойчивостью к мозаичным болезням.

Росс (1968) сообщает о совместном опыте, проведенном рядом европейских стран (1965—1967 гг.), с целью установить степень устойчивости сортов к некоторым вирусам. В опыт были включены сорта: Атене, Кливия, Электра, Эрато, Миней, Надия, Парель, Реалта, Швальбе, Уран и 5 селекционных номеров. Источником инфекции служил семенной материал сорта Бона, на 100% зараженный вирусами Y и скручивания листьев.

В зависимости от места выращивания испытываемого материала степень поражения его вирусами была различной: в Либрамоне (Бельгия) оказалось растений, больных скручиванием листьев 41,4% и вирусом Y 3,1%; в Кёльне (ФРГ) — соответственно 24,6 и 5,1%; в Вагенингене (Нидерланды) — 9,8 и 0,7%; в Лониго (Италия) — 3,7 и 0,2% и в Старе Олесно (Польша) — 0,6 и 0,5%.

По степени устойчивости сорта были разбиты на 3 категории. Наиболее высокой устойчивостью отличались сорта Швальбе, Электра, Атене. Самой низкой устойчивостью характеризовались сорта Уран и Реальта. Сеянец 55.957/35, обладавший геном иммунитета к вирусам A и Y, не поражался вирусом Y ни в одном из пунктов испытания.

При подборе соответствующих компонентов для селекции на устойчивость к вирусам следует большое внимание уделять вовлечению в гибридизацию тех сортов, которые отличаются полевой устойчивостью к вирусам и хорошо передают этот признак потомству.

Еще Фейстритцер (Feistritzer, 1943), с 1935 г., проводя селекционную работу в относительно здоровых местоположениях, испытывал селекционные клоны в районах сильного «вырождения» картофеля с тем, чтобы выделить комбинации, дающие большое количество относительно устойчивого материала. Подобная система последние годы применяется в Институте селекции растений в Гросс-Люзевитце (стр. 152).

Вовлечение в скрещивания тех сортов и селекционных клонов, которые при многолетнем выращивании в местностях быстрого «вырождения» показывают относительно высокую устойчивость к вирусным болезням, позволяет повысить практическую устойчивость гибридного потомства к вирусам в условиях естественного заражения (Мёллер, 1957; Шик, 1964, 1965).

В Польше испытания в естественных условиях также входят обязательной составной частью в селекционный процесс. На 4-й год селекционной работы, после соответствующих браковок по комплексу признаков в течение первых трех лет испытания, гибриды высаживают между источниками заражения в местностях со значительным количеством тлей.

Эти так называемые «дегенерационные опыты» проводят в Млохове (30 км от Варшавы). От каждого испытываемого образца

высаживают по 60 клубней между смешанными источниками заражения. В следующие 2 года высаживают по 2 клубня, собранных с каждого куста, уже без источников заражения, в 6 повторностях, а также стандарты — 2 районированных сорта: один более восприимчивый к вирусу Y, другой — к L. Образцы, более поражаемые вирусами, чем стандарты, выбраковывают. В последнем году испытания наряду с материалом этого опыта высаживают здоровый семенной материал тех же образцов, полученный от селекционной станции-оригинатора, и стандарты. Это дает возможность сравнить, в какой степени снижается урожай после 2-3-кратного размножения в провокационных условиях — в Млохове.

Лучшие образцы идут в предварительное испытание, а также исследуются на устойчивость к вирусам лабораторными методами.

Для оценки различных комбинаций по устойчивости к вирусам от каждого сеянца отбирают по одному клубню и в следующем году высаживают между источниками инфекции. Затем клубни от этих растений высаживают в поле (или зимой — в теплице) и по результатам соответствующих анализов оценивают на устойчивость к вирусам. Комбинации с высокой поражаемостью гибридов бракуют. Из комбинаций, дающих более здоровый материал, отбирают клоны или высевают резервные семена. Так были выведены, например, сорта Вулкан и Уран, относительно более устойчивые в полевых условиях к вирусам Y и L.

В Венгрии испытания устойчивости к вирусам ведут в районах их сильного распространения в течение 3 лет. Образец считается очень восприимчивым к вирусам, если через 1 год оказывается 50% заболевших растений, и очень устойчивым, если их меньше 1%.

Испытание гибридных комбинаций, равно как выделенного селекционного материала в зоне сильного «вырождения» должно быть обязательно включено в селекционную работу как ее важная составная часть. Кроме того, соответствующие наблюдения и непосредственно на полях селекционного учреждения, где проводится подбор исходных форм и осуществляется гибридизация.

В процессе селекции об устойчивости гибридов картофеля можно судить по разным показателям. Если на растениях гибрида при прохождении по селекционным питомникам сравнительно быстро (например, после первой, второй и т. д. клубневой репродукции) появляются мозаичные симптомы типа крапчатости, не сказывающиеся на мощности куста и не снижающие заметно урожай, такой гибрид, по-видимому, толерантен к вирусу. Точно так же, если при выборочных анализах растений гибрида без внешних симптомов болезни обнаруживается наличие вируса в скрытой форме (тем более у подавляющего большинства проанализированных растений), это является призна-

ком толерантности гибрида. Наоборот, если после ряда лет репродукций в полевых условиях гибрид не имеет внешних симптомов болезни и анализы (серологическим методом или на растениях-индикаторах) не обнаруживают в нем вирусов в скрытой форме, это свидетельствует о более высокой степени устойчивости его к вирусам. К категории устойчивых, возможно, сверхчувствительных, должны быть отнесены гибриды, у которых редко встречаются больные растения, причем в случае их наличия степень заболевания резко выражена и больное растение быстро погибает. Остальные растения при этом не имеют никаких внешних симптомов и, судя по результатам анализов, не являются скрытыми вирусоносителями.

Подобный способ оценки — по результатам поведения растений за ряд лет в полевых условиях, несомненно, позволяет выделить практически более ценные по устойчивости формы. Однако наряду с этим способом в целях точной и возможно более ранней характеристики селекционного материала по его устойчивости к вирусам прибегают к искусственному заражению.

Испытание растений на устойчивость к мозаичным вирусам. В целях создания более устойчивых к мозаичным вирусам сортов в гибридизацию вовлекают предварительно выявленные образцы, иммунные или сверхчувствительные к соответствующему вирусу. Учитывая, что исходный материал для селекции в этом направлении сосредоточен преимущественно среди диких видов картофеля, необходима межвидовая гибридизация. Особо важно уже на первых этапах отбраковать неустойчивый гибридный материал и отобрать для дальнейшей работы наиболее устойчивые гибриды. В этих целях применяют массовое заражение семян или молодых растений, выросших из глазков клубней.

Обычно мозаичные вирусы, необходимые для заражения растений, поддерживают на табаке, размножая его черенками (Росс и Бэреке, 1951). Некоторые исследователи вирус Х поддерживают на *Nicotiana glutinosa* L. (Хукер, Петерсон и Тимпан, 1954).

Сеянцы картофеля для опытов можно выращивать в парниках или ящиках на протяжении всего лета с таким расчетом, чтобы получить затем хотя бы маленькие клубни и продолжить работу с выделившимися по устойчивости гибридами. По достижении растениями высоты 8—10 см в их листья (по 2 от каждого сеянца) по меньшей мере дважды, с промежутками от 8 до 15 дней, втирают инфицирующий сок, применяя тонко размотый жабрунд.

Однако для массового заражения такой способ слишком трудоемок. Наиболее удобный и быстрый метод заражения — опрыскивание молодых растений, имеющих 2—3 настоящих листа, с помощью специального пистолета-опрыскивателя подобного тому, который применяется для разбрызгивания краски.

И. Т. Вирсема для отбора семян, иммунных к вирусу Х, опрыскивал семена в фазе 2—3 листьев зараженным соком растений *Nicotiana glutinosa*, разведенным в 10 раз водой, с добавлением к раствору непосредственно перед использованием 12 г карборунда (на 100 мл инокулята). Инокулятом готовили, измельчая зараженные табачные листья, разбавляя сок водой и процеживая его через кусок нейлоновой ткани. 100 см³ инокулята достаточно для заражения 600—1000 семян. Растения опрыскивали, держа наконечник на расстоянии 2—5 см от них, под давлением 1,5—2 атмосферы. Поскольку карборунд имеет тенденцию оседать, необходимо время от времени слабое встряхивание опрыскивателя.

Для инокуляции лучше отобрать штаммы, на которые восприимчивые семена реагируют локальными некротическими симптомами, проявляющимися в течение 5—11 дней, и системными симптомами, видимыми через 10—15 дней. В работе Вирсема наиболее пригодным оказался штамм кольцевой пятнистости Х₅. Растения, не имеющие симптомов, пересаживают в горшки, устанавливаемые на стеллажах теплицы, и инокулируют повторно.

Семена, выдержавшие эти предварительные испытания, высаживают в поле для их хозяйственной оценки. Устойчивость тех семян, которые оказались с комплексом хозяйственных признаков, испытывают 3-й раз уже путем втирания сока в листья и прививкой с последующими серологическими анализами.

Основной недостаток этого метода заключается в том, что он пригоден лишь для отбора иммунных семян, но не сверхчувствительных. Последние, реагируя сильными некротическими симптомами, в конечном счете погибают.

Этот недостаток отпадает при заражении молодых растений от кусочков клубней, так как при этом остается клубень, который можно использовать для дальнейшей работы, и в том случае, если растение, выросшее из глазка, реагировало сверхчувствительностью.

Для окончательного испытания на устойчивость отобранных клонов применяют прививку их на растения томатов, зараженных в молодом возрасте путем втирания инфицирующего сока или с помощью опрыскивателя. Через 4—5 недель после прививки испытуемых растений на зараженные подвои томатов проводят серологические испытания на вирус Х.

Прививка зараженных привоев томатов на испытываемые подвои клонов предпочтительнее, так как дает возможность получить и исследовать клубневое потомство.

Аналогичные методы, в том числе с использованием зараженных томатов, применяют и при определении устойчивости к вирусу Y. Для проверки результатов заражения прививкой в этом случае используют растения-индикаторы, в частности А-6.

Проводить испытания устойчивости к вирусам с помощью массового искусственного заражения имеет смысл только в отно-

шении селекционного материала, происходящего от заведомо высокоустойчивых исходных форм.

Следует иметь в виду, что некоторое количество высокоустойчивых семян может реагировать очень слабыми некрозами на заражение путем опрыскивания, причем испытание через некоторое время таких растений с помощью серологии не дает реакции на вирус X. Подобные растения, возможно, являются иммунными или высокосверхчувствительными, и поэтому браковка их нецелесообразна, если наличие некоторого количества слабых некрозов не препятствует дальнейшему росту растений и возможности получить от них клубни.

При инокуляции вирусом Y целесообразнее использовать его обычные штаммы, так как они вызывают более отчетливое проявление симптомов вскоре после заражения по сравнению со штаммами RBV (см. выше). Симптомы вируса Y появляются не ранее как через 3 недели после инокуляции.

В зависимости от исходных форм и компонентов, а также количества повторных скрещиваний устойчивого дикого вида с сортами *S. tuberosum* после массовой инокуляции иногда погибают почти 100% семян. В других комбинациях около 40—50% семян проявляют иммунитет.

Для того чтобы отобрать иммунные растения возможно раньше, Вирсема предлагает инокулировать сеянцы уже в фазе семядолей. Потомство родителей, иммунных к вирусам Y и X, например *S. stoloniferum* и *S. acaule*, можно заражать, опрыскивая одновременно раствором обоих этих вирусов. Однако это не всегда целесообразно, поскольку иммунные к вирусу Y сеянцы могут погибнуть от вируса X. Поэтому мы предпочитаем заражать сеянцы вирусом Y, а от иммунных к нему растений брать отводки или черенки и заражать их как вирусом X, так и другими мозаичными вирусами. Можно также от иммунных к вирусу Y растений получить клубни, а молодые растения, выросшие из них, или кусочки с глазками заражать различными вирусами с тем, чтобы выделить гибриды с комплексной устойчивостью.

Устойчивость растений к мозаичным вирусам, в том числе X, Y, A и другим, а также к скручиванию листьев проверяют путем прививки. После срастания подвой (растения картофеля) давали обычно боковые побеги — бессимптомные или с симптомами (мозаика, некротические пятна на листьях, акронекрозы и пр.). На некоторых прививках симптомы болезни появлялись после более длительного промежутка времени, чем на других.

Помимо прививки определенных штаммов вируса X, сорта испытывали также на устойчивость к популяциям его, находившимся в латентном состоянии в сортах Эрстлинг и Юбель. В этом случае к молодым растениям испытываемых сортов, выращиваемых в горшках, прививали вращен черенки растений сортов-вирусоносителей. Некротическая реакция на прививку сорта Эрстлинг наступала большей частью уже через 9—14 дней.

Мозаичная реакция на прививку сортов Эрстлинг и Юбель была через 2—4 недели.

Прививка — хороший способ выявления сверхчувствительности к основным мозаичным вирусам (например, X, A, Y). Прививка может быть осуществлена не только на стебле, но и на клубне. В последнем случае цилиндрический кусочек одного клубня вставляют в надлежащее отверстие другого клубня.

При прививке к стеблю или клубню растительной ткани, содержащей вирус Y, устойчивые сорта реагируют сильными некротическими симптомами листьев, стеблей и клубней. Розендаль (1955) полагает очень важным при изучении устойчивости к вирусу Y испытывать клубни привитых растений на наличие некротических симптомов. Сорта, реагирующие таким образом, оказываются устойчивыми к вирусу в полевых условиях.

Растения, реагирующие на заражение вирусами мозаикой, в сильной степени восприимчивые. Акронекроз, а также немногочисленные локализованные некрозы свидетельствуют о ясно выраженной сверхчувствительности.

Отсутствие симптомов на заражение вирусами может свидетельствовать об иммунитете, или о толерантности. Поэтому необходимы соответствующие анализы с помощью серологии и растений-индикаторов.

Ротакер (1967) предлагает осуществлять прививку путем сближения двух стеблей (Ablaktions—Pfropfung — аблакатировка). Такой метод, по его данным, наиболее действенный. Положительный результат был получен при заражении этим способом вирусами S, M, X, Y, а также вирусом скручивания листьев (L). С одинаковым успехом были осуществлены прививки: картофель на картофель, картофель на томаты (вирусом S томат обычно не заражается).

Искусственное заражение путем втирания сока, прививки, наблюдения за поведением в полевых условиях, в том числе в окружении кустов, больных мозаичными вирусами, в частности Y, анализы с помощью серологии и растений-индикаторов дают возможность селекционеру отобрать практически устойчивые к мозаичным вирусам формы картофеля.

Особенности селекции на устойчивость к скручиванию листьев. Селекция на устойчивость к скручиванию листьев значительно сложнее, чем на устойчивость к мозаичным вирусам. Это связано с отсутствием до сего времени иммунного или сверхчувствительного к этому вирусу исходного материала. Кроме того, искусственное заражение вирусом скручивания листьев возможно лишь с помощью тли или прививкой.

Поскольку пока нет надежного исходного материала, характеризующегося иммунитетом или сверхчувствительностью, центр тяжести переносится на подбор для использования в практической селекции форм с хорошей полевой устойчивостью. Бэреке (1956) отмечает наличие таких клонов в пределах S. andigenum,

S. acaule, *S. demissum*, *S. chacoense* и у ряда гибридов от скрещиваний этих видов с сортами *S. tuberosum*, в том числе у сложных гибридов с участием нескольких видов.

Так, например, после трехлетних испытаний в поле в условиях, благоприятствующих заражению, в местности с наличием большого количества тли — переносчика вируса количество растений, больных скручиванием листьев, было равно: у контрольных сортов — Аккерзеген 94% и Оберарнбахер фрюе 100%; у относительно менее поражаемых — Саутеск 75%, Шемрок, 67,8%, Аквила 47,5%. У некоторых гибридов количество больных растений было значительно меньше, в частности у одного гибрида от многократных скрещиваний *S. acaule* с сортами *S. tuberosum* — 15%, у одного из клонов сложного гибрида с участием *S. demissum*, *S. andigenum*, *S. tuberosum* — 12,5%, у клона 44.1004/5 от скрещивания Аквила с бэккроссом *S. tuberosum* × *S. andigenum* — 5%. Высокой полевой устойчивостью обладал также один клон *S. andigenum* и гибрид *S. chacoense* от трехкратного скрещивания этого вида с *S. tuberosum*.

Исследования Бэреке показывают, что использование этого исходного материала путем посева семян от самоопыления и особенно дальнейшей гибридизации является перспективным для выведения сортов, практически более устойчивых к скручиванию листьев. Хорошие результаты дает скрещивание между собой более устойчивых клонов.

Отбор устойчивых клонов можно проводить в районах сильного распространения скручивания листьев. Так, например, Бэреке (1956) полагает, что ценным материалом для селекции можно считать те клоны, которые в этих условиях имеют 10—20% растений со скручиванием листьев, в то время как поражаемый сорт Аккерзеген — 100%, а относительно устойчивый сорт Аквила — 50% больных растений.

Несомненно, искусственное заражение в сочетании с испытанием в поле в условиях естественного заражения дает возможность отобрать более перспективный материал для селекции на устойчивость к вирусу скручивания листьев.

Шарвари (1965) в Венгрии заражал каждое из 10-дневных растений, выросших из глазков, десятью виоформными тлями. Растения считали очень сильно поражаемыми (балл 5), если симптомы болезни появлялись по прошествии не более 25 дней после заражения. Восприимчивость к заболеванию характеризовалась баллом 4 в том случае, когда симптомы появлялись в промежутке между 25—35 днями, и баллом 3 — между 35—50 днями. Растение считалось устойчивым (балл 2), если симптомы могли быть отмечены лишь через 50 дней, и очень устойчивым (балл 1), когда симптомов не было и после этого периода.

Таким образом, если пока не выявлены формы, иммунные к вирусу L, то по полевой устойчивости, а также по характеру реагирования растений на искусственное заражение устанавли-

ваются очень большие различия. Селекционер имеет возможность отбирать и целенаправленно создавать такие формы, которые практически в полевых условиях могут быть охарактеризованы как обладающие устойчивостью к скручиванию листьев.

Групповая устойчивость к вирусам и другим болезням картофеля. В целях создания сортов с комплексной устойчивостью к вирусам возможны в основном 2 пути: скрещивание между собой исходных видов, характеризующихся устойчивостью к различным вирусам, а полученных гибридов, сочетающих устойчивость к двум или нескольким вирусам, с сортами *S. tuberosum*; повторные скрещивания каждого вида, отличающегося устойчивостью к тому или иному вирусу, с сортами *S. tuberosum*, а затем полученных устойчивых гибридов между собой.

В ВИР для создания форм с комплексной устойчивостью применяли оба пути. Особо значительная работа была проделана по скрещиванию предварительно выделенных иммунных к вирусу X образцов *S. acaule* с иммунными и сверхчувствительными к вирусам Y и A образцами *S. stoloniferum*, *S. polytrichon*, относящимися к серии *Longipedicellata* и *S. chacoense* из серии *Glabrescentia*. С комплексным иммунитетом к этим вирусам были выделены гибриды, которые скрещивали затем с различными сортами *S. tuberosum*. После 2—3-кратных скрещиваний гибридов диких видов с *S. tuberosum* в потомстве встречались отдельные образцы, устойчивые к трем вирусам. Однако они оказались в массе неустойчивыми к вирусу M. Необходима дальнейшая работа с тем, чтобы создать гибриды, сочетающие иммунитет или сверхчувствительность к вирусам Y, A, X с полевой устойчивостью к вирусу M.

Шарвари в Венгрии вывел гибрид Ke 60.128.151 с комплексным иммунитетом к вирусам X + Y, не имеющий, правда, нужного комплекса хозяйственно ценных признаков. Происхождение этого гибрида: $[(S. acaule \text{ 96 хромосом} \times S. tuberosum) \times S. tuberosum] \times [(S. stoloniferum \text{ 96 хромосом} \times S. tuberosum) \times S. tuberosum]$.

Поскольку некоторые гибриды происходят от скрещиваний с видами, в пределах которых встречаются образцы с полевой устойчивостью к вирусу L (например, *S. demissum*, *S. acaule*, *S. chacoense*, *S. andigenum* и др.), вполне возможно сочетание устойчивости к мозаичным вирусам с устойчивостью к вирусу L.

Помимо разнообразных гибридов, полученных в ВИР с участием нескольких видов и характеризующихся комплексной устойчивостью к некоторым вирусам и другим болезням, в настоящее время известны многие гибриды, созданные в разных странах, используемые в качестве производителей при создании сортов с комплексной устойчивостью к вирусам и другим заболеваниям (табл. 4). Весьма существенным обстоятельством для практики селекционной работы является наличие образцов диких видов, характеризующихся одновременно устойчивостью к некото-

Гибриды-производители, используемые в селекции на устойчивость к вирусам

№ гибрида	Происхождение гибридов (виды, участвовавшие в скрещивании)	Устойчивость к вирусам				Устойчивость		Генотип по устойчивости к фитофторозу
		А	Х	У	Л	к фитофторозу	к парше	

Институт Макса-Планка (ФРГ)

MPI 44.335/37	<i>S. demissum</i> , <i>S. tuberosum</i>			у	у	у		
" 44.335/68	<i>S. demissum</i> , <i>S. andigenum</i> , <i>S. tuberosum</i>		в		у	у		
" 44.335/130	То же		в		у	у		
" 44.335/128	"		в		у	у		
" 44.1004/5	"		в		у	у		
" 44.1016/10	<i>S. acaule</i> , <i>S. tuberosum</i> . . .		и		у			
" 44.1016/24	То же	в	и					
" 49.540/2	<i>S. demissum</i> , <i>S. andigenum</i> , <i>S. tuberosum</i>		в		у		у	
" 49.767/6	<i>S. stoloniferum</i> , <i>S. tuberosum</i>	и	в	и		у		
" 50.140/5	<i>S. demissum</i> , <i>S. stoloniferum</i> , <i>S. tuberosum</i>			и				
" 50.170/144	<i>S. demissum</i> , <i>S. tuberosum</i>			у	у	у	у	
" 50.247/2	<i>S. demissum</i> , <i>S. polyadenium</i> , <i>S. tuberosum</i>				у	у		
" 55.957/12	<i>S. acaule</i> , <i>S. demissum</i> , <i>S. stoloniferum</i> , <i>S. tuberosum</i>	и	и		у			
" 55.957/16	То же	и		и	у			
" 55.957/54	"	и	у	и				
" 55.957/69	"	у	у	у				
" 55.957/97	"	у	у	у				
" 58.17/108	"	и		и	у			

Шотландская селекционная станция

SSRPB 835и (4)	<i>S. demissum</i> , <i>S. phureja</i> , <i>S. tuberosum</i>	y	y	y	в	y		R ₁
" 1253а (12)	То же	y	y	в	в	y		R ₃
" 1506b (9)	"			y	в	y		R ₁ R ₄
" 1647b (1)	"			y	в	y		R ₄
" 2070 (30)	"		в	y	y	y		R ₁ R ₂ R ₃ R ₄
" 2070 (31)	"	y	в	в	в	y	y	R ₂ R ₁
" 2070 (50)	"	в	в	y	в	y		R ₃ R ₃ R ₄

Государственная организация научных и промышленных исследований (Канберра, Австралия)

КОМ С 139	<i>S. andigenum</i> , <i>S. tuberosum</i>			y				
" 199	То же				y			
" D 148	"				y			
" D 226	"				y			
" D 542	"				y			
" F 558	"				y			
" F 672	"				y			
" F 754	"				y			

№ гибрида	Происхождение гибридов (виды, участвовавшие в скрещивании)	Устойчивость к вирусам				Устойчивость		Генотип по устойчивости к фитофторозу
		А	Х	У	Л	к фитофторозу	к парше	

Институт селекции растений (Вагенинген, Нидерланды)

WAC 52-4-9	S. andigenum, S. tuberosum	у	у	в	в			у
" 53-124 *	То же		у					
" 54-19-6 *	»		у					
" 54-31-26 *	»		у					
" 54-106-1 *	»		и					
" 55-169 *	»		у					
" 225 *	»		у					

Станция селекции растений (Хуфдорп, Нидерланды)

CB 4414-2	S. demissum, S. tuberosum	в	в	у	в	у		R ₀ R ₄
" 4431-5	То же	у	в	в	в	у		R ₄
" 46147-30	»	в	в	у	в	у		R ₁ R ₄

Гибрид США

X-927-3	S. maglia, S. demissum, S. tuberosum (сорт Катадин)				у			
---------	--	--	--	--	---	--	--	--

Обозначения: в — восприимчив, у — устойчив, и — иммунный.

рым вирусам и фитофторозу (например, *S. stoloniferum*, *S. polytrichon*, *S. demissum* и др.) или к отдельным вирусам и картофельной нематодой. Так, для придания устойчивости к вирусу Х, помимо иммунных образцов *S. ascaule*, с успехом используют высокоустойчивые формы *S. andigenum*.

В Вагенингене (Нидерланды), по сообщению Вирсема, широко вовлекают в гибридизацию *S. andigenum* С.Р.С. 1673, который является также родоначальником и ряда сортов, устойчивых к картофельной нематодой. Некоторые линии этого образца, выделенные Токсопеусом (Вагенинген), оказались иммунными к вирусу Х. Иммунитет к Х у образца 1673 обусловлен одним доминантным геном.

Интенсивная работа по выведению сортов, устойчивых к вирусам, проводящаяся в ряде стран, увенчалась несомненными успехами. Только за последние годы был выведен ряд сортов, обладающих той или иной степенью устойчивости к различным вирусам. Таковы, например, не упоминавшиеся выше западногерманские и голландские сорта. К ним относятся следующие ранние, среднеранние, среднепоздние и поздние сорта.

* Гибриды устойчивы к картофельной нематодой.

Сорта западногерманские. Ранние: Антинема, устойчивый к скручиванию, восприимчивый к Y, устойчивый также к биотипу А картофельной нематоды; Юдика (Judica) и Рейнхорт — полевая устойчивость к скручиванию листьев и к вирусу Y.

Среднеранние: Адвира, Биния, Клвия, Поэт, Риеке, Фиделио — полевая устойчивость к скручиванию и вирусу Y.

Среднепоздние и поздние: Ада, Али, Аренза, Гунда, Тоска, Хассия — полевая устойчивость к скручиванию листьев и к вирусу Y. В настоящее время в Институте Макса Планка на основе скрещивания с *S. stoloniferum* выведен сорт Гразилия, иммунный к вирусам Y и A и обладающий полевой устойчивостью к скручиванию листьев. Известны сорта этого же Института Анетт и Сафир — межвидовые гибриды с участием *S. acaule*, иммунные к вирусу X. Сафир устойчив также к скручиванию листьев и трем биотипам рака.

Сорта голландские. Ранние: Остара и Фрома — полевая устойчивость к скручиванию листьев и вирусу Y.

Среднеранние и среднепоздние: Амарил, Интензо (гибриды *S. andigenum*), иммунные к вирусу X, устойчивые к биотипу А картофельной нематоды; Сатурна — полевая устойчивость к Y и A, устойчивость к биотипу А картофельной нематоды; Бурмания — устойчивость к вирусу скручивания листьев, а также полевая устойчивость к вирусу Y; Реалта — полевая устойчивость к вирусам скручивания листьев и Y.

Как было отмечено ранее, выведение устойчивых к вирусам сортов — наиболее трудный раздел селекции картофеля. В то же время уже достигнутые результаты свидетельствуют, что и в этой области может быть сделано многое. Пока еще не все богатство исходных форм вовлечено в работу. Это предстоит сделать в ближайшее время. Большое значение имеет выделение из имеющегося материала, а также искусственное создание гомозиготных по устойчивости к определенным вирусам исходных форм. При этом большие перспективы, по-видимому, сулит предварительное получение дигаплоидов, у которых легче достичь гомозиготности.

СЕЛЕКЦИЯ КАРТОФЕЛЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ
К НЕМАТОДАМ
И НАИБОЛЕЕ ОПАСНЫМ ВРЕДИТЕЛЯМ

ВЫВЕДЕНИЕ СОРТОВ, УСТОЙЧИВЫХ
К КАРТОФЕЛЬНОЙ НЕМАТОДЕ

Распространение и биологические особенности паразита. Картофельная нематода (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber) — круглый червь микроскопических размеров, является одним из наиболее опасных паразитов картофеля. Впервые на корнях растений картофеля нематоду обнаружил Кун в 1881 г. Ее описал и выделил в самостоятельный вид Н. W. Wollenweber в 1923 г., дав ей название по месту обнаружения паразита близ города Росток.

Ранее высказывалось мнение, что родиной картофельной нематоды является Западная Европа. Однако в дальнейшем было установлено распространение нематоды в ряде стран Центральной и Южной Америки — в Мексике, Перу, Боливии, Аргентине (J. E. Wille, 1952; Sigura, 1953; F. H. и S. A. Bell, 1955; П. М. Жуковский, 1960; Н. Brücher, 1960, 1963). Имеются все основания считать, что местом происхождения картофельной нематоды является родина картофеля — обширная горная область Анд.

Картофельная нематода получила широкое распространение почти во всех европейских странах — в Великобритании, ГДР, ФРГ, Австрии, Франции, Бельгии, Люксембурге, Испании, Швейцарии, Нидерландах, Дании, Швеции, Финляндии, Польше и др.

Практически в настоящее время в Европе нематода пока не обнаружена лишь в юго-восточных государствах — от Чехословакии до Греции. Однако это еще не дает оснований для суждений об отсутствии здесь паразита.

Картофельная нематода выявлена также в ряде районов США, в Азии, на Канарских островах близ западного побережья Африки.

В нашей стране картофельная нематода отмечена в 1948 г. в Литовской ССР и Калининградской области, в 1949 г. в Латвийской ССР (Н. М. Свешникова, 1949; В. Эглитис и Д. Кактыня, 1954). В дальнейшем ее очаги были выявлены в Эстонской ССР, в северо-западных и центральных областях РСФСР, на

Украине (В. П. Ефременко, 1958; Н. М. Свешникова, Т. Т. Терентьева, 1963), в Белоруссии — начиная с 1957 г.

В БССР очаги картофельной нематоды обнаружены во многих районах всех шести областей республики (отчет Государственной инспекции по карантину растений, 1966). Как правило, очаги нематоды находятся в основном на приусадебных участках, где обычно нет чередования культур. Следует учесть, что заметные повреждения посадок картофеля имеют место при сравнительно высокой плотности паразита в почве. Считают, что при чередовании культур и выращивании картофеля на той же площади через каждые 3 года такая плотность цист в почве может быть лишь через 40—45 лет после первичного заражения. Нет сомнения в том, что распространение нематоды значительно шире, чем это представляется в настоящее время на основании уже выявленных ее очагов.

Первый внешний признак наличия нематоды, — появление на участке картофеля небольшого пятна растений, отставших в росте и слаборазвитых. В дальнейшем это пятно расширяется, появляются другие подобные ему. Растения, пораженные нематодой, имеют слаборазвитую корневую систему. Они иногда подвывают в середине дня и рано отмирают. Такие симптомы обычны при наличии большого количества нематоды в почве. Осторожно освобождая корни от почвы во время цветения растений, при сильной зараженности почвы нематодой можно видеть почти круглые цисты, прикрепленные к поверхности корней. Цисты — набухшие и содержащие яйца тела самок, которые, созревая, падают в почву с корней картофеля. Когда самки впервые появляются на поверхности корней, они жемчужно-белого цвета, позже становятся желтыми или оранжевыми и под конец золотисто-коричневыми. Стенки цист устойчивы к высыханию, почвенным организмам и воздействию химикалиями.

Цисты небольшого размера: длиной 0,13—1 мм и более, шириной 0,1—0,96 мм (Е. С. Кирьянова, 1955). По данным разных авторов, цисты содержат от 45 до 1000—1200 яиц, в среднем от 60—150 до 300 яиц (Свешникова, 1951; Эглитис и Кактыня, 1954; J. Heisling, 1959; H. Decker, 1963).

Личинки внутри яиц и защищающей их цисты могут оставаться без пищи до 17—25 лет. Личинка размером в среднем 0,41 мм кольцом свернута внутри яйца. Вылупление личинок из яиц происходит внутри цист. Химические вещества, выделяемые корнями картофеля или томатов и некоторых других растений, стимулируют выход личинок из яиц и оставление ими цист. Обычно это происходит при температуре почвы 10—15° (Росс, 1958). О'Брайн и Прентис (O'Brien и Prentice, 1930, 1931) приводят как оптимальную температуру для максимального выхода личинок 18°. Благоприятная влажность 40—80% от полной влагоемкости.

Большинство устойчивых к нематоды видов *Solanum* продуцируют активные корневые диффузаты, стимулирующие вылуп-

ление, но между ними и устойчивостью нет корреляции (G. A. Huijsman, 1959; B. Weischer, 1968). В то же время высокая степень устойчивости в совокупности с активностью диффузатов предпочтительны для эффективной борьбы с нематодой.

Стимулирующее действие на выход личинок из цист могут оказывать также корневые выделения некоторых злаковых трав — мятлики лугового, мятлика обыкновенного и ежи сборной, бедренницы-камнеломки, дягиля и виолы; из культурных растений — гречихи, тыквы (M. J. Triffitt, 1934; A. Wilski, J. Radziwinowicz, 1966; J. Giebel, J. Radziwinowicz, 1963).

Личинки — самцы и самки, вышедшие из цист, проникают в корни растений картофеля, где и проходит весь цикл их развития. Они продвигаются внутри корешков и питаются содержимым их клеток. Это вызывает отмирание корешков, нарушение обмена веществ, интоксикацию клеток, голодание, а при большом количестве личинок — гибель растений. Пройдя цикл развития внутри корней, личинки прорывают их стенки и выходят наружу, причем самки остаются прикрепленными к корню, а взрослые самцы переходят в почву. Самки, оплодотворенные самцами, находящимися в почве, после формирования яиц отмирают и превращаются в цисты.

Весь цикл развития летней генерации картофельной нематоды продолжается в зависимости от температуры до 50, 60, 80 дней. При некоторых особо благоприятных для паразита условиях может быть не одна, а две генерации. Выход личинок зависит от многих условий. В ГДР он достигает максимума в апреле—мае. Ветер в значительной степени способствует распространению цист. Согласно английским исследованиям, при скорости ветра 25 миль в течение одного дня на протяжении 100 ярдов на высоту до 4 футов 6 дюймов было развеяно более 1 миллиона жизнеспособных цист (По Хею, 1954).

При сильном заражении почвы нематодой на одном линейном сантиметре корня насчитывают до 30—40 цист. В наибольшей степени поражаются нематодой картофель и томаты.

Растения-хозяева картофельной нематоды из сорняков — паслен кисло-сладкий, паслен персидский, паслен крылатый, некоторые формы паслена черного и белена. Хотя эти сорные растения и не поражаются так сильно, как картофель, они играют большую роль в сохранении нематоды (W. Prummel, 1958; Е. С. Михнова, 1958; В. П. Ефременко, Х. С. Бурштейн, 1962).

Вредоносность картофельной нематоды начинает проявляться тогда, когда степень зараженности почвы достигнет 500—1000 личинок на 100 см³ (Е. Brown, 1961; B. Weischer, 1964). В зависимости от зараженности почвы, ее особенностей, погодных условий и свойств возделываемых сортов урожай в разных странах снижается на 20—95% (Е. Reinmuth, 1929; Н. Goffart, 1942; Н. Stelter, 1955, 1959; В. Peters, 1952; А. Kemper, 1929; Mai и Spears, 1954; Т. Уайтхед с соавторами, 1955 и др.).

В целях своевременного выявления заболевания проводят в угрожаемых районах систематические обследования посадок картофеля. Лучшее время осмотра корней, когда незрелые самки имеют белую, а затем золотистую окраску. Обычно цисты находятся в этой фазе развития в период цветения картофеля. Осмотр ведут по краям поля, а также осматривают пятна с угнетенными растениями. Такие растения осторожно, чтобы избежать удаления незрелых самок с корней, освобождают от почвы (лучше с помощью вилкообразной лопатки). В целях обнаружения цист нематоды каждый образец почвы исследуют по специальной методике в лабораторных условиях.

В случае обнаружения нематоды на том или ином участке надо принять меры к тому, чтобы возбудитель заболевания не был перенесен с почвой, тарой на другие участки. Рекомендуют, по возможности, пользоваться новой тарой.

Степень зараженности почвы (количество личинок на 100 см³ почвы) обычно меньшая при возделывании сортов с более коротким периодом вегетации. Растения ранних сортов раньше отмирают или, во всяком случае, их раньше убирают, чем сорта более поздних сроков созревания. Все цисты ко времени уборки еще не полностью развиты и отмирают, в то время как на более поздних сортах их развитие может продолжаться (Н. Stelter, J. Vogel, 1961; Н. Stelter, 1970). Однако и в пределах восприимчивых сортов одной и той же группы созревания могут наблюдаться различия по степени размножения нематоды. Так, на поздних сортах Форан и Амбассадер развивается значительно меньше цист, чем на сорте Либертас (J. Kort, 1966).

Одним из действенных средств борьбы с нематодой является соблюдение правильного севооборота с исключением из него томатов, поскольку они также поражаются нематодой. Севооборот снижает зараженность почвы в первые 2—3 года после прекращения возделывания картофеля на 40—50% (Н. Goffart, 1954, 1964; А. Winfried, 1965). В. П. Ефременко (1958, 1961) отмечает снижение зараженности почвы уже в первый год после прекращения выращивания картофеля в том или ином поле. Правильное чередование культур в течение 4 лет снижало зараженность почвы на 38—85% (В. И. Белокурская, 1958; М. Ю. Шилова, 1958, 1959).

Многие авторы, подчеркивая значение севооборота, считают необходимым включение в него нематодоустойчивых сортов картофеля (Huijsman, 1957; Williams, 1958; Rothacker, Stelter, 1959; Stelter, Racuber, 1959; Cole, Howard, 1959; Goffart, 1960; Schick, Stelter, 1963; Stelter, 1964, 1965, 1970; Herold, 1964; P. Behringer, 1968; В. Киль, 1968).

Киль полагает, что картофель и томаты следует возделывать по меньшей мере с 3—4-летними перерывами. Хотя это не обеспечивает полного обеззараживания, но может уменьшить число цист в почве на 50—98%. Некоторые культуры (горох,

люпин, столовая свекла, рапс), включаемые в севооборот, оказывают более высокий обеззараживающий эффект, чем злаки. После трехлетнего использования овсяницы овечьей наблюдалось почти полное обеззараживание почвы. Однако сразу после возделывания неустойчивых сортов картофеля наступает снова быстрое размножение нематоды, количество которой по сравнению с предшествующим годом иногда возрастает в 50 раз.

Киль советует на всех полях зараженного нематодой хозяйства высаживать устойчивый картофель по меньшей мере один, а при более высокой плотности заражения — большее число раз за ротацию. При всех обстоятельствах не рекомендуется выращивать устойчивые сорта несколько раз подряд, так как это может способствовать образованию новых биотипов нематоды и в меньшей степени снизит зараженность почвы.

H. Stelter (1970) полагает необходимым для борьбы с нематодами и предупреждения их распространения выращивать в севооборотах устойчивый картофель через каждые 3—6 лет в сочетании с «нейтральными» для картофельной нематоды растениями (рожь, пшеница и пр.).

P. Bchringer (1968) на основании опыта культуры картофеля в Баварии полагает, что устойчивым сортам принадлежит будущее. Помимо их устойчивости к паразиту, они обеззараживают почву. Личинки, побуждаемые корневыми выделениями растений устойчивых сортов к выходу из цист, в противоположность тому, что имеет место при выращивании неустойчивых сортов, не могут образовывать новых цист. Из имеющихся нематодоустойчивых сортов в Баварии основное внимание уделяли среднепоздним сортам — столовому с красной кожурой Кобра и кормовому Суняя.

Нематодоустойчивый сорт не должен иметь примесей клубней неустойчивых сортов. Наличие даже небольшого количества растений поражаемых сортов может снова повысить зараженность почвы. Необходима высокая агротехника.

По мнению Берингера, на слабо зараженной почве выращивание устойчивых сортов можно чередовать с выращиванием неустойчивых каждые 3 года, т. е. устойчивые сорта будут возвращаться на данный участок через каждые 6 лет.

При возделывании устойчивых сортов на сильно зараженных площадях росту растений будет все же нанесен ущерб вышедшими из цист личинками, что отрицательно скажется на урожае. В этих случаях необходимо выращивание устойчивых сортов комбинировать с внесением небольшого количества нематодицидов. Люкке (E. Lucke, 1969) также подчеркивает необходимость сочетать выращивание устойчивых сортов с обработкой нематотицидами.

Еще не разработаны биологические методы борьбы с нематодой, хотя известны некоторые естественные враги ее: хищные грибы и клещи, амёбы и др. Однако пока из существующих

приемов борьбы с нематодой наибольшее значение имеет выведение устойчивых к ней сортов в сочетании с надлежащей агротехникой.

Исходный материал для селекции на устойчивость. Сравнительно до недавнего времени не были известны формы картофеля, которые были бы перспективными для создания нематодоустойчивых сортов. Все обычные сорта *S. tuberosum* сильно поражаются, хотя по степени поражения между ними имеются известные различия.

Положение коренным образом изменилось, когда в поисках устойчивых исходных форм обратились к диким и культурным южноамериканским видам картофеля.

С. Ellenby (1948, 1952, 1954) первым открыл наличие устойчивости к картофельной нематоде у некоторых образцов *S. apigenum* и дикого вида *S. vernei*. В дальнейшем большие исследования в этом направлении были проведены многими зарубежными учеными (W. F. Mai, L. C. Peterson, 1952; H. J. Toxopeus, C. A. Huijsman, 1952, 1953; H. Goffart, H. Ross, 1954; C. A. Huijsman, 1955, 1959, 1960, 1962, 1963, 1964; H. Goffart, 1957, 1962; D. Rothacker, 1957, 1958, 1962; D. Rothacker, H. Stelter, 1957, 1971; F. G. W. Jones, 1957, 1958; T. D. Williams, 1958; J. M. Dunnett, 1959, 1960, 1961, 1964; H. W. Howard, 1959, 1961, 1962, 1967; R. Schick, H. Stelter, 1959; H. Stelter, 1961, 1963; H. Ross, 1962, 1966; F. G. W. Jones, K. Pawelska, 1963; H. Stelter, D. Rothacker, 1965; H. Ross, C. A. Huijsman, 1969; D. A. Momeni, R. L. Plaisted, L. C. Peterson, M. B. Harrison, 1969; M. G. Deshmukh, B. Weischer, 1970; J. Vidner, 1970 и др.)

В нашей стране первыми исследователями обширной коллекции картофеля на устойчивость к обычным биотипам (А) картофельной нематоды были аспиранты ВИР: Н. В. Тыктин (1958), А. Э. Калюзолс (1966), И. Я. Понин (1968).

Тыктин проводил свои исследования под Калининградом (совхоз Гурьевский) и Вильнюсом (Литовская научно-исследовательская станция по раку), а затем на Минской опытной станции ВИЗР; Калюзолс — в колхозе «Сауриешчи» Рижского района Латвийской ССР и частично в Прибалтийском филиале ВИЗР, Скриверском опытном хозяйстве Латвийского научно-исследовательского института земледелия и на зараженном участке Государственной карантинной инспекции сельскохозяйственных растений по Эстонской ССР близ г. Кейла. Понин изучает коллекцию и разнообразные гибриды картофеля на Минской опытной станции ВИЗР (ныне — Белорусский НИИЗР).

Исследованиями советских и зарубежных ученых выявлены образцы, устойчивые к различным биотипам картофельной нематоды среди видов разных серий*:

* Устойчивые образцы обозначены: 1 — к биотипу А картофельной нематоды, 2 — к некоторым другим биотипам, 3 — ко многим биотипам.

серия *Glabrescentia*: *S. chacoense*¹; серия *Tarijensa*: *S. tarijense*¹; серия *Circaefolia*: *S. capsicibaccatum*¹; серия *Tuberosa*: *S. medians*^{1,2}, *S. tuberosum* — образец из Чили 2084 (Росс и Хюисман, 1969); серия *Berthaultiana*: *S. berthaultii*^{1,2}, *S. andreanum*^{1,3}; серия *Cuneolata*: *S. infundibuliforme*²; серия *Simpliciора*: *S. microdontum*^{1,2}, *S. simplicifolium*¹, *S. gandarillasii*², *S. venturii*^{1,2}; серия *Transaequatorialia*: *S. canasense*², *S. catarthrum*¹, *S. sparsipilum*^{1,3}, *S. brevicaulis*^{1,2}, *S. vernei*^{1,3}, *S. spegazzinii* и *S. famatinae*^{1,3}, *S. kurtzianum* (*S. macolae*)^{1,3}, *S. multidissectum*^{1,2} (*S. bukasovii*, *S. neohawkesii*), *S. sucrense*^{1,2}, *S. oplocense*^{1,3}, *S. leptophyes*^{1,2}; серия *Andigena*: *S. andigenum*¹; серия *Alticola*: *S. megistacrolobum*^{1,3}, *S. boliviense*^{1,2}; серия *Megistacroloba*: *S. raphanifolium*^{1,2}, *S. sanctae rosae*^{1,3}; серия *Subacaulia*: *S. juzepczukii*²; серия *Piurana*: *S. chomatophilum*^{1,3}, *S. marinasense*^{1,2}; серия *Conicibaccata*: *S. moscopanum*; серия *Demissa*: *S. demissum*², *S. iopetalum*²; серия *Longipedicellata*: *S. stoloniferum*^{1,2}, *S. polytrichon*²; серия *Polyadenia*: *S. polyadenium*^{1,2}; серия *Pinnatisecta*: *S. pinnatisectum*², *S. sambucinum*²; серия *Cardiophylla*: *S. ehrenbergii*²; серия *Bulbocastana*: *S. bulbocastanum*²; серия *Clara*: *S. clarum*.

Тыткин в течение 1955—1957 гг. наблюдал сильную поражаемость подавляющего большинства испытанных образцов, особенно в пределах *S. tuberosum* (320—1400 цист на 1 пог. м корней) и *S. andigenum* (0—46—1100). Устойчивые образцы без цист или с единичными цистами на корнях были выделены среди диких видов у *S. vernei*, у небольшого количества образцов *S. catarthrum*, *S. microdontum*, *S. sparsipilum* и др.

Среди семян от самоопыления устойчивых к нематоды образцов *S. vernei* от 43,3 до 100% растений унаследовали устойчивость родительской формы. Среди семян устойчивых образцов *S. catarthrum* наблюдалось сильное расщепление по устойчивости (0—430 цист), причем основная масса растений в семье имела на 1 м корней свыше 40 цист.

Из всего многообразия исследованных культурных видов выделялись по устойчивости некоторые образцы *S. andigenum*, в частности аргентинской формы *janko pulo*, также центральноперуанской фроссоуа. Среди семян исходных устойчивых образцов *janko pulo* подавляющее большинство (до 66,2%) не имело цист на корнях. Высокоустойчивые растения оказались в семьях некоторых образцов *S. andigenum*, присланных из ГДР проф. Шиком, условно характеризуемых как обладающими генотипами ННhh (наибольшее количество устойчивых) и Нhhh. Аналогичные результаты были получены также А. Э. Калнозолсом и И. Я. Пониным.

Понин оценивал устойчивость к нематоды диких, культурных видов, селекционных сортов и межвидовых гибридов как в клубневой репродукции, так и семян (свыше 300 семей). Работу проводили в карантинной теплице. Каждое растение выращивали в цветочных горшках диаметром 7—8 см, объемом 500 см³ (метод Штельтера и Реубера). Горшок заполняли смесью торфа с зараженной почвой (1 : 1). В каждый горшок вносили по 500 цист с жизнеспособными личинками. Опыт закладывали с марта по май, т. е. в месяцы, которые, по данным ряда исследователей, являются благоприятными.

Через 2 месяца после появления всходов оценивали нематоустойчивость, просматривая всю корневую систему растения. Для этого горшки переворачивали и выбивали из каждого ком земли, переплетенный корнями.

При обнаружении на корнях цист картофельной нематоды подсчитывали их количество, на основании которого растения относили к разным группам устойчивости: I группа — нет цист (устойчивые), II — 1—5 цист (слабо поражаемые), III — 6—30 цист (средне поражаемые), IV — свыше 30 цист на корнях (сильно поражаемые).

Устойчивые образцы были выявлены среди ряда диких видов:

S. chacoense (к-5238), *S. chacoense* f. *knappi* (к-2061), к-2061-1 *, к-2061-2, к-2061-3), *S. chacoense* f. *garciae* (ДЗ, к-1723-1), *S. chacoense* f. *gibberulosum* (к-2740), *S. chacoense* f. *dolichostigma* (Д-400), *S. chacoense* f. *subtilius* (к-2946-5, к-2064 *, к-2950), *S. tarijense* (к-2819-7, к-2906 *, к-2818, к-5318), *S. microdontum* (к-4429 *, к-4424-4), *S. simplicifolium* (к-4967), *S. bukasovii* = *S. neohawkesii* = *S. multidissectum* (к-3550, к-3555, N 56 с 4, ск-4430-4), *S. leptophyes* (к-5389, ск-5762-1 *, ск-5762-11), *S. velascanum* (к-4440, ск-5670-1), *S. kurtzianum* (к-2031, к-4338, ск-5512-1), *S. sucrense* (к-5425, к-1935-1, к-5422); *S. vernei* (к-2685-6, к-2685-5, к-2502, к-2488-2), *S. brevicaule* (к-5374, к-5182 *), *S. raphanifolium* (к-4446-6), *S. sanctae rosae* (к-2833-3, к-5355), *S. polyadenium* (к-4215-10).

Обычно корневая система перечисленных образцов была свободной от цист картофельной нематоды. Лишь на корнях отдельных растений встречались недоразвитые самки, количество которых не превышало трех экземпляров на всю корневую систему, оплетающую ком земли горшка.

Семьи сеянцев некоторых видов, в пределах которых встречаются устойчивые к нематоды растения, оказались полностью пораженными нематодой. В других семьях в том или ином количестве, от небольшого до значительного, встречались устойчивые сеянцы.

Семьи, например, различных образцов полиморфного *S. chacoense* могут быть расположены в следующем порядке по убыванию процента устойчивых сеянцев в семье:

к-4240 (87% устойчивых сеянцев), Д-805 (83%), к-2740 (82%), к-2937 (72%), к-2736 (60%), к-3678 (58%), к-2930-3-2 (57%), Д-17с-3 (52%), к-2061-3 (50%), к-4326 (48%), к-27356 (45%), к-3062-4 (34%), к-5136 (30%), к-1684 (25%), к-2737-4 (22%), Д-824 (8%).

Количество устойчивых сеянцев в семьях некоторых образцов видов серии *Transaequatorialia* было следующее: *S. bukasovii* (75%), *S. velascanum* (22—56%), *S. catarthrum* (59%), *S. brevicaule* (82%), *S. vernei* (23—100%).

В семьях сеянцев различных образцов *S. microdontum* серии *Simpliciora* отмечено 27—43% устойчивых растений.

* Не поражается обычным биотипом рака.

Среди форм *S. andigenum* вновь подтверждена высокая устойчивость f. *janco pulo* (отсутствие цист на корнях), хорошо наследуемая гибридным потомством, а также f. f. *ocellatum*, *chachacomani* и *siguinchille oscuro* и др. Количество цист на сеянцах этих форм колебалось от 0 до 10. Следует путем систематического высева семян устойчивых образцов и отборов добиться выделения форм, гомозиготных по устойчивости.

Подытоживая все имеющиеся до последнего времени данные по изучению нематодоустойчивости у различных видов картофеля, можно отметить, что основной центр устойчивых форм — Аргентина и прилегающие к ней районы других южноамериканских стран — Перу и Боливии.

По некоторым данным, по-видимому, нуждающимся в уточнении, среди обычно сильно поражаемых видов североамериканских серий также могут быть выделены образцы, устойчивые к нематоду. Так, Понин относит к слабо поражаемым образец к-4215-10 *S. polyadenium*.

R. W. Ross и P. R. Rowe (1969) отмечают наличие устойчивых образцов в пределах серий: *Longipedicellata* (*S. stoloniferum*, *S. hjertingii*), *Polyadenia* (*S. polyadenium*), *Pinnatisecta* (*S. pinnatisectum*), *Bulbocastana* (*S. bulbocastanum*), *Clara* (*S. clatum*). Они же упоминают о наличии устойчивых образцов у культурного диплоидного колумбийского вида *S. gubinii*.

Однако в селекции на нематодоустойчивость, судя по большому количеству опытных данных, основным резервуаром исходных форм, несомненно, являются южноамериканские виды картофеля.

Генетические основы устойчивости к различным нематодам. По типу устойчивости выявленные до сего времени образцы, по-видимому, характеризуются сверхчувствительностью. Личинки вначале проникают в корни, но затем клетки, окружающие их, некротизируются. Личинки лишаются возможности нормально питаться и отмирают. Вследствие этого на наружной поверхности корней цисты не появляются, или их очень мало.

После того как Элленби (1948) выделил среди форм *S. andigenum* устойчивый образец С.Р.С. 1673, селекция на устойчивость к картофельной нематоду развернулась преимущественно на основе использования данного вида. Этому способствовала хорошая скрещиваемость его с *S. tuberosum* и возможность сравнительно быстро, уже после одного-двух скрещиваний с *S. tuberosum*, отобрать в гибридных семьях формы с комплексом хозяйственно ценных признаков. Помимо С.Р.С. 1673, были вовлечены в скрещивания, но в меньшей степени С.Р.С. 1595, 1685, 1690 и 1692.

Устойчивые формы *S. andigenum* так же, как и восприимчивые сорта, выделяли вещества, стимулирующие вылупление личинок из цист. Токсопеусом и Гюисманом (Тохопеус и Huijsman, 1953; Huijsman, 1955) было установлено, что устойчи-

вость *S. andigenum* определяется одним доминантным геном H_1 .

С участием *S. andigenum* в разных странах был выведен ряд сортов, устойчивых к нематоды. Однако в дальнейшем были наблюдения, свидетельствовавшие о генетической вариабильности картофельной нематоды, в частности после испытания устойчивых образцов в Перу (van der Laan и Huijsman, 1957; Huijsman, 1964). В 1955 г. Dunnett установил в Шотландии, что некоторые популяции паразита могут сильно размножаться на корнях устойчивых сортов, происходящих от скрещивания с образцом С.Р.С. 1673. Эти агрессивные популяции получили обозначение АВ, в отличие от обычных — А, которые не могли размножаться на устойчивых гибридах *S. andigenum*. Популяции АВ были найдены Гюисманом также в Нидерландах.

Исследования Корта (1962) показали, что из 549 полевых популяций, собранных в Нидерландах, 24% относились к АВ. В некоторых северных районах было более 50% таких популяций. В дальнейшем более вирулентные популяции были обнаружены в ряде европейских стран. L. Vumbulucsz (1969) сообщает, что им в различных местностях Норвегии были найдены АВСДЕ-популяции картофельной нематоды, но частота встречаемости вирулентных рас составляла лишь 1,8%. Таким образом, необходимо было считаться с тем, что ген H_1 , найденный у ряда форм *S. andigenum*, обуславливает устойчивость лишь к некоторым биотипам нематоды.

В дальнейшем устойчивость к различным по вирулентности биотипам нематоды была установлена у разных диких видов картофеля. Ротакер и Штельтер (1957) считали, что устойчивость *S. vernei* полигенная. Ротакер (1959) предположил, что у этого вида имеются 2 гена устойчивости. Гоффарт и Росс (1954) отмечали высокую устойчивость *S. vernei*, *S. venturii*, *S. spagazzinii* и подчеркивали, что устойчивость *S. vernei* полигенная, а *S. spagazzinii* моногенная. В дальнейшем Росс (1962) сообщает о наличии у последнего вида, который он считает идентичным *S. famatinae*, двух независимых генов устойчивости F_a и F_b .

Дуннетт (J. G. Hawkes и J. P. Hjerting, 1969) считал, что *S. gourlayi*, *S. spagazzinii*, *S. kurtzianum* и *S. maglia* сходны с *S. andigenum* в устойчивости к обычному биотипу (А), а *S. megistacrolobum* и *S. infundibuliforme* устойчивы к В и восприимчивы к А. *S. sanctae rosae* и *S. vernei* устойчивы к обоим биотипам. По Дуннетту, недостатком *S. vernei* является его неспособность в должной степени стимулировать выход личинок. Два гена устойчивости *S. sanctae rosae* предположительно доминантны. Один из них по своему действию не отличим от H_2 *S. multidissectum* (устойчивого к биотипу В), а другой обуславливает устойчивость типа *S. andigenum*, хотя более низкой степени. С. S. Cole и Н. W. Howard (1962) отмечают, что культур-

ный гибридогенный вид *S. juzepczukii* по устойчивости к нематоде имеет сходную реакцию с *S. multidissectum*.

По данным Росса (1966), устойчивость *S. spagazzinii* хорошо передавалась потомству и после 7-кратных повторных скрещиваний этого вида с *S. tuberosum*. F. F. W. Jones (1963) подчеркивает большие различия по степени устойчивости гибридов, происходящих от различных образцов *S. spagazzinii*. Он полагает, что устойчивость этого вида носит промежуточный характер по сравнению с устойчивостью *S. vernei* и *S. andigenum*.

D. A. Momeni, R. L. Plaisted, L. C. Peterson, M. B. Harrison (1969), изучая устойчивость к биотипу нематоды из Лонг Айленд (США) одного клона *S. bukasovii* (*S. neohawkesii*) и двух клонов *S. spagazzinii*, пришли к заключению, что устойчивость каждого из них обусловлена единичным доминантным геном. Это же было выявлено в отношении генов, открытых Дуннеттом и Россом у *S. multidissectum* и *S. spagazzinii*. Дальнейшие поиски Дуннетта, Гюисмана и Росса привели их к заключению, что в пределах трех видов: *S. spagazzinii*, *S. oplocense* (*S. sajamaense*), *S. vernei* могут быть выделены образцы, устойчивые ко всем (11) исследованным ими популяциям нематоды.

Этот вывод был подтвержден новыми изысканиями Росса и Гюисмана (H. Ross, C. A. Huijsman, 1969). Устойчивыми к 9 популяциям оказался *S. andreanum*, к 8 — *S. sparsipilum*, к 6 — *S. sanctae rosae*. По данным M. G. Deshmukh и B. Weischer (1970), при исследовании устойчивости к трем различным популяциям нематоды *S. sparsipilum* и *S. boliviense* оказались высокоустойчивыми к ним; *S. vernei* и *S. brevicaulis* характеризовались высокой устойчивостью, но не ко всем популяциям (к некоторым устойчивость средняя); средняя устойчивость к некоторым популяциям была свойственна также *S. megistacrolobum* и *S. berthaultii*.

При скрещивании различных нематодоустойчивых видов с поражаемыми сортами *S. tuberosum* в гибридах, в том числе в бэккроссах, было установлено ясное менделевское расщепление по устойчивости. Устойчивость полностью или, по крайней мере, в большинстве случаев определяется доминантными генами, каждый из которых обуславливает устойчивость к определенным биотипам.

Как установил Росс (1966), у разных видов имеются гены одинакового спектра действия в отношении различных биотипов нематоды. Так, гены H_1 *S. andigenum* C.P.C. 1673 и F_a *S. spagazzinii* действительны лишь против наиболее распространенного биотипа А. Идентичны гены F_b *S. spagazzinii*, V_1 *S. vernei* и O_1 *S. oplocense*. Они обуславливают устойчивость к биотипу А, к биотипам АВ и некоторым другим и, по-видимому, идентичны генам H_2 *S. multidissectum* и V_3 *S. vernei*.

Помимо упомянутых, Росс выделяет также гены: К у *S. kurtzianum*, обуславливающий устойчивость к А, АВ и некоторым

другим; V_4 — у *S. vernei*, определяющий устойчивость к некоторым биотипам, но не к А и АВ; O_2 — у *S. oplocense*, обуславливающий устойчивость по меньшей мере к 6 различным популяциям, но не дающий защиты против обычного биотипа А.

Таким образом, все идентифицированные до сего времени гены действенны лишь против определенных биотипов патогена. Пока с достоверностью не установлены гены, которые бы обуславливали устойчивость ко всем биотипам. Однако не исключена возможность обнаружения таких генов у некоторых форм. Широкий спектр устойчивости *S. spegazzinii*, *S. oplocense* и *S. vernei*, по-видимому, является результатом суммарного действия нескольких доминантных генов, каждый из которых обуславливает устойчивость к определенному биотипу.

Росс и Гюисман (1969) различают по вирулентности 4 группы биотипов картофельной нематоды: биотипы А — не могут размножаться на устойчивых образцах *S. andigenum*, обладающих геном H_1 и их производных; биотипы АВ — могут размножаться на *S. andigenum* (H_1) и его гибридах, но не могут размножаться ни на гибриде *S. kurtzianum* \times *S. tuberosum* (Вагенинген), ни на гибриде *S. vernei* \times *S. tuberosum*³ (Гросс-Люзевиц 58.1642/4); биотипы АВС — могут размножаться на *S. andigenum* (H_1) и его производных и на гибриде *S. kurtzianum* \times *S. tuberosum* (Вагенинген), но не на гибриде *S. vernei* \times *S. tuberosum*³ (Гросс-Люзевиц 58.1642/4); биотипы ABCD — размножаются на всех упомянутых выше дифференциаторах.

Штельтер (1971) изучал расы нематоды, происходящие из Англии, Шотландии, Нидерландов и ГДР. Он выявил распространение рас А, В и Е. Для дифференциации этих рас он пользовался видами: *S. tuberosum* (поражается всеми расами), *S. andigenum* (поражается В и Е, но не А), *S. multidissectum* (поражается А и Е, но не В).

Результаты селекции на устойчивость к нематоде. В настоящее время в разных странах (преимущественно в Нидерландах, а также в ГДР, ФРГ, Англии и США) создано значительное количество сортов-гибридов *S. andigenum*, устойчивых к биотипам А картофельной нематоды:

Алькмария, Амарил, Амекс, Амелио, Амва, Амиго, Антинема, Бола, Ги-деон, Гидра, Войсен, Интензо, Кобра, Марики, Марис пипер, Немса, Леконик, Превалент, Провита, Проминент, Ректор, Сагитта, Сатурна, Симсон, Спекула, Суния, Туника, Ульстер глад, Элемент, Эрбиум, Эхуд и др.

Имеется большое количество нематодоустойчивых гибридов, преимущественно от скрещивания с *S. andigenum* и его производными, выведенных у нас в стране.

По Калнозолсу, за 3 года испытания в условиях Латвийской ССР на зараженной почве сорта Сагитта и Спекула в среднем дали урожай соответственно 380 и 286 ц с 1 га, или 135,7 и

102,1% от стандарта. В настоящее время сорт Спекула районирован в Латвийской ССР и в Ленинградской области для возделывания на участках, зараженных картофельной нематодой. Ряд нематодоустойчивых сортов передан ВИР для испытания на Госсортоучастках и в производстве.

Двухлетнее испытание 5 сортов картофеля — Антинема, Интензо, Амарил, Спекула, Сагитта — на 13 сильно зараженных нематодой участках Калужской области показало, что все эти сорта не поражались нематодой (данные из присланного в ВИР акта от 30 сентября 1967 г.). Лучшими, заслуживающими дальнейшего ускоренного размножения были признаны сорта Антинема, Интензо, Спекула.

Многочисленные материалы свидетельствуют о том, что нематодоустойчивые гибриды и сорта являются хорошим исходным материалом для селекционной работы. Перспективность использования нематодоустойчивых сортов — гибридов *S. andigenum*, равно как некоторых форм *S. andigenum*, подтверждена дальнейшими исследованиями наших гибридов.

В 1968 г. выделены устойчивые сеянцы в комбинациях: 67-31 (Сагитта × Амзель), 67-32 (Сагитта × Приекульский ранний), 67-33 (Сагитта × Мак Интош), 67-34 (Сагитта × Липинске вчсене), 67-206 (Сагитта × сложный гибрид с участием *S. stoloniferum*, *S. demissum*, *S. tuberosum*). При этом в некоторых семьях устойчивых сеянцев было: 35,8% — комбинация 67-33, 40,8% — 67-32, 45,5% — 67-34.

В том же 1968 г. и в последующие годы на Минской опытной станции ВИЗР (ныне Белорусский научно-исследовательский институт защиты растений) было выделено большое количество гибридов клубневой репродукции из БНИИПОК, как правило, полученных с участием таких нематодоустойчивых сортов, как Сагитта, Спекула, Антинема, а также гибридов Минской станции. Следует отметить, что хорошо передавал нематодоустойчивость при скрещивании с различными неустойчивыми сортами гибрид 61-8/1, сам являющийся гибридом нематодоустойчивого сорта Спекула. В некоторых семьях от скрещивания с этим гибридом количество устойчивых форм варьировало от 77,5 до 100%.

В 1969 г. устойчивые сеянцы были выделены в семьях полученных нами гибридов от скрещиваний *S. andigenum* f. *chachacomani* (образец А8-4540) с различными сортами *S. tuberosum*, обычно использованными в качестве материнских растений: Дроссель (семья 68-48), Эрлайн (68-52), Имме (68-53), Спартан (68-54), Сеянец 41 956 (68-56), Реалта (68-58), Трембита (68-59), Спекула (68-60), Сагитта (68-61), а также *S. andigenum* v. *quilsana* (А8-2985) × Шемрок (семья 68-79). В некоторых семьях устойчивых сеянцев было около половины всех растений (68-64 Спекула × f. *chachacomani*), а иногда около 75% (68-65 Сагитта × f. *chachacomani*).

При испытании на Минской опытной станции ВИЗР клубневых репродукций не имели цист на корнях наши гибриды: ВИР 4-689 и 5-77 — В₂ Сагитта × Гибрид № 5 (сложный гибрид с участием *S. demissum*); ВИР 5-263 — Спекула × МР1 50.140/5; ВИР 4-275 и ВИР 4-277 — Сагитта × (F₃ *S. stoloniferum* × Кобблер); ВИР 4-428 и ВИР 4-430 — Спекула × гибрид № 5. Устойчивыми были также гибриды: ВИР 6-945 — [(F₃ *S. stoloniferum* × Кобблер) × Лаймдота] × Сагитта; 6-169 — (*S. andigenum* × Сагитта) × Ульстер Мальта; 7-1054 — (F₃ *S. brachycarpum* × *S. demissum*) × Антинема.

Из семянцев от скрещивания Спекула × Фортуна + Ода на Минской опытной станции выделен гибрид 61-8/1, устойчивый к биотипу А картофельной нематоды, а также к раку и фитофторозу. По урожайности гибрид превосходит нематодоустойчивый сорт Сагитта и районированный сорт Лошицкий. Средняя урожайность гибрида на зараженных участках составляла 220 ц с 1 га, а сорта Сагитта — 130 ц с 1 га. Содержание сухого вещества у гибрида 61-8/1 выше, чем у сорта Сагитта. Однократное возделывание гибрида снизило степень зараженности почвы на 68%, а возделывание сорта Сагитта в тех же условиях — на 48%.

В настоящее время испытывается ряд урожайных нематодоустойчивых и ракоустойчивых гибридов селекции Минской опытной станции от скрещиваний нематодоустойчивых сортов Сагитта и Спекула с сортами Камераз № 1 и Олев.

Помимо использования в качестве источника нематодоустойчивости различных форм *S. andigenum* и их производных, в гибридизацию были вовлечены и другие нематодоустойчивые виды, в первую очередь *S. vernei*, *S. velascanum*, *S. kurtzianum*.

Часть паших гибридов, полученных с участием этих и других видов, была исследована Пониным на нематодоустойчивость.

В 1968 г. устойчивыми оказались некоторые сеянцы в таких комбинациях: с участием *S. vernei* — 67-87 — [(*S. vernei* × смесь пыльцы) × *S. tuberosum* × Апта] × Эрлайн; 67-91 — Карла × [Антинема × (*S. vernei* × смесь пыльцы) × Гибрид 6]; 67-92 — Свит × [Антинема × (*S. vernei* × смесь пыльцы) × Гибрид 6]; 67-93 — Прикульский ранний × [Антинема × (*S. vernei* × смесь пыльцы) × Гибрид 6]; с участием *S. kurtzianum* — 67-41 — Свит × P7-346 [(*S. kurtzianum* × *S. phureja*) × Эрндира × Гивонт]; 67-43 — Лининске вчснэ × P7-346; с участием *S. catarthrum* — 67-77 — [Антё × (*S. catarthrum* × Форелле) × Гибрид 2] × Эрлайн; 67-712 — Антё × (*S. catarthrum* × Форелле) × Гибрид 2; 67-722 — Апта × [(*S. catarthrum* × Форелле) × Гибрид 2]. В комбинациях 67-93 и 67-43 количество устойчивых сеянцев составляло соответственно 31,8 и 40%.

При испытании в 1969 г. единичные устойчивые сеянцы были обнаружены в семьях: ВИР 68-32 — *S. canasense* × *S. tarijense*; 68-34 — *S. velascanum* × *S. tarijense*; 68-36 — *S. tarijense* × *S. ruiz zeballosii*; 68-37 — *S. ruiz zeballosii* × *S. tarijense*; 68-45 — сложный гибрид с участием многих видов, в том числе нематодоустойчивого *S. bukasovii*; 68-47 — то же; 68-83 — *S. vernei* × *S. canasense*; 68-84 — *S. velascanum* × *S. canasense*; 68-91 — *S. leptophyes* × *S. velascanum*; 68-100 — *S. sucrense* × *S. velascanum*; 68-102 — *S. vernei* × *S. velascanum*; 68-105 — *S. ruiz zeballosii* × *S. velascanum*; 68-109 — (*S. ca-*

tarthrum \times *S. molinae*) \times Аренза; 68-120 — *S. ruiz zeballosii* \times *S. vernei*; 68-125 — сложный гибрид с участием *S. vernei*; 27—36% устойчивых семян отмечено в семьях: 68-101 — *S. velascanum* \times *S. vernei*; 68-104 — *S. velascanum* \times *S. ruiz zeballosii*; 68-112 — *S. brevicaule* \times *S. vernei*; 68-119 — *S. vernei* \times *S. ruiz zeballosii*; 41—55% устойчивых семян было в семьях: 68-35 — *S. vernei* \times *S. tarijense*; 68-103 — *S. vernei* \times *S. velascanum*; 68-118 — *S. vernei* \times *S. ruiz zeballosii*; 100% устойчивых семян оказалось в семье 68-21 — *S. trigalense* \times *S. velascanum*.

Были испытаны на устойчивость также семена от самоопыления видов *S. kurtzianum*, *S. velascanum* обычной плоидности ($2n=24$) и полиплоидов ($2n=48$) тех же образцов, полученных в ВИР, равно как гибридов от скрещивания полиплоидных форм с *S. tuberosum*. У исходного образца *S. kurtzianum* было обнаружено 27,3%, а у его полиплоидной формы 13,6% устойчивых семян; при скрещивании последней с *S. tuberosum* количество устойчивых гибридных семян составило 27,3%. Исходный образец *S. velascanum* и его полиплоидная форма имели соответственно 36,4 и 39,4% устойчивых семян в семье. Количество устойчивых семян при скрещивании полиплоидной формы с *S. tuberosum* составило 78,8%. Для получения хозяйственно полноценных форм требуются многократные повторные скрещивания первичных гибридов с *S. tuberosum*.

Установление наличия различных по степени вирулентности биотипов картофельной нематоды делает необходимым вовлечение в селекцию максимального разнообразия исходных форм, устойчивых к различным биотипам. В СССР проводились исследования, имевшие целью определение расового состава нематоды, — в Литовской ССР (Ефременко), в Латвийской ССР (Калнозолс), в Белорусской ССР (Понин). Пока ниже из исследователей более вирулентные биотипы нематоды не обнаружены.

Это дает основание полагать, что у нас, по-видимому, в основном распространен биотип А. Поэтому при соблюдении соответствующих севооборотов и применении периодически нематоцидных препаратов можно, выращивая устойчивые гибриды *S. andigenum*, в течение длительного времени успешно защищать посадки картофеля от поражения нематодой. В то же время необходимо считаться с возможностью появления новых биотипов, способных размножаться в корнях устойчивых сортов. Это осложняет селекцию на нематодоустойчивость.

С. А. Huijsman, С. Н. Klinkenberg, Н. den Ouden (1969) полагают перспективным выведение толерантных сортов. Это такие поражаемые сорта, которые можно выращивать на сильно зараженных почвах без особого снижения урожая. Специальное испытание в 6 повторностях на сильно зараженной почве большого количества поражаемых сортов и селекционных клонов позволило выявить 3 сорта (Мульта, Фортуна, Пантер), у которых при этом было хорошее развитие стеблей, листьев и клубней. При испытании в 1965—1966 гг. эти сорта дали хорошие урожаи.

В условиях горшечной культуры растения картофеля толерантного сорта Мульта и очень интолерантного Либертас при 13 различных степенях заражения почвы паразитом урожай при высшей степени заражения (3200 яиц на 1 г почвы) составил у сорта Мульта 38%, а у Либертас 14% от урожая на незараженной почве. При меньшей степени зараженности почвы снижение урожая у толерантных сортов сравнительно небольшое.

Толерантность, по-видимому, определяется некоторыми анатомическими особенностями растений, а также и другими факторами: хорошей регенерацией поврежденной ткани корней, малой поражаемостью ее вторичными организмами, вызывающими гнилостные процессы, высокой способностью к образованию новых корней.

Как уже было отмечено, среди исходных диких видов картофеля имеются некоторые образцы, устойчивые к известным до сего времени биотипам нематоды, причем эта устойчивость имеет такую генетическую природу, которая обуславливает хорошую передачу данного признака потомству. Поэтому вполне возможно создание сортов, сверхчувствительных к различным биотипам паразита.

В то же время, учитывая изменчивость патогена и возможность появления новых биотипов, не исключен и другой путь селекции на нематодоустойчивость: выведение сортов, сверхчувствительных к биотипу, распространенному в данной местности и толерантных к другим биотипам. Можно предполагать, что сочетание этих свойств у сортов картофеля обеспечит возможность получить достаточно устойчивые урожаи даже при выращивании их на зараженной почве после появления новых биотипов паразита. При этом особо значительный эффект может быть достигнут, если наряду с возделыванием таких сортов разумно использовать нематотциды и соблюдать соответствующие агротехнические требования.

ВЫВЕДЕНИЕ СОРТОВ, УСТОЙЧИВЫХ К СТЕБЛЕВОЙ НЕМАТОДЕ

Стеблевая нематода картофеля (*Ditylenchus destructor* Thorne) наносит значительный ущерб урожаям картофеля. Она широко распространена в европейских странах, в США и Канаде. Вредитель обнаружен во многих районах следующих республик СССР: РСФСР, Украинской ССР, Белорусской ССР, Эстонской ССР, Литовской ССР, Латвийской ССР, Молдавской ССР, Грузинской ССР, Армянской ССР, Азербайджанской ССР, Казахской ССР, Узбекской ССР.

Взрослые нематоды имеют нитевидное, стекловидно-прозрачное тело, суженное на концах. По Е. С. Кирьяновой (1955), самки длиной 0,72—1,35 мм, шириной 0,022—0,032 мм; самцы длиной 0,75—1,3 мм, шириной 0,02—0,025 мм.

Нематода может проникать в ткани растения еще до образования клубней. При этом она иногда вызывает некоторое укорочение и утолщение стеблей, измельчение и волнистость листьев. Иногда не наблюдаются изменения надземных частей растений, пораженных стеблевой нематодой. Размножение и развитие вредителя происходит в клубнях. При посадке зараженных клубней часть нематод при появлении всходов проникает в стебель, а другая выходит в почву (Г. М. Исмаилов, 1968). Обычно нематода не поднимается по стеблю выше 10 см (С. В. Капитоненко, 1966).

Из стеблей растений картофеля нематоды переселяются в столонную часть молодых клубней, на которых через некоторое время можно наблюдать признаки заражения. В местах проникновения нематод кожа клубней вначале обесцвечивается, затем приобретает свинцово-серую окраску. Пораженная кожа несколько вдавливается в мякоть клубня и легко отделяется от нее. При сильном заражении кожа растрескивается. Пораженный клубень в дальнейшем целиком разрушается, чему способствует хранение картофеля при повышенной температуре и влажности. В таких условиях нематоды из зараженных клубней переходят на соседние здоровые клубни, что в еще большей степени увеличивает потери при хранении.

Согласно данным, приводимым Капитоненко, пищевые качества клубней, пораженных стеблевой нематодой, ухудшаются. В них уменьшается содержание крахмала, белкового и общего азота и увеличивается содержание моносахаров. Кроме того, в пораженных клубнях происходит разрушение крахмальных зерен. Количество зерен менее 10 μ увеличивается в 4—10 раз по сравнению со здоровыми клубнями. Так как мелкие крахмальные зерна при производстве крахмала уходят сквозь сита с промывными водами, это обуславливает большие потери его при переработке пораженных нематодой клубней.

Источником инфекции являются не только клубни, но также и почва. Так, по данным Капитоненко, в почве стеблевая нематода сохраняется не менее 3 лет, причем в зараженной почве количество нематод достигает 16 тыс. на 1 м² пахотного слоя глубиной 20 см. Большую роль почвы и послеуборочных остатков в заражении картофеля стеблевой нематодой отмечают также другие исследователи, работавшие в разных районах страны (С. П. Сафьянова, 1965; З. Г. Шепшелева, 1966; Г. М. Исмаилов, 1963, 1967, 1968 и др.).

До последнего времени почти ничего не было известно о возможности борьбы со стеблевой нематодой селекционным путем. Согласно данным ряда исследователей, все испытанные сорта картофеля поражались нематодой, хотя по степени поражения наблюдались известные различия. Seinhorst и Dunlop (1945) отмечают восприимчивость к нематоды участвовавших в их опыте форм *S. demissum*, *S. antipoviczii*, *S. andigenum* и устойчивость

S. chacoense. В. и М. Chitwood (1940) наблюдали поражаемость *S. chacoense* при определенных условиях.

В системе ВИР предприняты широкие исследования с целью выделения исходного материала для селекции на устойчивость к стеблевой нематодe. Оценку устойчивости проводил В. В. Аносов на Екатерининской опытной станции ВИР (Тамбовская обл.). В широких размерах ее осуществляет, начиная с 1966 г., В. В. Олефир на Устимовской опытной станции ВИР (Полтавская область). За истекший период оценены 161 образец диких видов клубневой репродукции и 39 семей сеянцев, относящихся к 49 видам 20 серий, 104 образца примитивных культурных видов, 489 образцов *S. andigenum*, 442 селекционных сорта, 307 межвидовых гибридов и 21 семья гибридных сеянцев.

Образцы изучали в полевых условиях и на специально созданном инфекционном фоне. В полевых условиях каждого образца выращивали по 3 куста в трехкратной повторности. Через 10 образцов высаживали в качестве контроля клубни районированных сортов Эллы и Приекульский ранний.

Искусственное заражение осуществляли на изолированном провокационном участке в бетонированных парниках, внося в лунку при посадке по 50—55 г кусочков клубней, поврежденных стеблевой нематодой. По подсчетам Олeфира, с зараженными кусочками в каждую лунку вносили от 15 до 18 тыс. особей нематоды разного возраста.

При уборке учитывали степень повреждения клубней паразитом, осматривая в каждом гнезде все клубни по внешним признакам с анализом также под лупой срезов некоторого количества клубней.

Степень поражения нематодой каждого клубня оценивали баллом: без признаков поражения (балл 0), поверхность клубня поражена до 20% (балл 1), от 21 до 40% (балл 2), от 41 до 60% (балл 3), от 61 до 80% (балл 4), от 81 до 100% (балл 5). Образец в целом оценивали по максимально пораженному клубню. Кроме того, учитывали также процент пораженных клубней в образце.

Ниже приведен перечень лишь тех образцов, которые испытывались несколько лет и за все годы не были поражены нематодой:

S. chacoense — к-2735b **, к-2777-4, к-2923-5 **, к-2932-1, к-3672-1, к-5251; *f. dolichostigma* — Д-936-6-2 **, Д-936-6-3 *, *f. gibberulosum* — Д-370-1 **, Д-380-1, к-2733-1, к-2937-7; *f. knappei* — к-2061-3 ***, *f. subtilius* — к-2064-1 ***, к-2946-5 ***, к-2950 ***, *S. infundibuliforme* — к-4962-2; *S. simplicifolium* — к-5413;

* Образец не поразился также при испытании на Екатерининской опытной станции ВИР.

** Не поразился и при испытании в Белорусском научно-исследовательском институте защиты растений.

*** Образец устойчив также к картофельной нематодe (по данным И. Я. Понина).

S. catarthrum — Д-536-2 **; *S. bukasovii* — 82-C-5; *S. verneti* — к 2488-2 ***; *S. sucrense* — к-5424, к-5425 ***; *S. acaule* — ск-5695-1; *S. semidemissum* — к-3329, к-3329а, к-3330-1, к-3330-2; *S. stoloniferum* — к-5686-1; *S. hjertingii* — к-3338; *S. pinnatisectum* — к-2303-2; *S. jamesii* — к-4605-2.

Кроме того, как среди полиморфного *S. chacoense*, так и некоторых других видов (*S. yungasense*, *S. tarijense*, *S. catarthrum*, *S. rapita*) встречаются образцы, слабо поражаемые стеблевой нематодой.

Устойчивость к стеблевой нематодe хорошо наследуется сеянцами *S. chacoense*, *S. catarthrum*, *S. semidemissum* и другими и, по-видимому, носит доминантный характер.

Все образцы примитивных культурных видов *S. phureja*, *S. gubinii*, *S. goniosalux*, *S. stenotomum*, за небольшим исключением, не устойчивы к стеблевой нематодe. Так, из многих образцов картофеля пока не поразились лишь Р9-5237 и Р9-5345 *S. phureja*.

В пределах полиморфного культурного тетраплоидного вида *S. andigenum* выделен ряд образцов, которые за все годы испытаний не были поражены стеблевой нематодой. Они происходят из разных стран Центральной и Южной Америки:

Колумбия — к-3588, к-3596-1 *; Эквадор — к-1701 (*f. quitoense*); Перу — к-1706, некоторые сеянцы (*v. dissecticorollatum*), к-1714 * (*v. sihuatum*), к-3067, к-3568, к-3573, к-3574-1 *, к-4522, к-4618, к-4832, к-6847, к-6854, к-6884, к-6905, к-6916; Боливия — к-1804 (*f. lapazense*), к-4608, к-4611 **, некоторые сеянцы, к-4614 **, некоторые сеянцы, к-4626, к-5545, к-5579-4, к-5593, к-5840-2, к-6775, к-6970, к-6992, к-7004; Аргентина — А6-1276-7 * и к-2193 *** (*f. ocellatum*), к-2189 (*f. cuarentona*), к-2192 (*f. astilla*), к-2953, к-2959, к-3105 *** (*f. jancopulo*), к-3154 *, к-3171, к-3172-2 *, к-3899, к-3903, к-3904 **, к-3908, к-3909, к-3914, к-3948, к-4002, к-4013, к-4107, к-4492, к-4622, к-4638, к-4639, сеянцы к-4973. В этот перечень не вошли образцы устойчивые, но по данным лишь одного года, а также все слабо поражаемые образцы. При испытании, начиная с 1968 г., в Белорусском научно-исследовательском институте защиты растений выделены как устойчивые к стеблевой нематодe также следующие образцы: *S. chacoense* — Д-370-1, Д-936-6-1, Д-936-6-2, Д-936-6-6, Д-936-6-8, к-2705в, к-2736-1, к-2929-3-1, к-2929-3-2, к-3066-4; *S. catarthrum* — Д-538-2; *S. fendleri* — к-5671-1; *S. michoacanum* — к-5678-1; *S. andigenum* — к-3040, к-4118, к-4119, к-4883.

Все испытанные на Устимовской опытной станции ВИР селекционные сорта оказались восприимчивыми к стеблевой нематодe.

Относительно менее поражались: Авенир, Адвир, Али, Анетт, Апта, Бородинский, Бэа II, Ванда, Виктор, Вольтман, Вулкан, Гинеке, Грета, Дареза, Дароли, Екатерининский, Ермак, Канога, Львовский поздний, Мейзе, Олев, Перлына, Платте, Поэт, Райка, Спартан, Спекула, Техо, Хорса, Цейсиг, Царниковский, Шпербер, Эверест, Эрлайн.

Из разнообразных сложных межвидовых гибридов некоторые также слабо поражались стеблевой нематодой: гибрид ВИР 4-735 — [(Курьер × *S. demissum* × Приекульский ранний) × (Дун перл × *S. demissum* × Глориоза × Катадин) × *S. tuberosum*; ВИР 6-1136 — (*S. rapita* × *S. virgultorum*) × × Уникат; ВИР 6-1955 — { [(*S. vallis mexici* × Штеркерагис) × Эдельгард] × × Фрюгольд } × { [(*S. demissum* × *S. stoloniferum*) × смесь пыльцы гибри-

дов *S. demissum* × Камераз № 1] × Камераз № 1}; ВИР 5-55 — В₂ (*S. demissum* × Пело × Катадин) × Розафолия; ВИР 4-811 — { (*S. demissum* × Глюкауф) × Бусола} × [(Дун перл × *S. demissum*) × Глориоза × Катадин × *S. tuberosum*] } × гибрид *S. demissum* с сортами *S. tuberosum*; ВИР 5-84 — { (*S. demissum* × Глюкауф × Бусола) × [(Дун перл × *S. demissum*) × Глориоза × Катадин] × *S. tuberosum* × Эрэндира } × Оберарнбахер фрюе; ВИР 6-1399 — [(*S. calathrum* × *S. molinae*) × (*S. vernei* × смесь пыльцы)] × Ханза и др.

Одногодичные (1970) испытания сеянцев сложных межвидовых гибридов показали, что наибольшее количество нематоустойчивых выявлено в тех семьях, в которых хотя бы один компонент обладал устойчивостью к нематоду. Таковы семьи ВИР 6-975, 6-1163, 6-845, 4-275. В качестве одного из родителей были использованы или устойчивые образцы некоторых видов (*S. acaule*, *S. bukasovii*, *S. stolonifugum*), или слабо поражаемый сорт Сагитта. В некоторых семьях сеянцев количество устойчивых растений превышало 60%. В частности, весьма обещающими в этом отношении были комбинации с участием устойчивых образцов *S. chacoense* и относительно слабо поражаемых сортов Ханза, Вольтман, Сагитта.

По-видимому, наибольший интерес для селекции на устойчивость к стеблевой нематоду представляют образцы *S. chacoense* и *S. andigenum*. Следует отметить, что некоторые образцы *S. chacoense*, *S. vernei*, *S. andigenum* характеризуются комплексной устойчивостью к стеблевой и картофельной нематодам. Это повышает их ценность при использовании в селекционной работе.

СЕЛЕКЦИЯ КАРТОФЕЛЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К КОЛОРАДСКОМУ ЖУКУ

Распространение, биологические особенности и вредоносность. Колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say) — один из наиболее опасных вредителей картофеля. Впервые был обнаружен в США в 1823 г. в районе Скалистых гор, а затем описан Сэем в 1824 г. Вначале он не привлекал к себе внимания, так как не повреждал культурных растений. Жук питался такими растениями, как колючий паслен — *Solanum rostratum* Dup. и *S. cornutum* Lam. Но в середине прошлого столетия, по мере внедрения в культуру картофеля в центральных штатах Северной Америки (Колорадо и др.) колорадский жук перешел с диких растений на картофель. В настоящее время он распространен в Северной Америке почти повсеместно в зоне произрастания картофеля — в США, в Канаде, а из стран Центральной Америки — в Мексике.

Жук распространился по всему Атлантическому побережью США, а, начиная с 1876 г., отдельные особи жука были обнаружены в разных странах Европы — Германии, Нидерландах, Анг-

лин. Однако благодаря принятым энергичным мерам очаги первичного поражения были ликвидированы. Во время первой мировой войны, когда мероприятия по борьбе с жуком были ослаблены, завезенные во Францию с грузами из США отдельные особи жука стали быстро размножаться в этой стране, а оттуда колорадский жук проник в Бельгию, Швейцарию, Люксембург, Нидерланды, Германию, Данию, Испанию, Португалию, Италию, Чехословакию, Польшу и другие страны.

После второй мировой войны жук получил значительно большее распространение. Н. Н. Богданов-Катыков (1947) отмечал, что к 1946 г. территория, на которой был распространен жук, составляла свыше 7 млн. км² в Америке и свыше 1 млн. км² в Европе.

Хей (1954) писал, что почти во всех европейских странах, за исключением Британских островов, Скандинавии, Болгарии, Албании и Греции, посевы в той или иной степени поражены колорадским жуком. Помимо Америки и Европы, жук был зарегистрирован также в Африке (J. Risbec, 1944).

В СССР вредителя впервые обнаружили в Львовской области в 1949 г. Однако очаг был сразу же ликвидирован. До 1958 г. появление колорадского жука в отдельных районах страны носило случайный характер, причем очаги вредителя удавалось быстро ликвидировать. Примерно к 1958 г. картина резко изменилась. Зона сплошного распространения жука в соседних европейских странах вплотную приблизилась к нашим западным границам. Начались массовые залеты жука на территорию нашей страны на всем протяжении от Балтийского до Черного морей. Уже к 1 января 1966 г., по данным Центральной карантинной лаборатории, колорадским жуком было заражено 30 областей 7 союзных республик: Украинской, Молдавской, Российской, Белорусской, Литовской, Латвийской, Эстонской. В более южные районы страны жук проникал главным образом из Польши, Венгрии, Чехословакии. В районе Балтийского моря огромное количество живых жуков, попавших в море во время массовых перелетов, было в разные годы прибито волнами к морскому побережью Калининградской области РСФСР, Литовской ССР, Латвийской ССР (А. А. Варшалович, 1965).

Несмотря на то, что очаги колорадского жука по мере их выявления обеззараживаются, а посадки картофеля в районе этих очагов обрабатываются действенными инсектицидами с помощью наземной аппаратуры и сельскохозяйственной авиации, жук все же появляется в новых районах. Его распространение создает реальную угрозу картофелеводству страны.

Исключительная плодовитость жука обуславливает его быстрое размножение. Самки откладывают яйца обычно на нижней поверхности листа кучками, в среднем по 15—30 яиц. Всего самка откладывает около 500 яиц, но иногда и свыше 2000 и даже до 3000 яиц. При благоприятных условиях годовое потомство

одной самки при трех генерациях и средней плодовитости может к концу лета достигнуть 30 млн. особей и уничтожить листья 100 тыс. растений, или на площади в 2,5 га.

Колорадский жук длиной около 1 см, шириной около 0,7 см, по форме тела похож на божью коровку. На твердых надкрыльях у него 10 черных продольных полос, чередующихся с желтыми примерно такой же ширины, как и черные. На переднеспинке охряно-желтой окраски ясно выделяется несколько черных пятнышек, из которых два палочкообразных напоминают римскую цифру V (безвредный для картофеля жук полоскун имеет сходный рисунок, но не на переднеспинке, а на голове).

Жук зимует во взрослой стадии в почве на глубине обычно 12—25 см и лишь иногда в рыхлых почвах на глубине до 70 см. При благоприятных условиях увлажнения жуки появляются на поверхности после того, как температура почвы на глубине 25 см в течение недели держится около 14° (Богданов-Катков, 1947).

Перезимовавшие жуки отыскивают кормовые растения и питаются их листьями, при этом они предпочитают молодые листья картофеля. В поисках пригодной пищи жуки могут перелетать в день до 500 м.

Через некоторое время жуки спариваются, а спустя 2—3 дня после этого при температуре не ниже 14° и не выше 28° самки начинают откладывать яйца. Плодовитость жуков падает в течение вегетационного периода. Жуки третьего поколения откладывают осенью значительно меньше яиц, чем жуки второго поколения летом. Личинка, вышедшая из яйца, развивается в среднем 16—25 дней. Развитие проходит через 4 стадии. Личинка первой стадии линяет через 4 дня, второй — через 3 дня, третьей — через 4,5 дня. Последний раз личинка линяет, превращаясь в куколку, через 6—11 дней.

Зрелые личинки обычно длиной до 1,5 см. Тело их сверху выпуклое, снизу уплощенное, с сильно вздутой средней частью брюшка. Личинки младших возрастов ярко-красные, более старших — оранжево-желтые. Голова и ноги черные, блестящие. Вдоль боков тела имеется по 2 ряда черных, блестящих, выпуклых пятнышек.

Окукливание происходит в почве, чаще на глубине 5—12 см. Длительность стадии куколки в зависимости от различных климатических условий 3—15 дней. Сначала куколки оранжево-желтые, затем желтовато-белые. Обнаружить их можно только в почве, вблизи кустов с поврежденными листьями. Колорадский жук дает в год 1—2 и редко, в особо благоприятных климатических условиях, 3, а иногда даже 4 генерации.

Жуки и личинки почти нацело уничтожают растения, часто оставляя лишь стебли и нижние листья, а иногда только нижние части стеблей. Самки съедают примерно в 2 раза больше, чем самцы. Одна личинка за время своего развития съедает листьев картофеля на площади 40 см² (0,8 г). Один жук в течение ме-

сяца уничтожает листьев картофеля около 200 см² (примерно 4 г).

Вследствие исключительной плодовитости жука, вред, причиняемый картофелю при благоприятных условиях развития этого вредителя, весьма значительный. Согласно наблюдениям, проведенным разными исследователями в различных странах, колорадский жук уничтожает иногда 20—30—50% урожая и более. В отдельных случаях при раннем и сильном повреждении надземных частей растения урожай картофеля сводится почти к нулю.

Оценка устойчивости растений. Из существующего сортамента не представляется возможным подобрать такие сорта, которые бы настолько незначительно повреждались вредителем, что возделывание их могло бы резко уменьшить потери урожая картофеля. Новые перспективы открылись перед селекцией после того, как у некоторых диких видов картофеля была установлена устойчивость к жуку и его личинкам.

Исследование устойчивости к колорадскому жуку различных пасленовых было начато во Франции в 30-х годах нашего столетия (Feytaud, Trouvelot, Grison и др.). С 1951 г. советские исследователи начали изучать устойчивость многочисленных образцов мировой коллекции ВИР на специальной экспериментальной станции по колорадскому жуку, расположенной за пределами нашей страны, в зоне распространения колорадского жука. В разное время эту работу проводили Н. А. Лебедева (1951), Л. К. Антилова (1952—1954), Г. П. Слепушкина (1955—1956), Е. Н. Прянишникова. С 1961 по 1967 г. работа в этом направлении была проведена аспирантом ВИР С. А. Шмониным на Калининградском опорном пункте ВИЗР.

Природа той или иной степени устойчивости различных видов картофеля к колорадскому жуку не может считаться до конца выясненной.

По-видимому, химический состав листьев растений является основным фактором, определяющим их устойчивость к жуку и личинкам. Устойчивые растения во многих случаях содержат такие вещества, в первую очередь те или иные гликоалкалоиды, которые являются ядовитыми для вредителя. Так, например, было установлено отравляющее действие на колорадского жука алкалоида демиссина, находящегося в листьях дикого вида *S. demissum*, устойчивого к личинкам (Kuhn и Gauhe, 1947; Kuhn и Löw, 1947). Кун с соавторами считает, что наличие этого вещества в количестве 0,4—0,5% обуславливает устойчивость листьев к вредителю. При питании листьями *S. demissum* снижалась плодовитость жуков (Чан Тен-чин, 1950; Трувелло и Гризон, 1935).

Однако демиссин не может считаться единственным веществом, обуславливающим ту или иную степень устойчивости некоторых диких видов картофеля. Устойчивые к жуку виды серий

Commersoniana и *Glabrescentia* обычно, за небольшим исключением, не содержат демиссина (Прокошев, Петроченко, Баранова, 1952). Нет его в листьях и клубнях устойчивого *S. kurtzianum* (*S. macolae*), характеризующегося высоким (до 4,96%) содержанием соланина (Петроченко, 1953, 1956; Прокошев и Петроченко, 1950; Прокошев, Петроченко и Баранова, 1952). Очень небольшое содержание демиссина в листьях устойчивых к жуку видов *S. polyadenium* и *S. jamesii* (Петроченко, 1953).

Такие алкалоиды, как соланин и чаконин, имеющиеся в листьях обычных сортов картофеля, не оказывают защитного действия против колорадского жука, если только их в специальных опытах не применяют в неестественно высоких концентрациях (Шрейбер, 1957; Kuhn и Gauhe, 1947; Kuhn и Löw, 1955; Chauvin, 1952). Содержание соланина в листьях даже в количестве 1,3% (в то время как у обычных сортов не выше 0,01%) не обеспечивает устойчивость растений (Kuhn и Gauhe, 1947). По некоторым данным, соланин в количестве 2,5% оказался вредным для личинок, хотя и в меньшей степени, чем демиссин и томатин (Степанова и Миронова, 1955). Если первый из них обуславливает устойчивость к жуку видов серии *Demissa*, то последний — устойчивость видов *Lycopersicon*.

В растениях видов *Glabrescentia* и *Commersoniana* присутствуют многие вещества, которые относятся к различным химическим группам и могут обуславливать устойчивость к вредителю. Встречающиеся у растений этих видов в больших количествах гликоалкалоиды α -соланин, α -чаконин не определяют устойчивости (Шрейбер, 1957). В то же время обнаруженный в растениях *S. chacoense* гликоалкалоид лептин действует, по-видимому, отпугивающе на личинок колорадского жука (Kuhn и Löw, 1957), так же как томатин и демиссин (Шрейбер, 1957).

Следует отметить, что по химическому составу, в том числе по содержанию гликоалкалоидов, растения различных форм *S. chacoense* отличаются большим разнообразием. Так, например, у *f. horovitzii* был обнаружен как соланин, так и не встречавшийся у других форм *S. chacoense* демиссин (Прокошев и Петроченко, 1950; Прокошев, Петроченко и Баранова, 1952; Петроченко, 1953). Обычно различные формы *S. chacoense* содержали соланин и чаконин (Шрейбер, 1955). В листьях *f. horovitzii* Шрейбер (1957) наряду с алкалоидами типа соланина и чаконина нашел тетрозид, который еще не был идентифицирован. Из гетерозиготного по устойчивости *S. polyadenium* Шрейбер (1957) выделил два гликоалкалоида: триозид, в слабой степени действующий на личинок, и тетрозид, оказывающий такое же сильное воздействие, как демиссин и томатин. Этот тетрозид встречается в растениях в разных количествах, что может обуславливать и различную степень устойчивости их к вредителю.

В растениях разных видов серии *Acaulia* также были открыты особые гликоалкалоиды, не встречающиеся у видов других серий.

Из растений *S. acaule caulescens* Шрейбер (1954, 1956) выделил гликоалкалоид солакаулин (триозид), слабо действующий против личинок колорадского жука. В дальнейшем в растениях *S. schreiteri* и *S. rupeae* (серия *Acaulia*) наряду с солакаулином был обнаружен тетрозид, который уже оказывал явно вредное действие на личинок. Этот алкалоид ни в одном случае не был обнаружен в поражаемых растениях *Acaulia*. Шрейбер (1957) не согласен с предположением о том, что устойчивость некоторых растений *Acaulia* обусловлена наличием в них демисина.

Содержание тех или иных гликоалкалоидов если и является основным, то, по-видимому, не единственным фактором, обуславливающим разную степень устойчивости растений к вредителю в полевых условиях.

Шрейбер в одной из более поздних работ (1959) пришел к заключению, что природа устойчивости *S. commersonii* к колорадскому жуку не может быть объяснена только наличием гликоалкалоидов. Он склонен предполагать, что устойчивость этого и некоторых других видов, возможно, объясняется отсутствием или блокированием стероидов и недостатком необходимых для развития жука аминокислот, каротиноидов и витаминов, главным образом токоферолов. Вообще же, очевидно, надо считаться с действием комплекса причин.

Устойчивость растений в поле не является постоянной. Она зависит от многих факторов, но прежде всего от биохимических свойств растений, в свою очередь претерпевающих значительные изменения в зависимости от фазы роста картофеля, яруса листьев, времени суток, метеорологических условий. Степень повреждения растений нельзя также рассматривать вне связи с изменением самого жука на разных этапах его развития и под влиянием меняющихся условий среды. Поэтому оценка в поле должна быть дополнена оценкой устойчивости при строгом соблюдении однородности условий испытания при использовании жуков и личинок определенного возраста.

Для того чтобы максимально приблизить условия испытания к естественным, Г. П. Слепушкина и другие исследователи, помимо садков, в которых помещали листья, оторванные от растения, проводили испытания также на листьях, не отделенных от вегетирующего растения. При этом использовали небольшие садочки, надеваемые на отдельные побеги растений. Садочки представляли собой обтянутые накрахмаленной марлей проволоочные каркасы диаметром 4—7 см. На побег растения, помещенный в такой садочек, кисточкой наносили 20 только что отродившихся личинок.

Учет проводили через 3—4 дня по следующим показателям: смертность личинок, их развитие (число личинок по возрастам), число личинок, дошедших до окукливания, вес личинок на 10-й и 18-й дни испытания, степень повреждения растений (в баллах).

В последние годы при испытании на Калининградском опорном пункте С. А. Шмонин (1968) оценивал растения на устойчивость к имаго и личинкам колорадского жука в лабораторных условиях путем принудительного питания их в гигростатах, а также на растениях, свободно растущих в сетчатом игелитовом садке. Испытания в гигростатах проводили при температуре 18—22° и относительной влажности воздуха 70—80%. Брели только что отродившихся личинок. В каждый гигростат помещали на листья по 10 личинок или по 5 имаго. Испытания по каждому образцу вели в трехкратной повторности. Листья в гигростатах сменяли ежедневно утром. Для кормления личинок листья брали с верхнего яруса растений.

Учеты проводили через 3 дня. В качестве контроля служили листья сортов Приекульский ранний, Олев, Столовый 19, а также образцы неустойчивых диких видов. На каждые 10—12 опытных образцов приходился один контрольный гигростат. Гигростаты с личинками и имаго предохраняли от действия прямых солнечных лучей. Игелитовый сетчатый садок был размером 4 × 2 м, высотой 2 м. Растения в садке высаживали при расстоянии между рядками 30 см, а в рядках — 10—12 см; на каждое растение помещали по 20 личинок 2-го возраста, а затем дополнительно по 10 личинок 3-го возраста. Оценивали повреждения по 7-балльной системе: 0 (листья не тронуты), 1 (съедено 1—10% листьев), 2 (11—20%), 3 (21—50%), 4 (51—80%), 5 (свыше 80%), 6 (съедены все листья без остатка).

При оценке результатов испытания в гигростатах растения считали неустойчивыми, если гибель личинок была в пределах 5—55%, относительно устойчивыми — погибали 60—80% личинок; устойчивыми и высокоустойчивыми — при гибели 85—100% личинок. Учитывали также вес личинок после 12—15 дней питания, т. е. к тому времени, когда в контрольных вариантах личинки находились в конце четвертого возраста. Растения считали неустойчивыми, если вес личинок был выше 80—100 мг, относительно устойчивыми — при весе личинок 30—70 мг, устойчивыми и высокоустойчивыми, если вес личинок был в пределах 1—29 мг. При повреждении жуком в стадии имаго листьев в гигростатах оценка была следующая: балл 4—5 — неустойчивые, балл 3 — относительно устойчивые, балл 2—1 — устойчивые и высокоустойчивые.

Исходный материал для селекции на устойчивость. Зарубежными (Мюллер-Бёме, Зелльке, Шапер, Штельцнер, Торка, Трувело и др.) и советскими (Лебедева, Антипова, Слепушкина, Шмонин*) исследователями выявлены устойчивые в той или иной степени к колорадскому жуку образцы в пределах ряда видов, относящихся к различным сериям.

* При перечислении различных видов, устойчивых к колорадскому жуку, более подробно изложены данные Шмонина, поскольку они по времени их получения и опубликования (1968) являются новейшими.

Все исследователи отмечают устойчивость видов серии *Comptoniana* к колорадскому жуку. В опытах Шмони́на на растениях *S. comptonii* (образец К-2869) отмечалась значительная гибель личинок, хотя между отдельными сеянцами наблюдались различия в процентах гибели и весе личинок к концу испытаний. На листьях сеянцев *f. rionegrinum* (СДО-13) все личинки погибли в первом и втором возрасте. Таким образом, в соответствии и с известными ранее данными испытанные образцы видов серии *Comptoniana* не пригодны для питания личинок колорадского жука и могут считаться высокоустойчивыми к нему.

Основной вид серии *Glabrescentia* — *S. chacoense* отличается большим полиморфизмом. Многие формы вида отдельными исследователями считались самостоятельными видами. Вид гетерозиготен по устойчивости: наряду с высокоустойчивыми встречаются неустойчивые образцы. Все исследователи отмечают наличие среди *S. chacoense* устойчивых форм.

Изучение Антиповой в течение 1952—1954 гг. поведения полового потомства некоторых форм *S. chacoense* позволило выявить небольшое количество устойчивых сеянцев: у *f. gibberulosum* — 2,9%, *f. parodii* — 3,1, *f. schickii* — 3,5, *f. dolichostigma* — 5,7, *f. boergeri* — 5,3, *f. horovitzii* — 1,6%. Повторные отборы среди сеянцев устойчивых образцов значительно повышали их количество, которое, по данным Антиповой, повысилось у *f. schickii* с 3,5 до 7,1%, у *f. gibberulosum* — с 2,9 до 21,6% и т. д. Путем инцукта, как свидетельствуют некоторые материалы, могут быть выделены формы, гомозиготные по устойчивости.

Шмонин на основании своих опытов объединяет все многочисленные испытанные им образцы *S. chacoense* в 4 группы. К первой группе относятся неустойчивые. При питании на них не наблюдалось гибели личинок, а рост и развитие их приближалось к норме.

Во второй группе наблюдалась незначительная (10—40%) гибель личинок (образцы к-2916-17, к-2923-16, к-2926-5, к-2927-10, к-2933-5, к-2954а-5, к-3062, к-4331 и многие другие). В этой группе оказалось большинство образцов *S. chacoense*.

В третьей, также многочисленной группе гибель личинок составляла уже 60—90% и более, а вес личинок колебался от 3 до 76 мг. За тот же период кормления личинки в контроле достигали состояния предкуколки и веса 120—260 мг. При дальнейшем питании развитие личинок шло замедленно, лишь единичные особи окукливались и из них выходили мелкие (весом 40—70 мг) жуки. К данной группе относились образцы: к-2922, к-2928с-3, к-2949-3-1-9 и др.

К четвертой группе были отнесены образцы, на которых гибли все личинки: к-2914-1, к-2926, к-2926-2, к-2928, к-3016-26.

При оценке на поедание растений *S. chacoense* жуком в фазе имаго не отмечено различий — листья всех образцов поедались хорошо.

Исследование различных форм *S. chacoense* позволило и среди них выделить значительное количество образцов, более устойчивых к поеданию личинками колорадского жука. Например, большинство образцов *f. boergeri* характеризовалось относительной устойчивостью.

На образцах Д-167, к-3060-8 гибель личинок в июне составила 90%. Вес личинок, питавшихся на листьях различных образцов этой формы, никогда не достигал веса личинок в контроле.

Среди образцов *f. garciae* большинство было относительно устойчиво. Значительные различия отмечены по устойчивости в пределах *f. gibberulosum*. Так, в группе наиболее устойчивых на образце Д9-369-4 гибель личинок составляла 80%, на образце к-2736-2 — 92,5%, а на образцах к-2747а и к-2736-3 во второй декаде июля наблюдалась полная гибель личинок.

Устойчивые образцы выделены также в пределах ряда других форм: у *f. schickii* на листьях растений Д-929 гибель личинок составила 70—90%, а средний вес оставшихся в живых личинок не превышал 34 г; при переносе личинок на растущие растения почти не отмечено повреждений последних. Высокая степень гибели личинок отмечена на растениях образцов: к-2727-2, к-3061-2, к-4542, к-5113, к-2939-2 (на последнем — полная гибель личинок).

Испытание образцов серии *Yungasense* на устойчивость проводил лишь Шмонин. По его данным, один из испытанных образцов *S. yungasense* был неустойчив, а другой (к-4413) можно было считать относительно устойчивым (80% гибели личинок). При свободном питании личинок и имаго на обоих образцах отмечены значительные повреждения листьев.

В серии *Tarijense* при испытании клонов *S. tarijense* некоторые были неустойчивы, другие проявляли относительную устойчивость (гибель личинок 60—80%, при максимальном весе выживших 30—50 мг): к-2819-7, к-2819-13, к-5320 и др. Имаго хорошо поедали листья растений.

Торка (1958) в серии *Circaeifolia* отмечала высокую устойчивость *S. capsicibaccatum*.

Из серии *Tuberosa* обычно испытывали различные сорта *S. tuberosum*, среди которых не находили устойчивых. Шмонин, помимо селекционных сортов картофеля, испытал также перуанский дикий диплоидный вид *S. chancayense* и чилийские дикие виды — диплоидный *S. maglia* и тетраплоидный *S. molinae*. Первый из упомянутых видов можно считать относительно устойчивым (на растениях одного из сеянцев к-5669-1 при питании в гигростате погибли все личинки; на растениях другого сеянца, если гибель личинок и была незначительной, то все же средний вес личинок не превышал 34 мг). Образцы двух других диких видов этой серии неустойчивы.

Все испытанные многочисленные образцы различных видов и форм серии *Andigena* сильно, почти так же как и контроль, повреждались личинками и жуками.

Об устойчивости видов серии *Simplicioga* имеются лишь данные Шмонина. *S. virgultorum* неустойчив. Все испытанные клоны *S. microdontum* и *S. venturii* оказались в той или иной степени устойчивыми. Гибель личинок на растениях разных образцов *S. microdontum* колебалась от 20 до 100%, на образце к-2987 — 80, на образце к-5406 — 100%; средний вес выживших личинок даже на тех образцах, на которых гибель была незначительной, составлял 21 мг. На единственном испытанном клоне *S. venturii* к-5524-1 погибали все личинки.

В серии *Transaequatorialia* виды *S. bukasovii*, *S. leptophyes*, *S. catarthrum*, *S. ambosinum*, *S. sparsipilum*, *S. brevicaule*, *S. sucgense*, *S. vernei* неустойчивы. Относительно устойчивы *S. multidissectum*, *S. setulosistylum* и *S. kurtzianum* (*S. macolae*). По Шмонину, в пределах этих видов наблюдалась значительная неоднородность по степени устойчивости.

На растениях сеянцев некоторых образцов *S. multidissectum* к-2885-1 гибель личинок достигала 70%, при этом средний вес их на разных сеянцах колебался от 19 до 100 мг.

Некоторые клоны *S. setulosistylum* показывали высокую степень устойчивости к личинкам и имаго колорадского жука. Гибель личинок достигала 70 (к-2944-1, к-5248) и 100% (к-2944, к-5250). Средний вес уцелевших личинок не превышал 4 мг, иногда вес личинок колебался в пределах 1—24 мг. Имаго наносили лишь точечные повреждения листьям.

Из серии *Megistacroloba* Шмонин исследовал образцы двух видов: *S. garhanifolium* и *S. sanctae rosae*. Первый из них оказался неустойчивым, а второй относительно устойчивым: гибель личинок на растениях клонов к-5355 и к-5759 20—60%, а их средний вес 36 мг.

В серии *Alticola* испытанный образец *S. megistacrolobum* хорошо поедали личинки и имаго, гибель личинок не наблюдалась, хотя средний вес их не превышал 49 мг. Более устойчивым можно считать *S. sogarandinum*, на растениях которого гибель личинок составляла 50—70%.

В серии *Acaulia* встречаются отдельные образцы, в некоторой степени устойчивые к вредителю. Шрейбер (1957) выделил из некоторых растений гликоалкалоид, довольно сильно воздействующий на личинок колорадского жука. Шмонин все испытанные им образцы *S. acaule* объединял в 3 группы: неустойчивые, относительно устойчивые и устойчивые. Листья относительно устойчивых образцов хорошо поедались личинками и имаго, но личинки плохо росли и развивались, их средний вес был в пределах 20—39 мг (к-4253, к-3879-6-10 и к-4256). На образцах, устойчивых (к-3879-1-9, к-4252, к-5134), гибель личинок была относительно небольшой, но вес их не превышал 5—7 мг, а раз-

витие было резко замедленное. Имаго хорошо поедали листья всех образцов. При свободном питании растения слабо повреждались личинками.

Об устойчивости растений видов серии *Piurana* в литературе нет данных. Шмонин испытывал сеянцы к-5676 *S. huancabambense* и один клон *S. chiquidenum* (к-5498-1). Сеянцы первого вида были не устойчивы к личинке. Растения испытанного клона второго вида можно было отнести к устойчивым. Личинки при питании на листьях этого клона почти не росли. Через 11 суток питания их вес не превышал 1 мг (в контроле 110—190 мг). Половина личинок к этому времени погибла.

Шмонин испытывал из серии *Conicibaccata* один вид — *S. acroscopicum*, который оказался неустойчивым.

В серии *Demissa* наибольшее внимание еще со времени Трувело было уделено исследованию образцов *S. demissum*. Трувело отмечал, что при питании на растениях этого вида жуки поглощали в 2—3 раза меньше корма, чем на обычных сортах, повышалась их смертность, значительно снижалось число яйцекладок. Смертность личинок составляла в среднем 80% (в контроле—10%). В лабораторных условиях редкие особи доживали до окукливания. Та или иная степень устойчивости образцов этого вида подтверждалась в дальнейшем почти всеми исследователями.

По Шмонину, испытанные им образцы *S. semidemissum* и *S. brachycarpum* оказались неустойчивыми. К неустойчивым следует отнести и *S. hougasii*, судя по результатам испытания сеянцев к-2835-6. Гибель личинок составляла лишь 30%, а вес их на разных растениях колебался в пределах 28—136 мг.

S. demissum, как это можно было предполагать, учитывая его полиморфизм, был весьма разнороден по устойчивости. Наряду с явно неустойчивыми некоторые образцы характеризовались относительной устойчивостью. Например, на растениях клонов к-2764 и Д-791 гибель личинок составляла 50—70%, а рост их был резко замедлен. Очень высокая степень устойчивости отмечена у клонов Д-1128 и к-2072. Во все сроки испытания на растениях этих клонов наблюдалась гибель всех личинок. Следует отметить, что на растениях 32% испытанных образцов *S. demissum* погибали все личинки. Имаго хорошо поедали листья этих клонов.

Судя по испытанию одного клона (к-5761-5) *S. iopetalum*, этот вид может быть отнесен к относительно устойчивым, так как средний вес личинок и после 15-дневного питания не превышал 4 мг.

В серии *Longipedicellata* Антипова (1955) и Лебедева (1955) наблюдали на некоторых образцах *S. stoloniferum* замедленное развитие личинок и относительно повышенную их смертность. Иногда гибель личинок в гигростатах при питании листьями *S. polytrichon* достигала 60% (Букасов, 1967). Шмонин вовлек в испытание на устойчивость к колорадскому жуку значительное

количество образцов разных видов этой серии. Среди *S. stoloniiferum* и его *f. ajuscoense* не было найдено устойчивых.

На некоторых растениях клонов *S. fendleri* и *S. hjertingii* погибало иногда около половины личинок; вес оставшихся не превышал 38 мг. На некоторых образцах развитие личинок проходило нормально. Имаго хорошо поедали растения всех испытываемых образцов видов этой серии. Почти все клоны клубневой репродукции и сеянцы *S. polytrichon* также хорошо поедались личинками и жуками. Исключением являлся образец к-5347, на котором гибель личинок была незначительной (10%), но их вес не превышал 27 мг.

В целом хотя у отдельных образцов некоторых видов и погибало иногда до 50% личинок, а вес уцелевших личинок чаще был ниже контроля, виды серии *Longipedicellata* следует признать малоперспективными для селекции на устойчивость к колорадскому жуку.

Устойчивость образцов *S. polyadenium* из серии *Polyadenia* подтверждена многими исследователями (Шварц и Мюллер-Бёме, 1938; Шапер, 1938, 1939; Торка, 1950; Лангенбух, 1952; Антипова, 1955; Новак, 1966 и др.). Штельцнер (1948), скрестивший *S. polyadenium* с *S. tuberosum*, наблюдал также относительную устойчивость у полученных гибридов. Высокую устойчивость *S. polyadenium* отмечает и Шмонин. В его опытах на растениях клона к-3526 погибли все личинки, на сеянце № 52 — половина. Развитие личинок было очень слабое.

На устойчивость различных образцов видов серии *Pinnatisecta* указывали многие исследователи. Высокую устойчивость почти всех испытанных образцов серии подтверждает также Шмонин. На растениях образца к-5741-1 *S. brachystotrichum* погибло 60% личинок, а средний вес остальных не превышал 15 мг.

На растениях большинства образцов *S. jamesii* погибало до 90% личинок при весьма слабом развитии уцелевших. При этом недоразвитые личинки не окукливались, а если единичные особи и окукливались, то имаго не выходили или выходили нежизнеспособные. При питании листьями образцов к-4605, к-5363 и к-5366 погибали все личинки. Личинки, посаженные на свободно растущие растения, очень слабо повреждали их. Такие же результаты были получены и при испытании растений *S. pinnatisectum* (рис. 16). Гибель всех или 80—90% личинок и в 10—20 раз меньший вес, чем в контроле, наблюдались на клубневой репродукции образцов: к-4457, к-4458, к-4213-1, к-4213-5 и на сеянцах клонов к-4213-2, к-4213-3, к-4213-4, к-4213-6, к-4213-7. *S. sambucinum* в массе несколько менее устойчив, чем упомянутые выше виды этой серии. Гибель личинок на растениях разных образцов варьировала от 10 (к-5341 и др.) до 80% (к-5260, к-5772-1), но вес личинок всех образцов колебался от 28 до 36 мг.

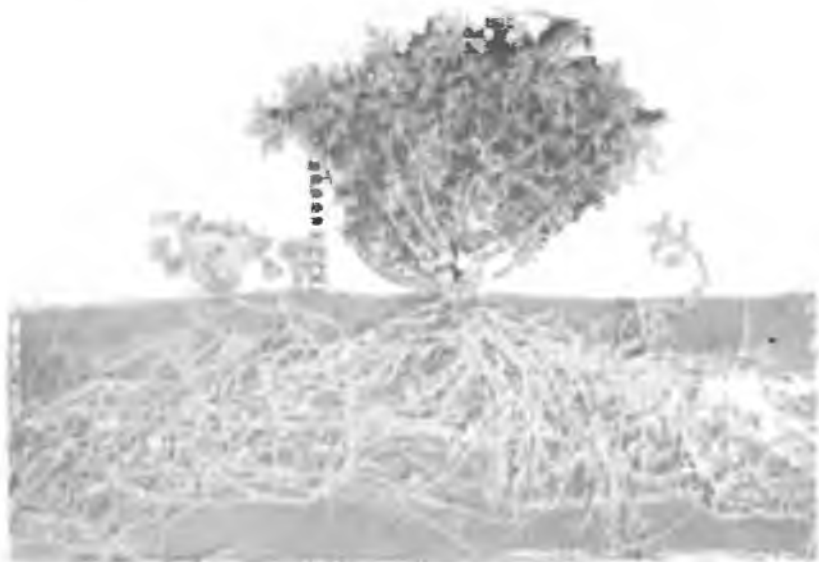


Рис. 16. Растение, столоны и клубни дикого мексиканского вида *S. pinnatisectum*, устойчивого к колорадскому жуку и к фитофторозу

Шмонин исследовал образцы двух видов серии *Trifida* — *S. trifidum* и *S. michoacanum*. Как образцы клубневой репродукции, так и сеянцы отличались высокой степенью устойчивости к личинкам колорадского жука.

При литании на листьях образцов к-4448, к-4449, к-4450, к-4451, к-4452, к-4453 личинки гибли на 90—95—100%, при весе уцелевших не более 10 мг. Имаго повреждали листья на 3—4 балла.

S. michoacanum характеризовался неоднородностью по устойчивости. При этом на листьях некоторых образцов (к-5678-1, к-5763) все личинки погибали в первом возрасте. Имаго хорошо поедали все образцы этого вида.

Штельднер и Торка (1948) отмечали в серии *Cardiophylla* малую повреждаемость *S. cardiophyllum* в полевых условиях. Шмонин пришел к заключению, что многие изученные им клоны *S. cardiophyllum* высокоустойчивы к личинкам жука. На листьях образцов к-3313, к-4224, к-4460, к-4464 наблюдалась полная или почти полная гибель личинок. На других образцах гибель личинок была незначительная, но вес их небольшой. При питании на свободно растущих растениях повреждения образцов вида не превышали 3 баллов.

Высокоустойчив был также *S. lanciforme* (к-5310) — гибель личинок 80%, вес их не более 4 мг.

S. ehrenbergii был неоднороден по устойчивости. На большинстве образцов гибель личинок была незначительная, но на некоторых образцах погибали почти все личинки.

Из серии *Bulbocastana* *S. bulbocastanum* характеризовался некоторыми исследователями как устойчивый к колорадскому жуку и эпипляхе (Е. П. Киселев, 1968). Шмонин наблюдал значительные различия между разными образцами по устойчивости к личинкам колорадского жука. Гибель всех или подавляющего числа личинок отмечена на листьях следующих образцов: к-1122 (2п=48), к-3289, к-3520-4, к-4207-1, к-4207-2, к-4207-3, к-4207-4, к-4207-5, к-4207-7, к-4207-4-3, к-4466, к-4467, к-4471, к-5301. Среди сеянцев наблюдается неоднородность по устойчивости, но в основном все же отмечается плохое развитие личинок.

Из приведенного выше краткого обзора можно заключить, что виды, устойчивые к колорадскому жуку, происходят из основных двух ареалов, далеко отстоящих один от другого: 1) из Мексики; 2) из Аргентины, Уругвая и Парагвая. Из устойчивых мексиканских видов, относящихся к сериям *Demissa*, *Polyadenia*, *Pinnatisecta*, *Trifida*, *Cardiophylla*, *Bulbocastana*, почти все в настоящее время вовлечены в гибридизацию. Однако они весьма далеки от *S. tuberosum* и с их участием пока практически нет полноценных по комплексу признаков гибридов. Исключение составляют виды серии *Demissa*, в особенности гексаплоид *S. demissum*, хорошо скрещивающийся с *S. tuberosum*. Как известно, с участием этого вида повсеместно выведено значительное число сортов картофеля. Возможно, именно этот вид из всех североамериканских окажется и наиболее перспективным при создании сортов, относительно более устойчивых к колорадскому жуку.

Среди многочисленных южноамериканских видов, в той или иной степени устойчивых к этому вредителю, по-видимому, в ближайшие годы наибольшее значение в селекции на устойчивость к колорадскому жуку будут иметь виды серии *Glabrescentia*. Многие образцы разнообразных форм *S. chacoense* характеризуются, помимо устойчивости к колорадскому жуку, комплексом ценных признаков, в том числе полевой устойчивостью к вирусам, иногда сверхчувствительностью к вирусам Y и A, устойчивостью к картофельной и стеблевой нематодам, повышенным содержанием крахмала и белка в клубнях, устойчивостью к парше и т. д.

Максимальное использование в селекции на устойчивость к колорадскому жуку *S. demissum* и *S. chacoense* должно сопровождаться значительным увеличением масштаба работ не только с этими, но и со всеми остальными устойчивыми видами. Резко выраженная внутривидовая неоднородность по устойчивости требует исследования возможно большего количества исходных образцов с целью выявления наиболее устойчивых и хорошо передающих этот признак потомству. Заслуживает внимания то,

что виды, даже весьма далекие от *S. tuberosum* и трудно скрещивающиеся с ним, в настоящее время вовлечены в гибридизацию как на уровне их естественной плоидности, так и полиплоидном. Впереди селекционная работа, связанная с повторной гибридизацией, исследованием на каждом этапе устойчивости к вредителю, отбором наиболее перспективных форм. Особое значение должно иметь нахождение форм с наиболее благоприятной генетической структурой, при которой в потомстве может быть получено максимальное количество устойчивых гибридов.

В свое время Трувелло, Мюллер-Бёме и Лакотт (1938) находили в гибридных семьях разное количество устойчивых (не менее 50% гибели личинок) растений: F_1-F_2 (*S. acaule* \times *S. demissum*) \times *S. tuberosum* — 22%, F_1-F_4 (*S. demissum* \times *S. tuberosum*) — 12,3%; F_3 (*S. chacoense* \times *S. tuberosum*) — 6,2% и т. д.

Торка (1949, 1950, 1954, 1958) отмечает сложный характер наследования устойчивости. При гибридизации *Glabrescentia* \times *S. tuberosum* в F_1 обычно находили поражаемые формы. В F_2 уже содержалось небольшое количество устойчивых растений, которые следовало использовать для скрещиваний. Однако в результате скрещивания устойчивых растений $F_2 \times S. tuberosum$, снова получалось полностью поражаемое потомство. Самоопыление гибрида $F_2 \times S. tuberosum$ или еще лучше скрещивание сестринских гибридов $(F_2 \times S. tuberosum) \times (F_2 \times S. tuberosum)$, а также скрещивание $(F_2 \times S. tuberosum) \times F_2$ давало потомство, содержащее устойчивые растения. Скрещивание между собой устойчивых гибридов более высоких поколений позволяло получить семьи, содержащие устойчивые растения с комплексом хозяйственно ценных признаков. Иногда в таких семьях находили уже свыше 30% устойчивых растений с урожаем клубней до 500—800 г на куст.

Полигенный характер наследования устойчивости требует для отбора более устойчивых растений на каждой ступени скрещивания выращивать потомство от самоопыления. Как полагает Торка (1949), следует отбирать такие растения, на которых до 100% личинок первого возраста голодают, но не поедают листья.

Антипова (1954) и Слепушкина (1955—1956), испытывая большое количество гибридов, полученных из ВИР и других учреждений, выделили некоторые, отличавшиеся относительной устойчивостью. Это выражалось в несколько увеличенной смертности личинок от 14 (контроль) до 40—65% и увеличении продолжительности периода развития от личинки до куколки от 14—16 до 16—22 дней. Все эти гибриды по урожайности были близки к стандартам.

Слепушкина (1955) испытывала также некоторые гибриды на устойчивость к старому, перезимовавшему и к молодому жуку. К концу испытания листья значительной части гибридов

были повреждены не выше 30%; 26 гибридов с повреждением листьев до 10% были выделены как относительно устойчивые к жуку.

У некоторых гибридов повреждение листьев старым жуком к концу периода испытания составляло 10%, в то время как у стандартов — 100%. Однако эти гибриды, устойчивые к старому жуку, были неустойчивыми к его личинке и к молодому жуку.

Устойчивость только к старому жуку, конечно, не решает проблемы создания сортов картофеля, устойчивых к вредителю, но в то же время имеет немаловажное практическое значение, так как при этом снижается ущерб, наносимый урожаю картофеля.

Такие гибриды были выделены в комбинациях: (*S. chacoense* f. *subtilius* × *S. tuberosum*) × Камераз № 1; (*S. chacoense* f. *parodii* × Катадин) × *S. tuberosum* × Октябренок × Камераз № 1; F_1 *S. chacoense* f. *schickii* × Октябренок; F_1 f. *schickii* × *S. tuberosum*; (f. *schickii* × Камераз № 1) × Камераз № 1; (*S. chacoense* f. *gibberulosum* × Октябренок) × Октябренок; (f. *gibberulosum* × Октябренок) × Камераз № 1 и многие другие от многократных скрещиваний различных форм *S. chacoense* (f. *saltense*, *horovitzii* и др.) с разными сортами *S. tuberosum*. Урожайность некоторых из них — преимущественно повторных бэккроссов — часто немного уступала стандартам.

Дальнейшие испытания гибридов ВИР, проведенные Слепушкиной в 1956 г., преимущественно от повторных скрещиваний различных форм *S. chacoense* с сортами *S. tuberosum* позволили выделить ряд их, относительно устойчивых к жуку при избирательном питании. Повреждение растений этих гибридов оценивали баллом 2—3, в то время как контрольного сорта Аккерзеген — баллом 5. Некоторые из этих гибридов, относительно устойчивых к жуку при избирательном питании, оказались относительно устойчивыми к нему и при принудительном питании. На листьях почти всех таких гибридов смертность личинок (до 30—66,6%) была значительно выше, чем в контроле (6,6—20%), а повреждение растений личинками ниже (баллы 2—3).

Шмонин отмечает гибрид № 45 — *S. chacoense* f. *gibberulosum* × Камераз № 1, при питании листьями которого гибель личинок достигала 40%, а вес уцелевших не превышал 15 мг.

До последнего времени имеется мало данных об испытании гибридов, полученных с участием различных видов на устойчивость к колорадскому жуку. Это относится и к гибридам столь широко использованного в селекции вида, как *S. demissum*, хотя в разных странах, в частности в Польше, были сделаны наблюдения об относительно повышенной смертности личинок на гибридных растениях этого вида. Наличие более устойчивых растений в семьях с участием *S. semidemissum* отмечала в 1956 г. Слепушкина. Шмонин (1969) на двух гибридах № 40 и 44 *S. de-*

missum, X Камераз № 1 отмечает гибель личинок на 70 и 90%, при их весе соответственно до 23 и 41 мг. В целом же и до сего времени должным образом не выяснено значение видов Demissa в селекции на устойчивость к колорадскому жуку. Это же относится и к другим многочисленным видам, в пределах которых найдены образцы, в той или иной степени устойчивые к вредителю.

Наряду с выявлением более устойчивых исходных форм немаловажное значение имеет выделение сортов с хорошей регенерационной способностью, у которых быстрое отрастание поврежденных надземных частей растения снижает ущерб, наносимый вредителем урожаю клубней.

Специальные опыты Шмонина по оценке отрастания листьев на поврежденных растениях различных селекционных сортов картофеля показывают, что большинство их после дефолиации сильно снижает урожай клубней. Удовлетворительно отрастали и сравнительно мало теряли в урожае клубней, за исключением отдельных лет испытаний, некоторые среднеспелые (Камераз № 1) и поздние (Олев, Паво, Амарил, Хурон, Агра и др.) сорта. Из испытанных гибридов сравнительно хорошо отрастали и незначительно снижали урожай клубней: Имандра X Олев, Вега X Бленкит, Фортуна X Гренцмарк, Амзель X Олев, Свердловский X Камераз № 1, (Амзель X Октябренок) X Олев и др.

Таким образом, среди многообразия различных видов картофеля имеются такие, которые могут служить исходным материалом для выведения сортов, более устойчивых к колорадскому жуку, в частности к его личинкам. В то же время пока нет полноценных сортов картофеля, устойчивых к вредителю. По-видимому, это объясняется рядом причин.

Одна из причин заключается в неоднородности по устойчивости различных образцов, относящихся к одному и тому же виду, равно как и их семенного потомства. Селекционер имеет дело не с устойчивыми к жуку видами, а с видами, в пределах которых имеются устойчивые образцы или отдельные сеянцы. Очень часто в скрещивания вовлекали случайный материал, который по степени его устойчивости и особенностям наследования этого признака не мог дать положительный результат.

Для успеха селекционной работы необходимы систематические сборы в первую очередь диких видов картофеля, устойчивых к колорадскому жуку в Аргентине, Уругвае, Парагвае и Мексике. Следует организовать широкое испытание всех видов картофеля, как еще не исследованных, так и тех, среди которых обнаружены устойчивые формы, с включением в изучение максимального количества образцов и сеянцев от самоопыления по каждому виду, с задачей выделения наиболее устойчивых растений в пределах вида, хорошо передающих этот признак потомству. Отбор наиболее устойчивых форм, высев полученных от них семян и систематические дальнейшие отборы могут дать

образцы, возможно гомозиготные по устойчивости. Эти образцы и должны быть использованы при выведении сортов картофеля, устойчивых к вредителю.

Следует отметить также, что после неудачных попыток создать высокоустойчивые к колорадскому жуку сорта картофеля селекционеры быстро охладели к данной проблеме. Этому способствовало, с одной стороны, то обстоятельство, что полученные относительно менее повреждаемые личинками гибриды (почти исключительно от скрещиваний с *S. demissum*) затем теряли свою относительную устойчивость. Вредитель приспосабливался к новой, вначале непригодной для него пище; кроме того, отмечали и большое разнообразие жука, что могло быть связано с его биологическими особенностями и способностью потреблять ту или иную пищу. С другой стороны, успехи химических средств борьбы привели к заключению о том, что селекция в направлении создания сортов, устойчивых к вредителю, не нужна.

С этими воззрениями нельзя согласиться. Создание более устойчивых к колорадскому жуку сортов возможно, если эту работу вести систематически и с наиболее широким вовлечением в нее исходных форм. К этому выводу приводят имеющиеся предварительные данные об устойчивости к жуку некоторых гибридов.

Нельзя не учитывать и того обстоятельства, что любые химические средства борьбы, особенно действенные против жука, могут быть далеко не безопасны для человека и животных. Известно, что иногда особо эффективные в борьбе с различными болезнями и вредителями химикаты, которыми вначале непомерно увлекались, затем были запрещены как несомненно вредные для человека. Поэтому создание на первых порах хотя бы относительно менее поражаемых колорадским жуком сортов, в сочетании с их хорошей регенерационной способностью, имеет первостепенное значение. При наличии таких сортов можно было бы резко сократить количество обработок посевов химикатами, что уже имело бы большое практическое значение.

ВЫВЕДЕНИЕ СОРТОВ, УСТОЙЧИВЫХ К 28-ПЯТНИСТОЙ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКЕ

Биологические особенности и вредоносность. Вредитель известен еще под названием эпиляхна (*Epilachna vigintioctomaculata* Motsch.). Жуки эпиляхны овальной формы, бурого цвета, длиной 5—7 мм, с 6—7 черными пятнами на переднеспинке и с 28 пятнами на надкрыльях. Вредитель зимует в стадии жука в лесной подстилке, а также в поверхностном слое почвы, на опушках леса, по обочинам дорог, на межах поблизости от полей картофеля, а также под необранной ботвой картофеля и некоторых тыквенных растений. Бессменная культура картофеля

способствует накоплению вредителя на полях. Активность жуков проявляется при температуре воздуха 11—15°; наиболее деятельны жуки при 20° (Такахаси, 1932). Гонтюров (1955) приводит как оптимальную для роста и развития эпиляхны температуру 20—25°.

Лёт жуков на посевы совпадает в условиях Приморья с началом цветения черемухи (А. Н. Иванова, 1952). Вначале жуки питаются дикорастущими растениями, а затем повреждают рассаду томатов, всходы раннего картофеля и тыквенных. Заселение полей картофеля происходит постепенно, прежде всего со стороны леса. Жуки наиболее активны днем, а ночью неподвижны. Они малоподвижны в пасмурную погоду, а также при пониженной (например, около 4°) или, наоборот, при слишком высокой (более 35°) температуре.

Перезимовавшие жуки обычно сидят на нижней, а летние жуки — на нижней и верхней сторонах листьев. Жуки выходят из зимовки с неразвитыми генеративными органами. Спариваться они начинают в первой половине июня после дополнительного весеннего питания в течение 20—30 дней.

Первые яйцекладки отмечали 1—14 июня, последнюю — 7 августа. Самка откладывает яйца периодически на нижнюю поверхность листьев картофеля или на сорные растения, находящиеся под кустами картофеля. Яйца желтые, веретеновидные, длиной 1—1,3 мм, откладываются кучками с числом их в кладке от 5 до 75. В разных условиях одна самка может отложить до 518—1460 (в среднем около 300) яиц. Личинка 3 раза линяет и имеет 4 возраста. Каждый личиночный возраст длится 4—6 дней. Общая продолжительность развития личинок 16—30 дней. На 5—6-й день после 3-й линьки личинки окукливаются. Куколка желтоватого цвета, бочонковидной формы, длиной 5—7 мм. Отрождение жуков начинается в конце июля — начале августа, но наибольшее количество их отрождается во второй половине августа. Молодые (летние) жуки более прожорливы и менее разборчивы в пище, чем старые. В конце лета наблюдается массовое спаривание жуков. С первых чисел сентября жуки постепенно переходят к местам зимовок.

В условиях СССР — в Приморском крае и Сахалинской области — эпиляхна в течение вегетационного периода дает одно поколение, но в других географических районах мира — два (например, в центральной части Китая) и три (в некоторых районах полуострова Кореи).

Эпиляхна — это полифаг. Помимо картофеля, она повреждает свыше 40 разнообразных видов растений, относящихся к различным семействам: пасленовых, тыквенных, камнеломковых, сложноцветных, губоцветных, амарантовых, бобовых, злаковых, маревых, молочайных, а также ряд древесных растений разных семейств.

Жуки и личинки наносят значительные повреждения растениям картофеля. Они выедают паренхиму листа, оставляя срединные жилки и жилки 1-го порядка. Жук, по разным данным, съедает за свою жизнь 300—400 $см^2$ (Вульфсон и Мищенко, 1940) и до 700 $см^2$ (Антипова, 1952) листовой поверхности. Личинки за период своего развития уничтожают до 30 $см^2$, причем около 80% уничтоженной листовой поверхности падает на долю личинок 4-го возраста. По подсчетам Гонтюрова (1955), плотность вредителя на некоторых участках достигала 1,5 млн. жуков и 5 млн. личинок на 1 га. В Приморье урожай более позднего сорта Зикинген при сильном повреждении эпилляхной снижался на 59%, а более раннего сорта Кобблер — на 30%. В условиях Сахалина урожай картофеля в зависимости от сортовых особенностей снижался на 60—75% (Гусев, 1953).

В отличие от колорадского жука, угрожающего посевам картофеля в нашей стране с запада, эпилляхна является опаснейшим вредителем картофеля на Дальнем Востоке. 28-пятнистая картофельная коровка распространена в Центральном Китае, в северной части Японии и Кореи, а на советском Дальнем Востоке — в Приморском и Хабаровском краях, в Сахалинской и Амурской областях, а также на Курильских островах.

Для успешной борьбы с эпилляхной необходим комплекс агромероприятий: своевременная уборка и уничтожение ботвы, зяблевая вспашка, удаление полей картофеля от опушки леса и кустарника, соблюдение правильного севооборота, выбор лучших сроков посадки, при которых повреждение эпилляхной может быть наименьшим, посадка менее облиственных и вследствие этого слабо повреждаемых сортов, а также сортов, быстресотрастающих после повреждений, повсеместное уничтожение сорной растительности, создание условий, обеспечивающих наилучший рост растений и более быстрое накопление ими товарного урожая клубней. Применяют также своевременное опыливание или опрыскивание различными химикалиями. Разумеется, создание хотя бы относительно более устойчивых сортов имело бы первостепенное значение в защите картофеля от этого вредителя.

Исходный материал для селекции. Поиски в пределах мировой коллекции картофеля более устойчивых к эпилляхне форм были начаты на Дальневосточной опытной станции ВИР. Эта работа систематически проводится преимущественно силами аспирантов ВИР. Ее вели Л. К. Антипова (1949—1951), И. М. Гонтюров (1952—1957), Л. И. Старцева (1958—1960), Е. П. Киселев, начиная с 1962 г. Все эти исследователи при изучении коллекции сочегали полевую оценку со специальными лабораторными исследованиями. В результате оценку устойчивости растений к жукам и личинкам давали на основе поведения вредителя как при избирательном, так и принудительном питании.

В поле повреждение листовой поверхности отмечали: в период начала яйцекладки (имеющиеся повреждения нанесены только перезимовавшими жуками), затем, позже (повреждения нанесены в основном личинками всех возрастов) и в конце августа (листья повреждены как личинками, так и молодыми жуками).

Сеянцы, распикированные в парниках, за 10—12 дней до их высадки в поле накрывали марлей. Под марлю на них подсаживали жуков по 100 экземпляров под парниковую раму. Через 10—12 дней марлю снимали и учитывали степень повреждения отдельных растений. Часть растений, более устойчивых как в поле, так и в парниках, испытывали под целлофановыми изоляторами, заселяя каждое растение (высотой не менее 15—20 см) 5 жуками или 10 личинками. Использовали только что отродившихся личинок, наиболее активных, не старше однодневного возраста. Через 10 дней отмечали число выживших жуков или личинок, количество яйцекладок, возраст и состояние личинок, степень повреждения листовой поверхности.

Испытание в лабораторных условиях при принудительном питании жуков и личинок вели в гигростатах. На листья (из среднего яруса растения) каждого испытываемого образца сажали по 10 личинок однодневного возраста. Листья для кормления молодых личинок меняли ежедневно, для взрослых — через день.

Основным критерием при оценке степени устойчивости служили степень повреждения листьев тех или иных образцов в полевых условиях и процент смертности личинок при принудительном питании. Различия по степени повреждения жуками, особенно молодыми, при достаточной их численности обычно сглаживаются между отдельными образцами, явно отличающимися по устойчивости к личинкам.

Среди селекционных сортов, равно как многочисленных представителей чилийского культурного картофеля, относящихся к *S. tuberosum*, а также среди разнообразных образцов полиморфного *S. andigenum* и так называемых примитивных культурных видов серии *Andigena* не оказалось устойчивых к эпипляхне. В то же время такие образцы были обнаружены в пределах некоторых диких видов, как правило, в той или иной степени устойчивых к колорадскому жуку. По данным упомянутых выше советских исследователей, отмечается, за некоторыми исключениями, известный параллелизм в устойчивости к обоим вредителям.

В серии *Commersoniana* у *S. commersonii* (Д-906) листовая поверхность растений в полевых условиях повреждалась личинками от 0 до 20%. При принудительном питании смертность личинок достигала 80%. Плодовитость жуков снижалась в 6 раз по сравнению с питанием листьями стандартного сорта Зикинген.

В серии *Glabrescentia* среди многочисленных образцов полиморфного *S. chacoense* может быть отобран ценный исходный материал для селекции на устойчивость к эпидемии, так же как и к колорадскому жуку. Для вида характерно весьма широкое варьирование по устойчивости, иногда от весьма высокой до незначительной. На некоторых образцах различных форм *S. chacoense* повреждение листьев в полевых условиях слабее (0—10%). Личинки часто гибнут до окукливания. Смертность их при принудительном питании у некоторых образцов достигает 80 и даже 100%. У других образцов смертность личинок невысокая, а степень повреждения листьев весьма значительная. Поэтому в пределах этого вида необходим особо тщательный отбор более устойчивых образцов. Наименьшее повреждение листьев и наибольшая гибель личинок были отмечены, например, у следующих образцов различных форм *S. chacoense*:

Д-1, Д-401, ДЗ-401, ДЗ-385, Д-850, Д-873, Д-874, Д-892, Д-894, Д-898, Д-924, Д-855, Д-1253-2, Д-1265, Д-891, ДЗ-175, Д-117, Д-827-4, Д-6, Д-148, Д-933, Д-1278, ДЗ-132-7, ДЗ-1285-1 и др.

В серии *Transaequatorialia* устойчивость, такая же как и к колорадскому жуку, отмечена у некоторых образцов *S. kurtzianum* (*S. macolae*).

Из серии *Simpliciora*, по последним данным Е. П. Киселева (1968), высокой устойчивостью к повреждениям эпидемии обладает *S. microdontum*, так же как в серии *Berthaultiana* *S. berthaultii*.

В полевых условиях виды серии *Acaulia* сравнительно слабо были повреждены личинками, что связано, по-видимому, с морфологическими особенностями растения — розетковидным habitusом куста. При принудительном питании смертность личинок незначительна.

S. verrucosum из серии *Demissa* не был поврежден в поле личинками. Сравнительно мало были повреждены его сеянцы. Среди полиморфного *S. demissum* наблюдалось большое разнообразие по устойчивости как между отдельными клонами, так и в пределах различных семей сеянцев. По Гонтюрову (1955), жуки, воспитанные на устойчивых растениях *S. demissum*, обычно были недоразвитые, меньших размеров. Наибольшее количество неповрежденных личинками сеянцев, иногда до 100%, было отмечено у ряда образцов *v. flaxpehualcoense* (Д-1156, Д-1157, Д-1158 и др.), *v. atrocyanum* (Д-791, Д-792). Не имели повреждений сеянцы семей *S. demissum*: Д-1103, Д-1052 и др. Высокая смертность личинок (70—100%) при принудительном питании наблюдалась на 20—30% всех испытанных образцов этого вида. Наиболее высокая смертность личинок (90—100%) отмечена, в частности, на образцах Д-1075, Д-11766, Д-1097-3, Д-1109-3, Д-1110-9, Д-1148, Д-1161-3.

В полевых условиях образцы *S. stoloniferum* серии *Longipedicellata* часто сравнительно слабо повреждаются личинками эпиляхны. До известной степени это может быть обусловлено своеобразием габитуса растений этой серии: длинными междоузлиями стеблей, узкими мелкодольчатыми листьями, слабой облиственностью растений и их просвечиваемостью солнцем. Это не привлекает жуков для яйцекладок и неблагоприятно для развития личинок. Некоторые образцы в течение 2—3 лет в поле не были повреждены личинками (Д-1196, Д-1198, Д-1199-5, Д-1203, Д-1205, Д-1206, Д-1210 и др.). На многих образцах наблюдалась высокая смертность (70—80%) личинок при принудительном питании (Д-1193-1, Д-1193-6, Д-1226-4, Д-1218-1, Д-1222, Д-1248, Д-1236-4). На одном образце *S. stoloniferum* (Д-1233) отмечена 100%-ная смертность личинок.

За все годы испытаний высокую устойчивость к эпиляхне, так же как и к колорадскому жуку, проявили виды, относящиеся к своеобразным мексиканским сериям *Polyadenia*, *Pinnatisecta* и др. Смертность личинок эпиляхны при питании листьями *S. polyadenium* достигала 100%. Растения видов *S. jamesii* и *S. pinnatisectum* в поле обычно не были повреждены или повреждались очень слабо (до 10%). В условиях принудительного питания смертность личинок преимущественно в первые 5—10 дней после начала опыта 90—100%. Единичные уцелевшие личинки плохо растут и развиваются, жуки выходят незрелые, мелкие.

На основании последних экспериментальных данных Е. П. Киселева (1968, 1969) перечисленные выше устойчивые виды могут быть дополнены рядом других.

Киселев на основании наблюдений в течение ряда лет приходит к заключению, что высокой устойчивостью к повреждениям эпиляхной и однородностью по этому признаку обладают такие виды, как *S. microdontum* (= *S. simplicifolium*), *S. berthaultii*, *S. polyadenium*, *S. pinnatisectum*, *S. trifidum*, *S. bulbocastanum*. В полевых условиях повреждение листовой поверхности даже молодыми жуками не превышало 30%. Гибель личинок при принудительном питании листьями растений этих видов варьировала в пределах 80—100%.

Менее устойчивы к молодым жукам, но относительно устойчивы к личинкам эпиляхны, по Киселеву, некоторые образцы видов серии *Glabrescentia*, *Tarijensa*, *Transaequatorialia*, *Demissa*, *Longipedicellata*. Половое потомство их весьма гетерозиготно по степени устойчивости. Смертность личинок колеблется в пределах 20—90%. Молодые жуки, менее чувствительные к качеству корма, почти нацело уничтожают листья даже тех растений, повреждения которых личинками в поле не превышало 20%.

Необходим систематический ежегодный отбор среди сеянцев наиболее устойчивых растений с последующим высевом полученных от их самоопыления семян. Это позволяет выделить линии, выравненные по устойчивости к личинкам эпиляхны. Такая ра-

бота была начата Старцевой и продолжена Киселевым на большом количестве видов и образцов. Путем систематических ежегодных отборов среди ряда последовательных поколений сеянцев в настоящее время имеются выравненные по устойчивости линии:

S. chacoense I₇ — к-2914-1-1-10-6-18-11-8, I₅ — к-2926-2-13-17-8-6, I₆ — к-2949-3-4-30-16-15-5, I₆ — к-2954а-9-1-22-29-12-8; *S. chacoense* f. *boergeri* I₇ — к-2920-2-3-21-22-17-12-7; *S. chacoense* f. *gibberulosum* I₅ — к-2937-1-4-21-10-5, I₄ — к-2937-1-15-34-21; *S. chacoense* f. *schickii* I₆ — к-2942-4-1-5-17-20-6; *S. chacoense* f. *subtilius* I₆ — к-2946-1-7-5-7-27-7, I₅ — к-2946-4-6-9-15-5; *S. demissum* I₄ — Д-1334-1-2-3-4, I₄ — к-2763-1-2-11-4; *S. stoloniferum* I₂ — к-4219-2-2, I₂ — к-4276-5-2, I₂ — к-2767-3-2, I₂ — к-3551-7-2, I₄ — Д₉-1386а-2-5-7-5, I₅ — Д₉-1386-2-3-12-5-6.

Киселев считает, что наследование устойчивости к повреждению личинками в потомстве отобранных линий доминантно. По его наблюдениям, меньший интерес для селекции на устойчивость к эпипляхне представляют виды серий *Commersopiana*, *Circasifolia*, *Cuneoalata*, *Megistacroloba*, *Acaulia*, *Cardiophylla*, хотя и среди них возможен отбор растений, токсичных для личинок эпипляхны.

Следует отметить, что до последнего времени селекция на устойчивость к эпипляхне, так же как и к колорадскому жуку, не развернута надлежащим образом. В то же время испытание разными исследователями некоторых гибридов от скрещиваний с устойчивыми видами свидетельствует о том, что они в ряде случаев более устойчивы к эпипляхне, чем сорта, выведенные от скрещиваний в пределах *S. tuberosum*.

Ряд сравнительно урожайных сложных гибридов, полученных от скрещиваний с различными образцами некоторых форм *S. chacoense*, отличался практической устойчивостью к эпипляхне в полевых условиях. Это выражалось в сравнительно слабой повреждаемости растений личинками и реже в относительно более слабой повреждаемости жуками, а в некоторых случаях — в сильной смертности личинок при питании их листьями отдельных гибридов, в повышенной выносливости растений к повреждениям эпипляхной и в их способности давать сравнительно хороший урожай, несмотря на значительные повреждения. Все формы *S. chacoense*, равно как и их гибриды, сильно поражаются фитофторозом. Поэтому необходимо подбирать в качестве компонентов имеющиеся фитофтороустойчивые сорта или гибриды, полученные от скрещиваний с видами серий *Longipedicellata* и *Demissa*.

Некоторые гибриды от скрещиваний с видами *S. demissum*, *S. semidemissum*, *S. stoloniferum* отличались несколько повышенной устойчивостью к вредителю, чем обычные селекционные сорта. Многие гибриды с участием видов серии *Demissa* характеризовались очень хорошим отрастанием поврежденных частей растений, что обуславливало их высокую урожайность, несмотря на сильное повреждение. Таков, например, ранее выделенный

гибрид Р₉-676 — Лорх × (S. semidemissum × Смысловский) × Смысловский × Эпрон, отличавшийся ранним клубнеобразованием и более высоким урожаем.

Согласно данным Киселева, меньше повреждались эпипляхной, даже в период массового отрождения личинок, гибриды ВИР — Р₄-298, Р₁-612, Р₄-752. Это же можно было отметить и в отношении некоторых селекционных сортов: Апта, Арго, Влтава, Вулкан, Капелла, Конкордия, Ора, Эпока, Шпац.

Таким образом, исходный материал для селекции на устойчивость к 28-пятнистой картофельной коровке имеется, и сосредоточен он в основном в тех же сериях видов, что и для селекции на устойчивость к колорадскому жуку.

В то же время селекция на устойчивость к этим вредителям не увенчалась до последнего времени созданием полноценных сортов картофеля. О причинах уже говорилось выше. Одной из основных причин следует считать, по-видимому, малое внимание к селекции в данном направлении. Селекционеры полагались в основном на химические средства борьбы с эпипляхной.

Целенаправленная селекция с вовлечением в гибридизацию максимального количества всех известных до сего времени устойчивых видов, с предварительным отбором по возможности форм, гомозиготных по устойчивости, изучение генетики, а на основе ее разработка наиболее эффективного селекционного процесса — путь, по которому в ближайшие годы должна идти селекция. При этом необходимо создание сортов повышенной устойчивости к вредителю в сочетании с ранним клубнеобразованием и хорошей регенерационной способностью надземных частей растения.

СОЗДАНИЕ СОРТОВ КАРТОФЕЛЯ, УСТОЙЧИВЫХ К НЕПАРАЗИТНЫМ ЗАБОЛЕВАНИЯМ И ВЫНОСЛИВЫХ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ВНЕШНИМ УСЛОВИЯМ

ВЫВЕДЕНИЕ МОРОЗОСТОЙКИХ СОРТОВ

Сорта, устойчивые к заморозкам, имеют большое значение при выращивании картофеля не только в более северных, но почти во всех районах картофелеводства. Нередко, особенно при ранней посадке, всходы повреждаются поздними весенними заморозками, что задерживает рост растений и снижает их урожай, тем более при ранней уборке. С другой стороны, ранние осенние заморозки повреждают растения, уменьшают период их вегетации, что также отрицательно сказывается на урожае картофеля. При наличии у сорта морозостойкости возможна посадка пророщенных клубней в наиболее ранние сроки, что может ускорить получение раннего картофеля на 2—3 недели.

Существующие сорта выдерживают лишь кратковременное и незначительное (до -1 , $-1,5^{\circ}$) понижение температуры, что не имеет большого практического значения. Лишь открытие среди некоторых диких и культурных видов Центральной и Южной Америки морозостойких форм позволило поставить на очередь задачу создания морозостойких сортов картофеля, надземная часть которых могла бы переносить заморозки не менее -2 , -3° , при этом в течение продолжительного времени.

Исследования морозостойкости картофеля были впервые проведены и результаты опубликованы советскими авторами (С. М. Букасов, 1932; Г. М. Коваленко, 1932; И. А. Веселовский, 1933; А. Я. Камераз, 1937, 1951, 1959, 1968; В. С. Лехнович, 1940). Было отмечено, что растения некоторых образцов, в особенности высокогорных диких видов серии *Acaulia*, выдерживали заморозки до -5 , -7° , а после их прекращения оказывались способными продолжать вегетацию.

В работах ряда зарубежных исследователей (D. Reddick, 1930; E. L. Ratera, 1938, 1947; G. Stelzner, 1938; O. Pohjakallio, 1951; R. N. Estrada, 1953, 1958; E. V. Virsoo, 1954; C. Mastenbroek, 1954, 1956; C. Ochoa, 1955; Weisaeth, 1956; Brücher, 1959; Firbas и Ross, 1962; N. Suchtelen и J. Verdenius, 1964; J. Blanco и J. Ubeda, 1966; R. W. Ross и P. R. Rowe, 1969 и др.) также упомянуты некоторые виды, характеризующиеся в той или иной

степени морозостойкостью надземных частей растений. Мاستенбрук приходит к заключению, что морозостойкость контролируется несколькими независимыми генами.

Однако до последнего времени сравнительно небольшая часть всего известного многообразия видов картофеля была исследована на морозостойкость. Кроме того, в пределах одного и того же вида нередко наблюдаются большие различия по степени морозостойкости. Все это делает настоятельно необходимым подвергнуть испытанию на морозостойкость по возможности все известные виды с охватом максимального количества образцов каждого вида.

В 1968—1971 гг. М. А. Вавилова (ВИР) изучала устойчивость к заморозкам 84 диких и культурных видов картофеля, относящихся к 20 сериям. Соответствующие наблюдения были проведены в полевых условиях на Полярной опытной станции ВИР (Хибины Мурманской обл.), на Павловской опытной станции и в Пушкинских лабораториях ВИР. Кроме того, морозостойкость оценивали в контролируемых условиях — в специальных холодильниках, сконструированных в Пушкинских лабораториях ВИР.

Проведенные исследования показали, что подавляющее большинство диких и культурных видов Центральной и Южной Америки неустойчиво к заморозкам.

Особо сильно повреждались заморозками виды южноамериканских серий: *Glabrescentia*, *Tarijensa*, *Circaeifolia*, *Tuberosa*, *Vaviloviana*, *Minutifoliola*, *Piurapa* и североамериканских серий — *Oxycarpa*, *Polyadenia*, *Pinnatisecta*, *Cardiophylla*, *Bulbo-castana*, *Morelliformia* и др.

К числу морозостойких относятся некоторые образцы ниже следующих видов различных серий*:

Серия *Commersoniana* — *S. commersonii*¹ и *f. rionegrinum*¹; серия *Andigena* — *S. ajanhuiri*³ (P8-5091 и др.), *S. andigenum f. pacus*³ и *f. taccla*³; серия *Transaequatorialia* — *S. bukasovii* = *S. multidissectum*¹⁻² (к-5394, к-8322), *S. canasense*², *S. leptophyes* (к-5763, к-5764), *S. spegazzinii* и *S. lamattinae*²⁻³ (к-7466, к-8343, к-8344), *S. sparsipilum*³ (к-4299, к-5685), *S. vernei*¹⁻³ (к-2685, к-3392, к-4051, к-4066, к-4300, к-4305, к-5391, к-7406); серия *Alticola* — *S. megistacrolobum*¹⁻² (к-4280, к-4281, к-7398), *S. boliviense*¹⁻² (к-4113), *S. toralapanum*¹⁻² (к-5521, к-7923), *S. sogarandinum*¹⁻² (к-5350); серия *Megistacroloba* — *S. sanctae rosae*¹ (к-2794, к-2833, к-4419, к-5355, к-5769, к-7402, к-8337); серия *Acaulia* — *S. acaule*¹, *S. punae*¹, *S. drepexum*¹, *S. schreiteri*¹, *S. aemulans*¹ (все исследованные образцы перечисленных видов серии); серия *Subacaulia* — *S. juzepczukii*², *S. curtilobum*³; серия *Piurapa* — *S. chomatophilum*¹; серия *Demissa* — *S. demissum*¹⁻² (к-2757, к-3345, к-3542, к-3547, к-3661, к-4269, к-4270, к-4273, к-4891, к-7412, к-7413,

* Растения выдерживают пониженные температуры: 1 — до —5°, а иногда (некоторые образцы *Acaulia* до —7°) в течение 6—8 часов, при общей продолжительности заморозка ниже 0° — до 18 часов; 2 — до —3, —4° (до 6—12 часов); 3 — до —2, —3° (до 3—6 часов). При различиях в степени морозостойкости внутри вида перечислены лишь наиболее морозостойкие образцы.



Рис. 17. Растения, столоны и клубни дикого морозостойкого вида *S. acaule*, иммунного к вирусу Х.

к-7414, к-7415, к-7417), *S. semidemissum*¹⁻² (к-3330, к-3341). В литературе есть упоминание о наличии устойчивости также у *S. cajamarcense* (oplocense).

Некоторые серии объединяют виды, сравнительно однородные по морозостойкости. Таковы дикие виды, входящие в серии: *Compersoniana*, *Alticola*, *Acaulia* (рис. 17).

В пределах некоторых серий имеются виды, значительно различающиеся по морозостойкости надземных частей растений. Таковы, например, виды серий *Transaequatorialia*, *Megistacroloba*, *Demissa* и др. Так, серия *Demissa* объединяет такие морозостойкие виды, как гексаплоид *S. demissum* и пентаплоид *S. semidemissum*, с неморозостойкими гексаплоидными видами или слабоморозостойкими — *S. hougassii*, *S. brachycarpum*, *S. iopetalum*. Большие различия по степени морозостойкости наблюдаются у разных образцов в пределах одного и того же вида, в том числе у *S. demissum*, *S. spagazzinii*, *S. vernei*. По опытам Вавиловой, из испытанных 30 образцов последнего вида 7 выдержали заморозок до $-2,5^{\circ}$, 15 — до $-4,2^{\circ}$, 8 — до -5° . Вавилова наблюдала также, что при температуре ниже -4° у некоторых растений (*S. acaule*, *S. demissum*, *S. semidemissum*, *S. togalarapum*) черешки листьев, возможно, вследствие повышенного содержания в них воды оказались менее морозостойкими, чем листовые пластинки.

Наличие больших различий по степени повреждения заморозками разных образцов одного и того же вида делает совершенно необходимым и при селекции на морозостойкость отбор наиболее устойчивых к заморозкам образцов, хорошо передающих этот признак потомству.

По данным Вавиловой, потомство от самоопыления некоторых морозостойких образцов *S. demissum*, *S. acaule*, *S. aemulans*, *S. toralapanum*, *S. vernei* отличалось хорошо выраженной морозостойкостью. Это повышает ценность исходных образцов в качестве производителей при селекции на морозостойкость.

Некоторые гибриды с участием морозостойких видов выдерживали заморозки -3 , -4° в течение 4 часов. К числу их относятся, например, отдельные гибриды следующих комбинаций:

S. vernei \times *S. boliviense*, *S. megistacrolobum* \times *S. sanctae rosae*, *S. acaule* \times *S. sanctae rosae*, *S. acaule* \times *S. toralapanum*, *S. acaule* \times *S. microdontum*, *S. acaule* \times *S. tuberosum*, *S. demissum* \times *S. microdontum*, *S. demissum* \times *S. tuberosum*, *S. tuberosum* \times *S. curtilobum* и др.

Были использованы для гибридизации дикие морозостойкие виды исходной плоидности и полиплоиды, а также дигамплоиды *S. tuberosum*, которые с успехом скрещивали с дикими диплоидными морозостойкими видами (*S. leptophyes*, *S. vernei*, *S. boliviense*, *S. toralapanum*, *S. megistacrolobum*, *S. sogarandinum*, *S. sanctae rosae*). Таким путем были получены гибриды, выдерживающие заморозки -3° в течение 3 часов:

Ора (2х), Амзель (2х), дигамплоиды *S. tuberosum* к-7901 и к-7898 \times *S. vernei* (2х); Себаро (2х), Эверест (2х), Сако (2х), Ора (2х) \times *S. raphanifolium*, а также *S. rybinii* (2х) \times *S. vernei*, *S. rybinii* \times *S. sanctae rosae*, *S. phureja* \times *S. sanctae rosae*, *S. andigenum* (2х) \times (*S. vernei* \times *S. boliviense*), Себаро (2х) \times (*S. vernei* \times *S. boliviense*) и др.

Морозостойкие гибриды, которые были получены в ВИР еще в довоенные годы Г. М. Коваленко и И. А. Веселовским, в частности от скрещивания с *S. curtilobum*, при испытании на Полярной опытной станции ВИР выдерживали заморозки до -3° и характеризовались высокой крахмалистостью клубней, однако они не имели требуемого комплекса хозяйственно ценных признаков.

В настоящее время пока нет полноценных морозостойких сортов картофеля. Однако это не должно ослаблять усилий, направленных на их создание. Для успешного решения данной проблемы необходим большой масштаб работы, более широкое вовлечение в скрещивания всего разнообразия исходных морозостойких видов. Особо важно иметь хорошие холодильные установки для точного определения морозостойкости исходных видов и полученных с их участием гибридов. Холодильные установки должны обеспечивать поддержание в них в течение определенного времени заданных минусовой температуры и относительной влажности воздуха.

В последние годы большой интерес к селекции морозостойких сортов картофеля проявляется в Испании. Бланко и Убеда (1966) вовлекли в гибридизацию дикие виды *S. acaule*, *S. demissum*, *S. toralapanum*, *S. microdontum*, различные формы культур-

ного вида *S. andigenum* и сорта *S. tuberosum*. Дикие виды скрещивали между собой и с культурными видами.

Чтобы отобрать устойчивые к заморозкам растения, на них воздействовали различной температурой (-1 , -2 , -3 , -4°) в течение различного периода времени (1, 2, 4, 8 часов). Другие семьи были исследованы при -5° в течение 3 часов. Основной отбор более устойчивых форм проводили при -4° и 3 часах воздействия. Клоны, устойчивые к этой температуре, скрещивали между собой и с *S. tuberosum* (иногда повторно до трех раз). Испытывали также и сеянцы, но в дальнейшем проверяли результаты по растениям, выросшим из клубней.

Морозостойкость сеянцев изучали, когда они достигали высоты 5—10 см. Их переносили в светлое помещение с повышенной температурой, где выдерживали в течение недели, а затем испытывали при температуре от -1 до -4° в течение 1, 2, 4 и 8 часов. Растения, выдержавшие соответствующую температуру, оставляли на 3—4 дня в помещении, а затем снова подвергали воздействию низкой температуры. Для каждого растения отмечали: 1) момент начала повреждения; 2) гибель растения.

Были испытаны гибриды от разнообразных скрещиваний*:

(*S. demissum* \times *S. toralapanum*) \times *S. andigenum* или *S. tuberosum*; *S. acaule* ($2n=96$) \times *S. tuberosum*; (*S. acaule* \times *S. microdontum*) \times *S. tuberosum*²; *S. acaule* ($2n=48$) \times *S. tuberosum*; (*S. acaule* \times *S. tuberosum*³) \times *S. tuberosum* и др.

От разнообразных скрещиваний, в том числе гибридов между собой, а затем с сортами *S. tuberosum* были отобраны клоны с хорошей морозостойкостью и урожайностью выше 1 кг клубней с куста. Происхождение некоторых из таких клонов, устойчивых к заморозкам -4° продолжительностью 3 часа, следующее:

(*S. acaule* \times *S. tuberosum*) \times *S. tuberosum*; [(*S. acaule* \times *S. tuberosum*³) \times *S. tuberosum*] \times (*S. acaule* \times *S. tuberosum*); (*S. acaule* \times *S. tuberosum*) \times [(*S. acaule* \times *S. microdontum*) \times *S. tuberosum*²] \times *S. tuberosum*; [(*S. demissum* \times *S. toralapanum*) \times *S. andigenum*] \times [(*S. acaule* \times *S. microdontum*) \times *S. tuberosum*²] \times *S. tuberosum*; (*S. acaule* \times *S. tuberosum*) \times [(*S. demissum* \times *S. toralapanum*)] \times *S. andigenum*.

Некоторые из этих гибридов использованы с хорошим результатом для дальнейших скрещиваний с *S. tuberosum*.

Исследования Бланко и Убеда лишний раз подчеркивают перспективность селекционной работы на устойчивость картофеля к заморозкам.

Степень морозостойкости может значительно изменяться в зависимости от внешних условий. Поэтому необходимо не только получение разнообразных гибридов путем проведения в широких размерах скрещиваний с известными морозостойкими видами, но и разработка соответствующих агротехнических приемов,

* Цифры означают количество скрещиваний с *S. tuberosum*.

при которых этот признак мог бы проявиться в наибольшей степени. По-видимому, немаловажное значение должно иметь выращивание гибридных семян при пониженной переменной температуре, например в холодных парниках.

В селекции морозостойких сортов на севере естественные условия воспитания осуществляются пониженной температурой, повторным действием заморозков и закалкой. Вне северной зоны не всегда могут быть такие условия, что, естественно, изменяет ход воспитания и затрудняет выведение морозостойких сортов.

Иногда сочетание условий среды может создать предпосылки для проявления морозостойкости даже у обычных сортов картофеля, неустойчивых к заморозкам. Это, например, имеет место на Памире, на высоте около 3500 м над ур. м., где наблюдаются сухость воздуха и повышенное накопление сахаров в листьях. Иногда морозостойкость, несомненно, свойственная в той или иной степени некоторым формам, не проявляется в отдельные годы в каком-либо пункте испытания. Это может быть объяснено изменением типа заморозка, влажности воздуха и условий закаливания в сочетании с узкими границами морозостойкости данной формы.

До сих пор не выяснено, как влияют вирусные заболевания на проявление морозостойкости. Известные изменения морозостойкости картофеля в пределах одного поля могут вызываться также микрорельефом поверхности почвы и подпочвы, условиями питания, неоднородностью тока холодного воздуха при заморозке.

Отсюда следует, что оценка морозостойкости представляет значительные трудности. Она будет более достоверной при проведении ее в разных географических пунктах, где в естественных условиях создаются различные сочетания факторов, определяющих в конечном счете проявление той или иной степени морозостойкости. Разумеется, высокая степень морозостойкости будет в наименьшей мере зависеть от изменения условий окружающей среды.

На основании имеющихся до сего времени материалов трудно предположить, что после многократных скрещиваний исходных диких видов с сортами *S. tuberosum* может быть получен сорт с такой же степенью морозостойкости, как у исходного дикого вида. При сочетании различных неблагоприятных условий в отдельных пунктах надземные части растений могут быть в той или иной степени повреждены заморозками. Поэтому вновь выводимые сорта должны отличаться также быстрым отрастанием ботвы, на тот случай если повреждение заморозками будет иметь место.

Это надо учитывать при подборе родительских сортов. Они должны также характеризоваться более ранним созреванием, крупными клубнями с коротким периодом покоя, прорастающими при пониженной температуре, с быстрым проростом

ботвы и накоплением урожая клубней при пониженной температуре почвы. Особенно важно наличие этого комплекса признаков при выведении морозостойких сортов для северных условий.

В то же время следует иметь в виду, что многие ранние и среднеранние сорта, в частности например английские и американские сорта Дун эрли, Ди Вернон, Баллидун, Кобблер, Ранняя роза и другие, имеют длинный период покоя клубней. У многих ранних сортов (Кобблер, Ранняя роза, Юли) клубни при низкой температуре прорастают значительно позже, чем у некоторых среднепоздних сортов, например у сорта Лорх. Быстрота роста ростков также не связана со скороспелостью. Все это, не снижая важности подбора для гибридизации ранних и среднеранних сортов, свидетельствует о том, что не следует в ряде случаев игнорировать и более поздние сорта, в частности характеризующиеся крупноклубневостью, способностью быстрого роста при пониженной температуре и хорошим отращиванием поврежденной ботвы.

ВЫВЕДЕНИЕ СОРТОВ ДЛЯ РАЙОНОВ НЕДОСТАТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ

Картофель в зоне недостаточного увлажнения выращивают с применением орошения. Особенности культуры в этих условиях требуют подбора наиболее приспособленных к ним сортов.

При поливной культуре влажность почвы периодически изменяется. Температура почвы в жаркие летние месяцы настолько высока, что образование и рост клубней прерываются, возобновляясь при наступлении прохладной погоды, если при этом влажность почвы достаточна. Очень высокая температура и сухость почвы могут вызывать увядание, а иногда засыхание листьев и приостановку роста всего растения.

Неблагоприятные условия температуры и влажности проявляются в уродливости клубней, их израстании, образовании чехок мелких клубней, растрескивании и дуплистости. При учащенных поливах израстание проявляется слабее. Отсутствие деформации или слабая деформация клубней является большим достоинством сортов, предназначенных для выращивания в этих условиях.

Сорта для районов недостаточного увлажнения должны также характеризоваться жаро- и засухоустойчивостью. Для выделения таких сортов наиболее простой метод — оценка по завяданию ботвы. Растения, завядающие при достаточной влажности почвы, наименее пригодны для выращивания при повышенной температуре в зоне недостаточного увлажнения.

По наблюдениям нашего аспиранта Р. Г. Красноштейна (1968), в жарком климате Приаралья подавляющее большинство растений диких видов не завядало или завядало в слабой степени.

Изучение различными методами оводненности тканей листа, водоемкости, водного дефицита, интенсивности транспирации, количества устьиц и их размеров, степени завядания в течение дня, а также концентрации клеточного сока и порога коагуляции белка дает возможность с большей достоверностью выделить относительно более жаростойкие и засухоустойчивые формы картофеля.

Сопоставляя результаты своих наблюдений с условиями произрастания диких видов картофеля на их родине, а также изучив некоторые особенности засухоустойчивых сортов картофеля, широко распространенных на юге СССР (например, сорт Ульяновский), Красноштейн (1968) пришел к следующему выводу. В условиях поливной культуры картофеля небольшая амплитуда показателей водного режима в течение дня, низкая величина интенсивности транспирации, небольшое число устьиц, высокая концентрация клеточного сока могут быть признаками относительной засухоустойчивости. Неустойчивыми к засухе следует считать растения завядающие, у которых при недостаточном обеспечении водой резко снижается урожайность и ухудшается качество урожая.

При определении жароустойчивости образцов картофеля по методу Н. А. Хлебниковой (1932) водную вытяжку из растертых листьев картофеля нагревали до начала коагуляции воднорастворимого белка. В опытах Красноштейна температурный порог коагуляции воднорастворимого белка листьев диких видов картофеля колебался от 48 до 63°.

Устойчивыми к перегреву (порог коагуляции белка выше 58°) оказались виды картофеля: *S. bulbocastanum*, *S. maglia*, *S. kurtzianum*, *S. brachycarpum*, *S. catarthrum*, *S. demissum* и некоторые образцы *S. chacoense*. Повышенной устойчивостью к перегреву характеризовались сорта:

Аквила, Аккерзеген, Арран викинг, Барима, Вышеборске, Кеннебек, Либертас, Патронес, Ульстер сьюприм, Фаиди, Хурон, Чиппева, Чероки и др.

Полевая жаростойкость, обусловленная высокой интенсивностью транспирации здоровых растений при достаточной влажности почвы, что имеет место в условиях поливной культуры, отмечена у диких видов *S. molinae*, *S. polyadenium*, *S. microdonum*, некоторых образцов *S. chacoense* и у селекционных сортов:

Авон, Арго, Ари, Вера, Влава, Гессенкроне, Ева, Климакс, Конференс, Лава, Ленино, Липинске вчесне, Магна, Маритта, Ослава, Слика, Татранка, У-ся-янь-юй, Харли, Хоума, Швальбе.

Хокс и Хертинг (1969), исходя из климатических особенностей района распространения некоторых диких видов картофеля в Южной Америке, полагают, что *S. chacoense*, *S. commersonii*, *S. calvescens*, *S. tarijense*, *S. infundibuliforme*, *S. oplocense*, *S. spagazzinii*, *S. kurtzianum*, *S. maglia* могут быть использо-

ваны в качестве исходного материала для селекции на засухоустойчивость. Все эти виды произрастают в весьма засушливых условиях.

По наблюдениям Красноштейна, у пораженных вирусными болезнями растений изменяются показатели оводненности тканей и водного дефицита, концентрации клеточного сока и температурного порога коагуляции белка. Наиболее резко изменяется величина интенсивности транспирации, которая у некоторых пораженных вирусами сортов снижается в 10 раз. Растения с полевой жаростойкостью, обусловленной интенсивной транспирацией, после поражения вирусами теряли ее.

Относительной устойчивостью, с небольшим нарастанием водного дефицита в течение дня характеризовались *S. pinnatisectum*, *S. bulbocastanum*, *S. demissum*, *S. tarijense*, некоторые образцы *S. chacoense*.

В условиях полупустыни Приаралья мало снизили урожайность на фоне ограниченного полива сорта:

Аквила, Аккерзеген, Барима, Катадин, Кошубске, Кеннебек, Ожел, Рекорд, Хурон, Чилпева, Ульстер сьюприм, Ульяновский.

Вирусные болезни имеют значительное распространение и в районах недостаточного увлажнения. При этом вредоносность их особенно усиливается, если растения не приспособлены к местным особенностям климата, в частности, не выдерживают жарких и сухих условий, в которых протекает их выращивание.

Обычно образцы, завезенные в районы недостаточного увлажнения, давали наиболее высокий урожай в первый год посадки их в новых своеобразных условиях. Так, в условиях Приаральской опытной станции ВИР, по данным Красноштейна, средний урожай чилийских форм *S. tuberosum* составлял на растение 1 кг, селекционных сортов — 1,22 кг клубней. Отдельные растения аргентинских образцов *S. andigenum* — к-4055, к-4030 — давали урожай от 1,5 до 2 кг, а перуанских образцов к-3616 и к-3618 — от 1 до 1,5 кг. Максимальная урожайность некоторых чилийских образцов доходила до 2,85 (к-3483) и 1,5—2 кг (к-3285, к-3421, к-3474, к-3514, к-3515).

Из селекционных сортов наиболее высокий урожай клубней дали:

Грин маунтен, Ханза, Нова Гута, Карагандинский, Ястерзев (более 3 кг с 1 куста), Ева, Фламиния, Хессенкроне, Татранка, Дароли (2,5—3 кг), Хурон, Ульстер дале, Ожел, Сиентье, Эпока, Гивонт, Ока, Сусанна, Хоума, Климакс, Рекорд, Мишель, Аура, Клодия, Флисак, Флора, Фрюперле (2—2,5 кг).

Однако почти у всех перечисленных образцов и сортов урожайность в дальнейшем резко снижалась. Выращивание их было целесообразно лишь при ежегодном обновлении посадочного материала. Относительно слабее снижение урожая отмечено у сортов:

Рекорд, Карагандинский, Хессенкроне, Хурон, Арго, Вера, Катадин, Кеннебек, Райка, Ульстер съюприм, У-ся-янь-юй, Чиппева.

Сорта с хорошо выраженной полевой устойчивостью к вирусным болезням можно в условиях Приаралья возделывать без завоза нового посадочного материала 3—4 года. Таковы сорта: Арго, Бета, Вера, Хурон, Катадин, Рекорд, Чиппева и др.

В условиях Приаралья большой ущерб наносит клубням болезнь, условно именуемая «черной кожей». Пораженные клубни гнивают во время хранения. Многие образцы *S. andigenum*, чилийских форм *S. tuberosum*, а также селекционные сорта: Зиглинде, Ирена, Спика, Хурон, Шемрок, Шпац, Эрли джем и другие — не были поражены этим заболеванием. Такими широко распространенными здесь заболеваниями, как парша и ризоктония, не поражались Зиглинде, Мейзе, Спика, Хоум гард и др.

В то время как на поливных участках отмечена массовая деформация клубней, сравнительно небольшое количество деформированных клубней имели некоторые образцы *S. andigenum* — к-3273(из Аргентины), к-3621 (из Перу) и другие, а также образцы чилийских форм *S. tuberosum* — к-3514, к-3515, к-3438, к-3507, к-3510 и др. У селекционных сортов лучшими по этому признаку были:

Авои, Чиппева и Эрлайн (около 5% деформированных клубней), Айриш кобблер, Арран викинг, Апта, Барима, Виктория Паттерсона, Домино, Карагандинский, Липински вчсне, Меерландер, Нова, Оберарнбахер фрюе, Регаль, Сирокус, Спика, Эбро и др. (в среднем менее 15% деформированных клубней).

По А. П. Сергачевой, в условиях Северного Приаралья не было израстания у сортов:

Калитинец, Лайма, Себаго, Секвойя, Триумф Бласса и некоторых сложных гибридов *S. demissum*.

Возрастание количества уродливых клубней наблюдается не только на поливе, но и в неполивных условиях в неблагоприятные годы с резкими колебаниями влажности почвы. Равномерный рост растений при учащенных поливах и высокой температуре присущ сортам жаровыносливым, но влаголюбивым. У сухо- и жаровыносливых сортов равномерность роста не нарушается и при редких поливах. К жаро- и суховыносливым сортам (по Сергачевой) отнесены следующие:

Арран виктори, Эрика, Фрюгольд, Крузадер, Аккерзеген, Корневский и др.

В условиях поливной культуры может быть иногда значительно повышенной крахмалистость клубней. По Красноштейну, из диких видов высокой крахмалистостью (более 20%) в этих условиях отличались многочисленные образцы различных форм *S. chacoense*, *S. pinnatisectum*, *S. tarjense*, *S. kurtzianum*,

S. demissum. Несколько ниже (19—20%) крахмалистость была у *S. bulbocastanum*, *S. yungasense*, *S. polyadenium*. Повышенная (19—21,7%) крахмалистость отмечена также у некоторых образцов *S. andigenum* (к-3099, к-3986, к-4016, к-4046, к-4061, к-4091) и чилийских *S. tuberosum* (к-3386, к-3399, к-3407, к-3411, к-3498, к-3504); в то же время все эти образцы были малоурожайные и мелко клубневые. Наиболее крахмалистыми (18—20%) из селекционных сортов были:

Аше землинг, Бурманя, Домино, Йссельстер, Ирене, Ода, Ремона, Универсал, Эрдманна. К ранним в условиях Приаралья Красноштейн относит сорта Барима, Бета, Димапури, Кабадзарай, Меерландер, Оберарнбахер фрюе, Петровский, Хон-хван и др.

Учитывая различные признаки и поведение растений в течение ряда лет, Красноштейн рекомендует для использования в сельскохозяйственном производстве из ранних (в условиях Приаралья) сорта Ульстер чифтейн и Эйгенхеймер, а из среднеспелых — Хурон, Кеннебек, Чиппева и др.

Некоторые из упомянутых сортов, дающих лучшие результаты при поливной культуре в полупустыне Приаралья, проявили себя более жаро- и засухоустойчивыми и в других условиях.

При испытании в течение нескольких лет на Волгоградской опытной станции ВИР более устойчивыми к засухе оказались сорта: Кеннебек, Секвойя, Себаго, Чиппева, Эрлайн, Сирокус, Фита, Гемма. В условиях Средней Азии, по данным Л. А. Макаровой, к жароустойчивым сортам можно отнести: Богарный, Ульяновский, Петровский, Звеньева, Михневский и др. Ценные сорта для южных районов страны были созданы Карагандинской областной сельскохозяйственной опытной станцией на основе использования форм *S. andigenum*: Карагандинский, Долинский и Рекорд.

Учитывая значение, которое приобретает в настоящее время развитие орошаемого земледелия, необходимо в ближайшие годы форсировать изучение картофеля в районах недостаточного увлажнения при поливной культуре. Уже имеющиеся материалы позволяют полагать перспективными работы в направлении создания сортов, наиболее приспособленных к этим специфическим условиям выращивания.

ВЫНОСЛИВОСТЬ СОРТОВ К НЕДОСТАТКУ ОТДЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ

Различные сорта по-разному реагируют на недостаток в почве тех или иных элементов питания растений. В некоторых случаях отмечаются задержка роста, хлорозы, некрозы и деформация листьев, некрозы клубней. При этом иногда по внешнему проявлению эти симптомы сходны с вызываемыми вирусными болезнями, и отличить их от последних можно лишь с помощью специальных анализов.

Весьма часто распространена так называемая ржавость клубней, также известная под неправильным названием «железистая пятнистость». Согласно исследованиям В. Г. Рейфмана (1958), заболевание вызывается дефицитом фосфорного питания. Существуют также и другие мнения о причинах, вызывающих заболевание. Некоторые исследователи не исключают вирусной природы его. Возможно, ржавость клубней вызывается разными причинами.

Ржавость клубней распространена почти повсеместно. Особенно сильно она проявляется в сухие годы на легких почвах. При выращивании одних и тех же сортов на одном и том же географическом пункте, но в разные годы ржавость клубней то проявляется в сильной степени, то полностью отсутствует. Это говорит не в пользу вирусной природы данного заболевания.

А. В. Власова изучала на Дальневосточной опытной станции ВИР по поражаемости ржавостью большую коллекцию картофеля. Все сорта были объединены ею в группы по интенсивности поражения в баллах (I—IV) и по числу пораженных клубней в процентах. В группе с наименьшим процентом (1—19) пораженных клубней и с баллом I по интенсивности их поражения оказались сорта: Альтгольд, Богарный, Вирулане, Глюкауф, Грета, Император, Колумбус, Линда, Октябренок, Петровский, Юбилейный, Полорагис, Ранняя роза; баллом II, но в той же группе по количеству пораженных клубней были оценены сорта: Акебия, Вайсес рёссль, Воронежский, Герулия, Др. Ю. Аамисепп, Зейдлиц, Ирис, Калитинец, Туно, Флемингштерке, Цепа, Челлини.

Поскольку ржавость клубней иногда резко ухудшает качество клубней, делая их в случае сильного поражения практически непригодными для употребления в пищу, на очереди более широкое изучение степени устойчивости к ней максимального разнообразия видов и сортов картофеля.

ВЫВЕДЕНИЕ РАННИХ И ДВУУРОЖАЙНЫХ СОРТОВ КАРТОФЕЛЯ

ПУТИ СЕЛЕКЦИИ РАННИХ СОРТОВ

Скороспелые сорта картофеля, как правило, могут быть получены лишь с участием ранних и среднеранних родительских сортов. Некоторые селекционеры в селекции на скороспелость использовали специализированные производители. Так, например, Кранц (Krantz) в США добился хороших результатов, инцухтируя сорта и скрещивая инцухтированное потомство. Им создан скороспелый сорт Варба, с успехом выращивавшийся не только в США, но и в некоторых других странах, в том числе в СССР, в частности на Крайнем Севере. Стерильность сорта и плохая энергия цветения затрудняют его использование в селекционной работе. Это побудило Кранца к созданию клонов—производителей с высокой фертильностью.

Наряду с созданием специализированных ранних производителей необходимо в практике селекционной работы использовать также имеющиеся в мировом ассортименте ранние сорта.

Недостаток сорта Варба (возможно, являющийся результатом инцухта) — стерильность пыльцы и опадение цветков — свойствен и ряду других ранних сортов, что ограничивает их использование в селекции лишь в качестве материнских растений.

С участием некоторых сортов со стерильной пыльцой получены ранние и среднеранние сорта. Так, сорт Эрстлинг является родоначальником сортов: Аврора, Барима, Дорэ, Саския, Фрюперле и других; Арран пилот — мать французского раннего сорта Мирель; Ранняя роза — родоначальник ряда сортов, в том числе советских — Роза Полесья, Шунтукский двуурожайный, Передовик, Седов, Северянин, Детскосельский, Сумской и др.

На основании работ различных исследователей исходным материалом при выведении раннеспелых сортов картофеля могут служить разнообразные ранние и среднеранние сорта.

К ним относятся*: Аврора¹, Агнес¹, Агра¹, Агрономический¹, Ада³, Акселия¹, Аллерфрюесте гелбе², Амарил¹, Амелио¹, Амзель¹, Антарес¹.

* Пригоден в качестве опылителя: 1 — ракоустойчив, 2 — не устойчив к раку; пригоден в качестве материнского растения: 3 — устойчив к раку; 4 — не устойчив к раку.

Арго³, Антинема¹, Арран крест³, Арран пилот³, Арран скаут³, Асока³, Аурига³, Баллидун¹, Белорусский ранний³, Вальдор³, Варба⁴, Вера¹, Вермонт¹, Веселовец², Весна¹, Влтава³, Воронежский⁴, Глюкстильц³, Грата¹, Дезире¹, Деша¹, Детскосельский³, Дорита³, Дун кестл³, Дун эрли и его сеянцы¹, Ева¹, Жоржа¹, Зоммеркроне¹, Игарский¹, Имандра¹, Иыгева валге³, Калитинец², Карла¹, Киттинг (Дэнбар йоман)⁴, Кливия³, Кобблер¹, Комсомолец³, Кранца сеянцы², Крейгс аллианс³, Курьер³, Лех¹, Липпинске вчсене¹, Лори¹, Луна¹, Любимец³, Майка¹, Маргит³, Марктредвитцер фрюе¹, Марс¹, Мезаба³, Миттельфрюе¹, Михневский¹, Мичеле³, Московский¹, Норкота¹, Оберарнбахер фрюе¹, Октябренок¹, Ожел³, Пензенская скороспелка³, Первиоснек¹, Петровский³, Приекульский ранний¹, Примула¹, Пушкинский¹, Ранняя роза⁴, Ред Варба⁴, Рейнхарт³, Розафолия¹, Сажавя¹, Сибиряк¹, Снежинка³, Сполдинг роз³, Талиа рагис³, Тамисто Айкайнен², Таня³, Триумф чешский³, Ударник¹, Ульстер дале¹, Ульстер чфштейн², Ульстер эмблем³, Фельдеслон³, Фита¹, Фрюмелле¹, Фрюперле¹, Харбингер³, Хайг¹, Харьковский ранний², Хера¹, Хибинский ранний¹, Хильда, Шошони¹, Эмпайр стэт¹, Эпикур⁴, Эпока¹, Эпрон², Эрлайн², Эрли Огайо⁴, Эрштеданк¹, Эрстлинг (Дюк оф йорк)⁴, Юбилей¹, Яакко³.

Для выведения ранних сортов наиболее результативным является скрещивание 2-х ранних производителей. По суммированным данным, при внутривидовой гибридизации скрещивание 2-х ранних сортов в зависимости от особенностей компонентов дает от 40 до 80% ранних гибридов. В скрещиваниях ранних сортов со среднеранними количество раннеспелого потомства обычно не превышает 40%, а в скрещиваниях с более поздними — 20%.

От скрещивания 2-х ранних сортов выведены сорта: Аврора (Эрстлинг × Приекульский ранний), Комтесса (Примула × Фрюмелле), Мурманский (Эпикур × (Эпикур × Кобблер)), а от скрещивания среднеранних родителей — Хибинский ранний (Имандра × Эмпайр стэт) и др.

Необходим подбор таких сортов, которые хорошо передают гибриднему потомству наряду со скороспелостью другие ценные качества и не привносят в гибридную комбинацию нежелательных признаков. Поэтому следует стремиться к использованию по возможности сортов, сочетающих раннеспелость с устойчивостью к раку и относительно менее поражаемых различными гнилями. Немаловажное значение имеет окраска мякоти. Так, учитывая вкусы потребителей, почти на всей территории СССР предпочтительны сорта-производители с белой мякотью клубней. Такие желтомясые ранние сорта, как Эрстлинг, Юли, Фрюмелле и многие другие, широко используемые на Западе, у нас менее пригодны в качестве компонентов для скрещивания.

Весьма важной задачей является оценка всех созданных до настоящего времени и вновь выводимых ранних и среднеранних сортов по скороспелости их потомства как от самоопыления, так и от скрещиваний. Это позволит выделить наиболее перспективных производителей.

При скрещивании, в частности с дикими видами, включение в гибридную комбинацию ранних или среднеранних производителей может содействовать получению достаточно урожайных и непозднеспелых гибридов. Использование в качестве компонен-

тов только позднеспелых сортов *S. tuberosum* малоперспективно. Ранние и среднеранние компоненты необходимы также и при гибридизации с разнообразными формами культурного южноамериканского вида *S. andigenum*.

Так, например, на Полярной опытной станции ВИР И. А. и М. Н. Веселовскими были выведены сорта Имандра (Юбель \times *S. andigenum* v. *colombianum* f. *tosatum*), Сестра Имандры (той же комбинации), Игарский и Хренниковский (от скрещивания Эпикур \times *S. andigenum* v. *longibaccatum*).

В селекционной работе на Крайнем Севере наиболее ценным оказался метод получения бэккроссов при скрещивании раннего или среднераннего сорта *S. tuberosum* с F_1 *S. andigenum \times ранний или среднеранний сорт *S. tuberosum* (или с F_1 *S. tuberosum* \times *S. andigenum*). И. А. и М. Н. Веселовские получили таким образом ряд урожайных и скороспелых сортов.*

В последующей селекционной работе на Полярной опытной станции, проведенной М. А. Вавиловой и другими, был широко использован сорт Имандра. В частности, с его участием был выведен и районирован в 1967 г. ранний и весьма урожайный в северных условиях сорт Хибинский ранний (Имандра \times Эмпайр стэт). Этот сорт в свою очередь широко вовлечен в дальнейшую гибридизацию при использовании его в качестве и материнского и отцовского растений. Он оказался весьма хорошим опылителем.

По данным Полярной опытной станции наиболее перспективны гибридные комбинации: Снежинка 3 \times Приекульский ранний; (Имандра \times Штеркерагис) \times Приекульский ранний; (Вермонт \times Имандра) \times Хибинский ранний; Имандра \times Хибинский ранний и др. В этих семьях выщепляется большое количество гибридов раннеспелых и среднеранних, урожайных, с компактным и выравненным гнездом, с хорошей формой клубня.

Значительное количество раннеспелых гибридов было также в комбинациях: Вермонт \times 6-28/536 (Имандра \times Приекульский ранний); Пилот \times 6-28/536; Пилот \times Хибинский ранний; Хибинский ранний \times 6-28/536; Эпикур \times Хибинский ранний; Снежинка 3 \times Хибинский ранний; Северный \times Приекульский ранний; Северный \times Хибинский ранний; Повировец \times Хибинский ранний; Заполярный \times Хибинский ранний и др.

В последние годы на Полярной опытной станции выделен ряд гибридов, которые по итогам их испытания как на самой станции, так и на опытных полях других учреждений получили весьма положительную оценку.

Таковы, например, следующие гибриды*.

48/564 — Фантазия (Имандра \times Катадин). По урожайности превышает, иногда значительно, стандартные сорта. По скороспелости не уступает сорту

* М. А. Вавилова. Научно-исследовательская работа по картофелю на Полярной опытной станции ВИР за 1960—1966 гг. Рукопись.

Имандра. Крахмалистость в условиях Хибин у него ниже, чем у сортов Имандра и Мурманский, а в Московской области примерно такая же, как у сорта Лорх. Испытывается в 16 областях.

5/5942 — Белоснежка (Фанфара × 6-28/536). По среднему урожаю за пять лет превосшел районированные сорта на 17—33%. По скороспелости близок к сорту Имандра. Испытывается в 16 областях.

51/571 — Заполярный (Имандра × Хибинский ранний). В среднем за 7 лет испытаний в питомниках на станции превышал по урожайности стандартный сорт на 25%. По скороспелости несколько уступал сорту Хибинский ранний, но превосходил его крахмалистостью на 1,4%. Испытывается на сортоучастках в 8 областях.

28/5514 — Имандра × (Штеркерагис × Прикульский ранний). По урожаю превышал стандартный сорт в среднем на 28%. По скороспелости и содержанию крахмала в клубнях сходен с сортом Имандра, но менее его поражается ооспорозом.

Выведение ранних сортов должно идти на фоне специализированной агротехники, одним из существенных элементов которой является загущенная посадка (не менее 60 тыс. растений на 1 га). При массовой селекционной работе весьма важно уже на ранних этапах ориентироваться в скороспелости многочисленных сеянцев и отбраковывать заведомо позднеспелые формы. Различные косвенные методы определения скороспелости не достоверны. До известной степени можно использовать метод Энгеля и Мёллера (1959), учитывающий наличие столонов и клубней у молодых растений (рассады) сеянцев. Точное представление о скороспелости дают пробные копки и сравнение со стандартами, в частности наиболее раннеспелыми. Раннее начало клубнеобразования и быстрое накопление урожая товарных клубней свидетельствуют о скороспелости сорта.

Чтобы избежать пикировки сеянцев из посевных ящиков в рассадники, задерживающей развитие растений, возможен также при проведении массовой селекционной работы посев семян непосредственно в рассадники, откуда затем рассаду высаживают в поле. В этом случае семена следует высевать несколько реже, чем обычно.

Заслуживает большого внимания способ, применяемый некоторыми голландскими селекционерами, — посев гранулированных семян картофеля непосредственно в грунт в полевых условиях (на глубину 1 см).

Чтобы избежать повреждения молодых корней при пересадке растений, иногда семена непосредственно высевают в горшки или стаканчики, которые на деревянной болванке свертывают из бумаги. Стаканчики ставят в парники или рассадники до высадки в поле. Высаживают рассаду вместе со стаканчиком. В стаканчиках из прозрачного целлофана можно видеть образовавшиеся клубни и лучше отбирать сеянцы.

В настоящее время селекционеры многих стран избегают выращивания сеянцев в поле. Признается более целесообразным культивировать их в цветочных горшках, устанавливаемых затем в теплицы или рассадники. Причем в некоторых случаях,

как например в институте в Гросс-Люзевице (ГДР), таким способом за сезон выращивают до 0,5 млн. семян. Растения в горшках возможно группировать по состоянию ботвы, выделяя такие, у которых ранее начинается пожелтение, а затем отмирание ботвы.

ВЫВЕДЕНИЕ ДВУУРОЖАЙНЫХ СОРТОВ

В ряде южных районов страны, в том числе в Среднеазиатских республиках, в Крыму, в некоторых районах Кавказа и других, возможна двуурожайная культура картофеля. При этом клубни, выращенные от ранней весенней посадки, сразу же высаживают после их уборки в начале или середине лета с тем, чтобы осенью собрать второй урожай.

Такой способ культуры позволяет получать 2 урожая за сезон, в сумме дающих большее количество продукции. При этом вегетация картофеля и особенно клубнеобразование не захватывают самого жаркого периода лета, что благоприятно сказывается на качестве урожая. Кроме того, двуурожайная культура дает возможность избежать чреватого большими трудностям хранения картофеля до летней посадки, имеющей в некоторых южных районах существенное семеноводческое значение.

Для того чтобы добиться прорастания свежееубранных клубней, применяют различные приемы искусственного прерывания периода их покоя, в частности с помощью различных стимуляторов -- тиомочевины, риндита, гиббереллина и др. Судя по имеющимся данным, особо хорошее действие оказывает обработка тиомочевиной и еще лучше -- совместно с гиббереллином.

Не все существующие сорта одинаково положительно реагируют на воздействие стимуляторами. Поэтому для успеха дела необходим подбор соответствующих сортов. К их числу относятся, например, сорта Царнижавский, Одесский 24, Роза Полесья, Ульяновский, Корневский и др.

Известные методы искусственного прерывания периода покоя клубней довольно сложны и громоздки. Проведение их нередко затруднительно для хозяйства. Поэтому большое значение должно иметь выведение специализированных сортов, у которых свежееубранные клубни способны прорасти без искусственного прерывания их периода покоя. Высокая всхожесть свежееубранных клубней должна быть обеспечена достаточным увлажнением почвы в период от посадки до всходов. Это может быть достигнуто в зоне двуурожайной культуры картофеля, в основном совпадающей с зоной поливной культуры.

Выведение сортов без периода покоя клубней является реальной задачей, поскольку среди культурных, преимущественно диплоидных видов Центральной и Южной Америки, имеется соответствующий исходный материал. Индейцы издавна применяют для получения двух-трех урожаев в год виды картофеля без

периода покоя клубней. К северу от экватора используют диплоидный вид *S. tubinii* с его формами *boyacense*, *kesselbrenneri* и другими, к югу от экватора—диплоидный вид *S. phureja* или триплоидный *S. chaucha*. У себя на родине эти виды обычно уступают по урожайности культивируемым в одноурожайной культуре формам *S. andigenum*. За пределами своего очень ограниченного ареала они при испытании в различных странах Европы и США дают значительно меньший урожай, чем обычные сорта *S. tuberosum*. Однако в некоторых высокогорных районах, например на Памире, отдельные образцы *S. tubinii* давали сравнительно высокие урожаи.

С участием разнообразных форм видов без периода покоя клубней получено от скрещиваний с *S. tuberosum* значительное количество гибридов. Многие из них уже в первом поколении отличались урожайностью, хорошими вкусовыми качествами и отсутствием периода покоя клубней. Обычно гибриды хорошо наследуют интенсивно желтую окраску мякоти, свойственную, например, таким формам, как *boyacense* и *kesselbrenneri*. Однако могут быть выделены также и гибриды с белой мякотью клубней.

Исходные виды чаще характеризуются сравнительно большим количеством клубней в гнезде, которое у отдельных образцов *S. tubinii* было, по нашим данным, свыше 100, но значительно меньшего размера, чем у сортов *S. tuberosum*.

Форма клубней варьирует у разных образцов. У *S. tubinii* и *f. boyacense* клубни округлые, с глазками мелкими или, как у некоторых образцов, преимущественно *f. boyacense*, среднеглубокими. У *f. kesselbrenneri* и *S. phureja* клубни обычно удлиненные. Эти признаки исходных сортов хорошо передаются гибридному потомству. Поэтому чтобы получить у последнего надлежащее сочетание признаков, необходимо большое внимание уделить подбору компонентов из *S. tuberosum*, характеризующихся клубнями крупными, круглыми, мелкоглазовыми, с белой мякотью.

Все примитивные культурные виды сильно поражаются фитофторозом. Во многих районах двуурожайной культуры это не имеет большого значения вследствие отсутствия здесь этого заболевания. Однако в ряде районов растения от летней посадки сильно поражаются фитофторозом. Это вызывает необходимость подбора для скрещиваний с примитивными культурными видами фитофтороустойчивых сортов картофеля.

Необходимо считаться с некоторыми особенностями гибридизации диплоидных видов картофеля с тетраплоидными *S. tuberosum*. Помимо теоретически ожидаемого триплоидного и, следовательно, стерильного потомства, среди гибридов имеются фертильные тетраплоидные растения (гемиюлодиплоиды), образующие ягоды (см. главу IX). Они встречаются как в прямых, так и обратных скрещиваниях. Влияние диплоидного растения в

случае возникновения гемеиолодиплоидов возрастает, так как они образуются за счет нередуцированной гаметы диплоидного компонента. Тетраплоидов в такого рода скрещиваниях обычно получается даже больше, чем триплоидов. Фертильность гемеиолодиплоидов облегчает проведение последующей селекционной работы.

Скрещивание диплоидных культурных видов с тетраплоидным *S. tuberosum* затруднено, но вполне осуществимо, хотя при этом обычны малый процент ягодообразования и небольшое количество семян в ягоде. Скрещивание удавалось легче, когда диплоидный вид был использован в качестве отцовского растения.

В разное время различными научно-исследовательскими учреждениями нашей страны выведено значительное количество двуурожайных гибридов. Полярная опытная станция ВИР вывела сорта: Хибинская скороспелка (4/29 Брита \times *S. boyacense*), Хибинский двуурожайный (19/51 Альбабона \times *f. boyacense*), Хибини № 3. В Пушкинских лабораториях ВИР Г. М. Коваленко вывел сорт Шунтукский двуурожайный — гибрид Ранняя роза \times \times *f. сапаренсе* — и ряд других. Перспективные двуурожайные гибриды получил Н. Г. Дударь в Крымском сельскохозяйственном институте. С двуурожайными гибридами проводится А. Ф. Крючковой в настоящее время работа на Среднеазиатской опытной станции ВИР. По ее данным, особого внимания заслуживают некоторые гибриды, выделенные из семьи 835 — [(Эрлайн \times *S. rubinii f. boyacense*) \times Катадин] \times Зейдлиц, а также гибриды от скрещиваний: Кондея, Вулкан, Косима, Капелла, Веселовский 2-4, Белорусский \times *S. phureja* и др.

Весьма интересные данные получил аспирант ВИР Д. А. Гасанов при испытании гибридов Г. М. Коваленко в Азербайджанской ССР. В своеобразных условиях района испытаний с продолжительным периодом вегетации (250—270 дней) многие гибриды оказались пригодными для двуурожайной культуры. В их числе: П-189 — Кранца сеянец \times (*f. boyacense* \times Приекульский ранний); П-147 — Эпрон \times *f. boyacense*; П-195 — Стахановский \times *f. kesselbrenneri*; П-216 — Лорх двуурожайный \times (*f. boyacense* \times Штеркерагис); П-257 — Гольден вондер \times (Респонс \times *f. kesselbrenneri*) \times Кунгла; П-264 — Перкун \times (Фрюмелле \times *f. сапаренсе*) \times Штеркерагис и др.

Летнюю посадку этих гибридов осуществляли свежееубранными целыми клубнями и их половинками, для чего клубни разрезали в продольном направлении в день посадки. В первом случае всходы появлялись в среднем лишь через 56, а во втором — через 40—45 дней после посадки. Такой продолжительный период между посадкой и всходами оказался вполне допустимым для данных условий.

Обработка тиомочевиной (0,5—1%-ным раствором) сокращала этот период в среднем до 35 дней.

Посадка половинками значительно увеличивала количество всхожих клубней, которое у стандартных сортов Лорх и Корневский составляло в среднем за 3 года соответственно 44 и 57%, а у отдельных двуурожайных гибридов достигало 81—83%. Урожай от летней посадки стандартных сортов был равен 51 и 59 ц с 1 га, а у некоторых гибридов доходил до 104—122 ц с 1 га. Общий урожай за оба срока посадки (весенний и летний) в среднем за 3 года составлял у стандартов 210 и 258 ц, а у лучших гибридов достигал 408 и 426 ц с 1 га.

Большой интерес для двуурожайной культуры представляет среди испытанного материала гибрид ВИР, в происхождении которого не участвовали виды без периода покоя клубней: П-288 — В₂ {Дун перл × [(F₂ S. demissum × Глорноза) × Катадин]} × Эрлайн. При летней посадке половинками клубней его всхожесть составляла 81%, а урожай 122 ц с 1 га, а суммарная урожайность за 2 срока посадки — 426 ц с 1 га. Этот гибрид в настоящее время размножается под названием Кусарчайский двуурожайный. Ценность его возрастает в связи с тем, что в отличие от других гибридов он при летней посадке не поражается фитофторозом. Это обуславливается наличием в его родословной фитофтороустойчивого вида S. demissum.

Имеющиеся материалы с несомненностью свидетельствуют о перспективности двуурожайной культуры картофеля в отдельных зонах страны. При этом использование соответствующих исходных видов облегчает создание сортов, наиболее пригодных для получения двух урожаев картофеля, при этом без специальной обработки стимуляторами.

В то же время в отдельных случаях возможно выделение для двуурожайной культуры гибридов, выведенных без участия видов, характеризующихся отсутствием периода покоя клубней.

СЕЛЕКЦИЯ ПО ХИМИЧЕСКОМУ СОСТАВУ КЛУБНЕЙ КАРТОФЕЛЯ

В прежней селекции картофеля основным требованием было выведение сортов с содержанием крахмала не менее 12%. При этом содержание соланина должно быть такое, чтобы не ухудшался вкус, который определяют органолептически. Окраска мякоти клубней определяется спросом потребителя. Желтая мякоть требуется в Прибалтийских республиках и в странах Западной Европы. В большей части СССР, Англии и США предпочитают беломясый картофель, хотя желтомясые сорта, богатые провитамином А, более ценны для питания. Никаких количественных показателей по провитамину А в клубнях в селекции не предъявляется, как и в отношении витамина С, хотя именно картофель является богатым и дешевым источником его.

Потемнение мякоти, связанное с биохимическими особенностями клубней, ухудшает внешний вид картофеля при его приготовлении в пищу и при изготовлении промышленных пищевых продуктов и поэтому нежелательно при указанных видах использования картофеля.

Определенных требований к содержанию белка в клубнях до недавних пор не предъявлялось. В настоящее время селекция картофеля с повышенным содержанием белка зародилась в СССР и в некоторых зарубежных странах.

Новое направление в селекции картофеля появилось в последнее десятилетие в связи с увеличением переработки картофеля на фабричные консервные изделия: картофельные хлопья, чипсы, крекеры и ряд других. Для этой цели требуются сорта с низким содержанием редуцирующих сахаров.

Повышение крахмалистости. Крахмалистость клубней картофеля, вычисленная по удельному их весу, у обширной коллекции нескольких сот сортов при выращивании под Ленинградом имеет амплитуду от 11 до 28%. Средняя крахмалистость всей коллекции изменялась от 12 до 14,5%. Самая высокая средняя крахмалистость клубней была в 1969 г.

Наибольшее число сортов, около 50%, имело крахмалистость от 12 до 15%. Максимальная крахмалистость выше 22—24% была у немногих сортов, составляющих единичные проценты

сортов коллекции. Крахмалистость до 28% была у новых сортов: Эрдкрафт, Фекула. Старые крахмалистые сорта типа Вольтман, Остботе, Парнассия не достигали столь высокой крахмалистости.

Часто сбор крахмала с единицы площади существующих в настоящее время «крахмалистых» сортов определяется их высокой урожайностью, но при средней крахмалистости клубней. Сорта, которые бы при большом урожае давали и высокую крахмалистость клубней (выше 20%), в мировом сорimente мало, но их может быть и больше. Ее возможно достигнуть не только для сортов относительно более поздних сроков созревания, но и для сортов сравнительно раннеспелых. Большинство современных ранних сортов имеют крахмалистость клубней 12—14%. Анализ разнообразных гибридных комбинаций, проведенных нами, а в ГДР Мёллером, свидетельствует о возможности значительного повышения крахмалистости и у ранних сортов. При этом необходим правильный подбор для скрещивания компонентов, хорошо передающих крахмалистость гибридному потомству.

Выявлены сорта, могущие служить производителями для селекции на повышение содержания крахмала в клубнях. Из существующих селекционных сортов наибольшая крахмалистость та же свойственна сортам картофеля ГДР и ФРГ, где в этом направлении была проведена большая селекционная работа. Известны сорта с повышенной крахмалистостью:

Амиго, Амила, Баку, Бизон, Боденкрафт, Вертифолия, Вольтман, Гольдштерке, Дареза, Зоммерштерке (ранний), Капелла, Калори, Карнеа, Кастор, Лео, Либертас, Мариже, Маритта, Мензор, Мульта, Нова, Ода, Остботе, Пантер, Парнассия, Поллокс, Проминент, Разваристый, Робиния, Робуста, Сатурна, Сусанна, Тассо, Тигр, Уртика, Фабриция, Фальке, Фанал, Фекула, Фридолин, Фрила, Хеллена, Херкула, Хохпроцентиге, Швальбе, Шлезен, Штеркерагис, Штеркерейхе I, Эрдкрафт и др. Из этих сортов в СССР наиболее широкое распространение получили Остботе и Парнассия.

При межсортных скрещиваниях высококрахмалистых сортов в потомстве получены формы с крахмалистостью до 24—26%, а иногда до 28%. Таковы, например, по данным Б. П. Назаренко, комбинации Робуста×Октябренок, Аквила×Штеркерагис и др. Хорошими производителями высококрахмалистых форм являются сорта Эрдкрафт, Хохпроцентиге и др. В зависимости от компонентов в скрещивании амплитуда изменчивости по крахмалистости в различных комбинациях может быть весьма значительной. По данным Мёллера (1965), в комбинации Олимпия×Меркур колебания крахмалистости составляют 11—16%, а в комбинациях Герлинде×Хохпроцентиге — 11—25%, Фальке×Хохпроцентиге — 18—28%. Использование сорта Хохпроцентиге, даже в скрещиваниях с малокрахмалистыми компонентами, неизменно значительно повышает процент высококрахмалистых семян в комбинации. Это отчетливо проявляется и при

выведении более раннеспелых форм, в частности, в комбинации Саския \times Хохпроцентиге.

Börger, Köhler и Sengbusch (1954) также отмечают, что скрещивания с сортом Хохпроцентиге давали значительную часть высококрахмалистого потомства по сравнению с другими комбинациями. По их мнению, данный сорт передает повышенную крахмалистость доминантно и по этому признаку высокогомозиготен. У гибридов Фрам \times Флава встречаются некоторые сеянцы с очень высоким содержанием крахмала, возникновение которых может быть объяснено комбинацией рецессивных генов (Хунниус, 1969).

В то время как сорт Хохпроцентиге и особенно его рано созревающее потомство являются хорошими партнерами для скрещивания, многие другие известные сорта не столь хорошо передают по наследству присущее им высокое содержание крахмала.

Некоторые высококрахмалистые производители, как например сорт Хохпроцентиге, дают в то же время потомство, сильно подверженное вирусным болезням. Поэтому Мёллер (1965) советует подбирать к партнеру с высокой крахмалистостью (выше 20%) компонент среднекрахмалистый (желательно с содержанием крахмала 17—18%), но обязательно с повышенной устойчивостью к вирусам.

Крахмалистость клубней картофеля имеет полигенную обусловленность (R. Schick, A. Hopfe, 1962). При этом, по-видимому, преобладает доминантное наследование. Некоторые исследователи (Börger, Köhler, Sengbusch — по Хунниусу, 1969) полагают, что в наследовании крахмалистости, во всяком случае у некоторых сортов, известную роль играют также рецессивные гены.

Полигенная обусловленность и преобладание доминантного наследования дают основание тому, что содержание крахмала может быть повышено путем трансгрессии при использовании в скрещивании соответствующих родителей.

В опытах Акелея и Стивенсона (Akeley и Stevenson, 1944) потомство от самоопыления имело в среднем более низкую крахмалистость, чем исходные формы. При скрещивании 2-х лучших по крахмалистости родителей 28% сеянцев характеризовались одинаковой или более высокой крахмалистостью по сравнению с исходными формами. В одной комбинации с участием высококрахмалистого и низкокрахмалистого родителя 34% сеянцев имели крахмалистость, равную или большую, чем среднее содержание крахмала обоих родителей; лишь 1% был с одинаковой и более высокой крахмалистостью, чем лучший по этому признаку родитель. Однако 53% сеянцев характеризовались столь же плохой или еще худшей крахмалистостью, чем низкокрахмалистый партнер.

Анализ многочисленных комбинаций скрещиваний показывает, что в общем использование более крахмалистых родителей

повышало среднюю крахмалистость семьи. При этом некоторые гибриды были с более высокой крахмалистостью, чем исходные формы.

П. И. Альсмик (1963, 1966, 1968) в своей успешной работе по выведению высококрахмалистых сортов широко использует метод накапливающих скрещиваний. Из его данных также следует, что наибольшее количество семян с повышенной крахмалистостью может быть получено при скрещивании между собой высококрахмалистых компонентов.

Несмотря на наличие в настоящее время ряда высококрахмалистых сортов, возможности создания более крахмалистых форм не исчерпаны. Чтобы подобрать наиболее перспективные компоненты, нужна систематическая и всесторонняя их оценка. Прежде всего следует оценить сорта-производители по их потомству от самоопыления. Это даст возможность отобрать из них те, которые имеют в потомстве наибольшее количество высококрахмалистых семян. Такие формы следует вовлечь в скрещивания для установления партнеров с хорошей комбинационной способностью.

Мёллер (Möller, 1965) склонен полагать, что анализом потомства от самоопыления можно пренебречь, а непосредственно перейти к оценке комбинационной способности партнеров путем их скрещивания между собой и анализа гибридного потомства. Однако мы считаем, что предварительный анализ наиболее крахмалистых сортов по поведению потомства от самоопыления весьма полезен для вовлечения их в скрещивания и отбора затем лучших компонентов с учетом комбинационной способности родителей. В потомстве от самоопыления целесообразно в ряде поколений отбирать наиболее крахмалистые формы, добываясь по возможности большей однородности по повышенному содержанию крахмала. Именно такие, относительно гомозиготные по крахмалистости формы целесообразно вовлекать в гибридизацию.

Для анализа комбинационной способности Мёллер проводил многочисленные тест-скрещивания. Для того чтобы установить частоту встречаемости желательных признаков в семье, Мёллер испытывал от каждой комбинации 100—200 семян. Если наследственные особенности одного из партнеров хорошо известны, при скрещивании с ним можно установить наследственные особенности второго родителя.

Для предварительной ориентировки в крахмалистости гибридной семьи семян мы в течение ряда лет определяли крахмалистость в солевых растворах, беря для этой цели по 2—3 средней величины клубня от каждого куста. Можно также брать в поле по одному средней величины клубню от каждого куста, укладывая их в одну для всей семьи тару. В целом эта смесь представляет все растения каждой комбинации. Колебания в крахмалистости различных клубней одного куста при этом

не принимаются во внимание. Каждая комбинация может быть проанализирована по количеству растений, относимых к тому или иному классу крахмалистости (классы, например, с разницей в 2% крахмала). Примерно такая же схема была принята в работах Мёллера*. Он пришел к заключению, что клон МРУ44. 685/1 и сорт Хохпроцентиге являются высокоценными партнерами для скрещиваний в целях повышения крахмалистости, в то время как сорта Герлинде, Ора, Балтик и Пантер не столь хорошо передают по наследству свою высокую крахмалистость.

Хунниус (1969) для характеристики комбинаций по крахмалистости также разбивал сеянцы, выращенные в поле, по классам: до 12, 12—14% и т. д., последний класс — выше 22%.

Высокую крахмалистость необходимо сочетать с комплексом других признаков: урожайностью, надлежащей величиной клубней, более ранним созреванием, устойчивостью к вирусам, грибным и бактериальным заболеваниям.

В то же время многие исследователи, в том числе П. И. Альс-мик (1968), отмечают, что наиболее высокая крахмалистость чаще сопровождается уменьшением урожая и размера клубней. Однако такая отрицательная корреляция встречается не во всех случаях, как мы можем судить по своим и другим экспериментаторов опытам (Börger, Köhler, Sengbusch, 1954). Согласно Мёллеру (1965), увеличение сбора крахмала может быть достигнуто у картофеля ранних групп по времени созревания путем повышения содержания крахмала при почти неизменяющихся урожаях клубней.

Задина (Zadina, 1966) полагает, что отрицательная корреляция между урожайностью и крахмалистостью может быть преодолена путем скрещивания высококрахмалистых сортов с урожайными. Свежинский (Swiezypsky, 1965) отбирал в семьях сеянцев для дальнейшего выращивания растения, сочетающие повышенную крахмалистость с более крупными клубнями.

Для большего успеха целесообразно выделять формы, хорошо передающие по наследству высокую крахмалистость, и скрещивать их с крупноклубневыми формами, также хорошо передающими этот признак потомству.

Другая сложная проблема — сочетание повышенной крахмалистости с более ранним созреванием — также может быть решена, так как нет корреляции между высокой крахмалистостью и позднеспелостью. К этому же выводу приходит и Maris (1962). Мёллер (1965) считает возможным выведение ранних кормовых сортов картофеля, содержащих 20—21% крахмала и

* В наших исследованиях семьи, представленные одним клубнем каждого растения, анализировали также по форме клубня, его окраске, глубине глазков, окраске мякоти, а после определения крахмалистости — по устойчивости к фитофторе при искусственном заражении частиц каждого клубня.

дающих такой же сбор крахмала, как например сорт Форан. При селекции и в этом направлении сорт Хохпроцентиге оказался наилучшим производителем.

Хотя между крахмалистостью семян и его клубневой репродукции могут быть известные различия, все же выделение комбинаций, дающих наиболее высокую крахмалистость, вполне возможно и достоверно на основании анализа с помощью солевых растворов содержания крахмала у всех семян каждой семьи.

Возможности селекции на повышение содержания крахмала в клубнях значительно расширяются на основе межвидовой гибридизации.

Высококрахмалистые гибриды могут быть получены при вовлечении в гибридизацию многих видов серий *Glabrescentia*, *Demissa*, *Longipedicellata*, *Transaequatorialia*, *Tuberosa*, *Andigena* и других, отличающихся повышенной крахмалистостью клубней, например в условиях Ленинградской области — до 20, а иногда до 25—26%. Некоторые наши межвидовые гибриды в этих условиях отличались весьма высоким содержанием крахмала в клубнях. Так, например, в семье (*S. chacoense* f. *subtilius* × *S. tuberosum*) × *S. demissum* отдельные гибриды имели крахмалистость до 27,4%; в семьях бэккроссов *S. chacoense* f. *schickii* — до 27%; бэккроссов *S. chacoense* f. *gibberulosum* — 29%; повторных бэккроссов — до 30,2%; бэккроссов *S. chacoense* f. *sal-tense* — до 30,2%.

Высококрахмалистый сорт Олев (гибрид *S. demissum*) явился родоначальником других высококрахмалистых сортов, иногда также и с повышенным содержанием белка, как например сорта Лошицкий (Олев × Корневский), Темп, Разваристый и др.

На основе межвидовой гибридизации в БНИИПОК выведены сорта с крахмалистостью 21—27%: Белорусский крахмалистый, Березка, Кандидат, Лявониha, Огонек, Павлинка, Бекра.

Л. Грушка полагает, что использование в селекции диких видов картофеля повысило крахмалистость на 1,4% (с 1951 по 1960 г.) по сравнению с сортами, полученными от скрещивания в пределах *S. tuberosum*.

Некоторые формы культурного вида *S. andigenum* также весьма перспективны в селекции на повышение содержания крахмала в клубнях. Известны высококрахмалистые сорта-гибриды *S. andigenum* — Калистовский, Михневский, Мильда и др.

При выращивании в наших условиях на длинном дне многие формы *S. andigenum* не вызревают и не проявляют всех скрытых в них возможностей, в частности и в отношении крахмалонакопления в клубнях. В то же время некоторые формы даже в этих условиях характеризуются содержанием крахмала до 20—25% и передают повышенную крахмалистость потомству. Иногда она сопровождается повышенным содержанием белка на сырой вес клубней. По данным Е. В. Морозовой, повышенное

содержание крахмала — от 20 до 25% (1961—1969 гг.) в условиях Ленинградской области было у ряда образцов почти из каждой страны Южной Америки.

Некоторые формы *S. andigenum* на родине содержат до 32% крахмала (Eduardo Viirsoo, 1956). Это выявляется при полном вызревании клубней, которое у нас наблюдается редко. В наших условиях ряд форм *S. andigenum* показал повышенную крахмалистость клубней (f. *competitillo*, f. *compis*, Pusa Taccila и другие формы из ряда стран Южной Америки). Столь же высокая крахмалистость сохранялась в половом потомстве некоторых форм *S. andigenum*.

Согласно Н. Г. Томчук (1966), при сочетании некоторых форм *S. andigenum* (*tocatum*, *ismense*, *hergerae*, *gaupanchense*, *tungurahense* и др.) с сортами *S. tuberosum* выщеплялись отдельные гибриды с содержанием в клубнях сухого вещества до 32,2%. Крахмалистость клубней некоторых хозяйственно ценных гибридов доходила до 20—23%, а содержание сырого протеина — до 3—3,1%.

По данным И. А. Семеновой (1965), новые сорта — гибриды *S. demissum* характеризовались такой крахмалистостью: Лощицкий — 23%, Разваристый — 22—23,4%, Темп — до 22,9%, в то время как стандартный сорт Форан имел 17—19%. Выделена группа сеянцев в бэккроссах, сочетающих высокое содержание крахмала (20—29,6%) с повышенным содержанием сырого протеина (2,8—4,2%).

Биохимический состав клубней сильно меняется в зависимости от условий выращивания. Начиная от Крайнего Севера и до юга, крахмалистость клубней одних и тех же сортов значительно повышается. Среди межвидовых гибридов Полярной опытной станции ВИР выделяются формы с хорошей крахмалистостью даже при выращивании их в неблагоприятных условиях Крайнего Севера. Так, у гибридов Эпикур × *S. curtlobum* крахмала в клубнях содержится от 16,4 до 20%. Некоторые низкокрахмалистые в Хибинах гибриды в Московской и Иркутской областях имели крахмалистость 19,6 против 16,6% у сорта Лорх.

Дикие и культурные виды картофеля, в пределах которых могут быть выделены высококрахмалистые образцы, отмечены в приложении 2.

Содержание редуцирующих сахаров. В последние годы за рубежом значительно возросла фабричная переработка картофеля. В США в 1958 г. было переработано 18% всего урожая картофеля, в 1968 г. — 45%. В свежем виде было использовано в 1958 г. 82% урожая, в 1968 г. — лишь 55% (Amer. Pot. J., 1970).

Для изготовления фабрикатов картофеля, в частности чипсов, наиболее пригодны клубни, имеющие не более 0,25% редуцирующих сахаров (для производства жареного картофеля не

более 0,4%) и характеризующиеся повышенным содержанием сухого вещества. Подобные формы могут быть выделены среди различных сортов картофеля. В Англии по низкому содержанию редуцирующих сахаров рекомендуются сорта Пентланд марбл, Пентланд кроун, Кинг Эдвард. Особенно широко используют голландский сорт Рекорд. В Бельгии для переработки рекомендуют картофель сорта Рейна, в Чехословакии — Дария, в США — Войсен, Джемел, Каскад, Норчип, Пеконик, Сиукс и др.

Низкая концентрация редуцирующих сахаров в клубнях иногда свойственна некоторым диким видам картофеля. Росс (1966) различает 3 группы видов. Первая группа характеризуется высоким содержанием редуцирующих сахаров вскоре после уборки урожая и не теряет этот уровень на протяжении периода хранения; таковы виды: *S. hjertingii* — 0,25—0,5% редуцирующих сахаров, *S. berthaultii* — 0,25%, *S. vernei* — 0,25—2%. Вторая группа видов со сравнительно высоким вначале содержанием редуцирующих сахаров имеет тенденцию к понижению сахаров в конце периода хранения — в апреле (после 4 недель хранения при температуре 15°). Наконец, третья группа с постоянной очень низкой концентрацией редуцирующих сахаров: *S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. medians*, *S. polyadenium* — 0—0,1%; *S. sparsipilum*, *S. sucrose* — 0—0,1—0,25%.

Предварительные анализы содержания редуцирующих сахаров в клубнях диких видов картофеля, проведенные В. И. Шинкаревым (ВИР) осенью 1971 г., дали следующие результаты:

серия *Berthaultiana* — *S. berthaultii* — 0,30%; серия *Transaequatorialia* — *S. setulosistylum* — 0,39—0,43%, *S. velascanum* — 0,33%, *S. spegazzinii* — 0,18%, *S. leptophyes* — 0,29%, *S. gourlayi* — 0,2%, *S. brevicaulis* — 0,34%, *S. liriunianum* — 0,65%, *S. canasense* — 0,27%, *S. bukasovii* — 0,4—0,51%, *S. sparsipilum* — 0,14—0,33%, *S. catarthrum* — 0,32—0,64%, *S. vernei* — 0,34—1,67%, *S. sucrose* — 0,28%; серия *Simpliciora* — *S. microdontum* — 1,13%, *S. venturii* — 0,3%; серия *Cuneolata* — *S. infundibuliforme* — 0,56%; серия *Alticola* — *S. boliviense* — 0,32%, *S. toralapanum* — 0,49%, *S. megistacrolobum* — 0,3%, *S. sogarandinum* — 0,34%; серия *Megistacroloba* — *S. raphanifolium* — 1%, *S. sanctae rosae* — 0,56%; серия *Acaulia* — *S. pupae* — 0,36%, *S. aemulans* — 0,25%; серия *Piurana* — *S. huancabambense* — 1,22%, *S. marinense* — 0,92%; серия *Conicibaccata* — *S. santolallae* — 0,18%; серия *Tuberosa* — *S. medians* — 0,77%, *S. weberbaueri* — 0,73%, *S. maglia* — 0,22—0,42%, *S. molinae* — 0,22—0,38%, *S. leptostigma* — 0,22%; серия *Tarijensa* — *S. tarijense* — 0,18—0,29%; серия *Yungasense* — *S. yungasense* — 0,62%, *S. trigalense* — 0,3%; серия *Glabrescentia* — *S. chacoense* (разнообразные формы и образцы) — обычно 0,15—0,4, как исключение, до 0,66%, *S. cuevoanum* — 0,23%; серия *Commersoniana* — *S. commersonii* f. *rionegrinum* — 0,23%; серия *Demissa* — *S. verrucosum* — 0,48%, *S. semidemissum* — 0,09—0,16%, *S. demissum* — 0,24—0,37%, *S. hougasii* — 0,95%, *S. edinense* — 0,15—0,16%; серия *Longipedicellata* — *S. vallis mexici* — 0,72%, *S. stoloniferum* — 0,31—0,4%, *S. polytrichon* — 0,24%, *S. hjertingii* — 0,27%, *S. fendleri* — 1,23%, *S. papita* — 1,38%, *S. nannodes* — 1,08%; серия *Polyadenia* — *S. polyadenium* — 0,59—1,10%; серия *Pinnatisecta* — *S. pinnatisectum* — 0,79%, *S. jamesii* — 0,31%, *S. brachystotrichum* — 0,76%, *S. sambucinum* — 0,33%; серия *Cardiophylla* — *S. cardiophyllum* — 0,52%, *S. ehrenbergii* — 0,22%; серия *Trifida* — *S. trifidum* — 0,24%; серия *Bulbocastana* — *S. bulbocastanum* — 0,33%.

Из приведенных выше данных следует, что содержание редуцирующих сахаров иногда значительно варьирует у разных образцов в пределах одного вида.

Среди исследованных многочисленных образцов диплоидных культурных видов серии *Andigena* содержание редуцирующих сахаров колебалось в более узких границах: *S. rubinii* — 0,14—0,43% (чаще не выше 0,3%), *S. gomocalyx* — 0,2—0,39% (чаще не выше 0,25%), *S. stenotomum* — 0,17—0,37%, *S. phureja* — 0,14—0,36% (чаще не выше 0,25%).

Повышение содержания белка. Пищевая ценность картофеля определялась в ходе селекции по крахмалистости его клубней. Содержанию белка (сырого протеина) в клубнях не придавалось должного значения. В действительности же содержание и качество белка клубней картофеля имеют большое пищевое и экономическое значение. Лишь в недавние годы в СССР и за рубежом выдвинута самой жизнью проблема картофеля как источника белка в питании. Например, сортимент картофеля в ГДР на 1970 г. состоял из 19 сортов с относительно повышенным содержанием белка от 1,8 до 2,2% (в среднем 2% в условиях ГДР).

Анализ данных по содержанию белка в клубнях картофеля у 1262 сортов под Ленинградом в условиях умеренного пояса при хорошей агротехнике показал, что преобладает содержание белка от 1,5 до 1,9% на сырой вес клубня. Бывает менее часто, как более низкое содержание белка — вплоть до 1%, так и более высокое — вплоть до 2,4%. Лишь иногда содержание белка было выше 2,4%. Известны единичные случаи высокого содержания белка у селекционных сортов, все же не достигавшего 3%. Данная цифра близка к пределу, отмеченному для исходного чилийского *S. tuberosum*, что является логическим следствием унаследования от этого вида других ценных свойств: высокой урожайности на длинном дне умеренных широт, величины клубней и их качества.

В селекции на белок как исходный материал должны быть использованы, кроме диких и культурных видов серии *Andigena*, аборигенные чилийские формы *S. tuberosum*.

Старинные эндемичные туземные сорта и формы *S. tuberosum* ценны благодаря наличию в них генов белковости клубней, сформировавшихся в условиях избыточной увлажненности климата, т. е. неблагоприятных для накопления белка. Следовательно, за пределами своей родины, в странах широкой культуры картофеля, среди которых СССР занимает первое место по площади под картофелем, чилийские аборигенные сорта покажут повышенное содержание белка в сочетании с комплексом других ценных специфических качеств клубней: хорошей величиной в условиях как длинного, так и короткого дня; выносливостью к вирусам, обеспечивающей существование сорта в течение столетий при непрерывном вегетативном размножении;

пониженным содержанием соланина вследствие естественного отбора в условиях, неблагоприятных для накопления гликоалкалоидов.

В старой селекции величину клубней чилийского картофеля в сочетании с хорошей его формой использовал Бербанк (Burbank) при выведении первых североамериканских сортов Эрли роз и других, ставших основой при выведении широко известных сортов США — Айриш Кобблер и др. Он использовал аборигенные старинные чилийские формы, названные им Раф перпл Чили и Гарнет Чили, с клубнями, окрашенными антоцианом в пурпуровый и гранатовый цвет.

Гены устойчивости к вирусу X у чилийского картофеля Villaroella использованы при выведении устойчивых сортов США — Сако и Тава.

Уровень содержания белка у чилийского *S. tuberosum* не опускался так низко, как у некоторых селекционных сортов: Вулкан, Ожел, Балтик, Вид, Коллектив, Ястрзев, Кошубский (с содержанием белка ниже 1,1%). Последнее было следствием односторонней селекции на высокую урожайность в ущерб белковости, но за счет большего содержания воды в клубнях.

Недостающие качества у *S. tuberosum*: устойчивость к фитофторозу и другим болезням и к вредителям в недавней селекции приданы новым селекционным сортам от диких видов, оставляя в стороне их возможности для повышения содержания белка как проблему для ранней эпохи селекции, еще не созревшую.

В настоящее время, когда проблема ликвидации дефицита белка в питании стала острой, необходимо использовать для этой цели и селекцию сортов картофеля с более высоким содержанием белка, привлекая исходный материал как из числа диких так, и культурных, в том числе диплоидных видов картофеля.

Содержание белка в клубнях сортов картофеля, выведенных внутривидовой гибридизацией *Solanum tuberosum*, не превышает в большинстве случаев 2,7% на сырой вес, нередко снижаясь до 1—1,5%.

У ряда культурных южноамериканских видов, а также у некоторых диких видов картофеля содержание сырого протеина в клубнях превышает 3% и в некоторых случаях существенно выше указанной цифры, доходя до 5% и более.

При межвидовой гибридизации *S. tuberosum* с высокобелковыми дикими видами для выведения сортов применяют повторную гибридизацию с сортами или гибридами, уступающими исходному дикому виду по содержанию белка. Поэтому в конечном результате выводимый сорт хотя и имеет повышенное содержание белка, но не столь высокое, как это может быть достигнуто гибридизацией *S. tuberosum* с культурными видами, у которых повышенное содержание белка может сочетаться с урожайностью более высокой, чем у диких видов. Действительно, при межвидовой гибридизации сортов *S. tuberosum* с высо-

кобелковыми формами *S. andigenum* выведен ряд высокобелковых сортов как в СССР, так и за рубежом.

Практически не использована для выведения высокобелковых сортов гибридизация с диглоидными культурными видами серии *Andigena*, обладающими высокой белковостью клубней. При этой гибридизации наряду с некоторым количеством тетраплоидных гибридов получают преобладающее число триплоидных, иногда с высокой урожайностью и комплексом ценных качеств, отсутствующих у *S. tuberosum*. Так как при гибридизации с культурными диглоидными видами путь селекции может быть ограничен даже первым поколением, этот метод заслуживает широкого использования.

В практической целенаправленной селекции ставится задача выведения сортов с комплексом по возможности большего числа хозяйственно ценных качеств. В этом комплексе белок не является ведущим и поэтому возможный высокий уровень белка обычно не достигается.

Стоит задача — создание искусственного исходного материала путем специальной селекции в целях достижения возможно высокого уровня белка даже в ущерб прочим качествам. В дальнейшем такой гибрид должен быть использован обычными приемами селекции. Он может иметь преимущества перед уже известным естественным исходным материалом.

Высокое содержание белка у диких видов картофеля не дает оснований для быстрых успехов в селекции: дикие виды передают гибридам и ряд своих отрицательных качеств, для устранения которых нужны последовательные скрещивания с несколькими сортами; характеристика видов по содержанию белка известна лишь по немногим анализам, относящимся чаще к единичным образцам вида и поэтому недостаточна для выделения образцов с максимальным содержанием белка, к тому же устойчиво передающегося потомству; необходимо установить амплитуду изменения содержания белка от внешних условий и от размера клубней, обычно мелких у диких видов.

В настоящее время надежным источником для повышения содержания белка из диких видов можно считать *S. demissum*, достаточно широко использованный акад. П. И. Альсмиком и его сотрудниками и давший возможность повысить содержание белка при определенных условиях до 3,5% у перспективных хозяйственно ценных гибридов.

Более простой метод селекции высокобелковых сортов — использование культурных видов серии *Andigena*, так как они лишены недостатков, обычно имеющих у диких видов картофеля.

Работы акад. П. И. Альсмика и его сотрудников в БНИИПОК показали возможность выведения хозяйственно ценных гибридов с *S. andigenum*, содержащих белка до 3% и более. Однако представляют ценность сорта даже с более низким содержанием

белка. Зарубежные селекционеры ставят задачей выведение сортов с содержанием белка 2,8%. Эта цифра является ценным достижением селекции, так как в преобладающем числе случаев содержание белка у современных широко распространенных сортов обычно ниже 2%.

Многие южноамериканские и центральноамериканские дикие и культурные виды значительно превосходят по содержанию сырого протеина обычные селекционные сорта и могут служить ценным исходным материалом для селекции на повышение содержания белка в клубнях картофеля.

С. М. Прокошев и Н. Л. Маттисон (1940) разбили все исследованные ими виды картофеля при трехлетнем выращивании под Ленинградом на 3 группы: низкобелковую, среднебелковую, высокобелковую (сырого протеина более 3,5%). К последней группе были отнесены виды: дикие — *S. commersonii*, *S. stoloniferum* f. *antipoviczii*; культурные — *S. rybinii* f. *boyacense*, *S. choco*. Более 4%, иногда до 5% белка было у диких видов *S. semidemissum*, *S. demissum* и культурных — *S. phureja*, *S. andigenum*.

Обширные исследования коллекции диких и культурных видов картофеля были проведены Н. П. Евграфовой (1955) в Свердловском филиале ВИР. Максимальное содержание белка в пределах серий у некоторых диких и культурных видов, в том числе у некоторых высокобелковых форм *S. andigenum*, было следующим: серия *Glabrescentia* — *S. chacoense* — до 6% на сырой вес (сухого вещества — до 27,5%); *Transaequatorialia* — *S. catarthrum* — до 4,5% (сухого вещества — до 24,1%); *Andigena* — *S. phureja* — выше 6% (сухого вещества — до 23,18%), формы *S. andigenum* — v. *hederiforme* и f. *sunchchu* — выше 5,5%, у v. *ckello huaccoto* и v. *lapazense* — содержание белка было более высокое; *Tuberosa* (чилийские формы) — f. *lina* — до 4,9%; *Longipedicellata* — *S. stoloniferum* — до 4,5%.

S. andigenum включает значительное число форм, отличающихся повышенным содержанием белка в клубнях. В 1961–1964 гг. Е. В. Морозовой в Пушкинских лабораториях ВИР было исследовано около 1000 образцов *S. andigenum*. При этом 150 образцов характеризовалось повышенным (более 2,5%) содержанием белка в клубнях. У колумбийской формы *saiceda* содержание белка доходило до 3,5%; у эквадорских форм *prostratum* и *tungurahuenense* — соответственно до 2,8 и 2,6%; у перуанских форм: *тоcco сеноса* — до 3,3%, *typicum* — 2,9%, *ссомпис* — до 2,6%, у ряда боливийских образцов — до 3%; у многих аргентинских образцов среднее содержание белка доходило до 3–3,2% и выше.

При исследовании нами большого количества межвидовых гибридов под Ленинградом было установлено, что чаще при более высоком содержании белка уменьшается крахмалистость. В то же время установлена возможность при надлежащем под-

боре компонентов создавать формы с повышенным содержанием крахмала и белка.

Отсутствие отрицательной корреляции между высоким содержанием сырого протеина и сухого вещества отмечается в ряде работ (на это указывают Зенгбуш, Зигле и др.). Высокое содержание сырого протеина в одних случаях наблюдалось при высоком, а в других случаях — при низком содержании сухого вещества. Точно так же оказалось возможным отобрать формы, которые наряду с высоким запасом крахмала показали высокое содержание сырого протеина.

В Гросс-Люезевитце Мёллер пришел к заключению, что можно достичь повышенного содержания сырого протеина в сочетании с повышенным содержанием сухого вещества и крахмала. В 8 исследованных им комбинациях скрещиваний содержание сырого протеина и крахмала положительно коррелировало. Основываясь на этом и учитывая сравнительную трудоемкость определения количества сырого протеина, в Гросс-Люезевитце отбор сеянцев вели на основе содержания сухого вещества или крахмала. После дальнейшего отбора в 1-й клубневой репродукции по комплексу признаков содержание сырого протеина определяли лишь в отобранных клонах.

На биохимический состав клубней, в частности на содержание в них азотистых веществ, большое влияние оказывают место выращивания, метеорологические условия года, особенности почвы, вносимые удобрения.

Количество сухого вещества и азота в клубнях возрастает при выращивании картофеля в южных пунктах по сравнению с более северными (С. М. Прокошев, 1947). Азотные удобрения в любой форме повышают содержание протеина. При полном удобрении содержание протеина значительно выше, чем на неудобренных участках, но ниже, чем при одностороннем удобрении азотом или азотом и калием. По опытам Г. А. Луковниковой (1951, 1955), проведенным в Ленинградской области на фоне 30 т на 1 га навоза, сырого протеина было в клубнях сорта Кобблер 1,46% (на сырое вещество), а в клубнях одного из сложных гибридов *S. demissum* — 1,67%. При добавочном внесении $N_{180}P_{60}K_{120}$ количество сырого протеина соответственно возросло до 2,36 и 2,69%.

Внесение аммиачного азота по сравнению с нитратным в большей степени увеличивало содержание азотистых веществ в клубнях (Н. П. Евтрафова, 1955).

В клубнях растений, пораженных вирусными болезнями, повышается количество сырого протеина и чистого белка, но понижается содержание сухого вещества (Зигле, 1951). Гриб *Ph. infestans* для своего развития использует азотсодержащие соединения, а из них — преимущественно небелковые. Шуфан полагал, что в качестве биохимического признака низкой устойчивости может рассматриваться высокое содержание общего

азота при относительно малом содержании белка. Сорта картофеля с более высоким содержанием аминокислот в клубнях часто оказываются менее устойчивыми к фитофторе. Некоторые другие заболевания, развивающиеся при хранении картофеля обычно на фитофторозных клубнях, значительно сильнее поражают клубни с более высоким содержанием протеина. Однако наши данные свидетельствуют о возможности при межвидовой гибридизации создания сортов, сочетающих относительную устойчивость к фитофторе с повышенным содержанием протеина в клубнях.

Хунниус (1969) в зависимости от различных условий выращивания наблюдал такие колебания содержания сырого протеина по сортам: Маритта — 1,39—2,4%, Ева — 1,24—1,97%, Лерхе — 1,24—1,87%.

Несмотря на большую зависимость содержания в клубнях крахмала и сырого протеина от условий среды, при всех обстоятельствах резко проявляются сортовые особенности. Так, например, при многолетних испытаниях значительного количества сортов разными исследователями отмечены в зависимости от сортовых особенностей большие колебания содержания сухого вещества, крахмала и сырого протеина в клубнях.

По Зенгбушу, Зигле, Шуфану, крахмалистость колебалась от 10,8 до 24%, а количество сырого протеина — от 1,31 до 2,8%. По Нерингу и Вюнше, содержание сухого вещества и сырого протеина варьировало соответственно в пределах 17,71—29,8 и 1,58—2,9%. Хунниус наблюдал колебания содержания сухого вещества от 15,60 до 31,25%, а сырого протеина — от 1,16 до 2,93%.

Таким образом, уже среди существующего ассортимента можно подбирать сорта с повышенным содержанием крахмала и белка.

Мёллер (1965) считает несложным сочетание сырого протеина около 2,5% с содержанием сухого вещества около 24% у раннего и около 26% у позднего картофеля. Для повышения сырого протеина он допускает пригодным в качестве компонента сорт Мейзе и некоторые собственные селекционные клоны, в большинстве случаев происходящие от сортов Фитофтороустойчивый, Хохпроцентиге и МР1 44.685/1.

Поскольку часто высокобелковые гибриды не обладают удовлетворительной устойчивостью к вирусам, их скрещивают с вирусоустойчивыми клонами, имеющими сухого вещества не менее 23% и сырого протеина не менее 2% на сырой вес клубня.

Широкое использование в мировой селекции исходных видов из Центральной и Южной Америки значительно повысило содержание сухого вещества в клубнях картофеля.

При испытании межвидовых гибридов в Свердловском филиале ВИР многие из них по содержанию белка и сухого вещества превосходили стандартные сорта. Так, в среднем за 2 года в клубнях стандартного сорта Эпрон содержалось 22,03% су-

хого вещества и 2,4% белка, а в клубнях наших межвидовых гибридов — среднераннего сорта Детскосельский—22,42 и 2,86% и раннего сорта Пушкинский—22,02 и 2,93%. В отдельные годы у некоторых наших урожайных гибридов, полученных с участием *S. demissum*, содержание белка доходило до 3,39—3,95%, в то время как у сорта Лорх — до 1,88%. На сортоучастках Ленинградской области содержание белка в картофеле доходило у сорта Детскосельский до 3,05% и Веселовский 2-4 2,84% на сырой вес клубней.

Используя исходный материал, полученный из ВИР, некоторые селекционные учреждения страны, в том числе БНИИПОК, бывш. Немешаевская сельскохозяйственная опытная станция (УССР), добились больших успехов в повышении содержания крахмала и белка в клубнях картофеля.

Помимо повышения содержания сырого протеина, может быть поставлена также задача улучшения качества белка путем увеличения как части чистого белка, так и содержания наиболее дефицитных незаменимых аминокислот.

Процентное содержание чистого белка значительно колеблется у разных сортов; так, по Рейсигу, от 43,6% у сорта Фрюботе до 68,4% у сорта Капелла. По Зигле, содержание чистого белка положительно коррелирует с крахмалистостью. При этом данная корреляция значительно более отчетливо выражена, чем по содержанию сырого протеина и крахмала. По мнению Зигле, комбинирование высокого содержания чистого белка с высокой крахмалистостью вполне осуществимо. В качестве сортов, у которых такое сочетание имеет место, названы: Фихтенгольд, Маритта, Моника, Робуста, Фальке, Форан, Розвита, Пантер, Иоганна, Аквила.

По опытам Мёллера, часть чистого белка у испытанных им клонов составляла от 35 до 65% содержания сырого протеина. По его данным, у более богатых сырым протеином поздних сортов часть чистого белка составляла около 60%, в то время, как у ранних достигала едва 50%.

Обстоятельные данные по соотношению суммарного азота, протеина и прочих азотистых соединений приводят Fitzpatrick, Akeley (1969) и другие по некоторым сортам и 80 гибридам США.

При целенаправленности селекции возможно повышение содержания в клубнях лимитирующих незаменимых аминокислот. В свое время Рейсиг (1958) указывал на то, что в клубнях *S. phureja* имеется относительно высокое количество усвояемых аминокислот в небелковой азотсодержащей фракции. При этом содержание метионина было вдвое больше, чем в селекционных сортах. В то же время в составе белковой фракции не найдено заметных отличий. Хунниус (1969) также отмечает у *S. phureja* удвоенное содержание метионина по сравнению с селекционными сортами.

Улучшение аминокислотного состава клубней картофеля в направлении увеличения у них содержания некоторых особо дефицитных незаменимых аминокислот — это также одна из ближайших селекционных задач. Успехи в этом направлении могут быть достигнуты только при массовых анализах с помощью аминоанализаторов как многочисленных исходных образцов диких и культурных видов, так и их производных — разнообразных межвидовых гибридов.

Массовые анализы содержания белка могут быть проведены с помощью различных ускоренных методов. В ВИР в целях предварительной ориентировки в гибридном материале мы широко используем метод приближенно-количественного определения сырого протеина в клубнях картофеля, разработанный А. И. Ермаковым и Г. А. Луковниковой (1954).

Метод основан на расщеплении белков размельченных клубней картофеля крепкой щелочью до выделения аммиака. Последний накапливается в замкнутом сосуде, концентрация его определяется с помощью индикаторных трубок. Показания этих трубок легко переводятся в проценты сырого белка. Данный метод не является совершенно точным, но вполне пригоден для предварительной ориентировки в материале, и отбора форм с повышенным содержанием сырого протеина. Отобранные формы в дальнейшем проверяли уже с помощью более точного метода — по Кьельдалю.

Попытки установить корреляции между содержанием белка и крахмалистостью клубней относятся к ограниченному разнообразию оцениваемого материала, причем преимущественно у сортов *S. tuberosum* и гибридов с этими сортами, и поэтому данные иногда противоречивы. Ценность подобных исследований ограничена, так как игнорируется отсутствие корреляций физиологических основ накопления крахмала, белка, различных по существу. Отсутствие корреляции между содержанием белка и крахмала подтверждается тем, что многие широкоизвестные высококрахмалистые сорта имеют низкое содержание белка, ниже средней величины у мировой коллекции. Эта средняя величина вычислена в условиях Ленинградской области. Данные даже одного года, выбранного из ряда лет испытаний по наивысшему показателю содержания белка и соответственно крахмала являются надежными для характеристики генетически обусловленной «врожденной» величины биохимической характеристики сортов.

Амплитуда сортовых различий по содержанию белка в клубнях от 0,9 до 2,8% на сырой вес. Содержание белка у высококрахмалистых сортов следующее: Эрдкрафт — 1,6%, Фекула — 1,7, Амила — 1,6, Штеркерагис — 1,3, Вольтман — 1,6, Амбассадер — 1,3%, ниже среднего у мирового сортимента.

В США в Idaho были использованы для гибридизации на белок сорта Shoshoni (1,85% белка), Lenape (1,91%) и Norgold

(2,25%). В потомстве у 80 гибридов белка было от 1,52 до 2,38% при отсутствии корреляции с содержанием сухого вещества (Т. J. Fitzpatrick и др., 1969).

Вкусовые качества картофеля. Определение вкуса картофеля до последнего времени основано на субъективных данных, подкрепленных оценкой широких масс населения, потребляющих преимущественно картофель вареный. При варке в кожуре на вкус влияет содержание соланина. Нередко вкус оценивается по рассыпчатости мякоти вареного картофеля, в большой степени зависящей от крахмалистости.

Оценка вкусовых качеств картофеля в СССР и в зарубежных странах, особенно западноевропейской части континента, расходится в связи с разными способами приготовления и т. д. Необходимо оценка объективным методом, разработанным в США и используемым в НИИКХ Д. В. Липсицем. Оценка вкуса по соотношению белка и крахмала неправильна. Надо обязательно различать вкус в зависимости от способов приготовления картофеля в пищу в горячем или холодном виде (в салатах), в пюре (исключая добавления других пищевых компонентов), в тех полуфабрикатах, где картофель используется без добавлений (сухой картофель), в борщах, когда ценятся неразваривающиеся некрупные клубни.

Особое внимание необходимо уделить изучению различий вкуса у видов, в частности у диплоидных культурных, отличающихся своеобразным высоким вкусом при отсутствии соланина. Органолептический субъективный метод оценки неизбежен и при биохимической оценке вкусовых качеств, так как он является решающим.

Вкус изменяется от условий выращивания (почвы, удобрений, метеорологических условий), условий периода хранения и сроков уборки. В ранние сроки уборки, а также после длительного хранения вкус клубней ухудшается. У некоторых сортов картофеля вкус сохраняется высоким до поздней весны.

При полном доваривании клубня (без кожуры) в минимальном объеме воды в зависимости от сорта вся вода поглощается пектином и гемицеллюлозой клубня, что служит характеристикой содержания этих веществ в картофеле. Такое дополнение необходимо к методике дегустации, разработанной в ВИР. Также следует дополнять эту методику весенним сроком дегустации и дегустацией в середине зимы. Некоторые сорта теряют свой вкус уже в январе, другие же сохраняют его до июня.

Вкус определяется как по шкале содержания соланина, так и по вкусовым оттенкам, характеризующимся каждым из следующих компонентов вкуса: метанэтиол, этанэтиол, диметилсульфид, ацетальдегид, пропиональдегид, 2-метилпропанал, акролеин, метанол, ацетон, этанол, 3-метилбутанол, диацетил. Вкусовые и пищевые качества определяются также целым рядом нелетучих веществ (Buri и др., 1970).

Представление о повышенном содержании соланина у диких видов картофеля, видимо, преувеличенное. Действительно, даже в листьях диких видов (*S. ascaule* и других) соланина мало, поэтому они охотно поедаются слизнями.

S. tuberosum в Чили и его дикие родичи, видимо, беднее соланином, чем виды других серий, в том числе и *Andigena*. Наличие среди *Andigena* и *Subasculia* «чуньевых» сортов с высоким содержанием соланина (*S. ajanhuiri*, *S. juzepczukii*, *S. citifolium*) объясняется способом их потребления в виде вымороженных клубней, выработанного индейцами благодаря резким суточным колебаниям температуры в высокоторных районах пуны.

В Чили, где таких условий нет, произошел естественный отбор аборигенных сортов с низким содержанием соланина. Даже дикие виды картофеля в Чили не имеют высокого содержания соланина, что отмечал Дарвин, характеризовавший их вкус как сходный с европейским картофелем. Возможно, что избыточные осадки в Чилие и Араукании препятствовали накоплению соланина. Клубни диких чилийских видов были, по словам спутников Дарвина, водянисты, что отражено в их испанском названии «*aquifas*», т. е. «водянистые».

При повсеместно распространенном использовании в пищу очищенного от кожуры картофеля снижается отрицательное влияние соланина на его вкус. Все же целесообразна оценка по соланину, для чего рекомендуется массовый колориметрический метод (С. W. Bretzlöff, 1971), при котором затрачивается лишь 15 минут на один анализ.

Содержание соланина у единичных исследованных образцов *S. andigenum* на 100 г было от 86,5 до 25,9 мг и ниже. В одном случае оно достигало 145 мг. Это высокое содержание соланина и горький вкус клубней возможны у «чуньевых» сортов картофеля. У некоторых селекционных сортов и гибридов (Фюрстенкроне X Свитезь) содержание соланина доходило до 37–40 мг на 100 г. Чаще его содержится от 7 до 20 мг/%.

Высокое содержание соланина было в сухие годы в Свердловской области у сорта Корневский, вызывавшее массовые отравления. Возможно, что это наблюдается в меньшей степени и у родственного ему сорта Лорх.

Высокое содержание соланина у *S. chacoense* быстро проявляется горьким вкусом и саднением во рту и глотке при дегустации вареных в кожуре клубней. Порог чувствительности к соланину различен у разных лиц и может быть установлен экспериментально.

Содержание витамина С. Изучение биохимических особенностей клубней разнообразных видов и сортов картофеля свидетельствует о возможности улучшения качества клубней и по другим показателям, в том числе по содержанию в них витаминов, в частности С.

По данным биохимической лаборатории ВИР, витамина С в зрелых свежееубранных клубнях сортов *S. tuberosum* — 5—40 мг/%, в клубнях различных образцов *S. andigenum* — до 51,8 мг/%, *S. stenotomum* — 48,3, *S. ajanhuiri* — 45,5 мг/%. Содержание витамина С падает при хранении у *S. tuberosum* в среднем в 4 раза с октября по май. В январе—феврале у сортов оно колебалось от 5,2 до 17,7 мг/%. У других видов в этот же период содержание витамина С составляло различные величины, но было наиболее значительным у некоторых образцов *S. stoloniferum* (22 мг/%).

Слабое уменьшение содержания витамина С в процессе хранения у фитофтороустойчивого *S. stoloniferum* должно быть учтено при создании сортов картофеля с хорошим содержанием витамина С к концу периода хранения, когда у обычных сортов картофеля оно резко падает.

МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ И СКРЕЩИВАЕМОСТЬ ВИДОВ РАЗНЫХ СЕРИЙ КАРТОФЕЛЯ

Подбор пар при гибридизации картофеля. Основной метод создания новых сортов картофеля — гибридизация. При этом еще до недавнего времени мировая селекция картофеля шла по пути внутривидовой гибридизации. Однако после того как было открыто исключительное разнообразие диких и культурных видов картофеля и были выявлены некоторые ценнейшие качества, свойственные различным образцам тех или иных видов, стало ясно, что межвидовая гибридизация открывает новые перспективы перед селекцией картофеля.

Внутривидовая гибридизация уже в основном изжила себя. Вовлекая в скрещивания между собой только «чистые» сорта *S. tuberosum*, нельзя было решить многих важнейших задач селекции, в первую очередь создания сортов с комплексным иммунитетом к важнейшим болезням и вредителям. Поэтому повсеместно селекция картофеля перешла на путь более сложный, но и неизмеримо более перспективный — межвидовой гибридизации. Нередко и в настоящее время, проводя внутривидовые скрещивания между сортами, селекционер на самом деле использует межвидовые гибриды, так как уже многие сорта являются продуктами межвидовой гибридизации.

Правильный подбор пар в значительной степени предопределяет успех гибридизации. При межвидовых скрещиваниях прежде всего необходим надлежащий выбор исходного образца дикого или культурного южноамериканского вида — носителя того признака или тех признаков, ради которых он вовлекается в селекцию. Сложность, помимо прочего, заключается в том, что обычно тот или иной признак, в частности устойчивость, свойствен не виду в целом, а отдельным клонам в пределах вида. Поэтому обязателен отбор клона — носителя данного признака. Поскольку клоны диких, культурных видов и селекционных сортов картофеля в высокой степени гетерозиготны, большое значение имеет предварительный неоднократный посев семян от самоопыления с целью отбора для скрещивания клона, по возможности гомозиготного по нужному признаку, в частности по

устойчивости к болезням и вредителям. Применение инкухта как вспомогательного приема в данном случае вполне оправдано,

Далеко не всегда возможно скрещивание дикого вида непосредственно с сортами *S. tuberosum*. В ряде случаев требуются предварительные скрещивания диких видов между собой.

Хозяйственно ценная форма при межвидовой гибридизации может быть получена только после повторных скрещиваний исходного дикого вида с сортами *S. tuberosum*. Подбор при этом надлежащих компонентов — селекционных сортов — имеет весьма большое значение. Сорта-компоненты для скрещиваний следует подбирать не только по хозяйственным признакам самих сортов, но и по поведению их потомства от самоопыления. Это дает возможность с большим основанием оценить сорта как производителей при последующей гибридизации.

Учитывая обычную позднеспелость в наших условиях южноамериканских диких и культурных видов, особое значение имеет подбор в качестве компонентов для скрещивания ранних сортов, хорошо передающих раннеспелость потомству. На основании наших многолетних наблюдений за поведением потомства от самоопыления некоторых сортов и межвидовых гибридов была дана оценка им как производителям при межвидовой гибридизации. Перечень сортов, перспективных по имеющимся у нас материалам, а также по литературным источникам для использования в качестве компонентов при межвидовой гибридизации, приведен на стр. 252.

В качестве компонентов, помимо сортов, следует также широко использовать имеющиеся гибриды с комплексом хозяйственно ценных признаков, особенно отличающиеся урожайностью, скороспелостью и устойчивостью к важнейшим болезням. Хорошие результаты дает в ряде случаев скрещивание между собой сложных гибридов, в происхождении которых участвовали разные дикие виды и сорта. В целях обогащения наследственной основы гибридов мы в наших работах по межвидовой гибридизации стремились при повторных скрещиваниях подбирать разные сорта.

Стерильность и нескрещиваемость картофеля. При проведении гибридизации иногда приходится сталкиваться с разнообразными трудностями, в том числе со стерильностью.

Цветение свойственно большинству сортов картофеля. У ранних сортов цветение обычно менее продолжительное и одноярусное. У поздних сортов оно более продолжительное, двухъярусное, а нередко и трехъярусное. По Е. М. Успенскому (1935), продолжительность цветения одного цветка от 1 до 9 дней, соцветия (в завитке 1—5 цветков и более) — от 1 до 25 дней, всего куста — 40—45 дней. По Букасову, продолжительность цветения цветка — 3—7 дней, соцветия — 15—43 дня, всего растения — 19—50 дней. Под Ленинградом цветки раскрываются в 5—8 часов утра, а закрываются в 3—4 часа дня (О. А. Воскресен-

ская, 1945 и др.). В Узбекистане, по наблюдениям И. Г. Мухамедовой (1957), цветки раскрываются в 8—9 часов утра, закрываются в 6—8 часов вечера. У некоторых сортов (Кореневский) цветки не закрывались до наступления темноты. На 2—3-й день после раскрытия цветка рыльце созревает; оно блестит вследствие выделившейся на его поверхности слизи. Это наиболее благоприятное время для восприятия рыльцем пыльцы. Пыльники раскрываются на 1—2-й день, но иногда на 3—4-й день после раскрытия цветка.

Причины стерильности или бесплодия картофеля могут быть различные. Одна из них — отсутствие цветения вследствие недоразвития цветоносного побега. В крайнем проявлении у нецветущих сортов все же можно обнаружить зачаточный цветонос размером около 1 см, с рано опадающими несформировавшимися зачатками бутонов. Чаще же цветонос и его развилки нормально развиты, как и бутоны, которые опадают не распускаясь. Опадение уже распустившегося цветка не является причиной стерильности, а лишь следствием отсутствия оплодотворения. Любой цветок, будучи оплодотворен, не должен опадать. Вторая причина стерильности картофеля — отсутствие фертильной пыльцы. При неправильном мейозе образуется стерильная пыльца. Женская стерильность у картофеля является крайне редким исключением.

При наличии жизнедеятельной пыльцы бесплодие может вызываться: физиологическими особенностями, температурой, осмотическим давлением, неблагоприятным для роста пыльцевых трубок, несоответствием длины столбиков и пыльцевых трубок — в обоих случаях пыльца не достигает зародышевого мешка. Если же пыльца достигла зародышевого мешка, бесплодие может вызываться отдаленностью родства.

В некоторых случаях наблюдается физиологическая самостерильность. Л. Н. Кохановская (1938) установила ее у культурного диплоидного вида *S. tuberosa*. Непосредственной причиной самостерильности у этого вида является замедленный рост пыльцевых трубок. Самостерильность данного вида хорошо выражена от начала до середины цветения. К концу цветения у него, как и у других самостерильных растений, наблюдаются случаи ограниченной фертильности. Под влиянием изменившихся внешних условий в конце вегетационного периода скорость роста пыльцевых трубок увеличивается. Некоторые из них попадают в полость зародышевого мешка и производят оплодотворение. Лучшее завязывание ягод в конце сезона наблюдалось на Павловской опытной станции и в Пушкинских лабораториях ВИР, в Хибинах и особенно на Памире.

Если исключить случаи непреодолимой стерильности всех известных форм какого-либо вида, стерильность (обычно пыльцы) одного родителя не препятствует его гибридизации с любым фертильным родителем того же вида. Если при этом устранены

все внешние причины, снижающие фертильность пыльцы в количественном выражении или неблагоприятные для оплодотворения, то теоретически результативность внутривидовых скрещиваний должна быть стопроцентной. Этого легче достичь, если не применяется кастрация, при которой нередко механически повреждается столбик, внешне хотя бы и незаметно. В широкой практике при межсортной гибридизации результат редко бывает стопроцентным. Он чаще наблюдается в зоне умеренного климата, например в Ленинградской области, в Прибалтике и т. д. Неблагоприятные климатические и погодные условия значительно снижают успех скрещиваний.

Особенно благоприятны для повышения фертильности пыльцы, как это показали многолетние работы Перловой (1945) на Памире, высокогорные местности, выше 2000 м над ур. м. с сухим континентальным климатом, где картофель возделывается на поливе. Здесь весьма значительны суточные колебания температуры, велика интенсивность солнечной радиации. В этих условиях повышается содержание сахара в тканях картофеля (Заленский, 1944), как следствие увеличивается осмотическое давление, в том числе в столбике. Это создает благоприятное соотношение между давлением в столбике и в пыльце, при котором ускоряется рост пыльцевых трубок в лестике.

Искусственные воздействия на растение, вызывающие увеличение сахаристости вследствие затруднения оттока и, следовательно, повышающие осмотическое давление, также улучшают фертильность. К ним относятся прививка (если другие условия не являются непреодолимыми, как, например, стерильность нефизиологического характера) на не клубненосных видах *Solanum* и других родах пасленовых, особенно на томате (Е. Б. Юрков, 1936; R. Lamm, 1941, 1945; G. Stelzner, 1949 и др.), кольцевание (Успенский, 1935; G. Stelzner и H. Lehman, 1939), надлом стебля, повреждение столонов, скрещивание на отделенных от стебля соцветиях, декапитация пестика (M. S. Swaminathan, 1955), гормональная обработка завязей и др.

Температура влияет на рост пыльцевых трубок, замедляя его при достижении известного максимума, что может вести к несовместимости. Для цветения картофеля благоприятна температура 10—23° (Успенский, 1935; Н. Н. Балашев, 1953; З. А. Дмитриева, 1955). При температуре выше 23° усиливается опадение бутонов. Наиболее неблагоприятно на цветении скажется атмосферная засуха.

Плохие агротехнические условия снижают энергию цветения и ускоряют прохождение фаз развития. Избыточное азотное удобрение вызывает запаздывание цветения. На торфяных почвах цветение и плодоношение обильнее, чем на песчаных почвах в условиях Московской области (Н. Д. Зайцева, 1953).

В единичных случаях обильное цветение и ягодообразование снижают урожай клубней (W. L. Bartholdi, 1942). На основании

опытов Ю. С. Аамисеппа сорта с обильным ягодообразованием повышали урожай в случае удаления у них соцветий. Этот прием практически не давал увеличения урожая клубней у сортов, не образующих ягод.

Стерильность картофеля, по-видимому, в большей степени связана с эволюцией культурного растения, проходившей при участии селекционера. Наблюдения показывают, что максимальное проявление стерильности свойственно наиболее высококультурным сортам американской и английской селекции, относящимся к *S. tuberosum*. В пределах этого вида общее количество стерильных сортов достигает 90%. Прimitивные сорта туземной чилийской культуры, также относящиеся к *S. tuberosum*, в подавляющем большинстве стерильны. Это является косвенным доказательством большей степени эволюции *S. tuberosum*.

Не исключено, что отбор высокоурожайных сортов косвенно повлек за собой снижение фертильности у них, вплоть до утраты способности к цветению, как у картофеля сортов Варба, Ред Варба, Казота, Мезаба и др.

Правда, подобная тенденция проявляется лишь в пределах узкой систематической группы *Tuberosa*. В пределах другой систематической группы *Andigena* наблюдается обратная закономерность. Стерильность приурочена именно к более примитивным, менее урожайным диплоидным видам; причины стерильности триплоидных и пентаплоидных видов имеют особый характер.

Более урожайный и высокоэволюционировавший вид *S. andigenum* характеризуется преобладанием фертильных форм растений. При этом они обычно дают лучшую по качеству пыльцу, чем наиболее фертильные селекционные сорта.

В пределах диких видов картофеля эволюция шла независимо от урожайности клубней — признака культурного сорта. Здесь труднее установить связь между стерильностью вида и его эволюцией. Действительно, наиболее эволюционировавшие виды, например гексаплоидный *S. demissum*, в особенности же виды наиболее молодой группы *Acaulia*, характеризуются высокой плодотворностью.

Многочисленные наблюдения свидетельствуют о том, что фертильность сеянцев при межвидовой гибридизации в значительной мере зависит от степени фертильности сорта *S. tuberosum* и способности его передавать этот признак потомству. Поэтому при отдаленной гибридизации особое значение имеет подбор надлежащих фертильных сортов, обеспечивающих не только более высокий процент удачных скрещиваний, но и большее количество фертильных межвидовых гибридов.

При скрещивании двух родителей с различной степенью фертильности пыльцы больший процент фертильного потомства получается, если более фертильный родитель является матерью, а не наоборот. Это объясняется элиминацией в пыльце родителей

факторов, вызывающих стерильность пыльцы. В яйцеклетке же этой элиминации нет.

Наблюдалась зависимость между окрашиванием пыльцы матери и соотношением между стерильными и фертильными растениями в потомстве.

При скрещивании стерильные (по пыльце) материнские растения могут давать сплошь стерильное потомство, а иногда до 40% фертильных растений. При скрещивании матери, имеющей 50% и менее окрашиваемой пыльцы, фертильного потомства было от 20 до 67%; при самоопылении — в среднем 67%. При скрещивании матери, имеющей 70—90% фертильной пыльцы, получено фертильное потомство от 85 до 100%; при самоопылении — не менее 80 и до 100%.

Следует отметить, что эта закономерность наблюдается не всегда. Так, например, при межвидовой гибридизации процент фертильной пыльцы у исходной дикой или культурной южноамериканской формы обычно выше, чем у полиплоидной, полученной искусственным путем. Однако в последнем случае скрещиваемость и количество семян в ягоде значительно повышаются.

Между селекционными сортами, равно как и между формами некоторых видов — *S. andigenum* и других, нет нескрещиваемости. Но и в этом случае больший успех может быть достигнут созданием нужных внешних условий, естественных или искусственных, и применением вполне фертильной пыльцы, проверенной ее проращиванием.

Межвидовая гибридизация нередко значительно осложняется вследствие наличия межвидовой несовместимости филогенетически далеких видов.

L. A. Dionne (1961) изучал механизм межвидовой несовместимости у клубнеобразующих видов *Solanum*, относящихся к сериям: *Commersoniana*, *Glabrescentia*, *Yungasensa*, *Circaeifolia*, *Andigena*, *Acaulia*, *Conicibaccata*, *Longipedicellata*, *Polyadenia*, *Pinnatisecta*, *Trifida*, *Cardiophylla*, *Bulbocastana*. Виды этих серий были скрещены между собой в различных комбинациях и с видами *Tuberosa*. Если семена не образовались после повторных межвидовых скрещиваний, были сделаны попытки определить причину этого. Удалось установить 3 основные причины: 1) задержка или приостановка роста пыльцевых трубок в пестиках материнских растений; 2) оплодотворение происходит, но развитие зародыша заторможено и семена не образуются; 3) оплодотворение происходит, но зародыш погибает на ранней стадии развития.

Отсутствие семян как следствие задержки роста пыльцевых трубок было найдено, например, в следующих скрещиваниях $(2x) \times (2x)$: *S. chacoense* \times *S. jamesii*, \times *S. pinnatisectum*, \times *S. trifidum*, \times *S. polyadenium* (и реципрокно); *S. capsicibaccatum* \times *S. pinnatisectum*; *S. phureja*, \times *S. jamesii*, \times *S. pinnatisectum*, \times *S. trifidum*, \times *S. polyadenium* (и реципрокно); *S. agrimonifo-*

lium, \times *S. bulbocastanum* (и реципрокно), \times *S. phureja* (и реципрокно); *S. bulbocastanum* \times *S. capsicibaccatum* (и реципрокно), \times *S. chacoense* (и реципрокно), \times *S. phureja* (и реципрокно).

В скрещиваниях *S. tuberosum* (4x) \times *S. polyadenium* (4x) (и реципрокно), как и *S. demissum* (6x) \times *S. polyadenium* (2x) (и реципрокно), также не было семян вследствие торможения роста пыльцевых трубок и в результате отсутствия оплодотворения.

Штельцнер (1949) и Сваминатан (1951) сообщают, что скрещивания *S. tuberosum* \times *S. polyadenium* (4x) сравнительно легко удаются, что, однако, не имело места в работах Дионне (1961). По данным последнего автора, исследование столбиков растений многочисленных *S. tuberosum*, опыленных пылью пяти тетраплоидных клонов *S. polyadenium*, не дало возможности обнаружить достижения пыльцевыми трубками плацентарной ткани завязи. По мнению Дионне, противоречивые результаты могут быть отнесены к различиям в совместимости клонов *S. polyadenium* и *S. tuberosum*. По-видимому, немаловажное значение имеет то обстоятельство, что оба клона *S. polyadenium* в скрещиваниях Дионне были самонесовместимы, в то время как клон, использованный Сваминатаном, был полностью самосовместимым.

Дефектный рост зародыша является вторым по значению механизмом, препятствующим образованию гибридных семян. В некоторых случаях малое количество пыльцевых трубок достигает семязпочек, но это обычно не дает развития завязи. В других скрещиваниях заметное количество пыльцевых трубок доходит до семязпочек, но развитие зародыша заторможено. Образование семян может быть улучшено обработкой завязи раствором 2,4-Д или 2,4,5-Т.

Отсутствие образования семян вследствие дефектного роста зародышей было найдено Дионне (1961) в следующих скрещиваниях: (2x) \times (2x) — *S. capsicibaccatum* \times *S. chacoense*, \times *S. phureja*; *S. yungasense* \times *S. chacoense*, \times *S. commersonii*, \times *S. phureja* (и реципрокно); (2x) \times (4x) — *S. chacoense*, \times *S. stoloniferum*; *S. phureja* \times *S. stoloniferum*; (4x) \times (4x) — (*S. chacoense* (2x), \times *S. demissum* (6x)) — самоопыление и сестринские скрещивания, *S. stoloniferum* \times *S. tuberosum* (и реципрокно); (4x) \times (6x) — *S. tuberosum* \times *S. demissum*.

Следует отметить, что некоторые из этих скрещиваний нельзя рассматривать как всегда безрезультатные. Дионне отмечает, что в его исследованиях оплодотворение в скрещиваниях *S. tuberosum* (4x) \times *S. stoloniferum* (4x) наблюдалось только однажды.

Реципрокные скрещивания до некоторой степени удавались, что при этом было получено лишь 4 жизнеспособных семени от нескольких сотен опылений.

В ВИР также были получены семена в результате скрещиваний *S. stoloniferum* \times *S. tuberosum* (и реципрокно), хотя и при

небольшом проценте образовавшихся ягод и малом количестве семян в ягоде.

Большое количество семян было получено нами не только от скрещиваний *S. demissum* (6x) × *S. tuberosum* (4x), что, как известно, хорошо удается, но и от реципрокных скрещиваний.

Следующим препятствием к образованию семян является ранняя гибель гибридных эмбрионов. При этом пыльцевые трубки достигали семязачек и оплодотворение часто имело место, но вследствие недоразвития эмбрионов не было получено жизнеспособных семян в большинстве скрещиваний, например: (2x) × (2x) — *S. jamesii* × *S. chacoense*, × *S. phureja*; *S. trifidum* × *S. chacoense*, × *S. phureja*; *S. pinnatisectum*, × *S. chacoense*, × *S. phureja*, × *S. capsicibaccatum*, × *S. yungasense*; (4x) × (2x) — *S. acaule* × *S. bulbocastanum*, × *S. cardiophyllum*, × *S. pinnatisectum*, × *S. trifidum*.

Поведение *S. acaule* среди южноамериканских видов, по мнению Дионне, уникально. Этот вид принимает пыльцу видов мексиканских серий *Bulbocastana*, *Cardiophylla*, *Pinnatisecta*, *Trifida*.

Несмотря на торможение роста пыльцевых трубок, когда для опыления *S. acaule* берется пыльца видов этих серий, во всех скрещиваниях некоторые пыльцевые трубки достигают плацентарной ткани и происходит оплодотворение.

Техника скрещиваний и методы преодоления нескрещиваемости. В зависимости от различных условий картофель скрещивают разными способами. Если материнское растение отличается мужской стерильностью, можно опылять цветки без предварительной кастрации. Для этого берут раскрывающиеся и уже раскрывшиеся молодые цветки. В соцветии их оставляют для опыления не более 5—7. После опыления без кастрации обязательно изолировать соцветие. Только в случае ветреной или пасмурной погоды желательнее опыленное соцветие покрыть изолятором.

Если материнское растение отличается фертильной пылью, необходимы кастрация и изоляция опыляемых цветков. В этом случае для искусственного опыления используют уже окрашенные, но еще не раскрывшиеся бутоны; все остальные цветки и зеленые бутоны обрывают. После кастрации всех бутонов на соцветие надевают изолятор, который завязывают внизу шпагатом или мягкой проволокой. На следующий день, когда кастрированные бутоны уже раскроются, на рыльце наносят пыльцу, после чего опыленное соцветие вновь покрывают изолятором.

Иногда в целях экономии времени мы совмещали кастрацию с опылением, т. е. сразу же после кастрации бутонов наносили на рыльца пыльцу и изолировали соцветие. Пыльца сохраняет жизнеспособность в течение нескольких дней (по некоторым данным, до недели); рыльце же способно к восприятию пыльцы раньше созревания собственных пыльников. Проводя таким об-

разом скрещивание, особенно с применением некоторых приемов (см. ниже), мы и при межвидовой гибридизации получали довольно хорошие результаты.

Можно изолировать опыленное рыльце иным способом, например соломинкой, которую надевают на столбик так, чтобы нижний конец ее придавливался пыльниковой колонкой. Нередко соломинки преждевременно опадают, что заставляет систематически следить за всеми опыленными цветками, чтобы своевременно оборвать цветок, к которого до начала завязывания ягоды упала изолирующая соломинка.

Могут быть различные способы нанесения пыльцы на рыльце. В случае массового проведения опыления пыльцой одного опылителя или смесью ее удобен способ, предложенный Щербачевой. Пыльцу от большого количества цветков вытряхивают на бумагу, а оттуда собирают в узкую стеклянную трубочку диаметром 1,5—2 мм, длиной 4—5 см. В трубочку вставляют деревянный поршень (из спички). При опылении трубочку надевают на рыльце опыляемого цветка и пыльцу приводят в соприкосновение с рыльцем. По мере того как расходуется пыльца, поршень вдвигается в трубочку, которая надевается постепенно на рыльце, чем обеспечивается попадание пыльцы на него. Стеклянные трубочки можно заменить соответствующими отрезками соломки. Пригодна для целей массового опыления также стеклянная пипетка с оттянутым кончиком. При легком надавливании на грушу пипетки пыльца высыпается на опыляемое рыльце.

Не следует проводить опыление в сухую жаркую, равно как и в дождливую погоду, так как это резко снижает успех скрещиваний. Лучшие результаты дает опыление в прохладную погоду при температуре 14—20° и высокой влажности воздуха (но без дождя). Если стоят жаркие дни, опылять лучше рано утром и, особенно, вечером.

Чтобы расширить период гибридизационной работы, можно клубни родителей для скрещивания высаживать в теплице в январе и выращивать растения при температуре 18—20° днем и при 10—15° ночью при достаточном освещении, обеспечиваемом соответствующими лампами около 300 Вт на каждый 1 м² с тем, чтобы на вершины побегов приходилось около 6000 люксов. Целесообразно оставить лишь главный стебель и удалить боковые побеги (Вернер, 1954; Рудорф, 1958). При такой ранней посадке родителей можно проводить работы по самоопылению и скрещиванию в феврале—марте. Это даст возможность затем высеять полученные семена в июле—августе и вырастить сеянцы в горшках.

Цветки картофеля иногда плохо переносят изоляцию. Поэтому при трудно удающихся скрещиваниях лучше изолировать весь цветonoсный побег вместе с листьями. Приходилось накрывать все опыляемое растение целлофановым изолятором. При этом

создавались лучшие условия температуры и влажности, способствующие ягодообразованию.

Успешность скрещиваний в ряде случаев может быть повышена путем применения ростовых веществ, которыми опрыскивают цветки через некоторое время после опыления. Фишних и Лобберт (1955, по W. Rudolf, 1958) советуют брать следующие ростовые вещества: 2,4-Д (дихлорфеноксиксусная кислота) или 2,4,5-Т (трихлорфеноксиксусная кислота). Эти же ростовые вещества применял с успехом Дионне (1958). В случае необходимости посева семян вскоре после их созревания в целях прерывания периода покоя рекомендуют надрезание вершины семени. Для стимуляции прорастания семян Спикер и Дионне (1961) с успехом применяли обработку гиббереллином.

В целях улучшения скрещиваемости, а в особенности преодоления нескрещиваемости при отдаленной гибридизации описанная здесь техника скрещиваний дополняется рядом специальных приемов, иногда простых и повсеместно доступных, но в то же время весьма эффективных.

Возможно скрещивание на отделенных от растения частях стебля с соцветиями. Этот способ повсеместно получил в настоящее время наиболее широкое распространение при выполнении гибридизационной программы, особенно при межвидовых скрещиваниях. Он состоит в том, что в период бутонизации от растения отделяют части стебля длиной примерно 25—30 см, с листьями и соцветиями. Их помещают затем в стеклянные банки с водой, устанавливаемые на стеллажи в каком-либо светлом помещении. В дальнейшем проводят опыление так, как это описано выше.

Некоторые исследователи, например Н. А. Веселовский и Л. Е. Горбатенко, помещали стебли с соцветиями не в простую воду, а в питательный раствор Кнуппа. Другие во избежание загнивания стеблей устраивали специальные приспособления, с помощью которых в сосуды непрерывно поступала проточная вода. Для этого, например, в НИИКХ над сосудами прокладывали водопроводные трубы с отверстиями, через которые в сосуды непрерывно поступала вода, а вода, выливающаяся при этом из них, отводилась с помощью специальных устройств.

Мы считали необходимым идти по пути максимального упрощения, разумеется, не в ущерб результативности и качеству. Сосуды заполняли водопроводной водой. Частично их размещали на менее нагреваемых солнцем стеллажах теплицы. Кроме того, на открытом воздухе были оборудованы стеллажи под полиэтиленовой пленкой.

Для предотвращения загнивания стеблей мы принимали следующие меры: в сосуды с водой добавляли ничтожное количество азотнокислого серебра; удаляли листья с той части стебля, которую погружали в воду, затем эти части стебля некоторое время выдерживали в слабом растворе перманганата калия.

Опыт показывает, что при соблюдении таких условий, как правило, не отмечалось загнивания стеблей. Обычно даже не требовалось замены воды в сосуде. Лишь изредка добавляли ее по мере испарения.

Скрещивания на отделенных соцветиях были более результативными, чем на целых растениях. Нередко в первом случае завязывались хорошие ягоды, в то время как их вовсе не было во втором случае. При наличии положительного результата скрещиваний обоими способами процент ягодообразования, так же как и количество семян в ягоде, был значительно более высоким на отделенных соцветиях (табл. 5).

Этот метод скрещиваний наряду с высокой эффективностью отличается большой простотой и доступностью. Он позволяет осуществлять успешные скрещивания и в тех зонах страны, где природные условия неблагоприятны для гибридизации. Приближается к предыдущему метод скрещиваний при выращивании растений картофеля на кирпиче или прививке их на подвой — растения томатов. Клубни в теплице высаживают на кирпич, а затем присыпают землей. По мере роста растений землю около клубня откапывают, а все начинающие образовываться столоны периодически обрывают.

Таким образом, в дальнейшем при скрещивании пластические вещества не расходуются на клубнеобразование. Ягодообразование значительно улучшается. Количество образующихся на растении цветков резко возрастает. Такой же результат дает и прививка на растения томатов.

Из разнообразных методов преодоления нескрещиваемости, разработанных И. В. Мичуриным для плодовых культур, многие нашли применение и при гибридизации у картофеля. Таковы: предварительное вегетативное сближение, воспитание обоих родителей на одних и тех же подвоях, предварительная гибридизация между собой в пределах одной и той же группы (серии) близких видов, вовлечение в гибридизацию третьего вида, хорошо скрещивающегося с одним из родителей (метод посредника), опыление смесью пыльцы, многократное нанесение пыльцы на рыльце, воздействие на рыльце при опылении вместе с наносимой пыльцой кусочками рыльца отцовского растения и т. д. Обычно лучшие результаты дает применение в комплексе нескольких методов преодоления нескрещиваемости.

Виды некоторых серий исключительно плохо скрещиваются с видами других серий, в частности с *S. tuberosum*, но легко между собой. Гибриды, полученные от скрещивания близких видов между собой, отличаются в то же время большей пластичностью и меньшей избирательностью как к условиям среды, так и при оплодотворении. Исходя из этого, мы, начиная еще с довоенных лет, применяли скрещивания между собой близких видов, например в пределах серий *Acaulia*, *Longipedicellata*, *Glabrescentia* и других, а затем скрещивание полученных гибри-

Результаты гибридизации диких видов картофеля разной плоидности *
(по данным Н. А. Житловой, Пушкинские лаборатории ВИР, 1967—1970 гг.)

Комбинация	Количество опы- ленных цветков	% ягод с семе- нами	Среднее количество семян	
			на 1 ягоду	на 1 опы- ленный цветок
<i>S. infundibuliforme</i> 24 × <i>S. trifidum</i> 24	6	67	4	2,7
<i>S. infundibuliforme</i> 24 × <i>S. pinnatisectum</i> 24	5	20	4	0,8
<i>S. infundibuliforme</i> 24 × <i>S. cardiophyllum</i> 24	6	16	3	0,5
<i>S. vernei</i> 24 × <i>S. jamesii</i> 24	21	0	0	0
<i>S. leptophyes</i> 24 × <i>S. trifidum</i> 24	22	4	6	0,3
<i>S. leptophyes</i> 24 × <i>S. pinnatisectum</i> 24	21	0	0	0
<i>S. bukasovii</i> 24 × <i>S. pinnatisectum</i> 24	28	0	0	0
<i>S. simplicifolium</i> 24 × <i>S. trifidum</i> 24	24	4	4	0,2
<i>S. simplicifolium</i> 24 × <i>S. pinnatisectum</i> 24	32	28	2,5	0,7
<i>S. simplicifolium</i> 24 × <i>S. jamesii</i> 24	8	0	0	0
<i>S. simplicifolium</i> 24 × <i>S. cardiophyllum</i> 24	25	48	2,5	1,3
<i>S. bukasovii</i> 24 × <i>kurtzianum</i> 24	9	11,1	18	2
<i>S. stoloniferum</i> 48 × <i>S. bukasovii</i> 24	63	34,7	3,4	8,9
<i>S. acaule</i> 48 × <i>S. leptophyes</i> 24	42	18,2	34,3	1,2
<i>S. acaule</i> 48 × <i>S. velascanum</i> 24	53	22,5	63,2	8,2
<i>S. stoloniferum</i> 48 × <i>S. velascanum</i> 24	43	27,9	6,3	1,7
<i>S. acaule</i> 48 × <i>S. kurtzianum</i> 24	57	34,3	48,3	2,1
<i>S. stoloniferum</i> 48 × <i>S. kurtzianum</i> 24	60	15,1	5,1	0,75
<i>S. acaule</i> 48 × <i>S. sanctae rosae</i> 24	26	30,8	12,6	4
<i>S. acaule</i> 48 × <i>S. stoloniferum</i> 48	93	48,4	100	55,3
<i>S. acaule</i> 48 × <i>S. hjertingii</i> 48	21	9,5	9,5	0,8
<i>S. acaule</i> 48 × <i>S. polytrichon</i> 48	21	47,6	14	6,6
<i>S. acaule</i> 48 × <i>S. pinnatisectum</i> 24	54	11,6	9,7	0,9
<i>S. acaule</i> 48 × <i>S. trifidum</i> 24	30	3,4	1	0,03
<i>S. acaule</i> 48 × <i>S. bulbocastanum</i> 24	66	13,8	3,3	0,43
<i>S. stoloniferum</i> 48 × <i>S. pinnatisectum</i> 24	72	8,5	5	0,5
<i>S. stoloniferum</i> 48 × <i>S. cardiophyllum</i> 24	24	4,2	2	0,08
<i>S. trifidum</i> 24 × <i>S. pinnatisectum</i> 24	53	18	6,4	1,7
<i>S. trifidum</i> 24 × <i>S. simplicifolium</i> 24	27	15	4	0,6
<i>S. trifidum</i> 24 × <i>S. cardiophyllum</i> 24	59	7	4,2	0,3
<i>S. pinnatisectum</i> 24 × <i>S. simplicifolium</i> 24	15	20	4,6	1
<i>S. pinnatisectum</i> 24 × <i>S. cardiophyllum</i> 24	18	12	6	0,7
<i>S. cardiophyllum</i> 24 × <i>S. trifidum</i> 24	22	18	1,5	0,3
<i>S. cardiophyllum</i> 24 × <i>S. pinnatisectum</i> 24	30	13	6,5	0,9
<i>S. cardiophyllum</i> 24 × <i>S. simplicifolium</i> 24	9	33	6,6	2,1

* Скрещивания на отделенных от стебля соцветиях при многократном на-
несении пыльцы на рыльца.

дов с сортами *S. tuberosum*, обычно используемыми в качестве опылителей.

Метод посредника применяют в том случае, когда какие-либо 2 вида, предназначенные для гибридизации, не скрещиваются один с другим, но хотя бы какой-то из них сравнительно легко скрещивается с третьим видом, который и может служить посредником. В этих целях соответствующий вид скрещивают с посредником, а полученный гибрид — в дальнейшем с первоначально намеченным компонентом. Например, виды серии *Acaulia*, трудно скрещивающиеся с *S. tuberosum*, предварительно скрещивают с *S. demissum*, а уже затем полученный гибрид с *S. tuberosum*. Нами было проведено значительное число подобных скрещиваний при использовании *S. demissum* в качестве опылителя. Значительное количество гибридов было получено также от скрещиваний *S. demissum* (♀ и ♂) с видами серии *Longipedicellata*, с последующим резульативным скрещиванием их с *S. tuberosum*. Ниже (стр. 310) приводятся также данные о предварительной гибридизации некоторых трудно скрещивающихся мексиканских диплоидных видов с *S. acaule*, используемым при этом в качестве материнского растения. Эти примеры можно было бы значительно умножить.

Опыление смесью пыльцы и многократное нанесение пыльцы на рыльце — весьма эффективные приемы, особенно при отдаленной гибридизации картофеля. При опылении смесью пыльцы растения ставят в благоприятные условия в отношении избирательности к оплодотворению яйцеклетки той или иной пылью разных производителей. При этом возможно также стимулирующее влияние одной пыльцы на другую, что увеличивает резульативность скрещивания.

Положительное значение смеси пыльцы отмечали ученые разных, часто противоположных направлений в биологической науке. И. В. Мичурин считал, что при нанесении на рыльце смеси пыльцы различных сортов с добавлением пыльцы материнского или родственного ему вида появляются специфические для пыльцы каждого вида выделения, способствующие прорастанию пыльцевых зерен. Биологическое взаимодействие прорастающих пыльцевых зерен через обмен веществ способствует оплодотворению семяпочек пылью систематически далеких видов.

По мнению Д. Костова (1938), в некоторых случаях больший успех скрещиваний при опылении цветков материнского вида смесью пыльцы нескольких разновидностей отцовского вида можно приписать различной скорости роста пыльцевых трубок тех или иных разновидностей. Он признавал также возможность того, что «пыльцевые трубки с разными генотипами», прорастая в чужом пестике, могут влиять одна на другую и вызывать появление в пестике условий, благоприятствующих росту.

В многочисленных исследованиях, проведенных в ВИР, опыление смесью пыльцы повышало как процент ягодообразования,

так и количество семян в ягоде. Причем эта закономерность наблюдалась не только у особо трудно скрещиваемых, но и у таких относительно хорошо скрещивающихся с *S. tuberosum* видов, как, например, *S. demissum*. Так, при опылении *S. demissum* v. *xitlense* различными смесями пыльцы удачных скрещиваний было 85,5 и 71,4%, а среднее количество семян в ягоде — 24 и 49, при опылении одним сортом удачных скрещиваний было 39,3%, среднее количество семян в ягоде — 12,3. Примерно такие же соотношения были при опылении других разновидностей *S. demissum* различными смесями пыльцы.

Множественное с определенными интервалами нанесение пыльцы на рыльце также значительно улучшает результаты скрещивания по сравнению с однократным. Это связано с рядом причин, в том числе с возможностью нахождения при многократном нанесении пыльцы наиболее благоприятных условий для ее прорастания (температуры, влажности и пр.). Кроме того, частое раздражение рыльца, вызванное повторными нанесениями пыльцы, возможно, способствует лучшему оплодотворению. В опытах Бахаревой (ВИР) пыльцу многократно наносили с интервалами в 10—12 часов. При этом было установлено, что многократное нанесение пыльцы *S. tuberosum* на рыльца растений различных диких видов резко увеличивало процент удачных скрещиваний. Количество семян в ягоде также возрастало, хотя и оставалось, за единичными исключениями, невысоким. Пользуясь этим способом, удалось в ряде случаев получить ягоды с жизнеспособными семенами, в то время как контрольные скрещивания были безрезультатными. При многократном опылении удалось получить несколько ягод с наличием небольшого количества всхожих семян даже при скрещивании таких видов, как *S. polyadenium* × *S. jamesii*. При однократном нанесении пыльцы результаты были отрицательными.

На основании нашего опыта и анализа литературных данных, мы считаем наиболее доступным и результативным скрещивание на отделенных от растений частях стебля с соцветиями в сочетании с применением смеси пыльцы и многократным нанесением пыльцы на рыльце.

Предварительная полиплоидизация — один из наиболее эффективных методов преодоления нескрещиваемости. Многочисленные исследования, проведенные в различных странах, убедительно свидетельствуют о том, что удвоение числа хромосом ряда видов картофеля улучшает как ягодообразование, так и скрещиваемость их с другими видами. Еще в довоенные годы аспирант ВИР А. И. Митин получил полиплоидную форму ($2n=96$) тетраплоидного *S. ascaule*, что улучшало скрещиваемость этого вида с другими. В дальнейшем В. А. Рыбин искусственным путем удвоил число хромосом у диплоидного вида *S. gubini*.

Ряд зарубежных ученых в большом объеме проводил работы по полиплоидизации различных видов картофеля и вовлечению

**Результаты отдаленной гибридизации диких видов картофеля
и их полиплоидов с *S. tuberosum***

(по данным Н. А. Житловой, Пушкинские лаборатории ВИР, 1967—1970 гг.)

Наименование комбинации	Количество опыленных цветков	% ягод с семнами	Среднее количество семян	
			на 1 ягуду	на 1 опы- ленный цветок
chacoense 48 × t*	124	68	12,6	6,9
f. emmae 48 × t	80	71	8,6	6,2
setulosistylum 48 × t	60	89	10,6	9,4
bukasovii 24 × t	12	0	0	0
t × bukasovii 24	271	7	5,1	0,36
bukasovii 48 × t	10	70	33,3	23,3
canasense 24 × t	50	16	3,7	0,6
t × canasense 24	40	10	4,5	0,4
canasense 48 × t	40	95	11,3	10,8
leptophyes 24 × t	96	5,2	4,4	0,2
t × leptophyes 24	80	13,7	1,3	0,1
leptophyes 48 × t	80	87,6	11,4	10,1
t × leptophyes 48	49	48,9	14,2	7,2
velascanum 24 × t	122	38,2	5,9	2,4
velascanum 48 × t	113	92,3	16,8	14,8
t × velascanum 24	22	36,4	2,2	0,8
t × velascanum 48	30	87	20,1	18,1
kurtzianum 24 × t	88	13,6	5,6	0,7
t × kurtzianum 24	43	9,3	4	0,37
kurtzianum 48 × t	165	88	32,6	28,6
t × kurtzianum 48	90	84,5	20,1	17
megistacrolobum 24 × t	40	0	0	0
megistacrolobum 48 × t	47	45,2	7,8	1,7
acaule 48 × t	101	1,7	4	0,14
t × acaule 48	51	0	0	0
acaule 96 × t	78	67,8	16,5	3,7
stoloniferum 48 × t	72	15,2	3	0,45
stoloniferum 96 × t	140	44,1	28,8	18,7
t × stoloniferum 48	47	14,9	2,5	0,4
t × stoloniferum 96	30	63,4	29,9	18,9
hjertingii 96 × t	49	51	5	2,5
polytrichon 48 × t	95	25,7	3,8	1,15
t × polytrichon 48	50	10	2,4	0,2
polytrichon 96 × t	92	66,6	34,8	3,2
pinnatisectum 24 × t	32	0	0	0
t × pinnatisectum 24	29	0	0	0
t × pinnatisectum 24**	57	5,2	4	0,2
pinnatisectum 48 × t	40	22,4	12,1	2,7
t × pinnatisectum 48	40	5	24	1,2
jamesii 24 × t	49	0	0	0
t × jamesii 24	29	0	0	0
jamesii 48 × t	64	6,2	1	0,06
t × jamesii 48	32	0	0	0
trifidum 24 × t	52	0	0	0
t × trifidum 24	42	0	0	0
t × trifidum 24**	131	4,6	1	0,05

Наименование комбинации	Количество опыленных цветков	% ягод с семенами	Среднее количество семян	
			на 1 ягоду	на 1 опыленный цветок
trifidum 48 × t	43	18,6	11,5	2,1
t × trifidum 48	30	10	12,3	1,2
cardiophyllum 24 × t	25	0	0	0
t × cardiophyllum 24	25	0	0	0
cardiophyllum 48 × t	25	12	20,3	2,4
t × cardiophyllum 48	18	11,1	16,5	2
bulbocastanum 24 × t	50	0	0	0
t × bulbocastanum 24	25	0	0	0
bulbocastanum 48 × t	72	12,5	10,6	1,4
t × bulbocastanum 48	35	5,7	8,0	0,4

* t — *S. tuberosum*.

** Скрещивания на отделенных от стебля соцветиях.

их в гибридизацию (J. R. Livermore и F. E. Johnstone, 1940; R. Lamm, 1943; G. Stelzner, 1949; M. S. Swaminathan, 1950, 1951; M. Torka, 1951; K. Beamish, D. C. Cooper и R. W. Hougas, 1957; M. L. Magoon, D. C. Cooper и R. W. Hougas, 1958; L. A. Dionne, 1961; Yukio Irikura, 1968 и др.). В Советском Союзе в послевоенные годы полиплоидизацией картофеля занимались Н. А. Лебедева (1955, 1965), Н. А. Чуксанова (1958) и другие исследователи.

В последние годы в большом объеме работа по созданию полиплоидов различных диких видов картофеля и вовлечению их в гибридизацию проводится в ВИР.

Некоторые результаты отдаленной гибридизации диких видов картофеля исходной плоидности и их полиплоидов представлены в табл. 6.

Ряд авторов отмечает, что растения полиплоидов отличаются большей мощностью, более крупными листьями, долями листьев, цветками, клубнями, несколько измененным химическим составом листьев, в том числе содержанием в них гликоалкалоидов (Прокшес, 1952).

Обычно для получения полиплоидов на растения воздействуют колхицином. Способы его применения могут быть различными. Гоффарт и Росс (1954) для удвоения числа хромосом у диплоидного *S. vernei* смешивали равные части 0,5%-ного раствора колхицина и подогретого 2%-ного раствора агара. Этой смесью наполняли до $\frac{1}{3}$ высоты стерилизованную чашку Петри. Семена были положены на агар и через несколько дней перенесены в посевные чашки с просеянной землей. От $\frac{1}{4}$ до $\frac{1}{3}$ взошедших сеянцев оказались тетраплоидными. Это уже было видно

по более широкой конечной доле листьев и подтверждалось контрольными цитологическими анализами.

В некоторых случаях применяют меньшую концентрацию раствора колхицина. Например, для удвоения числа хромосом у гибридов между *S. acaule* и мексиканскими диплоидными видами Токсопеус и Вердениус (Хермсен, 1966) обрабатывали семена в чашках Петри 0,2%-ным раствором колхицина.

Н. А. Житлова (ВИР) применяла обработку 0,5%-ным раствором колхицина сухих семян, проростков и молодых растений в фазе семядолей. Семена картофеля раскладывали в чашках Петри на фильтровальную бумагу, смоченную раствором колхицина. Наклюнувшиеся семена промывали и высевали в пикировочные ящики. Проросшие семена с корешком длиной 1—2 мм погружали в раствор колхицина на 48 часов, затем промывали и высевали.

При обработке молодых растений в фазе семядолей капли раствора наносили на точки роста ежедневно рано утром — от 3 до 10 раз (в зависимости от вида) до появления заметных изменений (утолщение черешков и резкое торможение в росте).

Было установлено, что наиболее эффективен последний метод. Выход полиплоидных растений у отдельных видов при этом достигал 62,7%. Воздействие колхицином на сухие семена давало наименьший выход полиплоидных растений. В то же время при обработке колхицином точек роста наблюдалось наибольшее количество химерных растений — у некоторых видов до 75%, а при обработке сухих семян химерных растений или вовсе не было, или они встречались в небольшом количестве.

В 1967—1971 гг. в лаборатории отдаленной гибридизации ВИР были получены полиплоидные растения следующих видов картофеля, относящихся к 18 сериям: *S. berthaultii*, *S. kurtzia-num*, *S. velascanum*, *S. leptophyes*, *S. canasense*, *S. bukasovii*, *S. sparsipilum*, *S. catarrhrum*, *S. vernei*, *S. microdontum*, *S. infundibuliforme*, *S. megistacrolobum*, *S. raphanifolium*, *S. sanctae rosae*, *S. acaule*, *S. pampasense*, *S. santolallae*, *S. tarijense*, *S. cha-coense*, *S. commersonii*, *S. stoloniferum*, *S. polytrichon*, *S. hjer-tingii*, *S. polyadenium*, *S. pinnatisectum*, *S. jamesii*, *S. cardiophyllum*, *S. trifidum*, *S. michoacanum*, *S. bulbocastanum*.

Большинство из них фитофтороустойчиво, некоторые морозостойки или устойчивы к картофельной нематодe.

Было подтверждено, что при удвоении числа хромосом изменяются различные признаки растений, в том числе анатомо-морфологические. Количество хлоропластов в замыкающих клетках устьиц у полиплоидов в среднем в 1,5 раза больше, чем у исходных видов. Количество устьиц на единицу площади листа у исходных видов обычной плоидности в среднем в 1,8 раза больше, чем у полиплоидов, а размер устьиц у полиплоидов в среднем в 1,3 раза больше, чем у исходных видов. Размер пыльцы у полиплоидных растений в среднем в 1,5 раза больше, чем

у исходных, но количество окрашиваемых пыльцевых зерен в среднем в 2,6 раза меньше. Несмотря на это, скрещиваемость полиплоидов неизмеримо превосходит исходные виды. Весьма важно также, что при использовании полиплоидов резко увеличивается количество семян в ягоде.

Результаты вовлечения в гибридизацию видов различных серий картофеля приведены в приложении 1. Многочисленные виды разных серий, относимые к подсекции *Andinum*, широко использованы в скрещиваниях.

Скрещиваемость видов серий *Transaequatorialia* и *Simpliciora*. Почти все разнообразные виды этих серий диплоидные, за исключением одного тетраплоидного *S. sucrense*. Многие представляют интерес своей устойчивостью к картофельной нематодe и заморозкам.

S. spagazzinii, так же как *S. velascanum*, весьма трудно скрещивается с *S. tuberosum* (Brücher и Ross, 1953). Другой вид *S. kurtzianum* (= *S. macolae*) также с большим трудом может быть вовлечен в гибридизацию. Относительно легче его скрестить с диплоидным видом серии *Simpliciora* — *S. microdontum*. Согласно Сваминатану, гибриды между этими видами плодovиты. Мейоз правильный. В метафазе 1-го деления получается 12 бивалентов. В среднем 85% пыльцевых зерен фертильны.

Скрещивания диплоидных гибридов *S. kurtzianum* × *S. microdontum* с *S. tuberosum* удаются, но лишь при использовании *S. tuberosum* в качестве опылителя. Вследствие того, что гибриды от этих скрещиваний триплоидные ($2n=36$) и стерильные, Сваминатан (1950) путем колхицинирования удваивал число хромосом у гибридов *S. kurtzianum* × *S. microdontum*. Это позволяло получить мощные растения, которые очень легко реципрокно скрещивались с *S. tuberosum*. При скрещивании F_1 *S. kurtzianum* × *S. microdontum* ($2n=48$) × *S. tuberosum* завязывалось 18,2% ягод с семенами; при реципрокных скрещиваниях — 38,1%.

Различными исследователями были получены тетраплоидные растения *S. kurtzianum*, а Бахаревой — 96-хромосомные. Последние оказались сильно угнетенными и нежизнеспособными.

В последние годы в ВИР ряд видов этих серий был вовлечен в скрещивания. Таковы, например, гибриды от скрещиваний диких видов обычного уровня плоидности между собой с участием *S. bukasovii*, *S. kurtzianum*, *S. leptophyes*, *S. velascanum*, а также гибриды от скрещиваний с *S. tuberosum* диплоидных и тетраплоидных форм *S. bukasovii*, *S. canasense*, *S. leptophyes*, *S. velascanum*, *S. kurtzianum* (табл. 5 и 6).

В ВИР были довольно широко вовлечены в гибридизацию *S. catarrhnum* и *S. vernei*, устойчивые к картофельной нематодe. Ягоды с семенами были получены от следующих скрещиваний: *S. demissum* × *S. vernei* — 23% ягод с семенами, при среднем количестве семян в ягоде 4; *S. vernei* × *S. infundibuliforme* —

20% и 11 семян в ягоде; *S. vernei* × *S. catarthrum* — 17% и 27 семян; *S. vernei* × смесь пыльцы *S. verrucosum* + *S. vernei* — 67% и 49 семян; *S. vernei* × *S. tuberosum* — 2 (1—8)% и 2 семени в ягоде; *S. microdontum* × *S. catarthrum* — 5% и 4 семени; *S. catarthrum* × *S. microdontum* — 76% и 108 семян в ягоде; *S. catarthrum* × *S. tuberosum* — 26% и 10 (8—24) семян в ягоде; *S. tuberosum* × *S. catarthrum* — 1% ягод с семенами и в среднем 1 семя в ягоде.

Были получены также гибридные семена от опыления смесью пыльцы (*S. phureja*, *S. schreiteri* и сорт Камераз № 1). Судя по гибридным растениям, оплодотворение произошло, по-видимому, пылью диплоидного вида *S. phureja*. Гоффарт и Росс (1954) отмечают, что использование в скрещивании диплоидного *S. vernei* дает лишь ничтожный процент образования ягод. У трех исследованных гибридных растений F_1 *S. vernei* ($2n=24$) × сорт или селекционный клон ($2n=48$) Вангенгейм установил $2n=48$. Гоффарт и Росс полагают, что потомство этих скрещиваний произошло от нередуцированных яйцеклеток, как это наблюдали Оппенхеймер (1933), Пропах (1938) и другие исследователи, в частности в ВИР, при гибридизации других диплоидных видов с тетраплоидными. По Ротакеру (1958), все полученные им растения F_1 от скрещиваний *S. vernei* ($2n=24$) с *S. tuberosum* ($2n=48$) были триплоидные.

В 1968 г. М. А. Вавилова (ВИР) получила гибриды от скрещиваний *S. vernei* $2n=24$ (♀) с видами *S. rybinii*, *S. megistacrolobum*, *S. boliviense*, *S. tuberosum*. При этом в комбинации *S. vernei* × *S. boliviense* отмечены сравнительно хорошая скрещиваемость и наличие относительно большого количества семян в ягоде. Гибридизация *S. vernei* с культурными видами *S. rybinii* ($2n=24$) и *S. tuberosum* давала малое количество семян на 1 ягоду и на 1 опыленный цветок.

Гибридизация искусственно полученного с помощью колхицина тетраплоидного *S. vernei* × сорт или селекционный клон значительно повышала скрещиваемость и количество семян в гибридной ягоде. Так, в работах Гоффарта и Росса (1954) в этом случае было уже 37% ягодообразования при наличии в среднем 73 семян в гибридной ягоде. Гибриды хорошо росли и по габитусу были ближе к сортам *S. tuberosum*.

Ротакер (1958) при гибридизации тетраплоидного *S. vernei* с различными сортами *S. tuberosum* получил от 3 до 63% ягодообразования с наличием 25—160 семян в ягоде, а при повторных скрещиваниях с *S. tuberosum* — 19—43% ягод с 50—100 семенами в ягоде. Скрещивание диплоидного *S. vernei* с диплоидными примитивными культурными видами давало 8—60% ягодообразования и 16—112 семян в ягоде, с *S. demissum* — соответственно 7—28% и 6—26, а при повторном скрещивании с *S. tuberosum* — 7—27% с 25—51 семенем в ягоде. Ротакер полагает, что скрещивание диплоидного *S. vernei* с *S. tuberosum*

не имеет практического значения вследствие малого количества семян и частичной стерильности гибридов.

Скрещивания *S. catarthrum* с *S. tuberosum* значительно легче удаются, чем *S. vernei* с *S. tuberosum*. При этом лучшие результаты дает использование *S. catarthrum* в качестве материнского растения.

Ирикура (1968), скрещивая *S. microdontum* (2x) × *S. tuberosum* и реципрокно, в первом случае не получил ягодообразования, а во втором оно составляло 0,94% и в среднем было по 3 семени в ягоде. При использовании полиплоидного *S. microdontum* в такого же рода скрещиваниях было уже в первом случае 20,4% ягодообразования и в среднем 45,6 семени в ягоде, а во втором — соответственно 30% и 112,4.

Скрещивания с видами серии *Andigena*. Из всей этой серии, включающей культурные южноамериканские виды различной плоидности, наибольшее практическое значение имеет тетраплоид *S. andigenum*. Многие его формы представляют большую ценность для селекционного использования. Этот вид легко скрещивается с *S. tuberosum*, дает высокий процент завязывания ягод с большим числом семян в каждой. Если среди *S. tuberosum* преобладают сорта с мужской стерильностью, то, наоборот, почти все формы *S. andigenum* характеризуются фертильностью. Это увеличивает ценность вида, так как позволяет использовать его в качестве опылителя.

Удвоение числа хромосом у *S. andigenum*, так же как и у *S. tuberosum*, не давало того результата, который был получен у многих других видов. Полиплоидные растения *S. andigenum* и *S. tuberosum* были менее мощные, иногда деформированные по сравнению с исходными формами и не завязывали ягод (Johnston, 1939). Таким образом, для этих «настоящих» видов удвоение числа хромосом ведет к регрессу.

В серию *Andigena* входят также диплоидные виды. Цитологические исследования (Рыбин, 1929, 1932; Эмме, 1936, 1937, 1940 и др.) гибридов от скрещиваний этих видов между собой, равно как с диплоидными видами других серий, свидетельствуют о том, что у 24-хромосомных гибридов редукционное деление протекает правильно. Как в потомстве от самоопыления, так и при гибридизации 24-хромосомные гибриды плодоносили при искусственном, а иногда и при естественном самоопылении (Эмме, 1936). Только при скрещиваниях с *S. ajanhuiri* не было получено ягод.

При скрещивании диплоидных видов с тетраплоидными, в частности с *S. tuberosum*, у гибридов теоретически должно быть 36 хромосом. Е. В. Ивановская (1941) при подсчете в мейозе числа хромосом у гибридов диплоидных видов картофеля с тетраплоидными установила, что в ряде случаев при этом, помимо 36-хромосомного потомства, в большом количестве получают также 48-хромосомные формы. Такие гибриды

получались от соединения нередуцированной гаметы диплоида и нормальной гаметы тетраплоида, т. е., как отмечает Иванова-Скская, они могут быть названы гемислодидиплоидами («полуплоидными»). Гемислодидиплоиды образуют ягоды и лучше, чем триплоиды, скрещиваются с разными видами и, что особенно важно, с *S. tuberosum*.

Селекционные возможности триплоидного и тетраплоидного потомства неодинаковы, так как влияние диплоидного растения в случае гемислодидиплоидов как бы увеличивается, так же как и при использовании искусственных тетраплоидов. В скрещиваниях такого рода тетраплоиды получались даже чаще, чем триплоиды. Например, в потомстве *S. tuberosum* \times *S. rybinii* тетраплоидных растений было 7, триплоидных — 4; *S. rybinii* \times *S. tuberosum* — соответственно 4 и 2; *S. tuberosum* \times *S. phureja* — 2 и 1, а при скрещивании *S. phureja* \times *S. tuberosum* — все 10 растений было только тетраплоидными. Второе поколение гемислодидиплоидов было также тетраплоидным. Гемислодидиплоиды наблюдались и при скрещивании *S. rybinii* с *S. leptostigma*, при этом также в большем числе, чем триплоиды. Они были выявлены и при скрещивании диплоидных видов других групп.

Фертильность гемислодидиплоидов является положительным качеством, так как позволяет иметь второе поколение с многообразием в потомстве.

Скрещиваемость диплоидных видов *Andigena* с *S. tuberosum* затруднена. Результативность скрещиваний, например, с некоторыми формами *S. rybinii* исчисляется немногими процентами. Легче удавались скрещивания при опылении диплоидами, например *S. tuberosum* \times *S. rybinii*, хотя возможно и обратное. Гемислодидиплоидией также можно объяснить трудную скрещиваемость, так как образование у диплоида гамет с соматическим числом хромосом чрезвычайно низкое — около 0,5%. Нормальные же триплоидные гибриды еще более редки вследствие отдаленности скрещиваемых видов. Эта отдаленность подтверждается угнетением в F_1 , свидетельствующим о плохой взаимозаменяемости элементов диплоида и тетраплоида.

От скрещиваний диплоидных видов с различными сортами *S. tuberosum* было получено всего по несколько семян в ягоде. Удвоение числа хромосом у диплоидных видов значительно увеличивало их скрещиваемость с *S. tuberosum*, хотя количество фертильной пыльцы у тетраплоидных форм было ниже, чем у диплоидных. Так, некоторые формы диплоидного *S. rybinii* имели фертильной пыльцы 90—100%, а при удвоении числа хромосом — 33,9—35,3% (Сваминатан, 1951). В цитируемой работе Сваминатана при гибридизации *S. rybinii* (4x) \times *S. tuberosum* было получено 19% удачных скрещиваний, при среднем количестве семян в ягоде 23; в реципрокных скрещиваниях — соответственно 9,4% и 45. При скрещивании *S. rybinii* f. kes-

selbrenneri (4x) \times *S. tuberosum* и реципрокно удачных скрещиваний было 8,3 и 17,9%, среднее количество семян в ягоде 26 и 30.

Ирикура (1968) получил от скрещиваний *S. gonioscalyx* (2x) \times *S. tuberosum* 22% ягодообразования, при среднем количестве семян в ягоде 1,2, а на 1 опыленный цветок — 0,3; в реципрокных скрещиваниях — соответственно 1%; 2; 0,2. При скрещивании *S. gonioscalyx* (4x) \times *S. tuberosum* и реципрокно удачных скрещиваний было в первом случае 71, во втором — 43%; среднее количество семян в ягоде 110,8 и 33,9, а на 1 опыленный цветок — 78,3 и 14,5; *S. phureja* (2x) \times *S. tuberosum* и реципрокно — 13 и 1%; 3,4 и 2,7; 0,4 и 0,2; *S. phureja* (4x) \times *S. tuberosum* и реципрокно — 41 и 44%; 58,3 и 99,2; 23,7 и 43,5.

Скрещиваемость видов серий *Alticola* и *Megistacroloba*. До последнего времени морозостойкие диплоидные виды этих серий весьма слабо использовались в гибридизации.

Цитогенетическое изучение диплоидных видов и межвидовых гибридов серий *Alticola* и *Megistacroloba* (R. W. Buck, 1966) показало, что у 5 видов и 13 межвидовых гибридов было нормальное хромосомальное поведение, за исключением двух клонов *S. toralapanum*, у которых часто наблюдалось наличие унивалентов в диакинезисе и в 1-й метафазе. Низкий процент окрашиваемой пыльцы был отмечен не только у этих, но и двух других клонов с нормальным мейозом. Таким образом, причины следует искать в других генетических или физиологических факторах.

Цитологическая картина у межвидовых гибридов показывает хорошо выраженную, если не идентичную гомологию видов внутри данных серий. М. А. Вавиловой (ВИР) положительные результаты были получены от скрещиваний с видами серий: *Alticola* — *S. boliviense*, *S. toralapanum*, *S. megistacrolobum* и *Megistacroloba* — *S. raphanifolium*, *S. sanctae rosae*. Некоторые виды оказались пригодными для использования и в качестве материнских и отцовских растений. Особое значение имеет то обстоятельство, что виды этих филогенетически весьма далеких серий скрещивались с *S. tuberosum*.

Скрещиваемость видов серии *Acaulia*. Дикie морозостойкие тетраплоидные виды этой серии с большим трудом скрещиваются с *S. tuberosum*. Как правило, необходимо применение различных приемов преодоления нескрещиваемости.

Пропях (1938) отмечает, что *S. acaule* (4x) относительно легче скрещивается с диплоидными видами — *S. chacoense*, *S. verrucosum*, *S. phureja* и с тетраплоидными — *S. ajuscoense*, *S. fendleri*, а также с тексаплоидом *S. demissum*.

Большое количество стерильных гибридов F_1 было получено в ВИР В. Н. Ивановой от скрещиваний различных видов серии *Acaulia* (4x) с некоторыми тетраплоидными и диплоидными видами. Ниже в скобках отмечается процент удачных скрещива-

ний и среднее число семян в ягоде: *Acaulia* (4x) \times *S. stoloniferum* 4x (14,9—92,3%; 88—97,5), \times *S. polytrichon* 4x (до 100%; до 163), \times *S. tarijense* 2x (60%; 148), \times *S. microdontum* 2x (27,8—33,3%; 14—92,8), \times *S. vernei* 2x (30%; 94), \times *S. pinnatisectum* 2x (15,5%; 18,5), \times *S. bulbocastanum* (16,6%; 2).

По Сваминатану (1950, 1951), амфидиплоидные формы *S. acaule* \times *S. microdontum* плодovиты и фертильной пыльцы у них в среднем 61%, в то время как у триплоидных гибридов от скрещиваний этих видов — 0—2%. Амфидиплоидные растения *S. acaule* \times *S. microdontum* (*simplicifolium*) очень мощные и легко скрещиваются с *S. tuberosum*, так же как и с другими видами — *S. chacoense*, *S. stoloniferum*, *S. demissum*.

При скрещиваниях гексаплонда (F_1 *S. acaule* \times *S. microdontum*) с *S. tuberosum* было получено 27,3% ягодообразования, среднее число семян в ягоде 78. Реципрокные скрещивания оказались безрезультатными.

Пропах (1938) отмечает, что при осуществлении скрещиваний тетраплоидных видов *Acaulia* с *S. tuberosum* получается много нередуцированных яйцеклеток *Acaulia* с 48 хромосомами. Таким образом, потомство вместо ожидаемых 48 хромосом имеет 72 хромосомы. При этом гибриды часто фертильны.

Полученный в свое время М. С. Благовидовой гибрид *S. rupeae* \times *S. tuberosum* (2n=48) дал единичные ягоды от самоопыления. В дальнейшем от него было выращено много растений F_2 , а также получен ряд семей от обратных скрещиваний с *S. tuberosum* (Дремлюг, 1937). По данным Н. В. Николаевой (Ассесова, 1937; Эмме, 1940), гибриды от обратных скрещиваний F_1 имели 72 хромосомы. Такие гибриды преимущественно наследуют признаки дикого вида. Последующее скрещивание с *S. tuberosum* дает, по-видимому, 60-хромосомное потомство, среди которого уже могут быть выделены формы, в большей степени наследующие признаки *S. tuberosum*.

Следует отметить, что и в тех случаях, когда в F_1 получено нормальное тетраплоидное потомство, как например у гибрида Благовидовой *S. rupeae* \times Смысловский, в F_2 возникали гексаплоиды вследствие наличия нередуцированной гаметы F_1 .

Весьма неожиданно возникновение гексаплоидов также при скрещивании тетраплоида (*S. rupeae* \times Смысловский) с диплоидом *S. guibinii* \times *S. bukasovii* (оригинатор Г. М. Коваленко). По-видимому, это происходит вследствие наличия нередуцированных гамет у обоих компонентов. В других скрещиваниях в сочетании тетраплоид \times диплоид, например (*S. rupeae* \times Смысловский) \times (*S. ajanhuiri* \times *S. gonicalyx* \times *S. bukasovii*), образовались, в соответствии с ожидаемым, триплоиды.

Образование нередуцированных гамет, видимо, свойственно тетраплоидным *Acaulia*. Это проявляется в легкости получения жизненных (в отличие от *S. tuberosum*) полиплоидов этих видов и их гибридов при скрещивании с *S. tuberosum*. Вследствие

этого при повторной гибридизации и на третий год работы с тетраплоидным *Acaulia* приходится иметь дело с пентаплоидами, в то время как при гибридизации *S. demissum* с *S. tuberosum* пентаплоиды получаются на второй год, а на третий — при повторной гибридизации уже создаются 48-хромосомные гибриды.

Использование тетраплоидных видов *Acaulia* в качестве опылителей, даже в случае специальных приемов преодоления нескрещиваемости, как правило, за редким исключением, не дает результатов. Согласно исследованиям Л. А. Дремлюг, это связано с наличием у данных видов очень коротких пыльцевых трубок, лишь в единичных случаях достигающих до зародышевого мешка.

Октоплоиды различных форм *S. acaule* ($2n=96$) хорошо скрещиваются с *S. tuberosum* ($2n=48$). Обратные скрещивания не удаются (Lamm, 1943; Сваминатан, 1951 и др.). Фертильной пыльцы у *S. acaule* ($8x$) 69,5%, а у обычного тетраплоида — 99%. В то же время отмечена хорошая скрещиваемость в комбинации *S. acaule* ($8x$) \times *S. tuberosum* — 37,2% ягодообразования, среднее количество семян в ягоде 31 (Сваминатан, 1951).

Ирикура (1968) при скрещивании *S. acaule* ($4x$) с *S. tuberosum* и реципрокно не получил ягод. При скрещивании *S. acaule* ($8x$) \times *S. tuberosum* удачных скрещиваний было 67%, среднее количество семян в ягоде 48,8, а на один опыленный цветок — 32,5. Результаты работы Н. А. Житловой (ВИР) по гибридизации *S. acaule* с различными видами картофеля представлены в табл. 5 и 6.

Скрещиваемость *S. curtilobum* серии *Subacaulia*. Культурный вид *S. curtilobum* ($2n=60$) из серии *Subacaulia* представляет интерес как производитель при селекции на морозостойкость и повышение содержания крахмала в клубнях. Он относительно легко скрещивается с *S. tuberosum*. Некоторые гибриды F_1 *S. curtilobum* \times *S. tuberosum*, полученные в ВИР И. А. Вессловским и Г. М. Коваленко, оказались самофертильными и дали второе поколение, другие с успехом были вовлечены в дальнейшую гибридизацию с *S. tuberosum*.

Гибриды F_1 , полученные при скрещивании *S. curtilobum* с диплоидными видами *S. curtilobum* \times *S. stenotomum* и *S. curtilobum* \times *S. goniocalyx*, плохо развивались, не цвели и не образовывали клубней. У первого из них было 45, а у второго 44 хромосомы (Эмме, 1940). Возможность получения жизненного и часто самофертильного потомства уже в F_1 *S. curtilobum* \times *S. tuberosum* значительно облегчает использование этого вида в селекции.

Скрещиваемость видов серии *Tuberosa*. В подсекции *Pacificum* наибольшее практическое значение имеют виды серии *Tuberosa*. Из видов этой серии вовлечены в гибридизацию чилийские дикие виды — диплоид *S. maglia*, тетраплоиды *S. molinae*

и *S. leptostigma*, но особенно широко — культурный тетраплоидный *S. tuberosum* (чилийские формы и разнообразные селекционные сорта).

При скрещивании внутри *S. tuberosum* при подборе фертильного опылителя обычно завязывается много ягод с большим количеством семян в каждой. *S. tuberosum* — обязательный компонент при выведении новых сортов путем внутри- и межвидовой гибридизации. Без участия *S. tuberosum* невозможно создать полноценную в хозяйственном отношении форму картофеля. При межвидовых скрещиваниях с дикими видами последние необходимо для получения нужного комплекса признаков в гибриде не менее трех раз скрещивать с *S. tuberosum*. При межвидовых скрещиваниях вследствие филогенетической отдаленности гибридизация многих диких видов с *S. tuberosum* часто малорезультативна, особенно без применения специальных мер преодоления нескрещиваемости. Успех межвидовой гибридизации в значительной степени зависит от правильного подбора компонентов *S. tuberosum*.

Скрещиваемость видов серии *Glabrescentia*. В подсекции *Orientalis*, судя по имеющимся у нас до сего времени данным, наибольшее значение для использования в селекции имеет *S. chacoense* из серии *Glabrescentia*.

Виды этой серии диплоидные. Обычно при гибридизации между собой диплоидных видов получается также диплоидное гибридное потомство. Таковы, например, по Е. Эмме (1937), гибриды *S. chacoense* × *S. rybinii* (реципрокно); *S. chacoense* × *S. gonicalyx*, *S. chacoense* × *S. catarthrum* (и реципрокно). Редукционное деление протекает у них правильно, с образованием 12 бивалентов в гетеротипической метафазе. В гомеотипическом делении выявлены группы по 12 унивалентов у каждого полюса. Это же отмечено и для гибридов *S. chacoense* × *S. sp.* «*papa chusa*», *S. verrucosum* × *S. chacoense* (Propach, 1940), *S. chacoense* × *S. infundibuliforme* (Choud, 1943, по Howard и Swaminathan, 1952).

Межвидовые гибриды, полученные от скрещиваний с *Glabrescentia*, в том числе и между диплоидными видами, редко образуют ягоды от самоопыления.

При гибридизации с *S. tuberosum* лучшие результаты по ягодообразованию, количеству семян в ягоде и всхожести чаще дает использование диких видов в качестве материнских растений. Это относится как к видам *Commersoniana* и *Glabrescentia*, так и других серий. В ряде случаев семена, полученные от опыления сортов *S. tuberosum* пылью различных форм *S. chacoense*, оказались невосхожими. На результатах скрещиваний в значительной степени сказывается надлежащий подбор компонентов *S. tuberosum*.

В опытах Бахаревой однократное нанесение пыли *S. tuberosum* на рыльца растений некоторых форм *S. chacoense* чаще

не давало ягодообразования, или оно колебалось у отдельных форм от 0,5 до 5,1% и лишь в одном случае — до 28,6%, при среднем количестве семян в ягоде от 0,5 до 1,7 и у одного образца — до 10. При многократном нанесении пыльцы на рыльца ягодообразование уже составляло 12,8—20,3%, а у одного образца — 55,3%, при среднем количестве семян в ягоде от 3,5 до 40,6.

Предварительная полиплоидизация имеет большое значение для повышения фертильности растений *Glabrescentia* и улучшения их скрещиваемости. Некоторые исследователи полагают, что *S. chacoense* обычно самостерилен (Кларк, 1927; Штельцнер и Леман, 1939). В то же время отдельные растения отличаются высокой фертильностью, что мы часто наблюдали при выращивании *S. chacoense* под Ленинградом.

В течение ряда лет Торка (1949) проводила скрещивание, а также искусственное самоопыление большого количества цветков как диплоидных, так и тетраплоидных растений *S. chacoense*, в том числе предварительно привитых на томатах. При скрещивании разнохромосомных видов — диплоидов ($2n=24$) и тетраплоидов ($2n=48$) в F_1 часто образуются нежелательные самостерильные 36-хромосомные гибриды. Получение подобных гибридов мы наблюдали при скрещивании между собой диплоидных и тетраплоидных видов из различных серий. Штельцнер (1943) отмечает это в отношении диплоидного *S. chacoense* при гибридизации с *S. tuberosum*.

Растения 48-хромосомного *S. chacoense* часто образуют большое количество ягод. О том, что самостерильные растения под влиянием удвоения числа хромосом могут стать самофертильными, имеются многочисленные свидетельства как в отношении картофеля, так и других растений (Livermore и Johnston, 1940; Straub, 1941, 1948; Stelzner, 1943; Kappert, 1948 и др.).

По данным Торка (1951), не все тетраплоидные растения *S. chacoense* фертильны. Причину, по ее предположению, следует искать в генетических различиях. Наряду с этим большое значение имеют условия среды — при благоприятных погодных условиях процент ягодообразования выше.

S. chacoense ($2x$), опыленный собственной пылью, дал 1,8% ягодообразования и в среднем 33 семени в ягоде. В том же варианте, но у *S. chacoense* ($4x$) ягодообразование составило 6,4%, а среднее количество семян в ягоде повысилось до 40. В варианте с предварительной прививкой и последующим опылением собственной пылью ягодообразование и количество семян в ягоде у *S. chacoense* ($2x$) были равны 3% и 30, а у *S. chacoense* ($4x$) — соответственно 10% и 49 (Торка, 1951). Токсопеус преодолел стерильность F_1 *S. chacoense* ($2n=24$) \times *S. stoloniferum* ($2n=48$) путем получения амфидиплоидных форм.

По данным В. Н. Ивановой (ВИР), при гибридизации *S. chacoense* ($2x$) \times *S. tuberosum* удачных скрещиваний было

1,9—6,5% (при опылении смесью пыльцы), а среднее количество семян в ягоде — 1—1,5. При использовании *S. chacoense* (2x) в качестве отцовского растения удачных скрещиваний было 25%, а количество семян в ягоде 1,8.

Гибридизация *S. chacoense* (4x) × *S. tuberosum* давала удачных скрещиваний 24,3—66,6% (при опылении смесью пыльцы), а среднее количество семян в ягоде — соответственно 58,3—151,8; в реципрокных скрещиваниях было уже 82,6% и 136,3 семян в ягоде.

В опытах Ирикура (1968) при гибридизации *S. chacoense* (2x) × *S. tuberosum* не было ягод с семенами, а при реципрокном скрещивании ягодообразование составило 9,7% при среднем количестве семян на 1 ягоду 1, на 1 опыленный цветок — 0,1. В такого же рода скрещиваниях, но при использовании *S. chacoense* (4x) в первом варианте ягодообразование составило 9,3% при среднем количестве семян на 1 ягоду 23,3, а на 1 опыленный цветок — 2,2; во втором варианте — соответственно 25,4%, 66,9 и 17.

Скрещивание с видами серии *Commersoniana*. Различные формы *S. commersonii* (2n=24 и 36) с трудом скрещиваются между собой и тем более с видами других серий. Имеющиеся гибриды, как правило, получены при использовании *S. commersonii* в качестве материнского растения.

У гибридов F_1 *S. commersonii* (36) × *S. chacoense* (24) было обнаружено 34 соматические хромосомы (Эмме, 1937). Это, по мнению Эмме, указывает на то, что со стороны *S. commersonii* участвовало, вероятно, 22-хромосомная гамета. У сеянцев F_1 *S. commersonii* × *S. stoloniferum* (48) оказалось 46 и 28 соматических хромосом. По-видимому, здесь со стороны *S. commersonii* участвовали гаметы с 22 и 24 хромосомами.

Некоторые растения от скрещивания *S. commersonii* × смесь пыльцы *S. tuberosum* имели цветки без пыльников. Растения напоминали по габитусу исходный дикий вид, но были более мощные. У них оказалось 36 хромосом. Не исключено, что в данном случае исходное растение дикого вида было диплоидное. Другой гибрид от скрещивания *S. commersonii* × *S. tuberosum* (сорт Камераз № 1) по внешним признакам был промежуточного характера с отклонением в сторону дикого вида. Он оказался тетраплоидом (2n=48). Допустимо предположение, что от диплоидного *S. commersonii* участвовала нередуцированная гамета. Гибридные растения образовали клубни на длинном дне, чего не наблюдалось у *S. commersonii*. Ягод от самоопыления не было.

Положительный результат был получен Копмансом (1951) в скрещивании *S. guibinii* (2n=24) × *S. commersonii* (2n=24). Имеются данные о скрещивании *S. commersonii* f. *henryi* (2n=24) × *S. vavilovii* и f. *henryi* × *S. verrucosum* (Propach, 1940). Во всех случаях при гибридизации диплоидных видов

различных серий между собой мейоз обычно протекал правильно. Количество образующихся бивалентов равно 12.

М. А. Вавилова (ВИР) получила малосемянные ягоды от скрещивания *S. commersonii* с диплоидными видами серии *Alticola* — *S. toralapanum*, *S. boliviense* и *Megistacroloha* — *S. sanctae rosae*. В последнем случае удачных скрещиваний было до 70%. При опылении *S. commersonii* смесью пыльцы сортов картофеля Хибинский ранний и Прикульский ранний было получено небольшое число малосемянных ягод; среднее число семян на 1 опыленный цветок 1,7.

Многократное нанесение пыльцы на рыльце значительно улучшало скрещиваемость. Так, по данным С. Н. Бахаревой (ВИР), в комбинации *S. commersonii* \times *S. tuberosum* при однократном нанесении пыльцы на рыльца удачных скрещиваний было 3,3%, при среднем количестве семян в ягоде 0,2, в то время как при многократном нанесении пыльцы — соответственно 40,2% и 1,8. В скрещивании *S. commersonii* f. *gionegripum* \times *S. tuberosum* при однократном нанесении пыльцы не было получено ягод с семенами, а при многократном удачных скрещиваний было 26%, при среднем количестве семян в ягоде 0,9.

Значительно улучшала скрещиваемость также предварительная полиплоидизация. Например, по данным Yukio Itikura (1968), в скрещивании *S. commersonii* (2x) \times *S. tuberosum* (и реципрокно) удачных скрещиваний было 6,1 (7,4) %, а среднее количество семян на 1 опыленный цветок 0,2 (0,1). В такого же рода скрещиваниях, но при использовании *S. commersonii* (4x) было получено соответственно 71,4 (37,8) %, 47,3 (16,6).

Скрещиваемость видов серии *Demissa*. Эта серия объединяет виды различной ploидности ($2n=24, 60, 72$).

S. demissum хорошо скрещивается с *S. tuberosum* и дает полноценные ягоды с семенами. Он наиболее широко использован при создании фитофтороустойчивых сортов картофеля. Результаты гибридизации как с этим, так и с другими видами серии *Demissa* рассмотрены в главе II.

Скрещиваемость видов серии *Longipedicellata*. Триплоид *S. vallis mexici* длительное время не удавалось скрестить с другими видами. Естественно, он не давал также и семян от самоопыления. Впервые ягоды на *S. vallis mexici* от скрещиваний и от самоопыления удалось получить на Памире Р. Л. Перловой в 1937 г. Под влиянием комплекса своеобразных природных условий триплоид *S. vallis mexici* дал здесь гексаплоидное потомство, отличающееся фертильностью и хорошо скрещивающееся с другими видами, в частности с *S. tuberosum*.

Мы изучали гибриды *S. vallis mexici* ($2n=72$), полученные от скрещиваний этого вида с различными сортами *S. tuberosum*. Особенно широко для дальнейших результативных скрещиваний нами был использован гибрид *S. vallis mexici* (6x) \times Штеркера-

гис. От повторных скрещиваний этого гибрида с различными сортами *S. tuberosum*, а также со сложными гибридами других видов получено значительное количество полноценных в хозяйственном отношении гибридных форм.

S. stoloniferum ($2n=48$) был вовлечен в скрещивания различными исследователями (Сидоров, Камераз, Шик, Кнаппе, Рудорф и Шапер, Росс, Иванова и др.). В качестве материнской формы этот вид участвовал в скрещиваниях и дал гибридное потомство с рядом диких и культурных видов, относящихся к сериям *Longipedicellata*, *Transaequatorialia*, *Andigena*, *Tuberosa*, *Demissa*. В качестве отцовской формы был использован для результативных скрещиваний с видами серий *Longipedicellata*, *Commersoniana*, *Acaulia*, *Andigena*, *Tuberosa*, *Demissa*.

Вследствие филогенетической отдаленности *S. stoloniferum* с большим трудом скрещивается с *S. tuberosum*, несмотря на одинаковое с ним число хромосом. По данным Сидорова за ряд лет, удачные скрещивания между этими видами исчислялись сотыми долями процента. По нашим многолетним данным, при скрещивании *S. stoloniferum* \times *S. tuberosum* количество образовавшихся ягод иногда достигало 7—13%, однако 88 или даже 100% этих ягод были бессемянными. Количество ягод с семенами не превышало в отдельные годы 0,8% от общего количества опыленных цветков. Среднее количество семян в ягоде равно 3. При скрещивании *S. tuberosum* \times *S. stoloniferum* также было очень высоким количество бессемянных ягод — в отдельные годы до — 100%, ягод с семенами — 0,3—1% от общего количества опыленных цветков; среднее количество семян в ягоде 1—2.

В дальнейших скрещиваниях с *S. tuberosum* повышалось число удачных скрещиваний и понижалось количество бессемянных ягод, которое иногда все же превышало 20%. Количество ягод с семенами в отдельные годы достигало 14% от числа опыленных цветков. Среднее количество семян в ягоде продолжало оставаться низким и было равно 3. Лишь при дальнейших скрещиваниях с *S. tuberosum* (особенно со смесью пыльцы) увеличивался процент образования ягод с семенами, а среднее количество семян в ягоде возрастало в отдельные годы до 63.

Цитологические исследования НИИКХ, проведенные на небольшом количестве гибридов *S. stoloniferum* с *S. tuberosum*, обнаружили у отдельных растений F_1 и F_2 72 хромосомы. Скрещивания этих гибридов с *S. tuberosum* приводило к образованию 60-хромосомных форм, отличающихся, как правило, стерильностью, что, например, имеет место при гибридизации *S. demissum* ($2n=72$) с *S. tuberosum* ($2n=48$). Рудорф и Шапер (1951) не наблюдали в F_1 подобных растений.

При скрещивании *S. demissum* \times *S. stoloniferum* в некоторых случаях число образовавшихся ягод доходило до 56% с колебанием бессемянных ягод от 8 до 51%. Ягод с семенами было от 21 до 52% от числа опыленных цветков. Количество семян в

ягоде оставалось низким — в среднем 2, редко более. В реципрокных скрещиваниях *S. stoloniferum* \times *S. demissum* иногда бессемянных ягод было до 15%, ягод с семенами — 3—9% по отношению к общему числу опыленных цветков, семян в ягоде — в среднем 2, редко более.

Гибриды от скрещиваний этих диких видов в дальнейшем легче скрещивались с *S. tuberosum*, чем *S. stoloniferum* в чистом виде.

Предварительная полиплоидизация *S. stoloniferum* улучшает его скрещиваемость с *S. tuberosum*. По Сваминатану (1950, 1951) и другим авторам, это происходит при использовании полиплоидного *S. stoloniferum* в качестве материнского растения. В то же время реципрокные скрещивания не дали ягод. Растения *S. stoloniferum* (96) не только завязывали ягоды после скрещивания с другим видом, но также образовывали ягоды в естественных условиях от самоопыления.

Ирикура (1968), скрещивая *S. stoloniferum* (48) с *S. tuberosum* и реципрокно, не получил ягод, так же как и при использовании полиплоида *S. stoloniferum* в качестве опылителя. В то же время от скрещиваний *S. stoloniferum* (96) \times *S. tuberosum* ятодообразование составило 51,1%, число семян на 1 ягоду — 20,3, а на 1 опыленный цветок — 10,4.

Скрещивания некоторых видов *Longipedicellata* с видами других серий, проведенные в 1962—1964 гг. В. Н. Ивановой (ВИР), дали следующие результаты: *S. stoloniferum* (4x) \times *S. microdontum* (2x) — удачных скрещиваний 24,7%, при среднем количестве семян в ягоде 18,9 (семена чаще невсхожие); *S. stoloniferum* (4x) \times *S. velascanum* 2x (33,3%; 21,7), \times *S. sparsipilum* 2x (22,2%; 26,7); *S. demissum* (6x) \times *S. stoloniferum* 4x (7,3; 1,5); *S. stoloniferum* (4x) \times *S. hougasii* 6x (42,8%; 8,5); *S. cardiophyllum* (2x) \times *S. stoloniferum* 4x (4,5%; 48, семена не-всхожие); *S. stoloniferum* (4x) \times *S. tuberosum* (0,1—2,5%; 1,6—7,5; бессемянных ягод до 98,4%); *S. tuberosum* \times *S. stoloniferum* 4x (3,4%; 2,1; бессемянных ягод 59,1%); *S. stoloniferum* (8x) \times *S. tuberosum* (8,4—35% — при опылении смесью пыльцы; 2,5); *S. tuberosum* \times *S. stoloniferum* 8x (25,9%; 28,6); *S. polytrichon* (4x) \times *S. tuberosum* (0%; 0).

Результаты скрещиваний последних лет видов *Longipedicellata* разной пloidности с некоторыми дикими видами и *S. tuberosum* представлены в табл. 5 и 6.

Из данных В. Н. Ивановой и Н. А. Житловой следует, что полиплоид *S. stoloniferum* вполне может быть использован как опылитель при гибридизации с *S. tuberosum*, даже еще с большим успехом, чем в качестве материнского растения.

Скрещиваемость мексиканских диплоидных видов серий. *Polyadenia*, *Pinnatisecta*, *Trifida*, *Cardiophylla*, *Bulbocastana*, *Clara* и *Morelliformia*. Все диплоидные виды перечисленных серий с большим трудом скрещиваются с *S. tuberosum*. Поэтому

некоторые исследователи стремились вовлечь их в гибридизацию, предварительно скрещивая с филогенетически более близкими видами.

Имеется значительное число гибридов, полученных от скрещивания между собою мексиканских диплоидных видов картофеля, относящихся к сериям видов со звездчатым (*Pinnatisecta*, *Trifida*, *Cardiophylla*, *Bulbocastana*, *Clara*, *Morelliformia*) и колесовидным (*Polyadenia*) венчиком. Хотя последняя серия отличается от перечисленных выше формой венчика, она во многих других отношениях близка к сериям видов со звездчатым венчиком. Почти все виды приведенных здесь серий характеризуются фитофтороустойчивостью, за исключением *Morelliformia*.

На основании имеющихся литературных данных и наших исследований известны следующие результивные скрещивания между мексиканскими диплоидными видами, относящимися к упомянутым сериям.

Polyadenia × *Pinnatisecta*: *S. polyadenium* × *S. jamesii* (F_1); *S. pinnatisectum* × *S. polyadenium* (F_1).

Pinnatisecta × *Pinnatisecta*: *S. jamesii* × *S. pinnatisectum* (F_1 , F_2); *S. pinnatisectum* × *S. sambucinum* (F_1).

Pinnatisecta × *Trifida*: *S. trifidum* × *S. jamesii* (F_1 , F_2); *S. pinnatisectum* × *S. trifidum* (F_1 , F_2); *S. trifidum* × *S. pinnatisectum* (F_1).

Pinnatisecta × *Cardiophylla*: *S. pinnatisectum* × *S. lanciforme* (F_1); *S. pinnatisectum* × *S. ehrenbergii* (F_1 , F_2); *S. jamesii* × *S. lanciforme* (F_1); *S. sambucinum* × *S. lanciforme* (F_1 , F_2); *S. sambucinum* × *S. ehrenbergii* (F_1); *S. ehrenbergii* × *S. stenophyllidium* (F_1); *S. ehrenbergii* × *S. pinnatisectum* (F_1 , F_2).

Pinnatisecta × *Bulbocastana*: *S. pinnatisectum* × *S. bulbocastanum* (F_1 , F_2); *S. jamesii* × *S. bulbocastanum* (F_1); *S. sambucinum* × *S. bulbocastanum* (F_1); *S. bulbocastanum* × *S. jamesii* (F_1).

Trifida × *Cardiophylla*: *S. trifidum* × *S. cardiophyllum* (F_1).

Trifida × *Bulbocastana*: *S. trifidum* × *S. bulbocastanum* (F_1); *S. michoacanum* × *S. bulbocastanum* (F_1).

Cardiophylla × *Cardiophylla*: *S. ehrenbergii* × *S. cardiophyllum* (F_1); *S. lanciforme* × *S. ehrenbergii* (F_1).

Cardiophylla × *Bulbocastana*: *S. ehrenbergii* × *S. bulbocastanum* (F_1 , F_2); *S. bulbocastanum* × *S. cardiophyllum* (F_1 , F_2).

Clara × *Morelliformia*: *S. morelliforme* × *S. clarum*.

В некоторых случаях для получения семян F_2 завязь вслед за опылением обрабатывали 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислотой (Дионне, 1958; Грэхем и Дионне, 1961). В других случаях семена F_2 получали при скрещивании совместимых сестринских растений.

К. М. Graham и L. A. Dionne (1961) сообщают, что гибридные растения *S. bulbocastanum* × *S. cardiophyllum*, *S. ehrenbergii* × *S. bulbocastanum*, *S. michoacanum* × *S. bulbocastanum*, *S. sambucinum* × *S. bulbocastanum* и *S. trifidum* × *S. bulbocastanum* в фазе сеянцев имели нерассеченные листья, характерные для *S. bulbocastanum*.

Ко времени цветения появлялись и рассеченные листья. Хотя гибридные растения характеризовались высоким процентом окра-

шиваемой ацетокармином пыльцы, было не всегда возможно получить ягоды и семена от самоопыления.

Грэхем и Дионне (1961) получили семена при повторных скрещиваниях гибридов с диплоидными видами, например: (*S. trifidum* × *S. pinnatisectum*) × *S. bulbocastanum*; (*S. pinnatisectum* × *S. trifidum*) × *S. jamesii*; (*S. trifidum* × *S. jamesii*) × *S. ehrenbergii*, × *S. cardiophyllum*, × (*S. cardiophyllum* × *S. bulbocastanum*). По данным этих авторов, некоторые виды указанных серий не дали семян от скрещиваний: *S. polyadenium* × *S. bulbocastanum*, × *S. cardiophyllum*; *S. pinnatisectum* × *S. clarum*, × *S. morelliforme*; *S. bulbocastanum* × *S. clarum*, × *S. morelliforme*; *S. morelliforme* × *S. bulbocastanum*, × *S. clarum*.

Однако это еще не означает, что данные виды не скрещиваются между собой. При использовании большого количества образцов и применении некоторых специальных приемов результаты межвидовой гибридизации могут быть улучшены. Так, например, G. E. Marks (1968) получил гибрид между *S. morelliforme* и *S. clarum*. Он считает, что, за исключением окраски цветков и некоторых биохимических особенностей листьев, свойственных *S. clarum*, все остальные признаки растений свидетельствовали о доминировании материнского растения — *S. morelliforme*.

Обычно гибриды между мексиканскими диплоидными фитофтороустойчивыми видами также характеризуются устойчивостью к фитофторе, но, разумеется, не имеют практического хозяйственного значения и могут рассматриваться лишь как промежуточный этап для дальнейшей гибридизации.

Трудная скрещиваемость с *S. tuberosum* мексиканских диплоидных фитофтороустойчивых видов картофеля серий *Bulbocastana*, *Cardiophylla* и *Pinnatisecta* наталкивает на мысль о необходимости промежуточных скрещиваний с теми видами, с которыми они легче удаются. L. A. Dionne (1963) считает, что для этой цели пригоден *S. acaule* (4х). В работах этого исследователя при скрещивании *S. acaule* с видами упомянутых серий были получены ягоды, хотя часто, не менее чем у 1/3, бессемянные. Особенно мало было ягод с семенами при скрещивании *S. acaule* × *S. cardiophyllum*. В некоторых комбинациях совсем не образовалось ягод, в других полученные ягоды не содержали более одного семени. Выявилась гетерозитотность *S. acaule*. Разные виды мексиканских серий обладали неодинаковой степенью совместимости с разными клонами *S. acaule*. Так, например, клон, который успешно скрещивался с *S. pinnatisectum*, не давал семян при опылении видом *S. bulbocastanum* или *S. cardiophyllum*.

Как правило, прорастали лишь те семена, которые были обработаны гиббереллином. Все гибридные растения F₁ были триплоидные и полностью стерильные. Гибриды *S. acaule* × *S. pinnatisectum* и *S. acaule* × *S. bulbocastanum* подвергли колхицини-

рованию. Полученные гексаплоидные растения оказались несколько более мощными, чем триплоидные, и все были высокофертильны и самосовместимы. Они давали потомство от самоопыления и скрещивались при межвидовой гибридизации. От скрещиваний гексаплоидного гибрида *S. acaule* × *S. pinnatisectum* с различными диплоидными и тетраплоидными видами *Tuberosa* были получены тетраплоиды, пентаплоид и один гектаплоид. Многие из пентаплоидных тройных гибридов были фертильны. В то же время лишь некоторые тетраплоидные гибриды цвели, и фертильность их была низкой.

Большинство семян, полученных от скрещиваний гексаплоидных гибридов с видами серии *Tuberosa*, содержало мелкие и незрелые зародыши. Все были обработаны гиббереллином и проросли. Некоторые растения на первых этапах развивались слабо, но в дальнейшем окрепли и росли нормально. Таким образом, если гибридизация между *S. acaule* и мексиканскими диплоидными видами серий *Bulbocastana*, *Cardiophylla* и *Pinnatisecta* не является особо легким и простым делом, то все же она вполне осуществима. Следовательно, *S. acaule* может играть роль мостика при скрещивании видов *Tuberosa*, в частности *S. tuberosum* (4-х), с диплоидными видами упомянутых мексиканских серий.

Большое количество успешных скрещиваний между *S. acaule* и *S. bulbocastanum* было проведено в Институте селекции растений в Вагенингене (Голландия) в 1963 г. под руководством Токсонеуса (H. J. Toxopeus) и в 1964 г. Вердениусом (J. Verdenius). Эти гибриды были широко изучены Хермсенем (J. G. Th. Hermesen, 1966). От 538 комбинаций скрещиваний между 20 образцами *S. acaule* и 28 клонами *S. bulbocastanum* было получено 150 растений F_1 . Ягодообразование составило в среднем 11%, среднее число семян на ягоду 0,7. Из исследованных 72 гибридных клонов F_1 59 были триплоиды и 13 тетраплоиды.

Все тетраплоидные растения F_1 были более похожи на *S. bulbocastanum*, чем триплоидные. Очевидно, тетраплоидные растения F_1 явились результатом слияния нормальной гаметы аллотетраплоида *S. acaule* и нередуцированной гаметы диплоида *S. bulbocastanum*. Подобные явления наблюдались обычно у двух образцов *S. bulbocastanum*. Окрашиваемость пыльцы гибридных растений F_1 с плоидностью 6х, 8х, 4х и 3х составила соответственно 85, 29, 12 и 5%. Геномные конституции F_1F_1 адекватны их фертильности. Самоопыление было успешным лишь у гексаплоидных гибридных растений.

Скрещивания между F_1F_1 и *S. tuberosum*, *S. tuberosum* — дигаметами и *S. demissum*, как правило, были неудачны, несмотря на большое число опылений. Наиболее перспективны скрещивания с гексаплоидными растениями. Помимо высокого уровня полевой устойчивости к фитофторозу, они частично характеризуются и хорошей скрещиваемостью с *S. tuberosum*. Ге-

нетический базис гексаплоидного материала может быть расширен путем колхицинирования триплоидных форм F_1F_1 .

По мнению Хермсена, в дополнение к непосредственным скрещиваниям F_1F_1 с *S. tuberosum* в качестве моста между F_1 и *S. tuberosum* могут быть использованы четверные скрещивания типа: [*S. acaule* (4x) × *S. bulbocastanum*] × [*S. acaule* (8x) × *S. tuberosum*]. Такие скрещивания увеличивают вероятность успеха. Однако нежелательным при этом является дальнейшее возрастание количества хромосом *S. acaule* (около 67%) сравнительно с таковым *S. bulbocastanum* (17%).

Тетраплоидные и октоплоидные растения F_1F_1 менее желательны для дальнейшей селекционной работы вследствие их низкой фертильности, хотя у них выше уровень устойчивости к фитофторе, чем у триплоидов и гексаплоидов, что связано с наличием большего числа хромосом *S. bulbocastanum* (50% по сравнению с 33% в триплоидах и гексаплоидах).

Различные другие методы преодоления нескрещиваемости и в первую очередь полиплоидизация также содействуют вовлечению в гибридизацию диплоидных видов мексиканских серий.

Штельцнер (1949) успешно скрестил тетраплоид *S. polyadenium* ($2n=48$) с *S. tuberosum* (♀). Свамиантан (1951) отмечает, что также как и у других видов, при удвоении числа хромосом у *S. polyadenium* несколько уменьшается количество окрашиваемых пыльцевых зерен. Так, у растений 24-хромосомной формы оно составляло 99%, а у 48-хромосомной — 69,5%. Однако наряду с этим улучшилась скрещиваемость при использовании *S. polyadenium* (4x) в качестве отцовской формы. Так, в комбинации *S. tuberosum* × *S. polyadenium* ($2n=48$) образовалось 7,9% ягод со средним количеством 27 семян в каждой. В реципрокных скрещиваниях не образовалось ни одной ягоды. Рудорф и Шапер (1951) получили гибриды путем предварительной прививки на томаты сортов картофеля и последующего опыления их пылью тетраплоидного *S. polyadenium*.

Растения *S. bulbocastanum* ($2n=48$) в наших условиях не дают семян от самоопыления. Ливермор и Джонстон (Livermore и Johnstone, 1940) получили ягоды с наличием значительного количества семян в каждой путем самоопыления растений с удвоенным числом хромосом ($2n=48$). Лебедева (1966) сообщает о том, что ей удалось скрестить тетраплоидный *S. bulbocastanum* с *S. tuberosum*. Житлова (ВИР) успешно скрестила полиплоидный *S. bulbocastanum* с *S. tuberosum*, использовав его в качестве отцовского и материнского компонента.

При скрещивании с *S. tuberosum* диплоидного *S. pinnatisectum* (♀ и ♂), равно как и его тетраплоидной формы, использованной в качестве опылителя, Ирикура (1968) не получил ягодообразования. Однако в комбинации *S. pinnatisectum* (48) × *S. tuberosum* ягодообразование составило 6,7%, среднее количество семян в ягоде 4, а на 1 опыленный цветок — 0,3.

В 1967—1970 гг. в ВИР проведены резульативные скрещивания мексиканских диплоидных видов с некоторыми дикими видами других серий (табл. 5), а также исходных и полиплоидных форм мексиканских видов с *S. tuberosum* (табл. 6). Полученные ягоды во всех случаях малосемянные.

В настоящее время многие виды картофеля разного уровня плоидности вовлечены в межвидовую гибридизацию. Это можно видеть из таблицы скрещиваний, составленной нами на основании собственной экспериментальной работы, а также с учетом данных других отечественных и зарубежных гибридизаторов (см. приложение 1).

Использование дигамплоидов *S. tuberosum* в селекции картофеля. В последние годы все большее внимание уделяют использованию в селекции и генетических исследованиях дигамплоидов ($2n=24$), искусственно полученных тем или иным способом из обычных тетраплоидных ($2n=48$) сортов картофеля, относящихся к *S. tuberosum*.

Гетерозиготность картофеля осложняет отбор нужных форм. Создание гомозиготных исходных линий, например по устойчивости к тем или иным болезням и по другим признакам, может иметь большое значение для использования в селекции. Дигамплоидизация сортов упрощает получение исходной гомозиготной линии, облегчает проведение необходимых отборов и поэтому может ускорить селекционный процесс. У дигамплоидных растений возможно возникновение зигот генотипов AA, Aa, aa, у тетраплоидов же AAAA, AAAa, AAaa, Aaaa, aaaa. Естественно, характер расщепления будет иным.

Ю. П. Лаптев (1970), например, так иллюстрирует упрощение отборов на диплоидном уровне. При отборе по трем рецессивным независимо наследуемым генам, в F_2 на диплоидном уровне частота появления желательного сочетания генов — одно растение из 64. На тетраплоидном уровне для нахождения нужного сочетания потребуется просмотр 46 656 растений.

Уже из этих соображений понятен интерес, проявляемый в настоящее время к использованию в практической селекции дигамплоидов. К этому надо добавить, что из многочисленных диких видов картофеля, в том числе обладающих ценнейшими признаками для селекционного использования, подавляющее большинство диплоиды. Скрещивание их с дигамплоидами *S. tuberosum* может облегчить селекционный процесс. Фертильность потомства таких скрещиваний в F_1 часто высокая, хотя некоторые гибриды характеризуются мужской стерильностью. Это зависит от исходных компонентов и характера их использования.

Так, например, Росс с соавторами (1964) отмечает, что при скрещивании диплоидов *S. phureja* (♀) и *S. stenotomum* (♂) с дигамплоидами *S. tuberosum* потомство в F_1 имеет стерильную пыльцу, а в реципрокных комбинациях — фертильную. F_1 от скрещиваний дигамплоидов *S. tuberosum* с диплоидными дикими ви-

дами *S. microdontum*, *S. bukasovii* и *S. chacoense* фертильно независимо от использования компонентов в качестве материнских или отцовских растений.

Исходные дигаплоидные формы *S. tuberosum* обычно характеризуются стерильностью. Но это не исключает возможности выделения некоторых фертильных дигаплоидных форм *S. tuberosum*. Так, Гореа (Т. Gorea, 1970) сообщает, что до 1967 г. он мог использовать лишь один фертильный (с 25% окрашиваемой пыльцы) дигаплоидный клон сорта Мейзе. Однако в 1967 г. было выделено еще 11 дигаплоидов с фертильной пыльцой.

На основании имеющихся до сего времени данных можно сделать вывод о том, что для продуктивности форм картофеля оптимальным является тетраплоидный уровень. Поэтому гибриды, отселектированные на диплоидном уровне семянцев, с помощью колхицинирования можно перевести на тетраплоидный уровень.

N. Suchtelen и J. Verdenius (1964) сообщают, что полученные в Нидерландах от скрещиваний дигаплоидов *S. tuberosum* с диплоидным культурным морозостойким видом *S. ajanhuiri* гибриды, переведенные затем с помощью колхицина в амфидиплоидное состояние, характеризовались фертильностью и выдерживали заморозки до -3° .

Некоторые гибриды США от скрещиваний дигаплоидов *S. tuberosum* с диплоидными культурными видами не уступали по урожайности обычным тетраплоидным сортам картофеля.

Гаплоиды у высших растений появляются в результате партеногенеза или андрогенеза, т. е. развития зародыша из неоплодотворенной гаметы: в первом случае — из неоплодотворенной яйцеклетки, а во втором — из спермия. Случаи андрогенеза у картофеля неизвестны. Дигаплоиды *S. tuberosum* получают на основе гаппартеногенеза.

Первые упоминания в литературе о гаплоидах картофеля имеются в работах Лэмма (R. Lamm, 1938) и Е. В. Ивановской (1939). Лэмм выделил гаплоид из близнецовых растений, а Ивановская в ВИР — из гибридной популяции Аврора ($2n=48$) \times *S. tubinii* ($2n=24$). В дальнейшем этот способ индуцирования гаплоидов (вернее, дигаплоидов, поскольку гаплоидное число у картофеля 12) путем опыления тетраплоидных сортов *S. tuberosum* пыльцой диплоидных ($2n=24$) культурных видов, в первую очередь *S. phureja* и *S. tubinii*, способных стимулировать гаппартеногенез, получил наибольшее распространение.

Реже используют в качестве опылителей некоторые диплоидные дикие виды, например *S. microdontum*, *S. vernei* и др. (R. Hougas и S. Peloquin, 1957; Hougas и др., 1958; D. Cooper и G. Rieman, 1958; Hougas и Peloquin, 1960; D. Rothacker и G. Schäfer, 1961; K. Bender, 1963; Hougas и др., 1964; J. Jakubiec, 1964). Иногда для получения дигаплоидов сорта *S. tuberosum* опыляют облученной пыльцой своего вида (Cooper и Rieman, 1958; Bender, 1963).

Образование форм с уменьшенным числом хромосом отмечено у диких видов, например в скрещиваниях *S. demissum* × диплоидные виды — *S. toralapanum*, *S. rybinii* (Говард и Свамнатан, 1953; Хоугас и Пелоквин, 1957), *S. demissum* × *S. acaule*, *S. polytrichon* × *S. stoloniferum* (Ротакер и Шефер, 1961).

На выход дигаплоидов в потомстве большое влияние оказывает подбор как сортов *S. tuberosum*, так и соответствующих клонов-опылителей. При этом для тех или иных сортов может быть подобран и наиболее подходящий опылитель.

Надлежащий подбор материнского родителя может резко увеличить частоту появления дигаплоидов. Если, например, в среднем по многим сортам появлялся 1 дигаплоид на 100 завязавшихся ягод, то у сорта Мерримак на это же количество ягод появлялось 10 дигаплоидов. Точно так же большое значение имеет подбор опылителей: некоторые из них при опылении многих сортов давали в среднем менее 1 гаплоида на 100 ягод, в то время как отдельные отобранные клоны *S. phureja* — 10 гаплоидов и более (А. Gabert, 1963; R. Hougas и др., 1964).

Подбор лучших материнских сортов и опылителей (супер-опылителей) в сочетании со специальными приемами (опыление на отделенных от растения частях стебля с соцветиями, повторное опыление и т. д.) значительно повышает выход дигаплоидов, число которых иногда доходит до 80 на 100 завязавшихся ягод.

В опытах Якубеца (J. Jakubiec, 1964) один и тот же опылитель (те или иные клоны *S. phureja*) давал разный выход дигаплоидов из расчета на 100 опыленных цветков при опылении различных сортов картофеля. Наибольшее количество дигаплоидов от опыления тремя опылителями дал сорт Эверест: 42,9; 26,8; 41,1%; затем род 34/58 с двумя опылителями: 34,9 и 37,2%. Сорта Альма и Вулкан с теми же тремя опылителями, что и сорт Эверест, дали соответственно 8,6 и 13,8; 5,4 и 5,4; 7,1 и 4,1 дигаплоида на 100 опыленных цветков. Якубец отмечает, что сорта от скрещиваний в пределах *S. tuberosum* дают больший выход дигаплоидов, чем сорта — межвидовые гибриды, полученные, например, с участием *S. demissum*.

Нашим аспирантом И. Букаи были получены дигаплоиды при использовании сортов: Авенир, Анко, Антье, Ари, Дезире, Детскосельский, Дроссель, Капелла, Катадин, Кишвардай роза, Кобблер, Климакс, Лаверта, Лорх, Мерримак, Сагитта, Фортуна, Швальбе (наибольшее количество), Эрлайн, Эпока, Эпикур × Катадин, МР1 44.1016/10, МР1 49.540/2 и др. Из использованных им клонов лучшими опылителями оказались следующие: *S. phureja* — 1815в-Р6-73, 1815в-Р6-75; *S. rybinii* — к 2890-4-111, к-3648-3 (СР4-103-8), *S. rybinii* f. *kesseblrenneri* — 1680-СР3-124-1 (Р3-472), 1680-Р3-191; *S. stenotomum* — 1664-Р6-385.

В опытах М. М. Букетовой (1971) наиболее эффективным опылителем оказался клон *S. stenotomum* St-6, с участием ко-

того было получено 5,5—8 дигаплоидов на 100 опыленных цветков.

Данные Букаи подтверждают то положение, что для каждого сорта требуется подбор соответствующего опылителя. Некоторые сорта, как например Швальбе, Капелла, Авенир, Ари, менее чувствительны к особенностям опылителей и способны при воздействии многих из них давать дигаплоиды.

Букаи провел также предварительные исследования по изучению возможности использования облученной пыльцы. В соответствии с литературными данными можно было полагать, что облученная пыльца оказывается неспособной оплодотворить яйцеклетку, но стимулирует ее развитие. Облучение пыльцы в дозе 6 тыс. *r* слабо отразилось на ягодообразовании. Среднее количество семян в ягоде снижалось с увеличением дозы облучения.

Чувствительность сортов к опылению облученной пыльцой различна. Поэтому для опыления каждого сорта надо подбирать оптимальную дозу облучения пыльцы опылителя. В опытах Букаи оптимальная доза облучения пыльцы сорта Катюша для опыления сортов Сагитта и Капелла 8 тыс. *r*, а для опыления клона МР1 50.440/5 — 10 тыс. *r*.

Экспериментальные данные показывают, что получить дигаплоиды можно также при опылении сортов *S. tuberosum* облученной пыльцой как своего вида, так и диплоидных видов, причем по выходу дигаплоидов на 100 образовавшихся ягод и на 100 опыленных цветков выявляется преимущество опыления облученной (особенно в дозе 8 тыс. *r*) пыльцой своего вида. В некоторых случаях, сочетая межвидовое опыление с облучением пыльцы, можно, судя по данным Букаи, увеличить выход дигаплоидов картофеля в потомстве. К такому выводу приходят и некоторые другие авторы (Н. А. Лебедева, 1968).

Достоверное выявление дигаплоидов в популяциях возможно с помощью довольно трудоемких цитологических анализов. Чтобы сократить их число, стремятся использовать опылители — диплоидные культурные виды, обладающие доминантными маркерными признаками, в особенности антоциановой окраской растения. Если подобранное материнское растение сорта *S. tuberosum* обладает альтернативной рецессивной аллелью, то в F_1 потомства от опыления без цитологического анализа можно отбраковать значительную часть гибридов. При этом руководствуются наличием у растений доминантного маркерного признака. В качестве последнего чаще служат пигментация гипокотилия и стебля молодых сеянцев, контролируемая генами *P* (синяя и сине-фиолетовая) и *R* (красная и красно-фиолетовая) окраска различных частей растений. Таким образом, если исходный сорт *S. tuberosum* ($2n=48$) не имеет гена пигментации (т. е. его генотип по этому признаку $rrrr$, а гипокотиль и стебель не пигментированы), то после опыления его пыльцой, на-

пример, клона *S. phureja* ($2n = 24$) с генотипом PP (гипокотиль и стебель пигментированы) в потомстве можно ожидать пигментированные гибриды: Ppp ($2n = 36$) и PPpp ($2n = 48$). Если же в потомстве будут растения без антоциановой окраски, есть основание предполагать, что они дигамплоиды ($2n = 24$), а их генотип — pp.

Семена проращивают на свету на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри. После проявления пигментации гипокотиль и стебля отбирают проростки и молодые сеянцы, не имеющие антоциановой окраски, для дальнейшего выращивания.

Для ориентировочного отбора дигамплоидов можно пользоваться, также не прибегая к предварительному проращиванию семян, другим маркерным признаком — наличием красного или синего пятна на семядольном узле зародыша. Пигментированное пятно хорошо просматривать через семенную кожуру с помощью лупы или микроскопа под малым увеличением. Окраска пятна контролируется доминантными генами V^c и V^d в присутствии генов P или R. Сине-фиолетовое пятно появляется у форм с генотипами PV^c и PV^d , а красно-фиолетовое — с генотипом ppV^dR (Пелоквин и Хоугас, 1969).

Отбор по доминирующим маркерным признакам позволяет отбраковать подавляющее большинство явно не дигамплоидных растений. Однако наряду с дигамплоидными в популяции все же остается некоторое количество триплоидных и тетраплоидных гибридов, не имевших пигментаций пятна, гипокотиль или стебля. Тетраплоидные растения можно удалять, руководствуясь некоторыми отличиями по морфологическим и анатомо-морфологическим признакам между тетраплоидными и диплоидными растениями. Так, например, у диплоидов по сравнению с тетраплоидами меньше хлоропластов в замыкающих клетках устьиц, меньше длина устьиц, но в то же время увеличивается число устьиц на единицу площади эпидермиса листа. Обычно у диплоидов несколько меньшая высота растений, уже конечная и боковые доли листьев и т. д. Это отмечено, в частности, исследованиями, проведенными в ВИР (Н. А. Житлова, 1969; В. Л. Брокш, 1969; И. Букаи, 1969).

По данным С. М. Букасова и Л. И. Костиной (1968), у дигамплоидов менее продолжительное цветение, более компактное соцветие с короткими развилками цветоносов, уменьшенные — количество цветков, размеры цветков, чашечки, пыльников и столбика.

Для точного установления уровня пloidности и выделения дигамплоидов необходимы цитологические анализы.

Полученные дигамплоиды различных сортов *S. tuberosum* привлекают в практическую селекционную работу, в первую очередь с диплоидными дикими и культурными видами. Дигамплоиды *S. tuberosum* скрещены уже со многими видами различных серий картофеля (см. приложение 1).

Гореа (1970) скрестил дигаллоиды различных сортов со 112 видами *Solanum* из 17 серий. По данным этого исследователя, 79 видов хорошо, а 22 вида плохо скрещивались с дигаллоидами *S. tuberosum*. От скрещиваний с 13 видами, несмотря на многократное повторение, не было семян. Таковы виды: *S. ochroanthum*, *S. brevidens*, *S. morelliforme*, *S. clarum*, *S. bulbocastanum*, *S. sambucinum*, *S. columbianum*, *S. oxycarpum*, *S. iopetalum*, *S. lesteri*, *S. polyadenium*, *S. goniocalyx*.

Некоторые виды серий: *Acaulia*, *Conicibaccata*, *Circaeifolia*, *Demissa*, *Pinnatisecta* и другие чаще с трудом скрещивались с дигаллоидами (лишь определенные образцы). Хорошей скрещиваемостью отличались виды серий: *Alticola*, *Megistacroloba*, *Tuberosa* (дикие и культурные), *Tarijensa*, *Yungasensa*, *Glabrescentia*, *Commersoniana*, *Piurapa*) и др.

Использование дигаллоидов в селекции может идти различными путями, но в первую очередь на диплоидном уровне, т. е. при скрещивании с диплоидными видами. В F_1 необходим тщательный отбор гибридов с комплексом ценных признаков. При наличии фертильных растений требуется высев семян для получения F_2 , среди которого также проводят отбор растений, наиболее ценных по комплексу признаков. Отобранные формы вновь скрещивают с дигаллоидом *S. tuberosum* с последующими отборами среди B_1 , а в случае наличия ягодообразования от самоопыления — и среди B_2 .

Не исключено, что при наиболее удачном подборе компонентов и при селекции на диплоидном уровне в бэккроссах и повторных бэккроссах можно выделить полноценные гибриды. В случае, если отобранные по комплексу признаков линии, полученные при селекции на диплоидном уровне, характеризуются недостаточной мощностью и продуктивностью, с помощью колхицина они могут быть переведены на тетраплоидный уровень.

Отобранные по тем или иным ценным признакам, а лучше по их комплексу диплоидные клоны (дигаллоиды *S. tuberosum* или гибриды дигаллоидов с дигаллоидами или с различными 24-хромосомными видами и их бэккроссы) возможно скрещивать с тетраплоидными сортами картофеля.

Скрещивание диплоидных форм с тетраплоидными сравнительно часто ведет к появлению в потомстве наряду с ожидаемыми триплоидами также тетраплоидов. Как уже было отмечено выше, Ван Зухтелен (1966), например, от скрещивания дигаллоидов *S. tuberosum* и междигаллоидных гибридов ($2n=24$) с обычным тетраплоидным ($2n=48$) *S. tuberosum* получил преимущественно тетраплоиды и лишь небольшое число триплоидов. Тетраплоиды возникают преимущественно как результат слияния нередуцированной гаметы диплоида с редуцированной гаметой тетраплоида. При этом потомству может быть передан тот комплекс генов, который был свойствен диплоидному компо-

ненту. Если учесть, что при этом потомство часто фертильное, а тетраплоидный уровень наиболее благоприятен для получения продуктивных хозяйственно ценных форм, то следует признать данный метод заслуживающим внимания.

Получающиеся при гибридизации отобранных линий дигамплоидов с тетраплоидными формами, в том числе с *S. tuberosum* ($2n = 48$), триплоиды также могут быть вовлечены в дальнейшую гибридизационную работу с *S. tuberosum*.

Дигамплоиды могут быть с успехом использованы для скрещивания с гексаплоидными формами, например с *S. demissum*. Выше уже отмечалось, что иногда *S. demissum* ($2n = 72$) предварительно скрещивают с диплоидным видом ($2n = 24$), а уже полученный тетраплоид ($2n = 48$) — с тетраплоидным *S. tuberosum*. Это делают для того, чтобы избежать образования унивалентов, а вместе с ними исключения из генного баланса некоторых ценных признаков *S. demissum*, что происходит при гибридизации этого вида непосредственно с *S. tuberosum* ($2n = 48$). В качестве 24-хромосомного вида целесообразно использовать также дигамплоид *S. tuberosum*. Полученный от такого скрещивания тетраплоидный гибрид скрещивают с другими тетраплоидными видами, в том числе с *S. tuberosum*. Такая схема использования дигамплоидов применялась в нашей работе. Она же предлагается Ю. П. Лаптевым и Р. С. Дворянковой (1968).

Интерес к использованию дигамплоидов в селекции картофеля проявляется повсеместно, хотя пока в практической селекции этот метод не дал ощутимых результатов.

Во многих странах получены уже тысячи дигамплоидов *S. tuberosum*. Достаточно сказать, что, по сообщению R. Chavez и M. Sosa (1970, цитировано по реферату Б. С. Герасимова, 1971), в Мексике в 1963—1964 гг. создано 3 тыс дигамплоидов от опыления селекционных сортов пыльцой *S. phureja* ($2n = 24$).

Исходя из тех преимуществ, которые имеет этот метод, можно полагать, что в ближайшие годы использование дигамплоидов займет надлежащее место в селекционной работе с картофелем.

Применение искусственного мутагенеза. Большинство работ по экспериментальному мутагенезу в селекции картофеля посвящено индуцированию вегетативных мутаций с помощью как физических факторов (рентгеновских и гамма-лучей, радиоактивных изотопов и быстрых нейтронов), так и химических веществ (этиленимина, этилметансульфоната, нитрозометилмочевины, диэтилсульфата). Небольшое число исследований имеется также по влиянию мутагенов на генеративное потомство картофеля (Н. Д. Тарасенко, 1963, 1964; О. А. Першутина, 1968 и др.).

Першутина исследовала влияние гамма-лучей и химических мутагенов — этиленимина (ЭИ), этилметансульфоната (ЭМС), нитрозоэтилмочевины (НЭМ), нитрозометилмочевины (НММ) на изменчивость генеративного и вегетативного потомства при воздействии на семена и клубни. Из ее данных следует, в част-

ности, что гамма-лучи и химические мутагены ЭИ, ЭМС, НЭМ увеличивали размах изменчивости генеративного потомства и по ценным хозяйственным признакам: урожайности, скороспелости, крахмалистости, фитофтороустойчивости. Это открывало большие возможности при отборе форм как по отдельным признакам, так и по их комплексу.

С помощью искусственного мутагенеза в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР получен сорт Рентгеновский — мутант сорта Эпрон.

Работами С. Е. Храброва (1969) было установлено, что химические мутагены — нитрозометилмочевина (НММ), нитрозоэтилмочевина (НЭМ), диметилсульфат (ДМС), диэтилсульфат (ДЭС) и этиленмин (ЭИ) — влияют на количественные и качественные признаки картофеля. Наиболее резкие отклонения были отмечены по длине периода вегетации, урожайности, крахмалистости, форме клубня, длине столонов и другим признакам. Действие химических мутагенов находилось в прямой зависимости от вида мутагена, его концентрации, экспозиции, особенностей сорта, условий выращивания и т. д.

Для установления каких-либо определенных закономерностей этой изменчивости необходимы дальнейшие эксперименты. Однако один весьма существенный вывод на основании опытов Храброва может быть сделан, по-видимому, с достаточной достоверностью — о повышении крахмалистости клубней под воздействием некоторых мутагенов на сорта картофеля. Наибольшее повышение для сорта Веселовский 2-4 и Гибрида 390 было от мутагенов НЭМ и ДМС, в то время, как, например, мутаген НММ снижал крахмалистость. В течение трех лет под воздействием ДМС крахмалистость клубней сорта Веселовский 2-4 была на 1%, а Гибрида 390 — на 1,4% выше, чем у контрольного сорта. Весьма существенно, что и при дальнейших вегетативных репродукциях у образцов, подвергавшихся воздействию мутагена, сохранялась значительно более высокая крахмалистость клубней. Храбров приходит к заключению, что наибольшее повышение крахмалистости при обработке клубней обеспечивает ДМС в концентрациях 0,025 и 0,016%.

Обработка семян картофеля сорта Веселовский 2-4 и некоторых гибридов позволила выделить в дальнейшем формы с комплексом хозяйственно ценных признаков, в том числе и с повышенной крахмалистостью. Для воздействия на семена наиболее эффективным мутагеном оказался этиленмин в концентрации 0,03%.

Имеющиеся данные по экспериментальному мутагенезу у картофеля пока еще недостаточны для выводов об его практической ценности. Однако полученные результаты дают основание полагать, что искусственный мутагенез со временем может быть наряду с другими методами использован в селекции картофеля.

Хозяйственные качества некоторых видов картофеля, представляющих наибольший интерес для селекции

№ серий	Виды Solannm	Устойчивость к грибным болезням						Устойчивость к бактериальным болезням		Устойчивость к вирусам				Устойчивость к нематодам		Устойчивость к вредителям		Морозостойкость	Повышенная крахмалистость	Повышенное содержание белка	Пониженное содержание редуцирующих сахаров
		фитофтороз	рак	макро-спориоз	парша обыкновенная	порошчатая парша	ооспоз	черная ножка	кольцевая гниль	X	Y	A	L	картофельная	стеблевая	колорадский жук	эпиляна				
1	berthaultii	—						+					+	+			+				
2	setulosistylum	—											+			+	+				
	kurtzianum	—									+	+		+		+	+			×	
	velascanum	—												+				+			
	spagazzinii	—												+				+			
	leptophyes	—												+				+			
	canasense	—									+			+				+			
	bukasovii	—					+							+				+			
	sparsipilum	—	+		+	+				+				+				+		×	×
	catarthrum	—	+		+		+							+				+		×	×
	aracc papa	—	+											+							
	vernei	+	+	+	+					+	+	+		+	+			+	×		
	oplocense	—												+							
	sucreuse	—		+						+		+		+	+			+			
3	ajanhui	—	+															+			
	phureja	—	+	+	+			+	+			+								×	×
	stenotomum	—	+		+														×		×
	goniocalyx	—		+	+														×	×	×
	rybinii	—	+	+	+	+		+	+		+	+							×	×	×
4	andigenum	—	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+				×	×	
5	microdontum	+	+	+	+	+		+			+	+		+	+	+	+				
6	infundibuliforme	—										+			+						
	boliviense	—												+				+			
	toralapanum	—		+														+	+	+	+
	megistacrolobum	—												+				+	+	+	+
7	sogarandinum	—																+			
	raphanifolium	—											+	+				+			
	sanctae rosae	—												+				+			
8	acaule	—	+	+		+	+	+		+			+		+			+	×		
9	juzepczukii	—	+							+								+	×		
	curtilobum	—	+		+	+	+			+		+		+				+	×	×	
10	cajamarcense	+												+				+			
11	chomatophilum	—												+				+			
	chiquidenum	+														+					
15	medians	—												+							×
	maglia	—	+									+							×		×
	molinae	—	+				+					+							×	×	×
	leptostigma	—	+		+		+			+	+	+							×	×	×
	tuberosum (европ.)	—	+		+	+	+			+	+	+		+					×	×	×
	tuberosum (чил.)	—	+		+		+			+	+	+		+					×	×	×
16	capsicibaccatum	+									+			+		+					
17	tarijense	—	+	+				+	+	+	+			+		+	+		×	×	×
19	chacoense	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		×	×	×
20	commersonii	—	+	+	+	+		+			+	+		+		+	+	+	×	×	×
21	verrucosum	+						+		+	+	+			+		+		×	×	×
	semidemissum	+		+			+		+	+	+	+	+		+		+	+	×	×	×
	demissum	+	+		+		+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	×	×	×
	guerreroense	—																	×	×	×
	brachycarpum	+																			
	hougasii	+									+	+							×	×	×
23	vallis mexici	+	+		+			+				+							×	×	×
	stoloniferum	+	+			+		+				+			+		+		×	×	×
	polytrichon	+										+									
	hjertingii	+										+			+						
	fendleri	+									+		+								
	papita	+																			
24	wightianum	+																			
25	polyadenium	+	+		+			+			+	+		+		+	+				×
26	pinnatisectum	+	+		+			+			+	+			+		+		×		
	jamesii	+	+		+			+			+	+			+		+				
27	cardiophyllum	+	+		+					+	+	+			+		+				
	ehrenbergii	+		+												+	+				×
28	trifidum	+											+			+	+				×
	michoacanum	+														+	+				
29	bulbocastanum	+		+				+		+	+		+			+	+				

Примечание: + устойчив (хотя бы один образец в пределах вида), — неустойчив; × повышенное содержание крахмала, белка и пониженное содержание редуцирующих сахаров. Названия серий — в приложении 1.

ОСНОВЫ СЕМЕНОВОДСТВА КАРТОФЕЛЯ

Задачи семеноводства. Наличие хороших сортов еще недостаточно для успешного ведения картофелеводства. Необходимо на всех этапах выращивания семенного материала строгое соблюдение требований семеноводства картофеля, призванных обеспечить в течение длительного времени не только сохранение, но и улучшение ценных качеств сорта. Недостаточное внимание к семеноводству ведет к тяжелым последствиям, распространению на посадках картофеля различных болезней, быстрому снижению урожаев, выходу сорта в тираж.

Одна из основных задач в семеноводстве картофеля — борьба с вирусными болезнями. Сильное распространение их на посадках картофеля является обычно главной причиной низкого качества семенного материала. Поэтому выращивание семенного картофеля, свободного от вирусной инфекции, — основная предпосылка обеспечения на должном уровне качества семенного материала.

Это наиболее труднодостижимая задача, однако она не является единственной. Семенной картофель должен быть полностью свободен также от многочисленных других болезней — грибных, бактериальных, нематодных. Особо недопустимо заражение его опасными карантинными болезнями, такими, как рак, картофельная нематода и пр.

Семенной картофель должен обладать надлежащими продуктивными качествами и давать при соответствующей агротехнике высокие урожаи. Клубни должны быть в основном посадочного размера, не допустимы как слишком мелкие, так и крупные. Во избежание распространения многих болезней запрещается резка посадочных клубней.

На всех этапах семеноводства надо создавать такие условия выращивания, которые бы полностью исключали сортовые примеси. Наличие их может в конечном счете привести к потере ценного размножаемого сорта. Кроме того, примеси разных сортов могут способствовать распространению различных заболеваний.

Все эти многообразные задачи могут быть решены лишь при планомерном осуществлении продуманной и научно обоснованной системы семеноводства.

Успешность борьбы с вирусами на посадках картофеля в значительной мере зависит от степени устойчивости к ним размножаемых сортов. Сорта, иммунные или сверхчувствительные к вредоносным вирусам, распространенным в том или ином районе выращивания картофеля, облегчают семеноводческую работу, а сорта, не устойчивые и толерантные к вирусам, осложняют ее. Поэтому большое значение имеет выведение сортов картофеля, более устойчивых к вирусам. В то же время правильная организация семеноводства может способствовать сохранению в культуре в течение длительного времени ценных сортов, не отличающихся устойчивостью к вирусным болезням.

На всех этапах селекционной работы, начиная с наиболее ранних, необходимо предохранять сеянцы от заражения вирусами. Чтобы уменьшить возможность распространения вирусов, необходимы пространственная изоляция между разными селекционными первичными семеноводческими питомниками и обычными семенными участками и удаление их от рядовых посадок картофеля. Для предупреждения смешанных вирусных инфекций пространственную изоляцию следует соблюдать и между посадками различных сортов картофеля. Своевременное обнаружение и возможно раннее удаление больных растений с поля также должны способствовать предотвращению распространения вирусов и возбудителей других болезней.

Для того чтобы уменьшить возможность передачи инфекции механическим путем, необходимо соблюдение ряда мер предосторожности при проведении различных агротехнических работ на селекционных питомниках. Целесообразно, например, механизированный уход на разных питомниках осуществлять не в один и тот же день. Если же это почему-либо невозможно, следует после агротехнических работ на одном питомнике перед началом работ на другом дезинфицировать орудия, обувь и т. д.

В селекционных учреждениях источником инфекции могут быть стандартные сорта — вирусоносители, высаживаемые между испытываемыми молодыми гибридами. Поэтому в качестве стандартов на селекционных питомниках можно применять лишь сорта, предварительно проверенные на отсутствие в них вирусов.

Распространение вирусов может осуществляться как бескрылыми, так и крылатыми тлями. Роль последних особо значительна, поскольку они могут переносить вирусы на большие расстояния. Габриэль (1961), например, считает, что основными переносчиками вируса Y в Центральной Польше являются крылатые особи крушинной и крушинниковой тли; передача вируса бескрылыми тлями незначительна.

В настоящее время на территории СССР некоторые научно-исследовательские учреждения систематически проводят наблю-

дения за распространением различных видов тли по отдельным годам и на протяжении вегетационного периода каждого года. Такие наблюдения систематически проводят во многих зарубежных странах.

На основании их представляется возможным подобрать наиболее благоприятные местоположения для выращивания семенного картофеля. Ими будут при наличии других необходимых факторов те пункты, где нет соответствующих условий для массового распространения тли. Согласно Кёлеру и Клинковскому (1954), иногда максимум тли, подсчитанный на 100 листьях растений картофеля, достигает 2500 экземпляров. В местах, благоприятных для картофелеводства, максимум количества тли на 100 листьях значительно ниже и достигает лишь 20. Это количество Дэвис (1938, по Кёлеру и Клинковскому, 1954) обозначает применительно к условиям Шотландии как предельное при установлении пригодности той или иной местности для выращивания здорового семенного материала. При наличии большего количества тли приходится считаться с повышенной возможностью заражения.

Обычно бескрылую тлю ежедекадно подсчитывают на 100 растениях сорта. У каждого растения просматривают по одному листу верхнего, среднего и нижнего ярусов. При этом устанавливают видовой состав тли и определяют количество тли из расчета на 100 листьев.

Крылатую тлю учитывают с помощью ловчих сосудов Мёрике. Сосуды металлические, круглые, диаметром 25 см, высотой 6—8 см. С внешней стороны они окрашены масляной краской в черный цвет, а с внутренней — до половины высоты сосуда — в желтый, привлекающий летящую тлю. Сосуды до половины их объема наполняются чистой водой. Иногда к ней добавляют 2—3% какого-либо мылящего вещества для лучшего прилипания насекомых к поверхности воды.

На поле картофеля оставляют незасаженную площадку размером 20×20 м, поддерживаемую в состоянии чистого пара. На такой площадке размещают с некоторым расстоянием один от другого 2 ловчих сосуда. Раз в сутки содержимое сосудов выливают через воронку с марлей, на которой задерживаются пойманные насекомые. Затем под бинокулярной лупой на часовом стекле просматривают насекомых, определяют видовой состав и количество тли.

Чтобы успешно бороться с вирусами в районах распространения летающей тли, необходимо учитывать биологию тли и условия для ее расселения в те или иные годы в зависимости от метеорологических и прочих особенностей года с тем, чтобы выбрать надлежащие сроки посадки картофеля, оптимальные для данного района, и провести обработку инсектицидами в периоды, наиболее благоприятствующие уничтожению тли. Необходимо применительно к каждой местности тщательно изучить условия

перезимовки тли. Вирусная инфекция особенно сильно распространяется там, где тля, в частности персиковая, находит хорошие условия для перезимовки и где вследствие этого крылатая тля может встретиться на полях картофеля уже ранней весной. Это связано с тем, что растения картофеля на ранней фазе роста в большей степени подвержены заражению, чем в более поздние сроки. Крылатая тля, залетающая из других местностей, встречается на посадках картофеля значительно позже, когда растения уже более взрослые и сравнительно менее подвержены заболеванию.

В местностях с относительно более суровыми зимами персиковая тля может зимовать на открытом воздухе в стадии яйца, что было установлено на персике и абрикосе. В местностях с более мягкими зимами тля обычно зимует на открытом воздухе на зеленых растениях, особенно на крестоцветных. Большие возможности для перезимовки тли представляют собой теплицы, постоянные хранилища и бурты, особенно с корнеплодами, где тля в течение всей зимы может питаться сочными частями растений. Даже в тех местах, где перезимовка тли невозможна вследствие слишком холодной зимы и отсутствия защищенных мест для ее перезимовки на различных растениях, нет полной гарантии от залета тли с инфекцией. Это случается иногда и в горных местностях, если в соседних низменностях имеются условия для раннего развития крылатой персиковой тли, которая с воздушными течениями может быть занесена в более высокие местоположения.

Как отмечает Джонсон (1955), при определенных условиях тли могут переноситься по воздуху на сотни километров. В наиболее хорошие дни лета и осени большие количества тли находятся в воздухе на высоте до нескольких сотен метров. Но иногда тля делает лишь очень короткие перелеты. В распространении вирусов с помощью крылатой тли существенную роль играет ветер, способствующий переносу тли на большие расстояния. Особое значение при этом имеет его направление. Если господствующие в данной местности ветры дуют с моря, откуда не может быть заноса тли, они играют благотворную роль, так как создают неблагоприятные условия для расселения тли в прибрежной местности. Это в известной степени объясняет положительное значение прибрежных районов для выращивания доброкачественного семенного картофеля. Наоборот, в местах, хорошо защищенных от ветра, занесенная крылатая тля может усиленно размножаться, и такие места в дальнейшем становятся центрами инфекции. Судя по некоторым данным (Аренц, 1951), растения, больные вирусами скручивания листьев и Y, больше заселяются персиковой тлей, чем здоровые. Это в еще большей степени способствует распространению вирусной инфекции.

Наблюдения, проведенные в 1965—1968 гг. на Устимовской опытной станции ВИР (Полтавская область) нашим аспирантом

И. Н. Дашевским, показали, что единичные экземпляры крылатой тли попадали в ловчие сосуды, начиная со второй декады мая (начало лёта, по данным разных лет, 15, 18 и 23 мая).

Бескрылые тли в 1966 и 1968 гг. появились на листьях картофеля значительно позже, чем крылатые; в 1967 г. — почти в одно и то же время. Этот год был наиболее благоприятным для развития бескрылых особей. В начале третьей декады мая на 100 листьев приходилось *A. nasturtii* 187, *A. frangulae* — 102, *M. persicae* — 27 экземпляров. В период максимального распространения (начало 3-й декады июня) на 100 листьев уже насчитывалось соответственно 1027, 1213 и 566 экземпляров. Следует отметить, что среди крылатой и бескрылой тли наибольшее распространение имели первые 2 вида. Персиковая тля встречалась сравнительно в меньшем количестве.

В условиях Устимовской опытной станции максимум лёта крылатой и наибольшее количество бескрылой тли бывает в 3-й декаде июня. К этому времени растения картофеля заканчивают цветение; формирование клубней окончено, они достигают уже такой величины, которая позволяет их использовать для посадки. Поэтому, применяя раннюю посадку и уборку, представляется возможным избежать заражения клубней вирусами.

Некоторые особенности выращивания семенного картофеля. При выращивании семенного картофеля необходимо в основном осуществлять тот комплекс агротехники, который разработан для получения высоких урожаев рядового картофеля в той или иной зоне страны. Однако он должен включать также некоторые специальные приемы, направленные на получение высококачественного семенного материала.

На всех этапах семеноводческой работы необходимо создавать условия, обеспечивающие нормальное развитие растений и способствующие борьбе с разнообразными болезнями картофеля, в первую очередь вирусными. Эти условия в максимальной степени должны предотвращать распространение вирусной инфекции, исключать или, по крайней мере, сводить к минимуму возможность нового заражения посадок семенного картофеля.

Участок семенного картофеля должен быть лучше изолирован от возможных источников инфекции. Его конфигурация также имеет существенное значение: участки узкие в большей степени уязвимы для распространения инфекции переносчиками — крылатой тлей. Особенности почвы, способы ее обработки, соотношение различных элементов питания, методы подготовки посадочного материала, сроки и приемы посадки и уборки — это и многое другое имеет весьма важное значение при выращивании семенного картофеля.

Сроки посадки и уборки клубней могут, например, в некоторых условиях оказывать решающее влияние на качество семенного картофеля. Правильный выбор срока посадки позволяет обеспечить развитие растений в такой период, который не будет

совпадать с максимальным лѐтом тли. Немаловажное значение имеет при этом предпосадочное проращивание клубней. Оно уменьшает продолжительность периодов между фазами, ускоряет рост и развитие растений и позволяет в более ранние сроки убрать полноценный урожай до того, как растениям в наибольшей степени угрожает заражение вирусами вследствие возрастания количества переносчиков.

Летние посадки дают положительный результат только при правильно подобранных сроках в зависимости от естественно-исторических условий тех районов, в которых их осуществляют, и правильной обработки поля до и после летней посадки, во время вегетации растений.

В опытах Аппеля (1952), проведенных в ГДР с различными сроками посадки (май, июнь, июль) семенного картофеля, наилучшие результаты давало использование на семенные цели клубней, полученных в предшествующем году от июльской, а затем майской посадки. Клубни от июньской посадки давали в следующем году наибольшее количество больных растений. Аппель объясняет это особо интенсивным лѐтом тли в июне и уменьшением ее количества в июле.

По данным Дашевского (1970), летние посадки в условиях юга лесостепи УССР, проводимые в середине июня, не предохраняли картофель от вирусных болезней. Наоборот, ранние сроки посадки и уборки картофеля в этом отношении имели явное преимущество.

По данным многих исследователей у нас и за рубежом, уборка незрелого картофеля, особенно ранних сортов, целесообразна для получения семенного картофеля более высокого качества. При уборке незрелого картофеля снижается возможность инфекции; чем раньше убраны клубни, тем более вероятно, что они еще не заражены, так как необходимо иногда значительное время для того, чтобы вирус из места первичной инфекции на листьях дошел до клубней.

Особо эффективной уборка незрелого картофеля может быть там, где опасность заражения относительно небольшая. В этом случае есть основание предполагать, что значительная часть растений ко времени ранней уборки еще свободна от инфекции. Положительная роль этого приема снижается, если вирусная инфекция носит массовый характер уже к началу роста ботвы. В то же время в какой-то степени и при сильном распространении вирусов уборка незрелого картофеля может способствовать повышению в урожае количества здоровых клубней.

Уборка незрелого картофеля прерывает связь между надземной частью растений и клубнями, что может в известной мере предотвратить проникновение новой инфекции из листьев в клубни. Этого же можно достичь и другими способами, например обработкой ботвы теми или иными сильно действующими химикалиями.

Раннюю уборку незрелых клубней надо проводить с большой осторожностью, так как неокрепшая их кожура легко повреждается. Поэтому получил распространение такой прием, как раннее удаление ботвы в конце цветения картофеля. Спустя 2—3 недели после этого, когда кожура опробковевает, убирают клубни для семенных целей. Бóльший эффект ранней уборки будет в том случае, если ее осуществить до появления летней крылатой тли и, во всяком случае, не позже 8—10 дней после ее появления. В разные годы этот период для той или иной местности может быть различным. Хорошо поставленные наблюдения за появлением и развитием главных переносчиков вирусов в центрах их размножения и отлёта, особенно за появлением нимф (молодых тлей, развивающихся в крылатых особей), могут оказать существенную помощь в определении сроков скашивания ботвы на семенных участках картофеля.

В опытах Дашевского в Полтавской области уборка картофеля для семенных целей в ранний срок (фаза окончания цветения растений) влияла на уменьшение вирусных болезней. В то же время ранняя уборка с предварительным скашиванием ботвы не всегда давала четкие результаты. Это могло быть следствием того, что ботву скашивали недостаточно тщательно, и быстро отрастающая молодая листва являлась хорошим кормом для тлей.

Чтобы не получить отрицательного эффекта, скашивание ботвы следует дополнить обработкой оставшихся частей растений химикалиями, уничтожающими остатки растений.

Хорошие результаты дает, например, обработка посадок хлором магния. Его рекомендуют применять из расчета до 20 кг на 500 л воды, расходуемой для опрыскивания 1 га. По опытам в ВИР и некоторых других учреждениях, высокоэффективной оказалась доза 30 кг химикалия.

Естественно, уборка картофеля в более поздние, обычные для данной местности сроки несколько повышает урожай клубней. Однако при этом снижаются их семенные качества, что находится в прямой связи с тем, что после ранней уборки наступают благоприятные условия для интенсивного лёта переносчиков вирусов. Семенной картофель, выращенный при ранней весенней посадке от предварительно пророщенных клубней и при ранней уборке, обладал наиболее продуктивными свойствами при последующем использовании его в качестве посадочного материала. Урожай от клубней, выращенных в летних посадках, в данных опытах был несколько ниже.

Ряд зарубежных ученых, положительно оценивая раннюю посадку, отмечает, что запаздывание с весенней посадкой ведет к усилению заражения вирусами. В других случаях, применительно к естественноисторическим условиям большое положительное значение имеют и правильно выбранные сроки летних посадок.

Ранняя уборка до появления фитофтороза или, в крайнем случае, при первых признаках его является хорошим приемом в борьбе с ним. Правильному выбору времени начала уборочных работ может помочь хорошо налаженная система прогнозирования соответствующими станциями защиты растений сроков появления фитофтороза.

Помимо своевременной посадки и уборки картофеля, необходимо в районах распространения фитофтороза и других болезней, особенно при выращивании не устойчивых к ним сортов, применять известные химические меры борьбы.

Из различных грибных болезней семеноводству картофеля иногда в сильной степени наносит ущерб ризоктониоз. Причем вред, причиняемый им, связан не только с потерей урожая. В некоторых случаях внешние проявления этого заболевания на растениях напоминают некоторые вирусные болезни. Это дезориентирует апробатора и нередко приводит его к ошибочным выводам. Имели место случаи браковки посадок семенного картофеля вследствие сильного поражения их якобы вирусными болезнями, в то время как они были поражены ризоктониозом.

Все агротехнические приемы, способствующие более быстрому и дружному появлению всходов и создающие благоприятные условия для дальнейшего роста растений, одновременно способствуют борьбе с ризоктониозом и уменьшению ущерба от него.

Известны различные химические средства борьбы. НИИКХ рекомендует протравливать клубни перед посадкой 5%-ной суспензией ТМТД, или 1—1,5%-ным раствором борной кислоты, или буры из расчета 70 л на 1 т клубней.

Обычно рекомендуемая обработка клубней перед посадкой практически трудно осуществима в напряженный период весенних работ. В ВИР протравливание клубней осенью раствором борной кислоты с последующим хранением их в ящиках не сказалось отрицательно на прорастании клубней весной и их всхожести.

Протравливание клубней только в том случае может дать положительный эффект, если клубни будут высажены в незараженную почву.

В борьбе как с этим, так и другими грибными и бактериальными болезнями важно строгое соблюдение севооборота. Картофель не должен возвращаться на старое место ранее чем через 4 года. Необходима своевременная и тщательная борьба с сорняками, многие из которых могут поражаться ризоктониозом и другими болезнями, а также являются резерваторами вирусов.

Для оздоровления ценных сортов картофеля, но зараженных на 100% теми или иными вирусами, в настоящее время используют различные методы, в том числе теплотерапию. Особо широко в ряде стран применяют метод культуры меристемной ткани, обычно свободной от вирусов даже у зараженных ими сортов. Известен ряд сортов, освобожденных от вирусов таким

путем: Эрстлинг, Кеннебек, Ред понтиак, Аллерфрюесте гсельбе, Валенсиана, Эрли пуритан, Дианелла и др. В Дании уже насчитывают 15 сортов картофеля, посадочный материал которых освобожден от одного или нескольких (X, S, M, A) вирусов (Л. Г. Гроссман, 1971).

Поскольку больные растения являются источником заражения здоровых, весьма важно на всех этапах семеноводческой работы своевременно удалять их с поля и отбирать для дальнейшего размножения наиболее здоровые.

Система семеноводства. Выращивание доброкачественного семенного материала может быть осуществлено лишь при четкой строго выдерживаемой системе семеноводства. Она должна предусматривать выпуск соответствующими учреждениями высококачественного семенного картофеля — элиты, порядок ее дальнейшего размножения и сроки сортообновления семенного материала, поступающего на семенные участки в колхозы и совхозы. Сроки сортообновления устанавливаются с таким расчетом, чтобы используемый в хозяйствах семенной материал непременно был высокого качества и обеспечивал надлежащую продуктивность картофеля.

Система семеноводства картофеля имеет свои особенности в различных областях страны. По принятой ранее системе элита через определенные промежутки времени непосредственно поступала на семенные участки колхозов и совхозов. Однако это несколько сдерживало темпы размножения ценного семенного картофеля. Далеко не каждое хозяйство, получавшее элиту, соблюдало на семенных участках все те требования, которые необходимы для поддержания на должном уровне качества семенного материала, и обеспечивало бы надлежащий коэффициент размножения. Поэтому в настоящее время обычно в каждой области выделяют специальные семеноводческие совхозы и колхозы. Число их различно в зависимости от площадей под картофелем и потребностей в семенном материале для строгого выдерживания сроков сортообновления. Таким образом, производство семенного картофеля для товарных посевов проходит следующие этапы.

Элиту выращивают научные учреждения и учебные хозяйства под руководством опытных специалистов-семеноводов. Элитный картофель поступает в семеноводческие совхозы и колхозы, которые выращивают I репродукцию. Урожай I репродукции из семеноводческих хозяйств передается на семенные участки товарных колхозов и совхозов для выращивания II, III, IV, V репродукций. При этом на общих посевах товарного картофеля в совхозах и колхозах используют семенной материал с семенных участков своего хозяйства и выращивают III—VI репродукции.

Сроки сортообновления семенного материала в колхозах и совхозах различные в разных зонах в зависимости от того, в ка-

кой степени существующие в данной зоне условия благоприятствуют выращиванию здорового семенного картофеля.

В основных районах картофелеводства чаще применяется пятигодичная система обновления сортового материала. Однако в некоторых случаях она претерпевает известные изменения. Так, например, в отличие от пятигодичной системы, рекомендуемой для центральной нечерноземной зоны, в Подмоскowie принята четырехгодичная система обновления сортового картофеля. Это связано с тем, что в Московской области обычно большая насыщенность овощными культурами (в частности, в закрытом грунте), сильно заселяемыми переносчиками вирусов. Большое количество переносчиков вирусной инфекции увеличивает распространение вирусных болезней и вызывает необходимость более частого обновления семенного материала.

В отдельных случаях, когда хозяйство расположено в благоприятных естественноисторических условиях и в нем хорошо организована семеноводческая работа, сроки сортообновления могут быть увеличены, например, до 6—8 лет.

Так, в различных областях БССР сортообновление картофеля проводят через 6—8 лет. Самые короткие циклы установлены для Гомельской и Брестской областей, а наиболее длинные — для Витебской (И. И. Адамов, 1967).

С другой стороны, в менее благоприятных условиях, в частности в южных районах страны, семенной материал необходимо обновлять чаще — через 2—3 года, в противном случае могут резко снижаться урожаи картофеля.

В основных районах картофелеводства, там, где имеются осушенные и окультуренные торфяные почвы, их целесообразно использовать для выращивания первых репродукций семенного картофеля.

Высококачественным семенным картофелем, передаваемым колхозам и совхозам в порядке сортообновления, не всегда возможно обеспечить всю площадь семенного участка, который обычно составляет $\frac{1}{4}$ часть общей площади посевов под картофелем. Кроме того, хозяйство часто не может провести своевременно и с надлежащей тщательностью работы по поддержанию высокого качества семенного материала на всей площади семенного участка. Поэтому в настоящее время в ряде областей страны, в частности в Ленинградской, принята такая система, при которой хозяйство получает для сортообновления элиту или первые репродукции не на весь семенной участок, а на $\frac{1}{4}$ часть его, так называемый питомник улучшения, или размножения. На этом питомнике все семеноводческие работы проводят с особой тщательностью. Урожай с питомника улучшения используют на следующий год для посадки на семенном участке и на питомнике улучшения, а урожай с остальной части семенного участка — в качестве посадочного материала для рядовых посадок.

Для сортообновления картофеля в южных районах страны может быть, с одной стороны, организован систематический завоз через определенные промежутки времени здорового семенного материала из более северных районов. С другой стороны, необходимо шире использовать выращивание для семенных целей картофеля в горных районах. Здесь создаются более благоприятные условия в отношении температуры и влажности. Кроме того, как правило, в горной зоне значительно сокращается количество переносчиков вирусной инфекции.

Положительное значение горного семеноводства картофеля установлено для различных географических районов мира, в том числе и для расположенных в южной зоне СССР. Так, например, исследования нашего аспиранта И. И. Пугачева (1963) в Средней Азии показали, что горная зона Бостандыкского района благоприятна для получения более здорового семенного материала. Однократная репродукция семенного материала в горах положительно сказывалась на росте и развитии растений при последующем выращивании картофеля в долине, утучшала семенные качества клубней, способствовала повышению урожайности. При второй горной репродукции большинство сортов увеличивало урожайность. При сравнении сортов, выращенных в условиях долины и в горах, наблюдалось резкое различие в урожаях. Так, сорта Бульба и Йыгева коллане давали урожай в долине 114 и 190,5 ц, а в горах — соответственно 402 и 409 ц с 1 га.

Семенной картофель, выращенный в горах, давал хороший урожай в долине. При второй репродукции в условиях долины все сорта заметно снижали урожай. Это происходило, по-видимому, вследствие сильного поражения сортов вирусными болезнями.

Серологические анализы, проведенные на коллекции картофеля в горных условиях, выявили наличие вирусов в скрытом виде. С каждой репродукцией распространение вирусных болезней нарастало, но шло значительно медленнее, чем в условиях долины. Таким образом, выращивание картофеля в горных условиях не исключает растения, зараженные вирусами, но задерживает их распространение. Выращивание совершенно здорового семенного материала в горах может иметь место только в том случае, если клубни, переносимые в горные условия, свободны от вирусной инфекции.

Соответствующими опытами было установлено, что лучшими сроками для выращивания здорового семенного картофеля в условиях Бостандыкского района являются поздние (июль) летние посадки. Для выращивания раннего картофеля лучшими сроками посадки оказались II и III декады марта и I декада апреля. Специальные исследования показали, что в этих условиях возможны и дают положительные результаты также подзимние посадки картофеля.

Как уже было отмечено, горное выращивание семенного картофеля наиболее резко сказывается на повышении урожаев в 1-й год его репродукции в долине; на 2-й, но особенно на 3-й год урожай снижается. Отсюда следует, что система семеноводства здесь должна строиться с таким расчетом, чтобы вся первичная семеноводческая работа проходила в горах. Здоровым семенным картофелем обеспечиваются хозяйства, расположенные в долине. Поскольку ежегодное обновление семенного материала представляет значительные трудности, допустим его завоз в хозяйства через каждые 2 года.

Возможно, в других более благоприятных условиях южной зоны страны при горном семеноводстве окажется вполне эффективным без риска снижения продуктивности картофеля обеспечение семенным материалом хозяйств, расположенных в долине, через каждые 3 года.

Во многих южных районах страны картофель выращивают с применением орошения. При этом довольно широко распространено мнение, что орошение не только повышает урожай клубней, но и улучшает их семенные качества.

В опытах Дашевского в Полтавской области во всех случаях полив значительно увеличивал урожай картофеля. Однако, как и следовало ожидать, полив не оздоравливает растения от вирусных болезней. В некоторых случаях он лишь маскирует их, так как при поливе создаются более благоприятные условия для роста растений, которые внешне выглядят вполне здоровыми. При серологических анализах они оказались носителями вирусной инфекции.

Поражение картофеля вирусами на участках с поливом было примерно таким же, как и без полива.

Отсюда следует, что во всех районах картофелеводства при всех случаях первостепенное значение имеет такая система семеноводства, которая бы обеспечивала выращивание здорового семенного картофеля. Если первичное семеноводство имеет дефекты и в хозяйство поступает материал, уже зараженный вирусами, то никакие агротехнические приемы, в том числе и орошение, создающие оптимальные условия для роста растений и накопления урожая, не освободят их от вирусной инфекции. Нарастание ее в течение нескольких репродукций неизбежно отрицательно скажется на продуктивности картофеля.

Организация изолированных районов семеноводства картофеля. В борьбе с распространением вирусов, передающихся контактным путем, а также могущих быть перенесенными бескрылой тлей, достаточна сравнительно небольшая пространственная изоляция. Однако для уменьшения возможности заражения вирофорной крылатой тлей пространственная изоляция должна быть значительно увеличена, хотя учитывая большие расстояния, на которые может перелетать крылатая тля, это не может дать полной гарантии от занесения инфекции.

В любом хозяйстве в зависимости от местных условий изоляции посадок с тем или иным успехом можно достигнуть разными способами. Следует стремиться к тому, чтобы участки размножаемых сортов находились возможно дальше, не менее 100 м, но лучше не менее 500 м один от другого или перемежались лесными массивами. Целесообразно посадки того или иного сорта окружить посевами зерновых культур. Во всех случаях надо высаживать сорта, свободные от вирусной инфекции или зараженные одним и тем же вирусом, например Х или S, тщательно изолируя их от сортов, зараженных другими вирусами. Это необходимо во избежание образования тяжелых смешанных инфекций. Поскольку качество изоляции семеноводческих посевов имеет решающее значение в деле предохранения их от заражения виоформной тлей, перелетающей на большие расстояния, естественно стремление располагать семенные участки в условиях максимальной изоляции. Для этого в ряде стран, в том числе социалистических, организованы так называемые изолированные (закрытые) районы семеноводства.

В настоящее время, учитывая положительный опыт некоторых зарубежных стран, у нас в ряде областей также приступили к организации таких районов — с естественной изоляцией от прилегающих территорий. Исключительная инфекционность вирусов усугубляет важность выделения в ближайшее время таких районов во всех областях, краях, автономных республиках, где занимаются выращиванием картофеля, в первую очередь во всех основных зонах картофелеводства. Там, где природные условия в наибольшей степени благоприятствуют выращиванию здорового семенного картофеля, при организации изолированных районов следует учитывать необходимость производства в них семенного картофеля не только для удовлетворения внутриобластной потребности в нем, но и для вывоза в другие области страны, где нет таких благоприятных условий.

При организации изолированных районов семеноводства картофеля (ИРСК) необходимо стремиться к тому, чтобы каждый такой район, по возможности, на значительной части своих границ был окружен естественными преградами, препятствующими распространению переносчиков вирусов. Такими преградами могут быть леса, горы, реки, озера, крупные массивы некоторых земель, например луга, кустарники, болота.

ИРСК размещают в сельской местности, а не в пригородной зоне, насыщенной, в частности, большим количеством овощных комбинатов, способствующих концентрации переносчиков вирусов.

ИРСК должен быть удобно расположен в отношении путей сообщения, чтобы транспортировка семенного картофеля была максимально облегчена.

Размеры ИРСК могут быть различные в зависимости от характера местности, наличия естественных преград, объема наме-

ченного производства семенного картофеля. Изолированный район может совпадать с административным. Однако иногда он может включать несколько удобно расположенных и удовлетворяющих соответствующим требованиям смежных хозяйств. В некоторых случаях это может быть даже крупный совхоз или колхоз, расположенный в особо благоприятных условиях.

Организации ИРСК должно предшествовать тщательное обследование всей территории в целях установления в первую очередь распространения на ней возможных переносчиков вирусов, которые допустимы лишь в минимальных количествах. Наличие большого количества переносчиков свидетельствует о непригодности данной местности для организации семеноводства картофеля. Избранная территория должна быть свободна от болезней, особенно карантинных (картофельной нематоды, рака и др.).

Необходимо обследование всех посевов картофеля для установления степени зараженности их вирусными болезнями в пределах ИРСК, включая посевы на индивидуальных огородах рабочих и служащих. В случае, если посевы имеют зараженность вирусными или другими заболеваниями выше допустимых пределов, весь собранный с них урожай ни в коем случае не может быть использован на семенные цели. Ботва больных растений возможно раньше должна быть уничтожена. В ИРСК завозят лишь тщательно проверенный семенной материал, используемый в качестве исходного для последующей семеноводческой работы. Посадка картофеля в хозяйствах и на приусадебных участках разрешается лишь семенами, репродуцируемыми на месте.

В ИРСК следует подбирать хозяйства без промышленного овощеводства или плодоводства. Они специализируются на семеноводстве картофеля, причем семеноводческие посевы должны иметь высокий удельный вес по отношению к общей площади под картофелем.

Семеноводческие хозяйства изолированного района должны иметь соответствующие хранилища, помещения для проращивания картофеля, технику, удобрения, средства борьбы с болезнями и вредителями, в частности с переносчиками вирусов. Следует изыскать возможности снабжения семеноводческих хозяйств не хлорсодержащими, а сернокислыми калийными удобрениями, положительно влияющими на качество семенного картофеля.

Передовая агротехника и наличие благоприятных почвенно-климатических условий должны ежегодно обеспечивать высокие урожаи картофеля и надлежащий выход посадочного материала с каждого гектара семеноводческих посевов.

В зависимости от размеров и специфических особенностей того или иного изолированного района схема производства в нем семенного картофеля может быть различной.

Желательно в центре изолированного района иметь станцию первичного семеноводства, которая проводит всю первичную семеноводческую работу вплоть до выращивания суперэлиты или элиты. Семеноводческие хозяйства ИРСК размножают семенной материал, полученный от станции первичного семеноводства, до I и II репродукций. Этот семенной картофель уже вывозят за пределы изолированного района. Он поступает на питомники улучшения семенных участков колхозов и совхозов зоны, обслуживаемой ИРСК. Его также в случае необходимости вывозят в другие области.

Можно представить и другие схемы семеноводческой работы в ИРСК. Так, например, в некоторых случаях, если научно-исследовательское учреждение, занимающееся первичным семеноводством, расположено в благоприятных для этого природных условиях, но на ограниченной территории, оно может передать в ИРСК суперэлиту для производства там элиты и последующих двух репродукций. Тогда, следовательно, в ИРСК не будет станции первичного семеноводства.

При всех обстоятельствах наиболее ценный материал, например суперэлиту, размещают в центре района. По мере удаления от центра размещают посадки последующих репродукций. На границах района высаживают здоровый картофель в качестве защитной зоны. Урожай его не используют на семенные цели в пределах изолированного района.

В каждом ИРСК назначается ответственное лицо — хорошо подготовленный специалист, имеющий в своем распоряжении соответствующих помощников. Задача этой группы — осуществление всей текущей работы по отбору и выращиванию исходного материала. Кроме того, эта группа направляет работу агрономов всех семеноводческих хозяйств района, организует своевременное проведение необходимых защитных и профилактических мероприятий, систематически следит за соблюдением в пределах района необходимых правил, обеспечивающих на всех этапах семеноводческой работы должное качество семенного материала.

Организация семеноводства картофеля в некоторых зарубежных странах. В настоящее время почти во всех странах мира основой выращивания доброкачественного семенного материала является клоновый отбор. При этом отбирают отдельные здоровые растения, испытанные на отсутствие вирусов с помощью индикаторов, серологических анализов и других методов. На первых этапах размножения в течение одного-двух лет испытывают все растения каждого клона. В дальнейшем проводят лишь выборочные испытания.

Для того чтобы обеспечить высокое качество семенного картофеля и в максимальной степени предохранить его от заражения вирусами и другими болезнями, повсюду за рубежом наблюдается стремление выращивать семенной картофель в наи-

более благоприятных для этой цели районах, по возможности с наименьшим распространением в них основных переносчиков вирусной инфекции и пригодных для организации высокомеханизированного производства картофеля. Большое внимание при этом уделяется наличию в районе естественной изоляции (лесные участки, водные пространства и пр.), облегчающей создание условий, препятствующих заносу инфекции извне.

С 1962 г. в ГДР семенной картофель выращивают в так называемых семеноводческих центрах. Площадь семенных посадок, входящих в эти центры, должна составлять 80—100% всей площади картофеля. Как сообщает А. Г. Зыкин (1968), в ГДР уже работает или находится в стадии организации 27 таких семеноводческих центров. Каждый из них состоит из большого числа хозяйств. Общая площадь сельскохозяйственных угодий семеноводческого центра доходит до 50 тыс. га и более. В каждом центре соблюдается строгая система выращивания семенного картофеля. При этом штамм-элитку выращивает селекционно-семеноводческая станция, расположенная на базе семеноводческого госхоза, находящегося в центре района. Отсюда семенной материал поступает в хозяйства, размножающие супер-суперэлитку, затем в другие, выращивающие суперэлитку и элитку. Еще более удаленные от центра хозяйства, расположенные по периферии района, выращивают элитку и I репродукцию.

Схема семеноводства характеризуется большой растянутостью во времени, при которой I репродукцию выращивают лишь на 10-й год: 1-й год — отбор клонов; 2—3—4-й годы — испытание клонов 1-го года (А-клоны), 2-го года (В-клоны), 3-го года (С-клоны); 5-й год — предварительное селекционное размножение клонов (Zuchtgartenelite — Z.G); 6-й год — штамм-элита (размножение — Vermehrung — V_1); 7-й год — супер-суперэлита (V_2); 8-й год — суперэлита (V_3); 9-й год — элита (E); 10-й год — I репродукция (Hochzucht — HZ).

Первичным семеноводством, под которым подразумевается отбор клонов в первые 3 года их испытания и предварительное селекционное размножение, занимаются 9 селекционно-семеноводческих станций, входящих в объединение семеноводческих госхозов. Они обеспечивают здоровым чистосортным материалом последующие звенья семеноводства.

На посадках клубнями из первичного семеноводства не допускается более 0,2% растений с выраженными симптомами вирусных болезней у относительно устойчивых сортов и более 0,5% — у восприимчивых.

По степени благоприятствования выращиванию доброкачественного семенного картофеля территория ГДР разделена на 5 зон. Наиболее благоприятная зона для семеноводства картофеля находится в северной части страны. Первый изолированный район возделывания картофеля был создан в 1956 г. в Альбмарке.

В ГДР, как это видно из изложенного выше, считают более рациональным создание крупных зон семеноводства. В других социалистических странах изолированные зоны семеноводства картофеля занимают меньшие площади.

В Польской Народной Республике вся страна в зависимости от распространения вирусов и их переносчиков разделена на 4 зоны. Наиболее благоприятной для семеноводства является северная приморская часть Польши. Первый изолированный район производства семенного картофеля был организован в 1958 г. в Гожице. Было проведено обследование посевов картофеля на степень зараженности их вирусами и другими болезнями. Весь недоброкачественный семенной картофель в районе был заменен доброкачественным. Ввоз семенного картофеля был ограничен до минимума. Здесь в закрытом районе, так же как в ГДР, в центре выращивают более ценный исходный материал, а к периферии — последующие репродукции не ниже класса А (I репродукция). К 1963 г. в ПНР было уже организовано более 180 изолированных районов. В настоящее время их количество значительно возросло. Более половины апробируемых посевов картофеля производится в этих районах. В дальнейшем намечено выращивать семенной картофель преимущественно в таких районах.

Принцип выращивания семенного картофеля по возможности в изолированных районах семеноводства с применением тщательного контроля за качеством семенного материала на всех ступенях его выращивания в настоящее время осуществляется и в других социалистических странах, занимающихся картофелеводством.

В капиталистических странах, например в ФРГ, частные селекционно-семеноводческие фирмы также широко используют при выращивании семенного картофеля прочистки, отбор клонов, их испытание. При этом применяют разнообразные методы выявления вирусов не только в явной, но и в скрытой форме. Семеноводство сосредоточено в наиболее благоприятных для этого зонах, например в Нижней Саксонии, на возвышенных местоположениях и торфяниках поймы Дуная, в Баварии и других районах с меньшим заселением важнейшими переносчиками вирусов.

В Великобритании доброкачественным признается лишь семенной материал, полученный с участков, на которых на 1 га было не более 5 растений со скручиванием листьев и 25 мозаичных растений. В других странах существуют иные стандарты.

В Англию большое количество семенного материала картофеля высокого качества ежегодно завозят из Северной Ирландии и Шотландии.

Во Франции контроль за качеством семенного картофеля осуществляют специальные научные станции. Одна из них расположена в Бретани, в зоне распространения культуры картофеля,

другая — близ Парижа. Первая с помощью различных описанных выше методов отбирает здоровые растения, наблюдает за выращиванием элиты. Вторая станция проводит контроль семенного материала перед его реализацией.

Хорошо налажено семеноводство картофеля в ряде других европейских стран, из которых в первую очередь следует упомянуть Нидерланды.

В Южно-Африканской Республике производство семенного картофеля без вирусов сконцентрировано в законодательно утвержденном изолированном районе. Здесь мало переносчиков вирусов — тлей. Сюда запрещен ввоз картофеля без особого разрешения. На всех этапах семеноводческой работы систематически проводят анализы на вирусы.

Производство доброкачественного, свободного от вирусов семенного картофеля хорошо налажено в Канаде, в США. Различные климатические условия в разных зонах США позволяют выращивать здесь картофель в разное время года. Семеноводством картофеля занимаются в 26 штатах, причем основные площади его сосредоточены в штатах: Мэн, Миннесота, Северная Дакота и Айдахо.

Ряд стран Азии, Африки, Латинской Америки не имеют своего первичного семеноводства и завозят семенной картофель из Европы, США и Канады.

Основными поставщиками семенного картофеля на мировой рынок из европейских стран следует назвать Нидерланды, Данию, Шотландию, Северную Ирландию, Норвегию, ПНР, ЧССР, ГДР, ФРГ и др.

Как уже было отмечено, особо хорошо организована семеноводческая работа в Нидерландах. В стране имеется большое количество высококачественного семенного материала. Фермерам запрещено использовать для посадки на товарных площадях семенной картофель ниже класса С (соответствующего III репродукции).

Производство семенного картофеля сосредоточено в наиболее благоприятной для этого северо-западной части страны, в четырех провинциях. Одна группа фермеров выращивает только семенной материал высших классов (S и SE), используемый лишь внутри страны. Другая группа фермеров выращивает семенной материал преимущественно классов E (соответствует элите) и A (соответствует I репродукции). Семенной материал этих классов идет на экспорт, а также продается фермерам, выращивающим рядовой картофель. Эти фермеры для потребностей своего хозяйства приобретают семенной картофель класса A и, используя его в течение двух лет, выращивают картофель классов B и C. Однако некоторые фермеры считают для себя более выгодным использовать на посадку для выращивания продовольственного картофеля семенной материал высших классов (например, S и SE).

В тех провинциях, где выращивают семенной картофель, запрещают выращивание рядового картофеля. Таким образом, эти провинции являются изолированными районами выращивания семенного картофеля. Они занимают в настоящее время около 2500 га, что составляет примерно 10% от общей площади семенного картофеля (Д. И. Филиппов, 1967).

Первичное семеноводство картофеля. Оно предусматривает систему приемов выращивания высококачественного семенного материала, начиная с отбора исходного растения и кончая выпуском элиты.

Высокое качество элиты — залог успеха при соблюдении всех правил агротехники, дальнейшей семеноводческой работы и систематического обеспечения посевов картофеля доброкачественным семенным материалом.

Элита — это семенной материал высокого класса, обладающий хозяйственными и биологическими качествами и морфологическими признаками, свойственными данному сорту, и отвечающий требованиям существующего положения об элите.

Ее выращивают в соответствии с «Положением об элите картофеля» и «Положением о первичных питомниках выращивания элиты». В основу выращивания элиты положен ежегодный отбор и испытание по определенной схеме лучших клонов. При этом тщательный отбор растений, здоровых по внешнему виду, дополняют также соответствующими анализами — серологическими и другими. Для массовых отборов при семеноводческой работе с успехом могут быть использованы также так называемые бивалентные или поливалентные сыворотки, позволяющие одной сывороткой выявить сразу 2 или большее количество вирусов (например, X + S + M).

Отсутствие вирусов не только в явной, но и в скрытой форме значительно повышает качество элиты и создает предпосылки для сохранения при последующих репродукциях в течение более продолжительного времени высококачественного семенного материала.

Надо стремиться выращивать элиту, полностью свободную от вирусной инфекции. Однако имеются очень ценные урожайные сорта, являющиеся в то же время скрытыми носителями какого-либо одного вируса. Причем не удалось найти ни одного растения, свободного от него. Конечно, на ближайшие годы мы не можем отказаться от таких сортов. Наряду с проведением специальных сложных приемов в целях оздоровления сорта (стр. 328) можно пока допустить у наиболее ценных сортов наличие лишь одного из менее вредоносных вирусов X или S, скрытым носителем которого является данный сорт. Скрытое носительство других более вредоносных вирусов недопустимо. При этом растения должны быть свободны и от других заболеваний. Однако, если сорт все же является вирусоносителем, это следует оговорить в сортовых документах. Как при выращивании элиты,

так и ее последующих репродукций данный сорт следует размножать изолированно от других сортов.

Элиту выращивают из суперэлиты, которую получают в результате проведения первичной семеноводческой работы, включающей отбор исходных растений и их последующее испытание на специальных питомниках. Последние на всех этапах семеноводческой работы размещают на хороших с достаточным влагообеспечением плодородных участках севооборота.

На питомниках создают оптимальные условия для роста растений. В этих целях хорошо подготавливают почву для посадки, вносят достаточное количество органических и минеральных удобрений при правильном соотношении между отдельными элементами питания, обеспечивают своевременный и высококачественный уход.

Особое значение имеет соблюдение всех мер борьбы с различными заболеваниями, в частности препятствующих распространению вирусной инфекции.

Отбор исходных растений. Материнские растения, дающие затем начало соответствующим клонам, отбирают на лучших наиболее здоровых участках данного сорта, в частности на посевах суперэлиты или элиты. Иногда для этого семеноводческие хозяйства организуют специальные питомники отбора, на которых высаживают доброкачественный семенной материал, строго по одному клубню в гнездо. Однако более целесообразно отбирать исходные растения на питомнике испытания клонов первого года из числа лучших, отобранных после проведения соответствующих анализов. Для выращивания по принятой системе семеноводства 100 т элиты рекомендуют отбирать 1000 исходных растений (Д. И. Филиппов, 1968).

Растения отбирают в период бутонизации и начала цветения, здоровые по внешнему виду, хорошо развитые, типичные для сорта по морфологическим признакам, равномерно окрашенные, с числом стеблей в кусте, характерным для данного сорта. На такие растения навешивают хорошо заметные этикетки, заранее пронумерованные.

Следующий этап — анализ на вирусы в скрытом виде у выделенных глазомерно здоровых растений. Наибольшее значение имеет выявление тех вирусов, которые могут быть в растении и внешне ничем не проявляться.

Со всех намеченных к отбору растений, на которых в течение вегетации появились какие-либо аномалии или выявлены вирусы в скрытом виде, этикетки снимают, растения бракуют.

Еще до уборки, лучше сразу, но не позже 7 дней после серологического анализа удаляют ботву так, чтобы над поверхностью почвы не оставались зеленые части растений. Убирают урожай не ранее как через 2 недели после уничтожения ботвы. При этом проводят глазомерную оценку урожая клубней. Отбирают только гнезда урожайные, с клубнями здоровыми, типич-

ными по форме, с достаточным числом товарных клубней и с нормальной для данного сорта выравненностью их по величине.

Урожай каждого отобранного растения (вскоре после окончания цветения) убирают отдельно в соответствующую тару: пакеты (лучше из крафтбумаги), в матерчатые мешочки или в ящики, разделенные перегородками на ячейки. Целесообразно на пакетах помечать количество убранных клубней каждого клона с тем, чтобы затем сгруппировать их по этому признаку для удобства последующей посадки рядами (с одинаковым количеством клубней в каждом) на питомниках испытаний. Главная задача питомников — проверить клоны путем анализа всех растений с тем, чтобы отбраковать клоны, в которых окажутся больные растения.

Питомник клонов первого года. На питомнике клонов первого года высаживают все клубни клона, отобранного в предыдущем году. Перед посадкой, за 3—4 недели до нее, в светлом помещении осматривают все клубни каждого клона. При обнаружении в пакете хотя бы одного клубня, пораженного бактериальными гнилями (черная ножка, кольцевая гниль) или поврежденного стеблевой нематодой и другими опасными болезнями и вредителями, бракуют весь клон.

Все клубни оставшихся клонов высаживают рядами в зависимости от их наличия — по 8—10—12—15 штук в рядке.

Питомник следует расположить по возможности на изолированном участке. Перед посадкой, как обычно, нарезают борозды, а затем поперек их поле маркируют. Площадь питания растений 70×25 или 70×30 см. Для удобства просмотра клонов лучше между соседними полосами (зонами) клонов, расположенными поперек борозд, оставлять дорожки шириной 0,7—1 м. Целесообразно один рядок между каждыми двумя клонами пропускать и засевать такими культурами, как, например, подсолнечник, кукуруза, овес и другими, с тем, чтобы изолировать в какой-то степени соседние клоны от переноса вирусов.

После достижения всходами 15—20 см и до начала бутонизации растения каждого клона осматривают и удаляют целиком клоны, в пределах которых найдено хотя бы одно растение с признаками тех или иных вирусных заболеваний: крапчатость, морщинистая и полосчатая мозаика, закручивание и скручивание листьев и пр. О характере заболевания растений, количестве удаленных клонов делают соответствующие отметки в журнале. Такого же рода повторный просмотр проводят в начале цветения растений.

Все растения клонов, не имевшие внешних признаков заболевания, проверяют с помощью серологических анализов, а также растений-индикаторов на вирусы в скрытой форме. После этого сразу же удаляют клоны, в которых окажутся зараженные растения. О результате серологических анализов и определений на

растениях-индикаторах также делают соответствующие пометки в журнале.

После визуальной оценки и серологических анализов на поле остаются только растения, здоровые по внешнему виду и не содержащие вирусов в скрытой форме.

Следует иметь в виду, что по наблюдениям В. И. Садовниковой, В. А. Колобаева, Н. М. Щербаковой и Г. К. Лытаевой (1964), четкие серологические реакции на вирусы М и Х наблюдаются в самом начале бутонизации, а на вирус S — в фазе цветения и после него.

Здоровые клоновые семьи убирают возможно раньше, после формирования растениями полноценных посадочных клубней. Клоны, у которых при уборке выявляются неполноценные клубни, окончательно бракуют. Урожай всех растений каждого клона убирают в стандартные ящики, в которых он хранится до посадки в следующем году.

Питомник клонов второго года. В этом питомнике высаживают на делянки все здоровые клубни каждого клона, которых может быть разное количество (от 60—70 до 100 и более). В нем обязательно тщательный визуальный осмотр всех растений каждого клона. Кроме того, проводят анализы с целью определения вирусов в скрытом состоянии. Поскольку это сделать бывает затруднительно для всех растений клона, анализируют лишь часть их. В Нидерландах для этих целей берут 10% растений клона. Однако, если есть возможность, лучше анализировать 20—25% растений. В этом случае с большей надежностью можно выявить те клоны, в которых встречаются зараженные растения.

На основании результатов оценки растений по внешним признакам и скрытой зараженности вирусами, а также по визуально определяемым урожайности и качеству клубней при уборке отбирают клоны, подлежащие дальнейшему размножению. Урожай всех этих клонов объединяют и хранят до следующего года, чтобы затем уже выращивать суперэлиту.

Питомник суперэлиты. За 2—3 недели до посадки клубни перебирают, удаляют все больные, уродливые, нетипичные для данного сорта по форме и окраске. Все полноценные клубни сортируют по весу примерно на такие фракции: 20—30, 30—50, 50—80, 80—120 г. Каждую фракцию высаживают отдельно так, чтобы по всей длине поля были расположены растения, выросшие из клубней одной фракции. Однородный размер посадочных клубней обеспечивает равномерность посадки и одинаковую глубину заделки, а в дальнейшем одновременное появление всходов, что облегчает работу по уходу за растениями.

Выращивать суперэлиту и элиту лучше при загущенной посадке. В этом случае, в частности, уменьшается поражение растений крылатыми тлями (Bernuth, 1949; Neitzel и Müller, 1959; Ziegler, 1952), что особенно важно, так как они могут перенести тяжелые формы вирусных болезней с других участков. Правда,

при загущенной посадке несколько увеличивается возможность передвижения насекомых от одного растения к другому, а следовательно, и переноса вирусов бескрылыми формами тли. Однако после многократных отборов в предшествующие годы на поле суперэлиты, как правило, растения, зараженные вирусами, встречаются крайне редко.

На питомнике суперэлиты необходима своевременная сорто-фитопрочистка. Больные растения вместе со столонами и клубнями немедленно удаляют с поля и уничтожают. Наряду с этим осуществляют также серологический контроль, но уже у небольшой части растений. В Нидерландах такому анализу на 4-й год семеноводческой работы подвергают лишь 2% растений. Серологические анализы при выращивании как суперэлиты, так и элиты проводят не столько в целях удаления растений, несущих вирусы в скрытом виде, сколько для того, чтобы иметь данные о степени заражения растений в скрытой форме.

В специальном журнале регистрируют количество удаленных растений на основании визуальных наблюдений, причину удаления (например, наличие морщинистой мозаики или другого заболевания, резкое угнетение и пр.), а также количество растений — скрытых носителей того или иного вируса.

Так же как и на питомниках испытания клонов, убирают урожаем в ранние сроки и не позже чем за две недели до уборки уничтожают ботву. Тщательно просушенные клубни суперэлиты закладывают на хранение при оптимальных условиях, а на следующий год используют для выращивания элиты.

Питомник элиты. На посевах элиты также необходима своевременная прочистка от больных растений с регистрацией обнаруженных при этом болезней и количества удаленных кустов. Выборочный серологический и индикаторный анализы делают лишь для ориентировки. В Нидерландах, например, на 5-й год семеноводческой работы анализируют всего 30 растений с 1 га.

По действующему у нас в настоящее время положению о выращивании элиты посевы ее должны характеризоваться стопроцентной сортовой чистотой и не иметь растений, пораженных болезнями (по глазомерному определению). Перед первой и третьей прочистками специалисты Областного управления сельского хозяйства, объединения «Сортсеменовощ» и хозяйства, производящего элиту, обследуют посевы элиты и результаты оценки ее состояния оформляют соответствующим актом.

В дальнейшем комиссия в том же составе, но с включением в нее также представителя Государственной семенной инспекции завершает приемку посевов элиты во время апробации. Результаты приемки также оформляются специальным актом.

Необходимо учитывать, что даже в том случае, если ко времени апробации посевы отвечают нужным требованиям, но в них перед первой и третьей прочистками было обнаружено повышенное количество некоторых заболеваний, они не могут быть от-

несены к элитным. Такое положение создается, например, если: 1) перед первой прочисткой было выявлено поражение вирусными болезнями (морщинистой и полосчатой мозаиками, курчавостью, скручиванием и закручиванием листьев, готикой) и столбуром более 5% в северо-западных и северных районах, 6% — в средней полосе, 8% — на юге, юго-востоке и в прочих районах, или крапчатостью и аукубой (для всех зон) более 10% — на среднеспелых и среднепоздних и 15% — на ранних и среднеранних сортах; 2) перед третьей прочисткой было более 4% растений, пораженных черной ножкой, более 2% — кольцевой гнилью, а также при густоте стояния растений ниже 80% по сравнению с расчетной.

Помимо соответствующего качества посевов, определенным требованиям должны удовлетворять также клубни элитного картофеля. Они должны быть здоровыми, чистыми (допускается прилипшей земли не более 1%), типичными по форме и окраске для данного сорта, без механических повреждений, весом от 25 до 100 г или размером 30—60 мм по наибольшему диаметру.

Если обнаруживают отдельные клубни, поврежденные стеблевой нематодой, пораженные черной ножкой, кольцевой гнилью и тем более карантинными вредителями или болезнями (например, картофельной нематодой или раком), партию элитных клубней бракуют.

В элитном картофеле допускается не более 5% от общего количества клубней, имеющих дефекты: царапины, порезы (если они глубже 0,5 см), повреждения проволоочником (при наличии более трех его ходов), поражение паршой обыкновенной и ризоктонией (если язвочки и склерозии покрывают более $\frac{1}{10}$ поверхности клубня), ржавость и потемнение мякоти (если они занимают более $\frac{1}{10}$ части разрезанного пополам клубня).

В тех случаях, когда степень выраженности повреждений или заболеваний меньше приведенных выше показателей, клубни не относятся к дефектным.

Клубни элитного картофеля после переборки принимает объединение «Сортсеменовощ». При этом руководствуются результатами клубневого анализа, который проводят представители Государственной семенной инспекции и хозяйства, производящего элиту. Приемку элитных семян оформляют актом. Отгружают элитный картофель в специальной таре (контейнеры, мешки) с этикетками и аттестатом на каждую партию семян. Недопустима транспортировка элитного картофеля навалом.

Изложенная выше схема производства элиты рассчитана на 5 лет: 1-й год — отбор исходных материнских растений, 2-й — испытание клонов 1-го года, 3-й — испытание клонов 2-го года, 4-й — выращивание суперэлиты, 5-й — выращивание элиты.

Некоторые учреждения считают более эффективным испытание клонов в течение не двух, а трех лет, что удлиняет схему производства элиты до шести лет. Иногда питомнику суперэлиты

предшествует питомник супер-суперэлиты и т. д. Разумеется, в зависимости от специфических условий, в которых находятся элитовыращивающие хозяйства, могут быть различные схемы производства элиты. Однако не следует без особых надобностей удлинять срок выращивания элиты.

Пятигодичная схема, по-видимому, является наиболее целесообразной. Она принята в настоящее время подавляющим большинством элитовыращивающих хозяйств нашей страны.

Выращивание картофеля на семенных участках в совхозах и колхозах. Семеноводческая работа не завершается выращиванием высококачественной элиты. Каждое хозяйство, получив для сортообновления ценный семенной материал — элиту или ее репродукцию, обязано продолжить семеноводческую работу на семенном участке, в первую очередь и наиболее тщательно — на питомнике улучшения (размножения). Непрерывность процесса семеноводства — обязательное условие сохранения на длительное время высоких качеств семенного картофеля.

Сорта картофеля для выращивания на семенном участке. Каждое хозяйство должно полностью перейти на выращивание только лучших, районированных для соответствующей зоны сортов картофеля. Необходимо правильное соотношение между сортами разных сроков созревания. Сорта должны быть два-три: ранний, среднеранний и среднеспелый или поздний (в тех районах, где позднеспелые сорта могут давать высокие и устойчивые по годам урожаи).

Лишь при наличии в хозяйстве сортов, различающихся по срокам созревания и биологическим особенностям, создаются надлежащие основы для ежегодного получения в среднем хороших урожаев картофеля независимо от погодных условий.

Не только между сортами разных сроков созревания, но и в пределах одной группы скороспелости могут быть различные требования сортов к среде, неодинаковая их способность противостоять неблагоприятным условиям, различным заболеваниям и т. д. Поэтому в крупных хозяйствах при наличии нескольких бригад, отдельно хранящих семенной картофель, можно в целом по хозяйству иметь большее количество сортов.

Правильное сочетание сортов разных сроков созревания позволит начинать массовую уборку картофеля возможно раньше и продолжать ее, постепенно переходя от ранних сортов к более поздним с тем, чтобы, покончив с уборкой семенного картофеля, своевременно убрать весь остальной картофель.

Удельный вес ранних и среднеранних сортов неизбежно будет более высоким в пригородных районах и несколько меньшим в местах, отдаленных от городов и крупных населенных пунктов.

Повсюду, где существует угроза распространения рака картофеля, все размножаемые в хозяйстве сорта должны быть ракоустойчивыми. Большое значение для основных зон картофеле-

водства имеет относительная устойчивость сортов к фитофторозу, а также устойчивость их к картофельной нематоде.

Семеноводческие посадки размещают в специальном севообороте на высокоплодородных почвах, хорошо обеспеченных влагой без избыточного увлажнения. Изоляция семенных участков от возможных источников инфекции и здесь является весьма важным условием. Они должны быть размещены по возможности дальше (во всяком случае не ближе 100 м) от приусадебных участков, садов, посевов овощных, бобовых культур и посадок рядового картофеля.

Для посадки на семенном участке клубни следует проращивать, чтобы обеспечить более быстрый рост растений и накопление ими урожая в возможно более ранние сроки. Проращивают при температуре не выше 12—15° до появления коротких ростков. При этом бракуют все клубни с неполноценными, в частности, тонкими ростками.

Сроки посадки и уборки семенного картофеля регулируют так же, как и при выращивании материала на первичных семеноводческих питомниках, с тем расчетом, чтобы избежать совпадения вегетации растений, особенно в наиболее уязвимом молодом возрасте (до бутонизации), с максимальным летом тли.

Урожай на семенных участках должен быть убран до появления или в крайнем случае при первых признаках появления пятен фитофтороза на листьях.

Недели за две-три до уборки ботву скашивают или уничтожают соответствующими химикалиями.

При проведении работ по уходу на семеноводческих посевах необходимо избегать нанесения повреждений растениям, так как это, помимо прочего, может способствовать переносу вирусной инфекции. Исходя из этого, следует строить и систему ухода, несколько отличную от применяемой на рядовых посевах.

Боронование с помощью специальных борон до и после появления всходов является важной составной частью ухода на общих посадках картофеля. Однако на семенных участках боронование может быть допустимо до появления всходов, так как после их появления зубьями борон могут быть повреждены некоторые растения и перенесен инфицирующий сок от больных здоровым.

Необходимую предосторожность следует соблюдать также при рыхлении междурядий и окучивании картофеля. Первые рыхления на семенных участках целесообразно делать глубже и шире, чем последующие. По мере роста растений сильнее развивается корневая система. Поэтому глубокое рыхление с большей шириной захвата неизбежно нанесет корням значительные повреждения со всеми вытекающими отсюда нежелательными последствиями.

Прочистка посадок. Так же как и на всех семеноводческих питомниках, важнейшей работой на семенном участке являются

современные прочистки от примесей других сортов и от растений, больных различными вирусными болезнями, черной ножкой, кольцевой гнилью, а также от всех растений угнетенных, оставших в росте.

Прочистки начинают возможно раньше, вскоре после появления полных всходов, затем их повторяют в период бутонизации и, наконец, в разгар цветения. Если на семенном участке количество растений, подлежащих удалению, превышает 20%, то картофель не пригоден на семенные цели.

Апробация семенного картофеля. Апробация — это официальная оценка качества семенных посадок картофеля. Для объективного суждения о состоянии посадок на поле в зависимости от размеров апробируемого участка берут по ступенчатой диагонали определенное количество проб на равных расстояниях одну от другой, по 20 кустов в каждой, взятых подряд на одном рядке.

На участке до 5 га берут 15 проб (300 кустов), до 10 га — 20 проб (400 кустов), до 15 га — 25 проб (500 кустов). На участке свыше 15 га на каждые последующие 5 га берут дополнительно по 2 пробы.

Результаты осмотра растений апробатор заносит в специальный блокнот. Их затем суммируют по всем пробам. На основании этого высчитывают процент примесей и больных растений. Эти данные учитывают при отнесении посевов к той или иной категории в соответствии со стандартом на сортовой семенной картофель.

Существуют следующие показатели для определения категорий сортовых посевов: растений основного сорта не менее (%) — 98 (I)*, 95 (II), 90 (III); больных растений не более (%) — 1,2 (I), 2 (II), 4 (III); в том числе кустов с признаками вирусных болезней (морщинистая и полосчатая мозаика, готика, скручивание листьев, курчавость), а также сильно угнетенных — 1 (I), 1,5 (II), 3 (III); кустов, пораженных черной ножкой, — 0,2 (I), 0,5 (II), 0,7 (III); с признаками кольцевой гнили — 0 (I), 0 (II), 0,3 (III).

При наличии карантинных болезней и вредителей, а также примесей и больных растений выше допустимого стандартом сортовые посевы бракуют.

Семенные клубни должны быть целыми, здоровыми, сухими, чистыми (прилипшей земли допускается не более 1% по весу), типичными по форме для данного сорта. Качество клубней определяют с помощью клубневого анализа. Для этого от каждой партии весом до 10 т отбирают образец в 200 клубней. При большем весе партии на каждые последующие 10 т добавляют по 50 клубней. Образец отбирают не менее как из 10 различных мест закрома. Клубни берут подряд сверху на глубине 20—

* В скобках — категория посева.

30 см, а во время загрузки закрома — по мере их поступления. При обнаружении очагов загнивания клубней их удаляют до отбора среднего образца.

Каждый клубень тщательно осматривают. Все клубни, выходящие за пределы допустимых по весу (35—150 г) *, а также с теми или иными дефектами (механические повреждения, болезни и пр.) группируют по этим признакам. Клубней, не соответствующих нормам по их весу, допустимо не более 2 (I класс) и 4% (II класс).

Для того чтобы выявить дефекты внутри клубней, разрезают вдоль взятые подряд из пробы 100 клубней. При наличии тех или иных дефектов и болезней разрезают и остальные клубни пробы. Если на одном и том же клубне встречается несколько заболеваний и повреждений, учитывают только наиболее вредоносное из них. По степени вредоносности их условно можно расположить в следующий ряд: стеблевая нематода, кольцевая гниль, черная ножка, фитофтора, сухая гниль, клубни задохшиеся, подмороженные, пораженные паршой, ризоктонией, поврежденные механически и сельскохозяйственными вредителями (Д. И. Филиппов, 1968).

Количество клубней с тем или иным дефектом устанавливают в процентах от общего количества в образце. В зависимости от результатов анализа партию семенного картофеля относят к I или II классу или признают не отвечающей стандарту.

К числу больных и поврежденных относят клубни, у которых: более $\frac{1}{4}$ поверхности (продольный разрез) с ржавой пятнистостью или потемнением мякоти; поврежденные проволочком при наличии свыше пяти ходов; с механическими повреждениями (не затрагивающими глазки), если они глубиной более 0,5 см.

По существующему стандарту больных и поврежденных клубней по счету не должно быть более 7 (I класс) и 12% (II класс); в том числе допустимо клубней, пораженных черной ножкой и кольцевой гнилью, 0 (I класс), 0,5% (II); фитофторой — 0,5 (I), 2% (II); ризоктонией (при поражении свыше $\frac{1}{10}$ поверхности клубня) — 1,5 (I), 3% (II); паршой (при поражении свыше $\frac{1}{3}$ поверхности клубня) — до 1,5 (I), до 3% (II); стеблевой нематодой — 0 (I), 0,5% (II).

Лишь в отдельные годы при массовом распространении болезней картофеля с разрешения Министерства сельского хозяйства СССР может быть допущено наличие в семенном картофеле клубней, больных фитофторозом, до 2 (I класс) и до 5% (II класс), а ризоктониезом и паршой — соответственно до 3 и 5%.

* Клубни от заведомо здоровых растений, а также от летних посадок могут быть весом менее 35 г.

В семенном картофеле совершенно не допускается наличие клубней, пораженных мокрой и сухой гнилями, задохшихся, подмороженных, с ожогами, уродливых и с легко обламывающимися наростами, порезанных, раздавленных, с ободранной кожурой на $\frac{1}{4}$ части поверхности клубней, с ростками длиннее 0,5 см (при отгрузке водным и железнодорожным транспортом), сплошь покрытые язвами парши и более чем на $\frac{1}{4}$ склероциями ризоктонии.

Каждую партию семенного картофеля снабжают сортовым свидетельством установленной формы, содержащим все данные апробации и клубневого анализа, на основании которых определяются категория посева и класс клубней.

Особенности хранения семенного картофеля. Семенному картофелю особо тщательно обеспечивают правильный режим хранения. Температуру воздуха в толще хранимого картофеля следует поддерживать в пределах 2—4°, а относительную влажность воздуха — 85—90%.

Чтобы иметь возможность тщательного и систематического наблюдения за хранящимся семенным картофелем, как правило, его следует хранить в постоянных хранилищах, надлежащим образом оборудованных — в зависимости от способа хранения.

Картофель, убираемый в сухую погоду, обсушивают в поле в течение 2—4 часов. Выдерживание его на открытом воздухе в жаркую солнечную погоду в течение более длительного времени может вызвать солнечные ожоги, что при хранении способствует загниванию клубней. В сырую погоду клубни в течение 2—3 суток обсушивают под навесами, в сараях или других проветриваемых помещениях, в контейнерах, ящиках и прочей таре. Семенной картофель можно выдерживать на рассеянном свете под навесами и более продолжительное время — до позеленения клубней, что в дальнейшем положительно сказывается на их сохранности. Для лучшего освещения картофель размещают нетолстым слоем в 2—3 клубня. Перед закладкой на хранение клубни перебирают и сортируют по величине.

Как в процессе уборки, так и при всех последующих операциях необходимо предупреждать травмирование клубней — нанесение им механических повреждений, ушибов и пр.

В начальный период хранения необходимо создать условия, способствующие созреванию клубней. При этом происходит утолщение (опробковение) кожуры, а в поврежденных местах образуется покровная ткань — раневая перидерма, что препятствует проникновению инфекции и загниванию клубней. Этот так называемый лечебный период длится примерно две недели. В течение его необходимы повышенная температура 13—15° и хорошая вентиляция. Лишь в тех случаях, когда картофель в значительной мере поражен фитофторозом и другими гнилями, или подморожен, повышение температуры даже в начальный пе-

риод хранения недопустимо, так как оно неизбежно усилит развитие болезней. После окончания лечебного периода температуру доводят до нормального уровня (2—4°), который поддерживают до конца периода хранения.

В хранилищах с естественной вентиляцией картофель лучше хранить в таре — ящиках, контейнерах. Ящики загружают примерно на 5 см ниже краев с тем, чтобы при установке одного на другой между ними могла быть хорошая циркуляция воздуха. Ящики и контейнеры лучше загружать лежкоспособным картофелем в поле и в них же хранить картофель без перезатарки.

Тару с загруженным картофелем устанавливают штабелями по обе стороны от центрального прохода хранилища. Между штабелями сохраняют рабочие проходы, обеспечивающие доступ к хранящемуся картофелю. Высота тарно-контейнерных штабелей до 3 м и более.

Лишь при отсутствии тары семенной картофель размещают в засеках. Пол их делают разборным, приподнятым на 20—25 см с тем, чтобы под ним лучше циркулировал воздух. Из тех же соображений между смежными засеками перегородки должны быть двойные с пространством между ними не менее 15 см. Между засеками и непромерзаемой стенкой хранилища оставляют расстояние не менее 25 см. Пол и стенки отсеков устраивают с просветами между досками в 2—3 см. По опытам А. А. Холмквиста, чем меньше ширина отсеков, тем лучше в них сохраняется картофель. Для семенного картофеля А. А. Холмквист рекомендует следующую ширину отсеков: для ранних и среднеранних сортов — не более 1,5 м, для средне-спелых — не более 2 м. Здоровый отсортированный картофель загружают на высоту: в первом случае — до 1 м, а во втором — до 1,3 м.

Лучшие результаты дает хранение картофеля в хранилищах с активной вентиляцией. В таких хранилищах нет приподнятых деревянных полов, картофель загружают непосредственно на основной пол хранилища, с расположенными на нем зарешеченными распределительными каналами, по которым поступает воздух, продувающий снизу вверх весь слой картофеля. Стенки делают в одну доску без просветов. Они служат лишь для разделения семенного картофеля разных качеств и сортов. Высота загрузки до 3 м.

В случае отсутствия постоянных хранилищ семенной картофель приходится хранить в буртах, оборудованных приточной и вытяжной вентиляцией.

При любом способе хранения систематически наблюдают за качеством картофеля. Клубневой анализ делают при закладке на хранение, затем месяц спустя, зимой, а также при вскрытии буртов. Как правило, лежкоспособный картофель при соблюдении необходимого режима хранят без переборки. Лишь при об-

наружении гниения, сильного прорастания, самосогревания и прочих ненормальных явлений приходится прибегать к переборке. В постоянных хранилищах часто достаточен лишь периодический просмотр верхних (на глубину до 40 см) слоев картофеля (в которых обычно менее благоприятные условия для хранения вследствие повышенной здесь температуры и влажности) с удалением дефектных клубней или гнезд загнившего картофеля.

Постоянные хранилища и бурты вентилируют по мере необходимости до установления в них оптимального режима. Усиленное вентилирование обычно бывает необходимо осенью, особенно при закладке на хранение недостаточно обсушенного картофеля.

В хранилищах с естественной вентиляцией используют в случае необходимости также электровентиляторы, усиливающие воздухообмен в хранилище. В буртах также может быть усилена вентиляция путем продувания их с помощью вентиляторов, приводимых в действие двигателями трактора или автомашины.

В хранилищах с активной вентиляцией с первого дня поступления картофеля включают электровентиляторы. Температура подаваемого воздуха должна быть не ниже 0°, но всегда ниже температуры в толще картофеля. В лечебный период, когда температура воздуха в толще картофеля должна быть около 15°, вентилируют воздухом, имеющим температуру 12–14°. В дальнейшем вентиляцию пускают в ход в те часы суток, когда температура наружного воздуха более благоприятна для создания нужного температурного режима в хранилище. Например, в теплую погоду вентилируют в период суточного похолодания, а в холодную — суточного потепления. При значительном понижении наружной температуры воздух подают из помещения хранилища или тамбура. Возможно при использовании смесительной камеры подмешивать наружный холодный воздух. Нельзя допускать, чтобы температура воздуха хранилища была выше температуры в толще картофеля.

При всех способах хранения необходимо следить за тем, чтобы обеспечить хранящемуся картофелю равномерную температуру в указанных выше пределах. Недопустимы значительные колебания температуры то в сторону повышения, то понижения. Длительное пребывание клубней при температуре, близкой к нулю, резко снижает их семенные качества. При этом повреждаются почки глазков. В некоторых случаях не только снижается, но и теряется всхожесть клубней.

Повышенная температура вызывает преждевременное прорастание клубней и образование ими длинных этиолированных ростков, что снижает качество семенного материала. Длинные ростки неизбежно обламываются при посадке, особенно механизированной, что ведет к задержке появления всходов, так как новые ростки образуются не из основных, а из спящих глазков.

Опытным путем доказано, что обламывание ростков, а тем более повторное резко снижает урожай.

Нельзя также не учитывать и того, что повышенная температура и преждевременное появление ростков могут способствовать распространению вирусной инфекции в посадочном материале, особенно при наличии в хранилищах тли, иногда в изобилии появляющейся на ростках клубней картофеля. Некоторые вирусы могут быть перенесены при соприкосновении больных ростков со здоровыми, другие — тлями.

В этом отношении значительный интерес представляют данные А. А. Холмквиста и М. Н. Мироновой. В их опытах на деланках картофеля, выращенного из клубней, хранившихся в наиболее благоприятных условиях — при активной вентиляции, было значительно меньше растений, пораженных вирусами, чем при использовании посадочного материала, хранившегося в менее благоприятных условиях — при естественной вентиляции. Этот вывод вытекал как из данных визуальных наблюдений, так и серологических анализов.

Помимо хорошо оборудованных постоянных хранилищ, необходимо иметь в комплексе с ними светлые помещения для проращивания клубней перед посадкой до появления коротких ростков. При этом представляется возможным удалить все дефектные клубни с неполноценными, в частности тонкими, ростками и невсхожие.

Только с соблюдением всех особенностей хранения семенного картофеля можно иметь надлежащий посадочный материал.

УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ *

Александров Ю. А. Устойчивость видов, сортов и межвидовых гибридов картофеля к грибным болезням в условиях предгорной зоны Северного Кавказа. Автореферат, Л., 1968.

Альсмик П. И. Методы и результаты селекции картофеля на повышенное содержание сухих веществ. В кн. «Картофель», «Урожай», Минск, 1966.

Амбросов А. Л. Вирусные болезни картофеля и методы выращивания здоровых клубней. «Урожай», Минск, 1964.

Будин К. З. Фитофтороустойчивые виды картофеля в Мексике. «Сельское хозяйство за рубежом», № 7, 1969.

Букасов С. М. Систематика видов картофеля секции *Tuberaium* (Dup.) Вук. рода *Solanum* L. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 46, в. 1, Л., 1971.

Букасов С. М., Лехнович В. С., Камераз А. Я. и др. Культурная флора СССР. IX. Картофель, «Колос», Л., 1971.

Быченкова А. А. К вопросу определения полевой устойчивости картофеля к фитофторозу в лабораторных условиях. Автореферат, М., 1968.

Дорожкин Н. А., Бельская С. И. Результаты искусственного заражения листьев картофеля фитофторой (*Phytophthora infestans* D. B.) с использованием микрокамер. ДАН БССР, т. IX, № 8, 1967.

Дуда В. Вирусные болезни картофеля. «Защита растений», № 11, 1966.

Дьяков Ю. Т., Коган И. Г. Об агрессивности, вирулентности и некоторых других свойствах *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Сельскохозяйственная биология, т. 1, № 5, 1966.

Жуковский П. М. Генетические основы происхождения физиологических рас грибного паразита и поиски устойчивого генотипа растения-хозяина. «Генетика», № 6, 1965.

Зыкин А. Г. Селекция и семеноводство картофеля в ГДР. «Колос», М., 1968.

Камераз А. Я. Мировая коллекция картофеля на службе социалистического сельскохозяйственного производства. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XXXIX, вып. 1, 1968.

Камераз А. Я. Селекция картофеля на комплексную устойчивость к болезням, вредителям и заморозкам. Сб. «Результаты исследований по селекции и семеноводству картофеля», научные труды НИИКХ. М., 1970.

Камераз А. Я., Иванова В. Н. Селекция картофеля на устойчивость к мозаичным вирусам. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 44, в. 1, Л., 1971.

Киселев Е. П. Выделение исходного материала для селекции картофеля на Дальнем Востоке. Автореферат, Л., 1968.

Киселев И. И. Выделение исходного материала для селекции картофеля на устойчивость к специализированным расам фитофторы. Автореферат, Л., 1968.

* В списке приводится лишь небольшая часть использованной литературы, опубликованной после 1958 г. Перечень ее до этого года включительно имеется в книге С. М. Букасова и А. Я. Камеразы «Основы селекции картофеля», Сельхозгиз, 1959.

Клюквина Ю. В., Лаптев Ю. П. Теоретические основы селекции картофеля на устойчивость к фитофторозу. Сельскохозяйственная биология, т. 5, № 3, 1970.

Красноштейн Р. Г. Изучение коллекции картофеля в условиях полупустыни Северного Приаралья. Автореферат, Л., 1968.

Крылов А. В. Дифференциальная диагностика мозаичных и некротических заболеваний картофеля методом индикаторных растений. Автореферат, Владивосток, 1966.

Леонтьева Ю. А. Веретеновидность клубней (готика) — одно из основных заболеваний картофеля в Поволжье. Автореферат, Л., 1971.

Литвер Н. Н. Разработка методов выращивания семенного картофеля, свободного от вирусов, в условиях Московской области. Автореферат, М., 1970.

Понин И. Я. Исходный материал и его использование при выведении сортов картофеля, устойчивых к картофельной нематоде. Автореферат, Л., 1968.

Попкова К. Расы фитофторы и фитофтороустойчивость сортов картофеля. «Картофель и овощи», № 1, 1970.

Попкова К., Борисенок А. Закономерности в появлении и распространении рас фитофторы. «Картофель и овощи», № 2, 1968.

Руденко Н. М. Устойчивость к ооспорозу видов и сортов картофеля при возделывании в Мурманской области. Сб. трудов аспирантов и молодых научных сотрудников. Л., 1960.

Трускинов Э. В. Поражение мировой коллекции картофеля мозаичными вирусами и перспективы селекции на устойчивость к вирусу М. Автореферат, Л., 1972.

Шик Р. Селекция вирусоустойчивого картофеля. Международный сельскохозяйственный журнал, № 4, 1964.

Шмонин С. А. Выделение исходного материала, гибридов и сортов картофеля по устойчивости к колорадскому жуку. Автореферат, Л., 1968.

Шнейдер Ю. Оценка устойчивости сортов картофеля. «Защита растений», № 12, 1965.

Яшина И. М. Наследование полевой устойчивости к фитофторе у сортов и гибридов картофеля различного происхождения. «Генетика», т. IV, № 6, 1968.

Яшина И., Попкова К., Ерохина С., Суханова Р., Черникова М. Генетические основы селекции на фитофтороустойчивость. «Картофель и овощи», № 8, 1966.

Bartels R. Symptombildung von Viren der Kartoffel — Y-Gruppe auf A6-Blättern. Potato Res., v. 13, No 2, 1970.

Bercs S., Keller E. R. Über die Beeinflussung des A6-Abreibetestes durch Anzuchtmethode, Düngung und Alter der Testpflanzen. Eur. Potato J., v. 11, No 2, 1968.

Black W. The nature and inheritance of field resistance to late blight (Phytophthora infestans) in potatoes. Amer. Potato J., v. 47, No 8, 1970.

Bode O. Viruskrankheiten der Kartoffel und ihre Bekämpfung, insbesondere Rattle — u. M Virus. Der Kartoffelbau, N 6, 1968.

Bode O. Kartoffel. In: M. Klinkowski, Pflanzliche Virologie, Bd. II, Teil 1, Akademie — Verlag — Berlin, 1968.

Brücher H. Kritische Betrachtungen zur Nomenklatur argentinischer Wildkartoffeln. IX. Solanum famatiniae Bitt., Wittm. und die damit verwechselten S. chacoense, S. kurtzianum, S. leptophyes, S. puberulo-fructum, S. setulosistylum S. sleumeri, S. spegazzinii, S. velascanum und S. viddurrei. «Züchter», 37, N 6, 1967.

Bruinsma J., Sinnema A., Bakker D., Swart I. The use of gibberellic acid (G. A.) and N-dimethylaminosuccinamic acid (B9) in the testing of seed potatoes for virus infection. Eur. Potato J., v. 10, No 2, 1967.

Chrzanowska M., Pietkiewicz E. Zastosowanie metody zakazania liści roślin testowych przeciętym liściem badanej rośliny. Instytut Ziemiaka, Bonin, Kolobrzeg, 1970.

- Correll D. S. The Potato and its wild relatives. Renner, Texas, 1962.
- Davila Edmundo. Late blight infection of potato tubers. Amer. Pot. J., 41, 1964.
- De Bokx J. A. The effect of breaking dormancy of potato tuber by Rindite or Gibberellic acid on the detection of potato virus A by «A-6»-test leaves. Potato Res., 13, 2, 1970.
- Deshmukh M. G., Weischer B. Resistance in wild species of potato to populations of *Heterodera rostochiensis* Woll. from West Germany. Potato Res. 13, 2, 1970.
- Dobiáš K. Odolnost odrud světového sortimentu brambor proti původci černání stonku [*Erwinia carotovora* (Jones) Holland]. Rostlinná výroba, 7, 1970.
- Eide C. J., Lauer F. J. Testing potatoes for field resistance to late blight. Amer. Pot. J., v. 44, No 1, 1967.
- Gabriel W. Nasienictwo ziemniaka. PWRiL, Warszawa, 1967.
- Gabriel W. L' influence de la distribution des hôtes primaires des pucerons vecteurs du virus Y et de l'enroulement sur la propagation de ces virus dans les cultures de la pomme de terre dans une région sub-carpatique. Ziemniak, Poznań, 1969.
- Gall H., Lamprecht P., Fechter E. Erste Ergebnisse mit dem Rückschlagpendel zur Bestimmung der Beschädigungsempfindlichkeit von Kartoffeln. Eur. Potato J., v. (10), No 4, 1967.
- Gorea T. Fertilität und Kreuzbarkeit der Dihaploiden von *Solanum tuberosum* L. und deren F₁-Bastarden. Z. Pflanzzüchtung., Bd. 64, H. 3, 1970.
- Graham K. M., Dionne L. A., Hodgson W. A. Mutability of *Phytophthora infestans* on blight-resistant selections of potato and tomato. Phytopathology, 51, 1961.
- Hamann U., Gall H., Möller K. H. Erfahrungen bei der Prüfung von Kartoffelzüchtungsmaterial auf Blattrollvirusresistenz im Laboratorium. Theoretical and Applied Genetics, 38, 1968.
- Hawkes J. G., Hjerting J. P. The potatoes of Argentina, Brazil, Paraguay and Uruguay. Oxford, 1969.
- Henniger H. Möglichkeiten der Probleme der Resistenzzüchtung gegenüber Knollenfäule-Erkrankungen der Kartoffel. Sitzungsberichte d. DAL., 15, 1966.
- Hey A. Die Kartoffelkrebsforschung in der DDR und ihre praktische Auswertung. Sborn. ČSAZV, Rostlinná výroba 5, (32), čís. 6, 1969.
- Irikura Y. Studies on interspecific crosses of tuber-bearing *Solanums*. I. Overcoming crossincompatibility between *S. tuberosum* and other *S.* species by mean of induced polyploids and haploids. Reprint. from the Research Bull, No 92, 1968.
- Kučera J. Genetika rakoviny brambor ve vztahu ke šlechtění brambor na odolnost (Studijní Zpráva). Praha, 1968.
- Lapwood D. H. Laboratory assessments of the susceptibility of potato tubers to infection by blight (*Phytophthora infestans*). Eur. Potato J., 10, 2, 1967.
- Lipińska J. Badania nad adpornością na wirus Y i przydatością hodowlaną mieszańców międzygatunkowych ziemniaka. Hodowla Roślin, Aklimatyzacja i Nasienictwo, tom 14, 5, 1970.
- Main C. E., Gallegly M. E. The disease cycle in relation to multi-genic resistance of potato to late blight. Amer. Potato J., v. 41, No 12, 1964.
- Malcolmson J. F., Black W. New R genes in *Solanum demissum* Lindl. and their complementary races of *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary. Euphytica, v. 15, No 2, 1966.
- Maris B. Races of potato wart causing fungus *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. and some data on the inherit. of resistance to race 6. Euphytica, 10, No 3, 1961.
- Masterbroek C. Some major points from 22 years of experience in breeding potatoes for resistance to blight (*Phytophthora infestans*). Amer. Potato J., 43, 1966.

Mooi J. C. Methoden zur Feststellung der Resistenz der Knollen von Kartoffelsorten gegenüber *Phytophthora infestans* in Laboratorium. Simposion «Probleme der Resistenz gegenüber *Phytophthora infestans* und anderen Knollenfäulen». Inst. für Pflanzenzücht, Gross-Lüsewitz (DDR), 1964.

Möller K.-H. Untersuchungen an Testkreuzungen zur Auswahl geeigneter Eltern und Kombinationen in der Kartoffelzüchtung. Inst. für Pflanzenzüchtung, Gross-Lüsewitz (DDR), Berlin, 1965.

Nienhaus F. Test der Mosaikviren Y, X und A unmittelbar von der Kartoffelknolle. Die Naturwissenschaften, Heft 7, 1960.

Ross H. Über die Vererbung der Resistenz gegen den Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.) in Kreuzungen von *Solanum famatiniae* Bitt. et Wittm. mit *S. tuberosum* L. und mit *S. chacoense* Bitt. Züchter, 32, 1962.

Ross H. The use of wild *Solanum* species in German potato breeding of the past and today. A. Potato J., v. 43, No 3, 1966.

Ross H. Die Züchtung resistenter Sorten. Reprint of Proc. Third Triennial Conf. EAPR, 1966.

Ross H. Sicherung und Nutzung in Genreserven für die europäische Kartoffelzüchtung. Proceed. of the Fourth Triennial Conf. of the Europ. Association for Potato research (Brest, 1959), 1970.

Ross H., Huijsman C. A. Über die Resistenz von *Solanum* (*Tubarium*)-Arten gegen die europäischen Rassen des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.). Theoret. Appl. Genetics, 39, 1969.

Ross R. W., Rowe P. R. Inventory of interspecific and intervarietal hybrids of tuber-bearing *Solanum* species. Wisconsin—Madison, 1972.

Rothacker D., Stelter H. *Solanum tuberosum* ssp. *andigenum* als Resistenzquelle für die Nematodenresistenzzüchtung. Probleme der Phytonematologie. Institut für Pflanzenzüchtung, Gross Lüsewitz, DDR, 1971.

Schick R., Klinkowski M. Die Kartoffel, Handbuch, Bd. I, II, Berlin, 1961, 1962.

Schick R., Stelter H. Wert und Bedeutung der nematodenresistenten Kartoffeln sowie einige Bemerkungen zu deren Anbau. Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutz. (Berlin), № 17, 1963.

Simmonds N. W., Malkolmson J. F. Resistance to late blight in *Andigena* potatoes. Eur. Pot. J., v. 10, No 3, 1967.

Stelter H. Eine populationsdynamische Studie über Tup A des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber). Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutz. Heft. 1, 2, 1970.

Stelter H., Rothacker D. Einige Bemerkungen zu der Nematodenresistenz der Arten *S. multidissectum* Hawkes, *S. kurtzianum* Bitt. et Wittm. und *S. juzepczuki* Buk. Züchter, 35, 1965.

Świeżyński K. Choroby wirusowe ziemniaków. PWRiL, Warszawa, 1968.

Takase N. Studies in breeding potatoes for resistance to *Phytophthora infestans* with special reference to laboratory assessment of resistance. Report, No 71, 1968.

Takase N. Breeding potatoes rich in starch resistant to late blight a briefing on potato breeding work in Japan. EAPR, 4th Triennial Conf. Abstract., 1969.

Takase N., Umemura Y. Infection of potato tubers by late blight in the field. Reprinted from the Research Bulletin No 90 of the Hokkaido National Agricultural Experiment Station, 1966.

Toxopeus H. J. Treasure-digging for blight resistance in potatoes. Euphytica, 13, No 3, 1964.

Ullrich J. Die physiologische Spezialisierung von *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. in der Bundesrepublik. Sborn. CSAZV, Rostl. výroba, 5 (32), čis. 6. 1959.

Ullrich J. Untersuchungen zur Beurteilung der Resistenz von Kartoffelsorten gegenüber *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. Phytopath. Z., 37, 3, 1960.

Ugent D. Hybrid weed complexes in Solanum, Section Tuberarium. Wisconsin, 1966.

Vulič M., Hunnius W. Die Reaktionen verschiedener Pflanzenarten auf Blattinfektionen mit S-un M-Virus der Kartoffel. Phytopath. Z., 69, 1967.

Webb R. E., Hougas R. W. Preliminary evaluation of Solanum species and species hybrids for resistance to disease. Plant. Dis. Repr., 43, 1959.

Webb R. E., Schultz E. S. Resistance of Solanum species to potato viruses A, X and Y. Americ. Potato J., v. 38, No 5, 1961.

Zadina J. Problematik der Resistenzzüchtung von Kartoffeln gegen den Biotyp G₁ (Rasse 2) des Kartoffelkrebses (Synchytrium endobioticum). Nachrichtenbl. des Deutschen Pflanzenschutzdienstes, Heft 2, 1963.

Zadina J. Polní resistance rostlin bramborů proti plisni bramborové [Phytophthora infestans (Mont.) de Bary] a její význam pro šlechtění. Ros-
tlinná výroba, 9, 1964.

Zadina J. Význam relativní rezistence proti virum ve šlechtění brambor. Ustav Vědeckotechn. Inform. Genet. Šlecht. R. 4, Č. I, 1968.

Zadina J. Intenzita kvetení odrůd světového sortimentu brambor. Sborník UVTJ Genetika a šlechtění, 4, 1968.

Zadina J. Příspěvek k problematice šlechtění brambor na vzdornost proti plisni bramborové [Phytophthora infestans (Mont.) de Bary]. Vědecké Práce. Výzkumného ústavu brambor. Havlíčkově Brodě, 4, Praha, 1970.

Zadina J. Křížitelnost některých odrůd světového sortimentu brambor. Vědecké Práce Výzkumného ústavu bramborářského v Havlíčkově Brodě, 4, Praha, 1970.

Zadina J., Gottschling W. Zur Vererbung der Resistenz gegen der Biotyp C₁ des Kartoffelkrebses (Synchytrium endobioticum (Schilb.) Perc. Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst, Heft 5, 1964.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
--------------------	---

Глава I

Систематика картофеля	7
Эволюция видов картофеля	9
Дикие южноамериканские виды	11
Дикие североамериканские виды	21
Культурные виды и их дикие родичи	26

Глава II

Создание сортов, устойчивых к фитофторозу	34
Фитофтороз картофеля	34
Устойчивость картофеля к фитофторозу	47
Методы оценки фитофтороустойчивости	55
Исходный материал для селекции на фитофтороустойчивость	67

Глава III

Селекция картофеля на устойчивость к грибным (помимо фитофтороза) и бактериальным болезням	86
Селекция на устойчивость к раку картофеля	86
Устойчивость к макроспориозу	96
Устойчивость к вертициллёзу	100
Устойчивость к ризоктониозу	101
Устойчивость к парше обыкновенной	102
Устойчивость к пыльной парше	108
Устойчивость к серебристой парше	109
Устойчивость к ооспорозу	109
Устойчивость к антракнозу (черной гнили)	112
Устойчивость к фузариозу (сухой гнили)	112
Устойчивость к бактериальным болезням	113
Борьба с гнилями клубней	121

Глава IV

Выведение вирусоустойчивых сортов картофеля	123
Формы проявления и пути распространения вирусных болезней	123
Вирусы, вирусные болезни и устойчивость к ним растений картофеля	127
Распространение вирусов	160
Методы определения вирусных болезней («вырождения»)	161
Методы селекционной работы на вирусоустойчивость	183

Глава V

Селекция картофеля на устойчивость к нематодам и наиболее опасным вредителям	196
Выведение сортов, устойчивых к картофельной нематоде	196
Выведение сортов, устойчивых к стеблевой нематоде	211
Селекция картофеля на устойчивость к колорадскому жуку	215
Выведение сортов, устойчивых к 28-пятнистой картофельной коровке	232

Глава VI

Создание сортов картофеля, устойчивых к непаразитным заболеваниям и выносливых к неблагоприятным внешним условиям . . .	249
Выведение морозостойких сортов	249
Выведение сортов для районов недостаточного увлажнения . . .	246
Выносливость сортов к недостатку отдельных элементов питания	250

Глава VII

Выведение ранних и двуурожайных сортов картофеля	252
Пути селекции ранних сортов	252
Выведение двуурожайных сортов	256

Глава VIII

Селекция по химическому составу клубней картофеля	260
---	-----

Глава IX

Методы селекции и скрещиваемость видов разных серий картофеля . .	279
---	-----

Глава X

Основы семеноводства картофеля	321
Указатель литературы	353

*Букасов Сергей Михайлович.
Камераз Абрам Яковлевич*

**С Е Л Е К Ц И Я
И С Е М Е Н О В О Д С Т В О
К А Р Т О Ф Е Л Я**

Л., отделение издательства «Колос», 1972

359 с., с ил.

УДК 635.21-1.52

Редактор А. Н. И в л е в. Переплет художника Б. Н. О с е н ч а к о в а.
Художественный редактор О. П. А н д р е е в.
Технический редактор Л. Б. Р е з н и к о в а.
Корректор Л. В. В е ш н я к о в а

Сдано в набор 13/VII 1972 г. Подписано к печати 2/XII 1972 г. М-58130. Формат 60 × 90^{1/16}.
Бумага тип. № 2. Усл. печ. л. 22,5 + 1 вкл. Уч.-изд. л. 25,74. Тираж 7000 экз.
Заказ № 686. Цена 1 р. 80 к.

Отделение ордена Трудового Красного Знамени издательства «Колос», 191186, Ленинград,
Типография им. Котлякова издательства «Финансы» Государственного комитета Совета
Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
Ленинград, Садовая, 21.