

УДК 633.49:632.3'4

## РОЛЬ ВИРУСОВ В ИЗМЕНЕНИИ ФИТОФТОРОУСТОЙЧИВОСТИ РАЗНЫХ СОРТОВ КАРТОФЕЛЯ

Ф. С. ДЖАЛИЛОВ

(Опытная станция защиты растений)

Полевая устойчивость сортов картофеля к фитофторозу весьма стабильна и действует против всех рас патогена. На ее проявление могут воздействовать различные факторы — свет, минеральное питание, температура и влажность почвы [2, 3, 6]. К числу подобных факторов относятся и зараженность растений вирусами. Вирусная инфекция приводит к глубокому нарушению обмена веществ пораженного картофеля, что, естественно, меняет его фитофтороустойчивость. Однако конкретный результат такого изменения (повышение или снижение устойчивости) неясен.

В ряде работ [4, 11, 16, 18, 20, 21] указывается, что заражение картофеля мозаичными вирусами ослабляет развитие фитофтороза. В то же время имеются и противоположные данные [10, 12, 14, 17]. Проведено очень мало детальных исследований изменения полевой устойчивости картофеля к фитофторозу при вирусных инфекциях. Причины подобных изменений также практически не исследовались.

Проблема влияния на устойчивость к фитофторозу приобрела большую актуальность в связи с переводом семеноводства картофеля на безвирусную основу. При этом крайне важно знать, какой будет фитофтороустойчивость оздоровленного от вирусов картофеля. Такие сведения нужны также селекционерам для характеристики сортов и гибридов, зараженных вирусами, при оценке их на устойчивость к фитофторозу.

В задачу наших исследований, проведенных в 1980—1981 гг., входило изучение влияния вирусной инфекции на полевую фитофтороустойчивость ботвы и клубней картофеля, а также на ее отдельные механизмы.

### Материал и методы

Исследования проводили на четырех сортах картофеля, различающихся по полевой устойчивости к фитофторозу: Раменский — высокая полевая устойчивость, Столовый 19 — выше средней, Гатчинский — средняя, Прикульский ранний — низкая устойчивость.

Посадочный материал готовили в предыдущем году путем высаживания пробирочных растений указанных сортов, оздоровленных методом культуры апикальной меристемы, в вегетационные домики. Полученные безвирусные клубни использовали для посадки на поле Опытной станции защиты растений Тимирязевской академии. В схему опыта включены 5 вариантов; 1 — картофель, свободный от вирусов; 2 — зараженный вирусом X; 3 — вирусом Y; 4 — вирусом M; 5 — зараженный вирусами X+Y+M.

В каждом варианте высаживали по 20 растений каждого сорта. Инокуляцию вирусами проводили при появлении 6—8 листьев. Для предотвращения перезаражения растений их опрыскивали против тлей препаратами Актеллик 0,05 % и Пиримор 0,05 % с интервалом 15 дней. Зараженность растений вирусами X, S, M и ВМВК определяли серологически, вирус Y — на листьях гибрида А-6.

В период бутонизации — цветения оценивали устойчивость отдельных листьев к фитофторозу, для чего заражали по 10 листьев среднего яруса с тремя верхними дольками в каждом варианте. Жизнедеятельность листьев поддерживали бензимидазольным методом [9]. Учеты проводили на 4, 5 и 6-й день после заражения. Рассчитывали индекс поражения по методике, предложенной А. А. Быченковой [1].

С момента появления фитофтороза в поле поражение опытных растений учитывали по методике СЭВ.

Через месяц после уборки определяли естественное поражение клубней по стандартной методике. Подсчитывали процент зараженных клубней в каждом варианте. Для определения устойчивости клубней к фитофторозу использовали методы заражения целых клубней [19] и двойных ломтиков [8].

Для опытов с сеянцами картофеля гибридный материал получали из отдела селекции НИИ картофельного хозяйства. При появлении 3-го листа всходы механически заражали вирусами. Устойчивость сеянцев к

фитофторозу оценивали методом опрыскивания целых растений в возрасте 7—8 листьев по А. А. Быченковой [1] и методом отделенных листьев в период бутонизация — цветение.

Фитоалексины картофеля риштин и любимин определяли в диффузатах клубней по методу, разработанному в Институте биохимии АН СССР [13].

Для всех заражений использовали расу 1.2.3.4 гриба *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary.

Полученные результаты обрабатывали методом дисперсионного анализа по Б. А. Доспехову [7].

### Развитие фитофтороза на ботве картофеля в зависимости от пораженности вирусами

Безвирусные листья сильнее поражались грибом *P. infestans*, чем вирусные (табл. 1). Это отмечено на трех сортах. Повышение устойчивости колебалось в пределах 25—50 % в зависимости от комбинации сорт — вирус. В табл. 1 нет данных о заражении листьев сорта Раменский, так как благодаря высокой полевой устойчивости этого сорта на нем не образовалось некрозов таких размеров, которые были бы достаточны для сравнения.

Т а б л и ц а 1

Устойчивость отделенных листьев картофеля к фитофторозу (индекс поражения) 1980—1981 гг.

Вариант	Прикульский ранний		Гатчинский		Столовый 19	
	1980	1981	1980	1981	1980	1981
1	43,0	40,9	27,7	23,1	18,4	15,6
2	24,0	24,6	17,4	15,6	13,7	10,3
3	28,4	25,1	17,8	13,1	13,0	10,5
4	30,8	28,7	16,6	14,5	13,9	9,1
5	29,8	24,8	13,7	14,2	10,8	8,8

Наряду с определением суммарной, комплексной полевой устойчивости нас интересовали сведения о таких основных механизмах полигенной устойчивости, как устойчивость к распространению гриба в тканях (опыт 1980 г.) и спорообразованию на пораженных листьях (вегетационный опыт 1981 г.).

Заражение мозаичными вирусами сдерживает распространение гриба *P. infestans* (табл. 2). За 6 дней после заражения грибок в безвирусных листьях распространялся на значительно большее расстояние, чем в вирусных.

Т а б л и ц а 2  
Распространение *P. infestans* в тканях листьев (диаметр поражения на 6-й день, мм). 1980 г.

Вариант	Прикуль-ский ранний	Гатчин-ский	Столо-вый 19
1	25,4	19,5	19,7
2	16,5	15,0	15,1
3	17,0	15,1	14,4
4	18,5	13,9	14,8
5	17,9	13,4	11,3
НСР <sub>05</sub>	4,4	3,5	3,3

Как видно из табл. 3, заражение вирусом X не только снизило балл спороношения, но и уменьшило число спор гриба, образовавшихся на единице пораженной зоны. О снижении роли защитных механизмов в безвирусных листьях свидетельствует также большая скорость распространения мицелия в них, чем в вирусных.

Наряду с обычной нагрузкой инокулюма (25—30 конидий в поле

Фитофтороустойчивость листьев картофеля сорта Столовый 19 (на 6-й день) при заражении его вирусом X. 1981 г.

Вариант	Диаметр поражения, мм	Средний балл спороношения	Скорость роста мицелия, мм/сут	Зараженные листочки, %	Интенсивность спороношения (число спор, 120х)
1	14,8	1,52	5,3	62,5	21,2
2	4,7	0,32	1,8	33,3	10,5
НСР <sub>05</sub>	5,2	0,27	1,4	—	—

зрения микроскопа при увеличении в 120 раз) испытывалась также повышенная его концентрация (75—80 конидий). В этом случае не было обнаружено существенных различий между вариантами. Данные табл. 4 позволяют предположить, что индуцированная вирусами устойчивость к фитофторозу проявляется только в определенных границах нагрузки инфекции.

В вегетационных опытах с сортом Сако, крайне устойчивым к вирусу X, растения заражали этим вирусом, и, несмотря на то, что его не удалось обнаружить серологически, диаметр фитофторозного поражения и балл спороношения через 2 нед уменьшились в результате антивирусной реакции (табл. 5). Однако через 30 дней после инокуляции вирусом варианты не различались по устойчивости к *P. infestans*. Аналогичные результаты были получены в опытах 1981 г. Таким образом, наблюдаемое при заражении вирусами ослабление поражения листьев картофеля носит, вероятно, временный характер.

Наблюдения за инокулированными сеянцами (заражение отдельных листьев и целых растений) показали (табл. 6), что безвирусные растения сильнее поражаются фитофторозом, чем зараженные вирусами X и M. Следовательно, при определении фитофтороустойчивости сеянцев в процессе селекции картофеля могут быть получены завышенные результаты, не соответствующие истинной устойчивости, если оцениваются растения, зараженные вирусами.

В литературе мы не обнаружили сведений о действии на фитофтороустойчивость вируса метельчатости верхушки картофеля (ВМВК, Potato top-top virus). В связи с этим в 1981 г. был проведен специальный опыт.

Т а б л и ц а 5

Фитофтороустойчивость листьев сорта Сако при заражении его вирусом X. 1981 г.

Вариант	Интервал между заражениями					
	14 сут			30 сут		
	диаметр поражения, мм	средний балл спороношения	индекс поражения	диаметр поражения, мм	средний балл спороношения	индекс поражения
1	11,1	1,2	6,3	13,1	2,6	11,4
2	2,7	0,3	0,4	13,0	2,5	11,2

## Фитофтороустойчивость сеянцев 174-4×Гитте (семья 591). 1980 г.

Вариант (заражение вирусами)	Заражение отдельных листьев			Заражение целых растений	
	диаметр поражения, мм	зараженные листочки, %	индекс поражения	зараженные растения, %	средний балл поражения
Свободные от вирусов	7,7	63,1	9,9	47,4	1,56
Вирус X	2,7	25,0	1,5	35,7	0,57
» M	4,1	38,9	2,9	38,9	0,55
Вирусы X+M	3,0	28,6	1,7	35,9	0,61
НСР <sub>05</sub>	2,3	—	—	—	0,81

Листья сорта Столовый 19, зараженные ВМВК, отличались повышенной восприимчивостью к *P. infestans*. Индекс поражения в этом варианте был в 1,5—2 раза больше, чем в контроле.

Учет распространения и развития болезни на опытных растениях показал (табл. 7), что в 1980 г. ботва безвирусных растений поражалась фитофторой значительно сильнее, чем в вариантах с заражением вирусами. Это подтверждают приведенные выше результаты искусственного заражения. В 1981 г. сложились крайне неблагоприятные для развития фитофтороза условия и заболевание не было отмечено ни в одном из вариантов.

## Влияние вирусной инфекции в клубнях на развитие фитофтороза

При естественном поражении клубней в урожае безвирусных растений доля фитофторозных клубней была значительно больше, чем в вариантах с заражением вирусами (табл. 7). Однако приведенные в табл. 7

Т а б л и ц а 7  
Поражение фитофторозом картофеля сорта Гатчинский в поле. 1980 г.

Вариант	средний балл поражения ботвы		Зараженные клубни, %
	8/IX	15/IX	
1	6,63	6,48	19,7
2	7,62	7,37	4,1
3	7,42	7,21	5,9
4	7,37	7,39	7,8
5	7,36	7,22	5,3
НСР <sub>05</sub>	0,65	0,42	5,9

данные не могут свидетельствовать об истинной клубневой устойчивости, так как в поле клубни подвергались различной нагрузке инфекции из-за неодинакового поражения ботвы в разных вариантах. Для того чтобы получить более точное представление о фитофтороустойчивости клубней, мы проводили искусственное их заражение в период зимнего хранения.

В опыте с зараженными ломтиками клубней наблюдалась большая споротивляемость тканей вирусных клубней распространению и спорообразованию гриба *P. infestans* (табл. 8). То же отмечалось и при заражении целых клубней (табл. 9): через 20 дней глубина проникновения гриба в безвирусных клубнях всех сортов была больше, чем в клубнях, зараженных мозаичными вирусами.

При изучении влияния ВМВК на устойчивость клубней к *P. infestans* установлено, что в клубнях сорта Столовый 19, содержащих ВМВК, грибок через 15 дней после заражения проникал на 8,1 мм, а в контроле — только на 2,3 мм. Под влиянием ВМВК увеличивался внешний диаметр фитофторозного некроза, возрастал процент зараженных клубней.

Причину изменения фитофтороустойчивости, очевидно, нужно искать в тех изменениях метаболизма картофеля, которые возникают под влия-

Пораженность ломтиков клубней фитотфторозом  
(% спороносящей поверхности ломтика на 6-й день после заражения)

Вариант	Приекульский ранний		Гатчинский		Столовый 19		Раменский	
	1980	1981	1980	1981	1980	1981	1980	1981
1	40,2	51,3	13,9	25,0	18,7	12,3	21,7	19,7
2	25,8	34,7	9,2	15,6	12,5	4,8	3,0	9,6
3	20,4	32,5	9,5	6,2	13,4	6,4	19,3	10,3
4	13,2	28,5	8,0	5,1	11,2	7,3	3,9	9,2
5	25,5	30,4	7,1	7,9	12,5	6,1	3,2	8,4
НСР <sub>05</sub>	7,8	9,1	2,6	5,3	3,9	3,4	5,2	4,9

Таблица 9

Глубина проникновения гриба *P. infestans*  
при искусственном заражении целых клубней  
(мм, в среднем за 2 года)

Вариант	Приекульский ранний	Гатчинский	Столовый 19	Раменский
1	15,3	11,4	9,5	6,4
2	9,5	7,6	7,3	4,5
3	9,8	8,1	5,4	3,4
4	10,6	8,5	6,3	4,3
5	10,3	6,3	5,8	3,9

нием вирусной инфекции. Известно, что реакция сверхчувствительности у картофеля сопровождается накоплением фунгитоксических веществ — фитоалексинов, которые, по имеющимся данным [5, 15], связаны с полевой фитотфтороустойчивостью. В связи с этим важно знать, какова роль фитоалексинов в повышении устойчивости вирусных клубней к фитотфторозу.

Из табл. 10 видно, что заражение вирусами клубней не усиливает синтез фитоалексинов — ришитина и любимина. Можно предположить, что индуцированная вирусами фитотфтороустойчивость не связана с изменением фитоалексинной активности.

Таблица 10

Выделение фитоалексинов в диффузаты клубней картофеля сорта Гатчинский, зараженных вирусами, в ответ на инфицирование *P. infestans* (мкг/мл диффузата)

Вариант	Ришитин	Любимин
1	25,5	30,8
2	27,0	29,0
4	25,6	31,6
5	28,2	32,5

### Выводы

1. Листья и клубни картофеля, зараженного вирусами X, Y и M, обладают повышенной устойчивостью к фитотфторозу, что в первом случае выражается в снижении по сравнению с контролем размеров фитотфторозных поражений и интенсивности спороносения гриба, во втором — в уменьшении глубины проникновения патогена и площади поражения ломтиков.

2. В поле интенсивность развития фитотфтороза на ботве и процент зараженных клубней были выше у безвирусных растений по сравнению с вирусными.

3. Безвирусные и вирусные клубни синтезировали примерно одинаковое количество фитоалексинов — ришитина и любимина — в ответ на заражение возбудителем фитофтороза.

4. При заражении картофеля ВМВК наблюдалась тенденция к повышению восприимчивости ботвы и клубней к фитофторозу.

5. Оценку фитофтороустойчивости сортов и гибридов картофеля следует проводить на безвирусном материале, поскольку испытание образцов, зараженных мозаичными вирусами, дает завышенные результаты. Картофель, оздоровленный от мозаичных вирусов, нуждается в более тщательной защите, чем обычный.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Быченкова А. А. К вопросу определения полевой устойчивости картофеля к фитофторозу в лабораторных условиях. — Автореф. канд. дис. М., 1968.
2. Быченкова А. А. Почвенная засуха и фитофтороустойчивость картофеля. — Картофель и овощи, 1973, № 8, с. 38—39.
3. Быченкова А. А. Условия, способствующие развитию эпифитотий фитофтороза картофеля. — С.-х. биол., 1977, т. 12, № 1, с. 62—66.
4. Воловик А. С., Комков Д. Я. Влияние мозаичных вирусов X, S, M на развитие *Phytophthora infestans* (Mont.) D. Vu. — Микол. и фитопатол., 1975, т. 9, вып. 6, с. 526—527.
5. Дорожкин Н. А., Ремнева З. И., Бельская С. И., Псарева В. В. Фитофтороз картофеля и томатов. Минск: Урожай, 1976.
6. Дорожкин Н. А., Панасевич С. Г., Никитина М. В. Условия питания и фитофтороустойчивость картофеля. — Сб. науч. тр. Бел. НИИ картофелевод. и плодоовощевод., 1978, вып. 3, с. 95—101.
7. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979.
8. Ерохина С. А. Оценка сортов и гибридов картофеля к *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary при селекции на фитофтороустойчивость. — Автореф. канд. дис. М., 1974.
9. Кирай Э., Клемент З., Шоймоши Ф., Вереш И. Методы фитопатологии. М.: Колос, 1974.
10. Кремнева А. М., Гребенщикова С. И. Оценка картофеля, пораженного вирусами, на устойчивость к фитофторозу. — Сб. науч. тр. Бел. НИИ картофелевод. и плодоовощевод., 1978, вып. 3, с. 87—95.
11. Лытаева Л. К., Лигай Г. Л. Вирусы и устойчивость картофеля к фитофторозу. — Картофель и овощи, 1978, № 4, с. 38—39.
12. Мичене М. Я. Развитие фитофторы на картофеле, зараженном вирусом. — Матер. VII Прибалт. совещ. по защите растений. Ч. 1. Елгава, 1970, с. 85—86.
13. Озерецковская О. Л., Савельева О. Н., Давыдова Н. И., Чалова Л. И. Определение фитоалексинов картофеля — ришитина и любимина. — В кн.: Методы соврем. биохим. М.: Наука, 1975, с. 74—75.
14. Патрикеева М. В. Характеристика перспективных сортов картофеля на устойчивость к *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. — Автореф. канд. дис. Л., 1972.
15. Тюттерев С. Л., Тарлаковский С. А., Мелоян В. В. Влияние некоторых фунгицидов и биологически активных веществ на индуцированный *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary биосинтез фитоалексинов в клубнях картофеля. — Докл. ВАСХНИЛ, 1979, вып. 9, с. 18—21.
16. Храмцова М. М., Зезюкин А. И. Влияние вирусной инфекции на устойчивость картофеля к фитофторозу. — В кн.: Иммунигенет. с.-х. растений к болезням и вредителям. М.: Колос, 1975, с. 329—332.
17. Dowley L. I. *Potato Research*, 1973, vol. 16, N 1, p. 3—9.
18. Fernandez de Cubillos C., Thurston H. D. — *Amer. Potato J.*, 1975, vol. 52, N 8, p. 221—226.
19. Mooi J. C. — *Symp. Probleme der Resistenz gegenüber Phytophthora infestans und anderen Knollenfaulen.* — *Deutsche Akad. der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Institut für Pflanzenzüchtung Gross-Lüsewitz (DDR)*, 1964. — 20. Müller K. O., Munro J. — *Annals of applied biology*, 1951, vol. 38, p. 765—783.
21. Pietkiewicz J. — *Phytopathol. Z.*, 1974, Bd 81, N. 4, S. 364—372.

Статья поступила 19 января 1982 г.