

<https://doi.org/10.3176/biol.1974.4.05>

УДК 632.38 А/2:633.491:631.527.12

Борис НУРМИСТЕ

К ПРОБЛЕМЕ СЕЛЕКЦИИ ВИРУСОУСТОЙЧИВЫХ СОРТОВ КАРТОФЕЛЯ

В отношении многих заболеваний и вредителей картофеля вопросы о мерах борьбы решены положительно (рак, фитофтора, нематода и др.), причем определяющими являются достижения в области селекции устойчивых сортов. Однако в отношении выведения вирусоустойчивого картофеля положение далеко не удовлетворительно. Под устойчивостью какого-либо сорта обычно подразумевается меньшая поражаемость тем или иным конкретным возбудителем мозаики. К сожалению, отсутствуют сорта, обладающие полевой резистентностью ко всем важнейшим вирусам, не говоря уже о действительной иммунности. В свое время много труда было затрачено на получение сверхчувствительных, барьерных сортов. Раскрытием форм картофеля, имеющих ценные гены R_x и R_y и оказавшихся барьерными к вирусам X, Y и A, якобы был показан путь, по которому следовало идти в селекции — комбинированием отдельных барьерностей выводить новые сорта с комплексной барьерностью ко всем важнейшим мозаичным вирусам. Эта цель еще не достигнута, поскольку в селекции не удалось найти компонентов скрещивания, барьерных к широко распространенному вирусу M.

Результаты исследований, проведенных по выявлению барьерных к вирусу M форм картофеля во Всесоюзном институте растениеводства и в Научно-исследовательском институте картофельного хозяйства, свидетельствуют о том, что среди форм как культурного, так и диких видов нет монофакторной устойчивости к этому вирусу (Склярова, 1969, 1970; Трускинов, 1970, 1971, 1972). Следует иметь в виду, что вирус M со своим разнообразием форм (из которых одна по привычке принимается за самостоятельную таксономическую единицу — вирус S) в нашей стране наиболее распространенный вирус. Нам кажется, что получение сортов с комплексной барьерностью сомнительно и в свете данных, недавно опубликованных в ФРГ, согласно которым ценный ген R_x не гарантирует барьерности по отношению ко всем разновидностям вируса X (Delhe, 1969).

При таких, с точки зрения резистентности, скудных перспективах, учитывая нужды картофелеводства, приходится переоценивать некоторые принципы селекции и вводить коррективы в наши представления о путях распространения вирусов и их естественных очагах.

Исходным материалом в селекции картофеля, как известно, являются сеянцы, полученные от скрещивания или самоопыления. Поэтому от степени зараженности этого материала, безусловно, зависит получение безвирусных отборов. По семилетним данным (1965—1971) серодиаг-

ноза семян первого года на Ийгеваской селекционной станции заражены в среднем на 26% вирусами X, S и M, причем по годам степень заражения колебалась в пределах 6—60%. Поскольку из-за антигенного разнообразия штаммов вируса M и нередкой его дефектности не все инфекции поддавались определению стандартной антисывороткой ВИЗР, а инфекции вирусами Y, F и N регулярно не определялись, есть основание полагать, что в действительности общая степень заражения исходного селекционного материала значительно выше указанной. Если исходить из фитопатологического (классического) определения инфекции и относить подобные высокие степени заражения за счет передачи вирусов в ходе механического контакта или тлями, то пришлось бы предположить существование настолько высоких инфекционных нагрузок, что любая борьба оказалась бы бесполезной. При рассмотрении вопроса с точки зрения случайной внешней инфекции (контакт, тля) нельзя забывать, что высокая степень заражения семян первого года может быть лишь результатом инфекции одного периода вегетации, поскольку не было постепенного накопления, свойственного клубневому размножению. Самый веский факт, говорящий о том, что высокая степень заражения не может быть результатом лишь случайного попадания вирусов извне — это высокая частота встречаемости смешанных (двойных и тройных) инфекций. Если цифровые данные распределения вирусов X, S и M подвергнуть соответственной математической обработке и выразить при помощи χ^2 -теста, то окажется, что величины хи-квадрата, значительно превышают теоретически разрешаемые. На основании последних можно считать установленным, что в данных условиях случайная внешняя инфекция этими вирусами не имеет практического значения, а в распределении вирусов отражена явная внутренняя связь между ними. В качестве примера приведем результаты серодиагноза 11555 семян 1971 года, полученных от 31 комбинации скрещивания; степень заражения — 6,9% (таблица).

Согласно данным таблицы своеобразие распределения вирусов состоит в том, что в действительности встречается значительно больше растений со смешанной инфекцией и безвирусных и меньше растений с одно-вирусной инфекцией, чем можно было ожидать теоретически, т. е. по вычислению вероятности. В результате этого сложившаяся величина хи-квадрата очень высока — 27785 с учетом, что разрешаемый хи-квадрат не должен превышать 9,7 (вероятность 5%; степень свободы — 2).

Таким образом, величина хи-квадрата показывает, что распределение вирусов отражает внутреннюю связь между ними и случайное попадание вирусов извне в данных условиях, очевидно, не имеет практического значения. Из этого, однако, не следует, что передачи вирионов вирусов в результате механического контакта или тлями не существует. Отрицается лишь ее доминирующая роль. Другими словами, серологически определяемая вирусная инфекция семян первого года не является результатом лишь внешней инфекции, а в основном есть следствие передачи вируса от сортов-производителей через семена. По нашим данным, степень заражения семян определяется некоторыми родительскими формами независимо от того, применяли их в качестве материнского или отцовского компонента скрещивания (Тамм, 1965). Передачу вируса семенами, однако, нельзя рассматривать как обыкновенное загрязнение. Не объясняется это и сохранением активного вируса в зародыше. В последнем случае инфекция уже на молодых растениях определялась бы на глаз или серологически. Как правило, проявление массового заболевания и появление вирусного антигена относятся лишь ко времени цветения семян. От родительских форм генеративному потомству, по-

видимому, передаются не конкретные возбудители мозаик, а только латентная связанная с геномом растения форма существования вируса. Предполагается, что скрытый геномный вирус является общим для нескольких активных форм (X, M, Y, N и др.), генетически связанных между собой (Nurmiste, Tamm, 1970). Характер активации скрытого вируса в определенной степени зависит от генотипа сеянца. Наиболее вероятным результатом активации является вирус M в виде большого разнообразия форм. Однако в зависимости от сеянца исходом активации может быть и смесь активных вирусов (MX, MY и др.). По-видимому, генотипом сеянца определяется и дефектность вируса, а также проявляемость его в признаках болезни. Внешние индукционные факторы, дающие толчок к реализации скрытой вирусной информации в исходном селекционном материале, пока еще не известны. Наш опыт показывает, что активация латентного вируса не всегда происходит в сеянцах в год посева, а может задерживаться до 5-го клубного поколения (Tamm, 1966).

Данные серодиагноза по распределению инфекции вирусов X, S и M
(11 555 сеянцев Йыгеваской селекционной станции, 1971 г.)

Инфекция	n_i	$\tilde{n}_i$	$\% n_i$	$\% \tilde{n}_i$	$n_i - \tilde{n}_i$	$(n_i - \tilde{n}_i)^2$	$\frac{(n_i - \tilde{n}_i)^2}{\tilde{n}_i}$
Б*	10752	10433,8	93,1	90,297	318,2	101251,24	9,70
X	24	126,8	0,2	1,097	-102,8	10567,84	83,34
S	233	468,8	2,0	4,057	-235,8	55601,64	118,60
M	267	491,6	2,3	4,255	-224,6	50445,16	102,61
XS	30	5,7	0,3	0,049	24,3	590,49	103,59
XM	17	6,0	0,1	0,052	11,0	121,00	20,17
SM	159	22,1	1,4	0,191	136,9	18741,61	848,04
XSM	73	0,2	0,6	0,002	72,8	5299,84	26499,20
Σ	11555	11555,0	100	100,0	0,0		27785,25

X = 144;

(X) = 1,2%

(X) = 98,8%

S = 495;

(S) = 4,3%

(S) = 95,7%

M = 516

(M) = 4,5%

(M) = 95,5%

Примечание. * Растения, не содержащие вирусы X, S и M («безвирусные»).

Высокая степень зараженности генеративного потомства культурного картофеля, по всей вероятности, результат многочисленных скрещиваний, имевших место в последние 100—120 лет селекционной работы в различных странах мира, а также результат длительного вегетативного размножения самих компонентов скрещивания до их применения. Другими словами, постепенное накопление вирусной инфекции «внешними путями» и передача латентного вируса «внутренним путем» как генетического фактора сортами-производителями, по-видимому, привело к полному заражению генома вида *Solanum tuberosum*. Таким образом, при существующих принципах селекции получение безвирусного картофеля маловероятно. От сеянцев культурного картофеля резко отличаются генеративные потомства самоопыляющихся диких видов (*Solanum acaule*, *S. chacoense*, *S. demissum* и др.), где зараженные вирусами растения являются большой редкостью. Тем не менее вопрос использования диких вирусостойчивых видов *Solanum* в качестве производителей требует тщательного обсуждения. Пока наши наблюдения свидетельствуют о том, что при скрещивании старого сорта культурного

картофеля с видом *S. demissum* или его производным, получаемые сеянцы почти полностью носят признаки вирусного поражения; дикий вид как бы играет роль индукционного фактора, активирующего скрытую геномную инфекцию. Очевидно, использование ценных диких видов в селекции целесообразно лишь после освобождения культурного компонента от геномного вируса.

Если исходить из представления о полной геномной загрязненности картофеля как ботанического вида, то существующие между отдельными сортами различия в визуально и серологически определяемой степени зараженности вирусами в первую очередь должны отражать различную их устойчивость к комплексу индукционных факторов, ответственных за активацию латентного вируса. Иначе говоря, сорта картофеля, возделываемые в Эстонии, по нашему мнению, отличаются друг от друга главным образом скоростью образования в них активного вируса и меньше восприимчивостью к внешней (вирионовой) инфекции. Исключения не составляет и ценный районированный в Эстонии сорт, 'Сулев'. Тщательный анализ данных серодиагноза потомства, полученного от самоопыления этого сорта, показал, что определяемая серологически и визуально вирусная инфекция сеянцев в основном является результатом активационного процесса (Nurmiste, Tamm, 1970). Поскольку последний протекает у картофеля 'Сулев' замедленными темпами, то поддержание урожаев картофеля на должном уровне не требует значительных затрат. Нет сомнения, что возделывание сортов, подобных 'Сулеву', при существующей системе семеноводства экономически себя оправдывает. Однако из этого не вытекает, что эти сорта в условиях резко отличающегося индукционного фона не вели бы себя иначе.

Принимая генетически определяемую активацию геномного вируса за главную причину вырождения картофеля в условиях северо-западной части Советского Союза, нам кажется, что нет основания рассматривать селекцию и семеноводство как самостоятельные системы. Из этого следует, что главный и вполне оправдывающий себя элемент семеноводства — клоновой отбор следовало бы включить в селекционную работу, начиная с ее первых этапов.

Повышенную урожайность семенного картофеля, полученного при помощи серодиагноза и визуальной оценки на основе клонового отбора, обычно полностью приписывают элиминации материала, зараженного вирусами. Если подобный «безвирусный» картофель в последующих репродукциях вновь оказывается зараженным, то это считается результатом переноса вирусов из внешних очагов. Нам кажется, что такое само по себе удобное представление не совсем точно. С одной стороны, клоновой отбор прежде всего является методом селекции, при помощи которого могут быть выявлены различные полезные внутри-клоновые генетические сдвиги, в том числе и те, у которых активация геномного вируса происходит медленно. С другой стороны, в связи с отсутствием методов прямого определения геномного вируса отобранный клоновым методом материал свободен лишь от активных форм вирусов и термин «безвирусные клоны» не совсем уместен.

Исходя из существования скрытого вируса, проблему селекции картофеля можно свести, по-видимому, к получению безвирусных (в полном смысле) сортов-производителей. Пока их, очевидно, нет. В связи с этим особого обсуждения заслуживает вопрос оздоровления сортов-производителей методом меристемотканевой культуры. В общем предполагается, что в апикальной меристеме нет условий для синтеза вирусного нуклеопротеида, в результате чего «обновленный» из меристемы сорт

является безвирусным. В настоящее время о меристемотканевом методе накопилось достаточно данных, позволяющих оценить его. Можно с уверенностью сказать, что в большинстве случаев материал, полученный путем тканевой культуры, не содержит активного вируса, определяемого индикаторами, серологически или на глаз. Однако нет доказательств, что этот материал свободен от геномной инфекции. Против этого говорит слишком быстрое появление активной инфекции в течение репродуктивного «обновленного» сорта. Тем не менее нам кажется, что метод меристемотканевой культуры при совместном применении химических мутагенов перспективен, учитывая при этом возможность искусственно вызывать различные полезные для нас генетические сдвиги, в том числе и такие, при которых геномный вирус не поддается быстрой активации или же вообще отсутствует.

ЛИТЕРАТУРА

- Склярова Н. П., 1968. Результаты оценки сортов и видов картофеля на устойчивость к вирусу М. Тр. V Всесоюз. совещ. по иммунитету растений, вып. 10. Киев.
- Склярова Н. П., 1970. Изучение и генетическая оценка диких видов и гибридов картофеля по устойчивости к вирусам Y, X, M. Автореф. диссертации. М.
- Тамм П. В., 1965. О путях инфекции сеянцев картофеля мозаичными вирусами. Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 14 (2) : 256—262.
- Трускинов Э. В., 1970. Распространение вируса М в коллекции картофеля. Сб. тр. аспирантов и молодых научных сотрудников (16) (ВИР). Л.
- Трускинов Э. В., 1971. Полевая устойчивость сортов картофеля к вирусу М. Картофель и овощи (10).
- Трускинов Э. В., 1972. Поражение мировой коллекции картофеля мозаичными вирусами и перспективы селекции на устойчивость к вирусу М. Автореф. диссертации. Л.
- Delhey R., 1969. Über die monomer dominant vererbte extreme Resistenz von Kartoffeln (*Solanum tuberosum* L.) gegen X-Virus. Ein Beitrag zur Natur der extremen Resistenz («Immunität»). Inaugural-Dissertation. Köln.
- Nurmiste B., Tamm P., 1970. Sordi «Sulev» isetolmlemisest saadud seemikute visuaalne hinnang ja viirusesisaldus serodiagnoosi põhjal. Sordiaretus ja seemnekasvatus. EMMTUI teaduslike tööde kogumik (21).
- Tamm P., 1966. Kidumisnähtud ja viirushaigused kartuliaretuse protsessis Jõgeva Sordiaretusjaamas. Kand. dissertat.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
4/1 1974

Boris NURMISTE

VIIRUSRESISTENTSETE KARTULISORTIDE ARETAMISE PROBLEEMIST

Resümee

Serodiagnoosi andmeil selgus, et aastail 1965—1971 oli Jõgeva Sordiaretusjaamas kartuliaretuse lähtematerjalist (seemikutest) mosaiigiviirustega (X, S, M) nakatatud keskmiselt 26%. Võib oletada, et tegelik nakkus oli veelgi ulatuslikum. χ^2 -testi alusel on segainfektsioonide (XS, XM, SM, XSM) rohkusest võimalik järeldada, et eri viiruste vahel valitseb seosmine seos ja et seemikute nakkus oleneb esijoonel viiruste ülekandumisest ristamiskomponentidelt seemnega. Tõenäoliselt kandub üle taimede genoomiga liitunud latentne viirusvorm, mis on ühine mitmele konkreetsele mosaiigitekitajale (X, S, M, Y, N jt.). Latentse (genoomse) viiruse aktiveerumise iseloom ja kiirus sõltuvad seemiku genotüübist. Tohtu arv ristamisi sordiaretuses koos vegetatiivse paljundamisega on arvatavasti põhjustanud liigi *Solanum tuberosum* täieliku genoomse nakkuse, mistõttu praeguste aretusprintsipiide juures on viirusvabade sortide saamine vähe tõenäoline. Genoomse nakkuse seisukohalt ei saa aretust eraldada seemnekasvatusest ning kloon-

valikut kui viimase põhielementi on soovitatav rakendada juba aretustöö esimestest etappidest alates. Kloonvaliku efekt seletub selliste sordiseste geneetiliste nihete selekteerimisega, milles genoomne viirus aktiveerub aeglasemalt. Kloonvalikut meristeemkoekultuuri tasemel teostades peaks võimalik olema kasulike geneetiliste nihete arvu suurendamine.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Toimetusse saabunud
4. I 1974

Boris NURMISTE

ON THE PROBLEM OF BREEDING VIRUS-RESISTANT POTATO VARIETIES

Summary

The initial breeding material of potato (seedlings) at the Jõgeva Plant Breeding Station in 1965—1971 turned out to be infected with mosaic viruses (X, S, M), in twenty-six per cent of cases, on an average, as stated according to the data of serodiagnosis. On the ground of several considerations, it may be supposed that the real degree of infection was even higher. Due to the multitude of the mixed infections (XS, XM, SM, XSM), it can be concluded (by means of the χ^2 -test) that there is an internal connection between the individual viruses, and that the degree of the infection of seedlings is determined mainly by seed transmission of infection from the crossing components. Most likely the latent form of the virus, common to several certain viruses and causing mosaic (X, S, M, Y, N, etc.), is transmitted together with the genome. The nature and rate of the activation of the latent (genomic) virus depends on the seedling's genotype. An enormous number of crossings in plant breeding, together with vegetative propagation, have probably led, to the total genomic infection in the species of *Solanum tuberosum*. Therefore it will hardly be possible to get really virus-free varieties, using the present breeding principles. From the aspect of genomic infection, it is impossible to separate breeding from seed growing, and it is desirable to apply the main component of the latter — clone selection — already at the initial stages of breeding work. The effect of clone selection is due to the fact that such intra-variety genetic dislocations are picked out, in which the genomic virus is activated at a slower rate. It should be possible, in principle, to raise the number of useful genetic dislocations, carrying out the clone selection at the level of meristem tissue culture.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Experimental Biology

Received
Jan. 4, 1974