

ИММУННЫЕ К ФИТОПАТОГЕНАМ СОРТА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ КАК ФАКТОР ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ БЕЗОПАСНОСТИ: КАРТОФЕЛЬ И САХАРНЫЙ ТРОСТНИК В КАЧЕСТВЕ ПРИМЕРОВ

В.А. Колобаев¹, Е.В. Рогозина²

¹ Всероссийский НИИ защиты растений, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия;

² Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: kobe-kb8@mail.ru; rogozinaelena@gmail.com

Статья поступила в редакцию 11.07.2014; принята к печати 28.08.2014

Посадки культурных растений наряду с дикорастущей растительностью участвуют в обеспечении баланса O_2 и CO_2 в атмосфере Земли. Фотосинтетическую активность возделываемых растений подавляют эпифитотийные инфекции, поражающие листовую поверхность. Химические средства защиты культурных растений от фитопатогенов негативно влияют на экологическое равновесие. Среодоулучшающий эффект культурных растений можно сохранить только возделыванием сортов, устойчивых к болезням. На примере двух важных для мирового агропроизводства культур – картофеля и сахарного тростника – рассмотрены история и современные достижения в создании эффективной защиты растений от возбудителей болезней. Эпифитотия фитофтороза в середине XIX века в Европе поставила картофелеводство на грань исчезновения и вызвала серьезные социальные потрясения. Сегодня для защиты посадок картофеля от фитофтороза применяют до 10–12 обработок фунгицидами. Вместе с тем, межвидовая гибридизация с участием дикорастущих видов *Solanum* позволяет создавать сорта картофеля, устойчивость которых к заболеванию контролируют гены различного видового происхождения. Для плантаций сахарного тростника наиболее опасны вирусная мозаика сахарного тростника, ржавчина и головня. Сохранить зависимую от экспорта сахара экономику Кубы удалось лишь внедрением в производство сортов, устойчивых к заболеваниям. Интрогрессия генетического материала дикорастущих видов *Saccharum* ssp. (*S. spontaneum*, *S. barberi*) позволила создать устойчивые к мозаике гибридные сорта. Обеспечить продовольствием население планеты, не причиняя вреда биосфере, способно только агропроизводство, основанное на возделывании сортов, устойчивых к инфекционным заболеваниям.

Ключевые слова: атмосфера, фотосинтез, картофель, сахарный тростник, инфекционные заболевания растений, устойчивые к болезням сорта.

CULTIVARS IMMUNITY TO PHYTOPATHOGENS AS A FACTOR OF ENVIRONMENTAL SAFETY: THE CASES OF POTATO AND SUGAR CANE

V.A. Kolobayev¹, Ye.V. Rogozina²

¹All-Russian Institute of Plant Protection, Pushkin, Saint-Petersburg, Russia;

²N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Cultivation, Saint-Petersburg, Russia

E-mail: kobe-kb8@mail.ru; rogozinaelena@gmail.com

Agricultural plants significantly contribute by photosynthesis to O_2/CO_2 balance in Earth atmosphere. Epiphytotic infections the affect leaf can suppress their photosynthetic activity. Chemical anti-epiphytotic means produce adverse environmental effects. The ability of agricultural plants to ameliorate their environment can by maintained only by cultivating varieties that are immune to phytopathogens. Two crops of world-wide importance, potato and sugar cane, are considered to exemplify the history of and current advances in plant protection against phytopathogens. In mid-XXI century, late blight almost exterminated potato in Europe and caused serious social turmoils. At present, about 10–12 sessions of treating potato fields with fungicides are practiced. At the same time, interspecies hybridization of potato cultivars with wild *Solanum* species makes it possible to breed potato varieties where immunity to phytopathogens is provided by genes having different origins. The most dangerous to sugar cane plantations are viral variegation of sugar cane, mildew, and smut. Saving Cuban economy, which is heavily dependent on sugar export, was possible only by introducing sugar cane cultivars immune to these diseases. Introgression of genes from wild *Saccharum* species (*S. spontaneum* and *S. barberi*) provided for breeding of hybrid cultivars immune to variegation. Feeding the humanity with destroying the biosphere is possible only by turning to agriculture based on plant varieties and cultivars that are immune to plant infections.

Keywords: atmosphere, photosynthesis, potato, sugar cane, plant infections, plant immunity.

Введение

Важным условием экологического равновесия является поддержание баланса кислорода (O_2) и углекислого газа (CO_2) в земной атмосфере. В процессе фотосинтеза в растительной клетке за счет солнечной энергии из атмосферного CO_2 и воды синтезируется глюкоза с одновременным выделением кисло-

рода. Наиболее существенный вклад в эти процессы вносит водная растительность – более 50% [6]. Вклад сельскохозяйственных растений определяется тем, что сейчас под них занято 38,5% суши, из которых более 1,5 млрд га, или около 12%, приходится на пашни и многолетние насаждения¹. Значение куль-

¹ <http://faostat.fao.org/>

турных растений в поддержании экологического равновесия может быть связано также со взаимодействиями между корневыми системами и почвенными микроорганизмами. Непродуктивная часть сельскохозяйственной культуры увеличивает запасы гумуса и влияет на химико-физические свойства почвы.

Культурные растения гораздо больше восприимчивы к фитопатогенам, чем растительность естественных сообществ. Высокая уязвимость культивируемых видов и сортов является следствием как их собственных физиологических и биохимических особенностей, так и структуры агрофитоценоза в целом. В частности, поражаемость посевов сельскохозяйственных культур инфекционными болезнями обусловлена практикуемым сплошным посевом и большей плотностью стояния на единицу площади, чем в естественном биоценозе. Даже у представителя дикорастущей флоры, сосны, в чрезмерно густых посадках гибель семян из-за фагоцитоза может превышать 90%, тогда как в соседнем лесу пораженность той же сосны в составе сложного биоценоза слабая [11].

Продуктивность восприимчивых к фитопатогенам сортов сельскохозяйственных культур обеспечивается химическими средствами защиты, производство и применение которых усиливают антропогенную нагрузку на биосферу. Академик А.А. Жученко еще в конце прошлого столетия отметил парадоксальность современного агропроизводства, когда «отрасль, использующая неограниченные и экологически безопасные ресурсы энергии Солнца, оказалась не только одной из наиболее энергозатратных, но и создающих реальную опасность глобального разрушения и загрязнения природной среды» [7].

В перечень пяти основных культур мирового агропроизводства входят сахарный тростник и картофель. В отличие от других ведущих сельскохозяйственных культур, их размножают вегетативным способом. При вегетативном размножении сортового картофеля в течение нескольких лет культивируют растения одного генотипа. Многолетнее культивирование происходит и на плантации сахарного тростника. Мощные, насыщенные органическими веществами надземные и подземные органы, а также вегетативный способ размножения создают условия для проникновения и круглогодичного функционирования на картофеле и сахарном тростнике разнообразных патогенов. В ряде местностей сама возможность возделывания этих культур оказывалась под вопросом. Так произошло с картофелем при заносе в Европу фитофторы и с сахарным тростником при его инфицировании вирусной мозаикой и ржавчиной.

Картофель является первой в мире по объему производства незерновой культурой и занимает площадь возделывания более чем 19 млн га². Высокая пластичность картофеля стала основой для его выращивания в различных географических зонах – от приполярной Финляндии до высокогорий Экватора и Кении. Картофель относится к растениям типа C₃ (углерод фиксируется присоединением к пентозе с образованием гексозы, распадающейся на две триозы). Для картофельного растения характерны значительная площадь листовой поверхности и отток в клубни подавляющей части органических веществ, созданных в процессе фотосинтеза. Средняя суточная величина фиксации CO₂ растением картофеля в полевых условиях составляет 100–300 мг CO₂/дм², но при опти-

мальном сочетании факторов интенсивность фотосинтеза может достигать 100 мг CO₂/дм²/ч. За сутки на 1 га картофельного поля с площадью листьев 30000 м² усваивается 200–300 кг CO₂, что соответствует содержанию CO₂ в слое воздуха около 50 м [1].

Высокую уязвимость картофеля в сравнении с другими сельскохозяйственными культурами для «грибов и бактерий» отмечал Н.И. Вавилов в работах по вопросам иммунитета сельскохозяйственных растений [5]. Восприимчивость современных сортов картофеля к болезням и вредителям сделала его культурой номер два в мире после хлопка по использованию пестицидов. Наибольший ущерб производству картофеля во всех регионах наносит фитофтороз, вызываемый оомицетом *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Воздушное пространство над большим картофельным полем при поражении посадок фитофторозом насыщено инфекцией паразита, поскольку на картофельной ботве ежедневно образуется 5×10^{17} конидий фитофторы [13]. В посадках картофеля, начиная с середины июля, происходит смыкание ботвы, что превращает картофельные поля в интенсивно работающие фабрики фотосинтеза. Но в листьях картофеля, пораженных фитофторозом, фотосинтез снижается на 42–76%, а дыхание возрастает на 17–50% [1]. При выращивании восприимчивых к фитофторозу сортов достаточно 2–3 дождей во второй половине июля, чтобы уже в начале августа произошло сплошное поражение листы этой болезнью и полное прекращение фотосинтетической деятельности. В развитых странах против фитофтороза применяют до 10–12 химических обработок за вегетационный период [21, 24]. На практике это означает использование фунгицидов каждые 5–7 дней в период вегетации картофеля.

Губительное действие инфекционных заболеваний особенно заметно на культурах, возделываемых в тропиках, где условия благоприятны для быстрого и массового размножения возбудителей болезней. Сахарный тростник произрастает в тропической и субтропической зонах. В первую десятку стран по площади возделывания сахарного тростника входит Куба. По данным Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (FAO), сахарный тростник занимает первое место по объему производимой продукции – 1,83 млрд т в 2012 г.¹. Более 60% производимого во всем мире сахара получают от сахарного тростника. В культуре возделывают несколько видов этого многолетнего травянистого растения, относящегося к роду *Saccharum* из обширного семейства злаковых (*Poaceae*), к которому принадлежат основные зерновые культуры – кукуруза (*Zea mays*), пшеница (*Triticum* spp.) и рис (*Oryza* spp.), а также многие кормовые растения. Плантации сахарного тростника занимают площадь более 26 млн га и используются в среднем в течение 7 лет.

Сахарный тростник относится к растениям типа C₄: CO₂ фиксируется в листьях присоединением к фосфоенолпирувату с образованием четырехуглеродного соединения щавелевоуксусной кислоты и, далее, яблочной кислоты, в составе которой переносится в глубь растительных тканей, где отщепляется от носителя и включается в классический путь фиксации углерода, функционирующий в оптимальном режиме температуры и влажности даже в сухую жару [16].

Во всем мире выявлено 121 заболевание сахарного тростника. На Кубе зарегистрировано 49 заболеваний. Из них 33 вызываются фитопатогенными грибами, 2 – бактериями и 2 – вирусами. Наиболее опасны три заболевания, способные на восприимчивых сортах причинять потери урожая, превышающие 60%. Это вирусная мозаика сахарного тростника (ВМСТ), ржавчина (*Puccinia melanocephala* Syd. & P. Syd.) и головня (*Ustilago scitaminea* Syd.). Еще три заболевания причиняют ощутимые потери лишь в отдельных местностях Кубы – гельминтоспориоз (*Helminthosporium sacchari* (Van Breda de Haan) Butler), красная гниль стебля (*Colletotrichum falcatum* Went.) и бактериальная красная полосатость листьев (*Pseudomonas rubrilineans* (Lee et al., 1925) Stapp). На Кубе плантации сортов сахарного тростника, восприимчивых к ржавчине, имеют желто-бурый цвет из-за сплошного покрытия листьев пустулами гриба. Зелеными остаются лишь самые верхние листья. Значительно подавлен и сведен к нулю фотосинтез больных растений в листьях среднего яруса. Пораженные растения низкорослы, ниже 2 м, тогда как у здоровых высота стеблей превышает 3 м. У сортов сахарного тростника, восприимчивых к гельминтоспориозу, в зимние месяцы происходит фактически полное прекращение фотосинтеза. Этот гриб выделяет при температурах ниже 24 °С токсин гельминтоспориозид, который, продвигаясь по жилкам листьев, вызывает их некротизацию. В зимний период на Кубе температура воздуха не превышает 24 °С, и потому у восприимчивых сортов прогрессирует некротизация листьев, прекращается фотосинтез, и в стеблях уменьшается содержание сахара. Попытки ограничения поражения болезнями с помощью агротехнических приемов или обработкой ядохимикатами оказались малоэффективными и экономически неоправданными. Единственной мерой, признанной эффективно действующей, является создание устойчивых к болезням сортов.

Спасение картофеля от поражения фитофторозом с помощью устойчивых сортов

Фитофтороз – одно из наиболее опасных заболеваний картофеля – неоднократно приводил к огромным потерям урожая. Возбудителем фитофтороза является оомицет *P. infestans*, гены патогенности которого локализованы в наиболее изменчивых участках генома, что и объясняет способность патогена быстро эволюционировать и преодолевать устойчивость растений-хозяев. Исторический центр формирования фитофторы находится в долинах центральной части Мексики. Там у паразита выработалась специализация к определенным растениям клубненосных видов рода *Solanum*. У многих мексиканских видов дикорастущего картофеля, эволюция которых протекала на интенсивном и перманентно действующем инфекционном фоне по фитофторе, выработалась надежно действующая на протяжении тысячелетий устойчивость к этому патогену [3].

У одних образцов дикорастущего картофеля устойчивость к фитофторозу обеспечивается *R*-генами расопецифического иммунитета, защитное действие которых стабильно в гетерогенных по составу природных популяциях растения-хозяина. Другие образцы в условиях *in situ* практически не страдают

от фитофтороза благодаря сильно выраженной относительной устойчивости горизонтального типа. Характерной особенностью Мексиканского центра разнообразия видов картофеля является отсутствие культурных видов, пригодных для употребления людьми в пищу. Правда, индейцы иногда употребляли клубни растущих в диком виде растений, но в культуру их не вводили.

Географическое распространение фитофторы длительное время ограничивалось Северной Америкой. Хотя клубни картофеля были привезены испанцами в Европу еще в XVI веке, до середины XIX века на посадках картофеля в Европе фитофтороза не было. В Чили, на родине культурного вида картофеля *S. tuberosum*, первое поражение картофеля фитофторозом отмечено на о. Чилое и в долиненной местности к юго-западу от Сантьяго в 1949 г. [23]. Существуют разные гипотезы, описывающие возможные пути и способы миграции патогена *P. infestans* из Мексики в европейские и другие страны мира [18, 22, 25]. Данные геномного анализа изолятов, сохранившихся на экземплярах гербария XIX столетия, показывают, что эпидемию фитофтороза в Европе в 1845–1847 гг. вызвало появление клональной линии генотипа HERB-1. Причиной поражения картофеля на Европейском, Африканском и Южноамериканском континентах в начале XX столетия стал другой клон – US-1 [26].

Первоначальные поступления картофеля в Европу происходили из местностей, где его возделывали, то есть из Южной Америки. Привезенные образцы различались по своим качествам и генетическим особенностям, но не были испытаны на устойчивость к фитофторозу. В Европе картофель в течение трех столетий подвергался отбору и некоторой селекционной проработке, но вне контакта с фитофторой и также не мог быть оценен по устойчивости к ней. До завоза в Европу фитофторы восприимчивые и устойчивые к ней образцы картофеля вели себя одинаково. Различия между ними трагическим образом выявились в 1845–1847 гг. Оказалось, что возделываемые в Европе сорта в большинстве своем восприимчивы к фитофторозу, и лишь немногие в лучшем случае повели себя как «не очень сильно поражаемые». Распространение патогена вызвало вспышку «картофельной чумы» в Ирландии в 1845–1849 гг. В целом по стране было утрачено более 80% потенциального урожая, на некоторых полях клубней не образовалось совсем, а население страны сократилось на четверть из-за смертей и эмиграции. В других европейских странах, наряду с неудачами земледелия в 1845–1846 гг. (гибелью зерновых от ржавчины, нашествием полевых, холодом и засухой), эпидемия фитофтороза косвенным образом, но в достаточно сильной степени повлияла на общий уровень жизни населения, что, в конечном счете, привело к серьезным социальным потрясениям 1848 г. [27].

Существуют два важных обстоятельства, связанные с развитием фитофтороза в Европе. Во-первых, в 1847 г. наиболее восприимчивые сорта картофеля оказались уничтожены полностью, не оставив ни одного клубня для поддержания сорта. Во-вторых, в последующие годы, даже при наличии благоприятных для развития патогена метеорологических условий, болезнь не достигала столь высокой интенсивности, как в 1847 г. Это означало, что из всего ассортимента европейского картофеля были автоматически исключе-

ны наиболее восприимчивые к фитофторозу образцы, и сохранились только сорта, обладающие хотя бы небольшой устойчивостью к патогену. Можно без особого преувеличения считать, что использование таких не очень поражаемых сортов спасло само существование европейского картофелеводства, хотя и не обеспечило ему прогрессивного развития.

Ослабление интенсивности поражения фитофторозом на рубеже XIX и XX веков не было связано с изменением климата или ослаблением агрессивности патогена. Изменился ассортимент картофеля. Межсортными скрещиваниями с последующим отбором на инфекционном фоне гибридов, менее поражаемых фитофторозом, удалось создать сорта, проявившие средний уровень устойчивости, при выращивании которых потери урожая оказывались не столь губительными. Тем не менее, в настоящее время фитофтороз встречается во всех странах, где выращивают картофель и томаты.

Благоприятные для развития фитофтороза метеоусловия делают более заметными различия сортов картофеля по уровню устойчивости. Международное испытание сортов картофеля из различных стран мира проводят в долинном районе Мексики, где постоянно отмечают интенсивное развитие фитофтороза. При посещении опытной станции Международного центра исследований картофеля (Centre International Potato – CIP) в долине Толука (Toluca) в Мексике мы действительно наблюдали сильнейшее поражение ряда образцов картофеля, проявившееся в полном отмирании ботвы и отсутствии клубнеобразования. Но рядом имелись деланки сортов Atzimba, Tollocan, Muga, на которых при тех же, благоприятных для патогена, метеоусловиях имелись лишь единичные пятна фитофторы. Эти сорта не снижали урожай при поражении фитофторозом, оказавшимся не способным причинить существенные повреждения листе.

Следует отметить, что по метеоусловиям аналогом долины Толука является о. Сахалин. Там в период существования Советского Союза на участке опорного пункта Сахалинского НИИ сельского хозяйства проводились жесткие испытания по устойчивости селекционного материала картофеля к фитофторозу. Нет сомнений, что в число причин высокой устойчивости многих российских сортов картофеля к фитофторозу входит тщательная проверка в условиях высокоинфекционного фона о. Сахалин. Крайне полезной работой Сахалинского опорного пункта была и для оценки исходного материала, создаваемого во ВНИИ растениеводства для различных направлений селекции картофеля. Так, согласно данным 1983 г., ряд доноров комплексной устойчивости к патогенам (фитофторозу, нематоды, вирусам X, Y и L) к моменту уборки не поразились фитофторозом, в то время как сорта-стандарты полностью поразились заболеванием [2]. Однако работа Сахалинского опорного пункта по оценке на устойчивость к фитофторозу прекращена уже довольно давно, что явно не способствует прогрессу отечественной селекции.

Первоначальный успех в селекции картофеля на устойчивость к фитофторозу был достигнут в 30-е годы прошлого столетия благодаря скрещиваниям культурного картофеля с образцами дикорастущего мексиканского вида *S. demissum* Lindl. и получению гибридов, унаследовавших различные R-гены

расоспецифического иммунитета от дикого родителя. На основе интрогрессии в культурный картофель генов устойчивости дикорастущих сорочичей было получено большое число умеренно поражаемых фитофторозом сортов, составивших в 90-х гг. прошлого столетия половину мирового ассортимента картофеля [12]. Клоны гибридной природы, унаследовавшие от дикорастущего прародителя R-гены, выделялись в селекционном питомнике отсутствием поражения фитофторозом, а также способностью к хорошей наследуемости этого признака в потомстве. Однако, будучи размножены и заняв значительные площади в производстве, эти ставшие сортами гибриды начали поражаться фитофторозом в результате появления в посадках совместимой с ними расы патогена. Правда, поражение сортов гибридной природы запаздывало на 7–10 дней в сравнении с сортами культурного вида *S. tuberosum*. Иллюстрацией может служить поведение сорта Камера31, унаследовавшего ген R1 расоспецифического иммунитета. В 1952 г. этот сорт в испытаниях на Гатчинском сортоучастке сохранялся здоровым вплоть до середины августа, тогда как соседние сорта *S. tuberosum* оказались поражены фитофторозом в значительной степени. Сорт Камера31 приобрел популярность у картофелеводов и широко распространился в Ленинградской области. Но к началу 1960-х гг. он начал поражаться фитофторозом, а совместимая с ним раса 1 стала доминирующей в популяциях патогена. Поскольку раса 1 не проявляет совместимость с геном R2, то обладающий этим геном сорт Веселовский 2-4 почти не поражался фитофторозом в первые годы его возделывания. Сорта, происходящие от *S. demissum*, положительно зарекомендовали себя благодаря запоздалому и слабее выраженному поражению фитофторозом, а также достаточно высокой продуктивности. Все это вместе взятое стало основанием признать, что использование дикорастущих видов *Solanum* в скрещиваниях должно служить основным направлением селекции картофеля [4, 12].

На рубеже XX–XXI веков в странах Европы и в России произошли популяционные изменения возбудителя фитофтороза. Появились оба типа совместимости – A1 и A2, что обеспечило осуществление полового процесса у фитофторы. А это, в свою очередь, привело к появлению у патогена разнообразия генов вирулентности и к частой встречаемости сложновирulentных рас возбудителя фитофтороза. До этого половой процесс в цикле развития паразита отмечали на его исторической родине – в Мексике. С этим мы наглядно ознакомились в 1978 г. в долине Толука и при изучении отчетов исследовательского центра в Чапинго (Chapingo) за 1973 г. В тот период у паразита были выявлены оба типа совместимости, и уже в июльских изолятах отмечали большое разнообразие генов вирулентности. Мексиканские фитопатологи отмечали, что в условиях их страны R-гены расоспецифического иммунитета не оказывают защитного действия от инфекции фитофторы. Действительно, мы сами видели сильно пораженный сорт Juanita, имеющий четыре R-гена, но не обладающий горизонтальной устойчивостью. В настоящее время обеспечить в России надежную защиту от фитофтороза, как и в Мексике, способен лишь горизонтальный тип устойчивости. Он выражается в проявлении сильно выраженной относительной устойчивости к заражению, эффективно

действующей против всех рас фитофторы. Образец картофеля с горизонтальной устойчивостью можно заразить любым изолятом патогена, только если обеспечить высокую инфекционную нагрузку, нанося на листья суспензию, содержащую свыше 60 конидий фитофторы в поле зрения микроскопа.

Наличие у картофеля сильно выраженной горизонтальной устойчивости к фитофторозу избавляет от опасности полной гибели листового аппарата и прекращения его фотосинтетической активности. Кроме того, возделывание таких сортов устраняет необходимость химической защиты их от фитофтороза. А ведь даже на среднеустойчивых сортах для устранения потерь от фитофтороза в Северо-Западном регионе Российской Федерации проводят, как минимум, трехкратную обработку посадок картофеля фунгицидами. Для защиты восприимчивых сортов картофеля от фитофтороза в долине Толука проводят от 16 до 20 обработок фунгицидами [19], в странах западной Европы – от 2 до 15 [20]. В результате проводимых защитных мероприятий ядохимикаты накапливаются в почве, попадают в водоемы, отравляют природу, нанося ощутимый вред среде.

В целях содействия селекции картофеля на устойчивость к фитофторозу мы создали ряд доноров горизонтальной устойчивости, используя в качестве источников генетического материала различные виды *Solanum*, не поражавшиеся фитофторозом в полевых условиях на высоком инфекционном фоне и при инокуляции концентрированной суспензией конидий патогена [10]. Эти доноры, полученные после серии скрещиваний, включающих различные виды дикорастущего картофеля, проявляли в течение 3 и 4 лет высокую устойчивость (балл 8 и 9) на инфекционном фоне. При этом некоторые клоны имели хорошую продуктивность, давая до 2 кг клубней с одного куста. Характеристика созданных нами доноров горизонтальной устойчивости дана в таблице 1.

Высокий уровень устойчивости к фитофторозу у созданных нами гибридных образцов картофеля достигнут благодаря проведению следующих трех приемов.

Широкое использование генофонда клубнеобразующих видов *Solanum*, что дало возможность комбинировать в гибридах гены устойчивости различного видового происхождения.

Конвергентные скрещивания между гибридами, унаследовавшими гены устойчивости от разных видов *Solanum*, что позволило создать гибридные образцы с обогащенной и разнокачественной наследственностью.

Оценка гибридов не только по устойчивости к заражению, но и по способности подавлять размножение патогена.

Большинство фитопатологов лишь отмечает интенсивность развития конидиеносцев (сизо-белый пушок на нижней стороне листа), характеризуя ее как слабую, умеренную или сильную. Мы же определяли количество самих конидий, свободно плавающих в смывах с пораженных фитофторозом листьев. Подсчитывали число конидий в поле зрения микроскопа.

Созданные гибриды при испытаниях в скрещиваниях продемонстрировали хорошую донорскую способность по показателям устойчивости к фитофторозу. Использование доноров устойчивости в качестве родительских форм переводит на более высокий уровень селекцию картофеля на устойчивость к фитофторозу. Возделывание сортов картофеля, создаваемых с использованием таких доноров, сделает картофелеводство более рентабельным, обеспечит пищевую безопасность России. Наконец, созданные новые сорта картофеля помогут в оздоровлении биосферы, улучшении окружающей среды, оградят потребляемую нами воду и продукты питания от ядохимикатов, используемых против вредителей и болезней растений. С болезнью следует бороться путем совершенствования генетической структуры возделываемых культур, а не разработкой химических препаратов.

Селекционное улучшение культуры сахарного тростника на Кубе

История возделывания сахарного тростника в прошлом столетии изобилует примерами губительного поражения плантаций болезнями инфекционной природы, нередко достигавшими широкого распространения и приводившими сахарную промышленность на грань катастрофы.

Самым молодым эпифитийным заболеванием сахарного тростника является вирусная мозаика. Впервые она была отмечена на Яве в 1892 г. после того, как семенной материал стали выращивать в горах, где

Табл. 1

Характеристика доноров горизонтальной устойчивости к фитофторозу

Номер клона	Гибридная формула ¹	Степень поражения*	Инфекция**
13-09	[(vln × MPI) × Licarna] × [(plt × MPI) × MPI] × [smp × MPI] × Mariela] × Desire	9	3
8-09	[(smp × Gitte) × (plt Ч MPI) × MPI] × [(vlm × MPI) × Licarna] × [(plt × MPI) × MPI] × [(smp × MPI) × Mariela] v Desire × [(ber × Тайга) × Omega]	8,5	4
40-09	{[(smp × MPI) × Gitte] × Hera} × [(plt × MPI) × MPI] × [(ber × Тайга) × Omega] × (pnt × Fausta)	9	5
1-09	{[(plt × MPI) × MPI] × [(vlm × MPI) × Licarna] × [(plt × MPI) × MPI] × [(smp × MPI) × Mariela] × Desire} × F2 [(pnt × Gitte) × Granola]	9	5
27-09	[(ber × Тайга) × Omega] × F ₂ [(plt × MPI) × F ₂ [(smp × MPI) × Gitte] × (Hera × Наяда)]	7,5	3

¹ MPI – селекционный клон MPI 50–140/5; vlm – *S. vallis-mexici*; plt – *S. polytrichon*; smp – *S. simplicifolium*; pnt – *S. pinnatisectum*; ber – *S. berthaultii*.

* По шкале 1–9, где 9 – отсутствие поражения фитофторозом.

** Число конидий в поле зрения микроскопа в смывах с пораженных болезнью листьев.

на него перешел вирус, длительное время существовавший в природном очаге, заражая дикорастущие злаки. Заболевание к началу XX в. широко распространилось во всех странах, где возделывали сахарный тростник. Это произошло путем завоза стеблей от зараженных растений, предназначенных для посадки. Опасность мозаики оценили раньше всего на Яве и в качестве защиты стали выращивать гибриды благородного тростника (*Saccharum officinarum* L.) с *Saccharum barberi* Jeswiet – РОЖ 36, РОЖ 234. Но эти толерантные к вирусу сорта легко им заражались, правда, лишь немного снижая урожай. Толерантные к вирусу гибриды как новинки селекции разослали во многие страны, где они занесли инфекцию вируса и на другие сорта. Действию толерантных гибридов в качестве источников инфекции способствовала высокая инфекционность их сока, что было установлено в наших опытах [9].

Устранить эпифитотии мозаики удалось благодаря внедрению в производство сортов, устойчивых к заражению вирусом. Создание их началось в 1911 г. на Яве. Источником устойчивости послужил иммунный к вирусу гибрид Кассоер (Блэк Черибон × Глагах). В результате проведенных с ним облагораживающих скрещиваний сортов *S. officinarum* уже среди гибридов ВС₂, то есть после двух беккроссов, был выделен ряд сортов культурного типа – высокосахаристых, интенсивно растущих, превосходящих традиционно выращиваемый благородный тростник по мощности развития. Но главное преимущество новых сортов, ведущих свое начало от гибрида Кассоер, – РОЖ 2878, РОЖ 2725, РОЖ 2714, – состояло в их устойчивости к заражению вирусом мозаики, относительной, но достаточно хорошо выраженной. Достигнутое путем межвидовых скрещиваний включение в культурный сахарный тростник генетического материала дикорастущих видов *Saccharum* ssp. (*S. spontaneum* L., *S. barberi* J.) произвело поистине революцию в асортименте сахарного тростника. Сорта гибридного происхождения, наряду с устойчивостью к мозаике, обладают совокупностью агрономически ценных качеств. Их возделывание оптимизировало культуру 10000-летней давности, подняло производство сахара на более высокий уровень. Сорт РОЖ 2878 (гибрид ВС₂ от *S. spontaneum*) давал в 2 раза больше сахара с гектара (свыше 5 тонн), чем лучшие сорта благородного тростника [14, 17]. Межвидовая гибридизация с дикорастущими видами придала второе дыхание древнейшей культуре мира, сделав ее устойчивой к болезням и более продуктивной. В настоящее время сорта благородного тростника, возделываемого тысячами, полностью вытеснены в производстве сортами гибридного происхождения.

Быстрому получению культурных сортов тростника уже в ходе второго облагораживающего (возвратного) скрещивания гибридов дикого типа способствовала передача от материнской родительской формы *S. officinarum* двойного набора хромосом ($2n = 80$), а также утрата отдельных хромосом дикого вида в связи с явлением анеуплоидии у некоторых гибридов [17]. Эффект передачи гибридам *S. officinarum* × *S. spontaneum* двойной дозы генетической информации от культурного вида особо наглядно выразилась при скрещивании с индийским образцом вида *S. spontaneum*, имеющим 64 хромосомы. При этом уже среди гибридов первого поколения был выде-

лен сорт Со 205, содержащий 112 хромосом (80 + 32). Цитологическое изучение межвидовых гибридов и сортов гибридного происхождения выявило частую встречаемость аномалий в мейозе, явления аутосиндеза и анеуплоидии. Повышенная частота аномалий, нередко связанных со стерильностью пыльцы, как и с утратой способности к цветению, объяснима утратой генетического контроля за правильностью прохождения полового процесса, поскольку тростник веками размножался вегетативным способом.

На Кубе мозаика сахарного тростника была обнаружена в 1915 г. в интродукционном питомнике на завезенных с Явы толерантных к мозаике сортах РОЖ 36, РОЖ 234. А уже через 5 лет мозаикой оказались поражены плантации во всех провинциях Кубы. Некоторые плантации имели сплошное, 100% поражение мозаикой. Сильно пораженные мозаикой сорта благородного тростника отставали в росте, имели изреженный стеблестой и слабую облиственность. Все это ограничивало продуктивность фотосинтеза и вело к потере 60–80% урожая (сбора сахара). Единственной эффективной мерой защиты плантаций от эпифитотийного поражения мозаикой явилась замена восприимчивых сортов благородного тростника на высокоустойчивые сорта, созданные на базе скрещиваний с *S. spontaneum*. Среди них получил широкое использование сорт РОЖ 2878. Этот сорт был завезен Кубу в 1928 г. при повсеместном поражении плантаций вирусной мозаикой. В тот период переносчики вируса мозаики – крылатые формы тлей (*Rhopalosiphum maidis* Fitch и др.) питались соком растений, содержащим вирус, и после все или большинство особей оказывались виофорными. В таких условиях вновь проведенные посадки сортов благородного тростника уже через шесть месяцев оказывались пораженными мозаикой на 60–80%. Но в тех же условиях, при том же инфекционном фоне сорт РОЖ 2878 поразился лишь на 8%.

В 1967 г. сорт РОЖ 2878 занимал 64% площади под тростником. А в 1980 г. на всех плантациях Кубы выращивали только устойчивые к мозаике сорта РОЖ 2878, В 4223, СР 52-43, МУ 53174, Яа 64-19, Яа 60-5. Все плантации, где выращивали устойчивые сорта, совершенно не имели поражения мозаикой. Тем самым был существенно ослаблен общий инфекционный фон, благодаря чему в плантациях устойчивых сортов сохранялись здоровыми примеси заведомо восприимчивых сортов.

Иллюстрацией значения ослабленного инфекционного фона служит история восприимчивого к мозаике сорта С 236-51. В течение 10 лет выращивания в селекционных питомниках, где преобладали устойчивые клоны, не имевшие заражения вирусом, этот сорт из-за дефицита инфекции сохранялся здоровым. Но при искусственном заражении или на искусственно созданном инфекционном фоне он проявил себя как сильно восприимчивый.

Достигнутое к 1980 г. полное вытеснение восприимчивых сортов привело к искоренению ВМСТ в сфере производства и оздоровлению фитосанитарной обстановки. При этом возросла рентабельность возделывания сахарного тростника. Дополнительный доход с плантаций, засаженных проверенными нами на устойчивость сортами, в 1980 г. составил 500000 долларов в год.

Ржавчина (*P. melanocephala*) испокон веков паразитировала на сахарном тростнике в тропических и субтропических регионах западного полушария. Однако ржавчину расценивали как болезнь, не представляющую серьезной опасности для возделывания сахарного тростника. Такое отношение к ней укоренилось в силу широкого, скорее даже повсеместного возделывания устойчивых или слабо поражаемых сортов тростника. Этому способствовал и веками проводившийся стихийный отбор менее поражаемых и более сахаристых вариантов. Таким образом были выделены устойчивые сорта благородного тростника и образцы гибридного происхождения (Sageta). С появлением в конце XIX века научного центра в Коимбаторе (Север Индии) селекция на устойчивость к болезням стала более целенаправленной.

Появление ржавчины на Кубе можно охарактеризовать поговоркой «как снег на голову» или «как гром среди ясного неба». Ржавчину впервые обнаружили в середине 1978 г. на востоке Кубы, а уже через 3 месяца она распространилась по всей стране. Быстрому и массовому расселению ржавчины способствовало преобладание во всех провинциях Кубы плантаций сильно восприимчивого сорта В4362, занимавшего в ряде местностей более половины площади под тростником. Этот сорт проявил себя как идеальный субстрат для размножения возбудителя ржавчины, его надежным растением-хозяином. Листья В4362 легко заражались даже единичными спорами патогена, и через две недели на зараженной листе появлялась новая генерация патогена. Возбудитель ржавчины, размножаясь в геометрической прогрессии, в считанные дни вызывал сплошное заражение листы на всей плантации. Все листья каждого растения покрывались пустулами гриба, производящими мириады спор. Каждая заразившаяся плантация превращалась в грандиозный источник инфекции, способный

поражать даже отстоящие на сотню километров поля восприимчивого сорта. Широкомасштабному поражению сахарного тростника ржавчиной способствует круглогодичное проявление болезни, сопровождаемое образованием огромных количеств инокулюма. Судя по всему, именно круглогодичное наличие благоприятных для патогена метеоусловий в местах возделывания сахарного тростника привело к упрощению цикла развития гриба. На Кубе ржавчина существует в стадии уредопустул. Расселение и заражение растения-хозяина осуществляется уредоспорами [15]. Занос на Кубу ржавчины произвел поистине катастрофическое воздействие на экономику страны. Стоит напомнить, что в 1960–1970-х гг. 80% национального дохода Кубы были основаны на экспорте сахара.

Катастрофическое положение, связанное с резким сокращением сбора урожая, удалось исправить за 3 года. Плантации В4362 были перепаханы и засажены устойчивыми к ржавчине сортами – РОУ 2878, С 87-51, С 294-70, С 266-70, Му 53174, Му 5715, Ja 64-11, Ja 64-19, С 323-68, С 227-59, С 439-72, С 294-70, С 1051-73. К счастью, даже без подозрений о возможном заносе ржавчины на Кубу уже были созданы сорта, которые оказались не поражаемыми ржавчиной, а также и головней. Сравнительно быстрому исправлению негативных последствий, вызванных заносом ржавчины, помогло и то, что многие устойчивые к ней сорта еще до появления этой болезни были внедрены в производство и размножены. Это помогло в обеспечении посадочным материалом, необходимым для больших масштабных посадок, при проведении замены высокосахаристого, но восприимчивого к ржавчине сорта В4362 на имевшиеся в производстве устойчивые к болезни сорта.

В 1967–1989 гг. автор этих строк являлся научным консультантом при Институте сахарного тростника

Табл. 2

Иммунологическая характеристика сортов сахарного тростника, возделываемых в 1980–1990 гг. на Кубе

Название сорта	Уровень устойчивости к основным болезням*			
	Мозаика	Ржавчина	Головня	Гельминтоспориоз
С 87-51	у	су	су	у
С 266-70	су	у	су	в
Му 5514	у	у	у	в
С 120-78	у	су	у	су
СР 52-43	у	су	у	су
С 1051-73	у	у	су	су
С 294-70	у	су	у	в
Ja 64-19	у	у	у	су
В 7274	у	су	у	в
С 323-68	у	у	су	н. д.
С 1616-75	у	су	у	в
С 1324-74	су	у	су	су
С 290-73	у	у	су	н. д.
С 568-74	у	у	в	н. д.
Ту 78-16	су	су	су	су
С227-59	у	у	су	н. д.
С 439-72	у	у	у	су
PR 980	у	у	су	в

* у – устойчивый; су – среднеустойчивый; в – восприимчивый; н. д. – нет данных.

(INICA) Академии наук Кубы. За этот период при нашем участии была проведена оценка широкого набора сортов сахарного тростника на устойчивость к заболеваниям [9]). Полученные результаты позволили оптимизировать ассортимент широко возделывавшихся в 1980-х гг. на Кубе сортов, о чем свидетельствуют данные табл. 2, показывающие высокий уровень устойчивости сортов к наиболее опасным заболеваниям.

Заключение: экологическое агропроизводство – важнейшая составляющая устойчивого развития

История возделывания двух экономически важных для мирового агропроизводства растений – сахарного тростника и картофеля – убедительно свидетельствует о социально-экономическом и природоохранном значении способности культивируемых видов и их сортов противостоять фитопатогенам. Выращивание устойчивых видов и сортов сельскохозяйственных растений – это не только гарантия получения высоких урожаев в условиях неконтролируемого воздействия биотических факторов среды. Это переход к разумному поддержанию экологического равновесия биосферы. При одновременном ограничении содержания углекислого газа, грозящего парниковым эффектом, возделывание устойчивого сортамента сельскохозяйственных культур не требует применения пестицидов, то есть накопления токсических веществ в природной системе.

Согласно данным ФАО, за последние 50 лет совокупный объем мирового производства сельскохозяйственной продукции увеличился в 2,5–3 раза, а площадь сельскохозяйственных территорий Земли – лишь на 12%. Дальнейший рост сельскохозяйственных территорий возможен лишь в очень небольших масштабах. Решение проблемы голода и недоедания растущего населения планеты и снижение негативного влияния на биосферу – две основные проблемы мирового сельскохозяйственного сектора сегодня. Эксперты указывают, что современное агропроизводство способно обеспечить устойчивое развитие человечества не только и не столько за счет увеличения площадей, занятых в производстве продуктов питания, сколько путем рационального использования имеющихся природных ресурсов.

Мировой опыт показал, что техногенная интенсификация растениеводства не способна решить проблему дальнейшего повышения урожайности, но связана с ростом энергозатрат и нарушением экологического равновесия в агроценозах. Необходимость следования новой стратегии – биологизации интенсификационных процессов проистекает из глубокого глобального кризиса в сельскохозяйственном производстве XXI века. Практическая реализация этого положения предусматривает повышение фотосин-

тетической производительности агрофитоценозов, в том числе на основе устойчивых к неконтролируемым абиотическим и биотическим факторам сортов и видов сельскохозяйственных растений [8].

Российские селекционеры в совместной работе с фитопатологами и специалистами по растительным ресурсам могли бы достичь больших успехов в создании сортов картофеля, не поражаемых фитопфторозом и способствующих продовольственной безопасности России. Данное положение справедливо и для других возделываемых в сельском хозяйстве продовольственных культур. Негативным фактором, сдерживающим развитие сельскохозяйственной науки и практическую реализацию разработок прикладного характера, является недооценка значимости научных достижений и практически ценных результатов, полученных российскими учеными. Многие научно-исследовательские институты сельскохозяйственного профиля и селекционные учреждения в 1990-х гг., да и в настоящее время, оказались без преувеличения в нищенском положении. Дело доходило до того, что, например, у селекционеров картофеля недоставало денег для пересылки клубней созданных ими новых более продуктивных сортов для испытания на Госсортучастках. Российские руководящие работники лишь на словах обещают оказать содействие науке сельскохозяйственного профиля. А на деле даже не способствуют должной пропаганде научных и прикладных достижений в этой сфере деятельности.

Проблемы российского картофелеводства, от решения которых зависит успех стабильного обеспечения нашей страны одним из основных продуктов питания, часто не находят должного понимания у широких кругов населения. Нередко можно услышать высказывания, что для выращивания картошки наука не нужна. Вот ведь садоводы и огородники получают на своих участках высокие урожаи. Но говорящие это не учитывают, что картофелеводы-любители выращивают современные новейшие сорта, созданные многолетними усилиями селекционеров, фитопатологов и генетиков. Мало того, современные сорта картофеля впитали в себя огромный опыт картофелеводов всего мира, накапливавшийся десятилетиями и столетиями. Без преувеличения можно сказать, что современные сорта картофеля – достойный плод использования научных достижений. Без науки мы могли бы вообще утратить картофель как продовольственную культуру после европейской пандемии 1845–1847 гг. Картофель – одна из наиболее «науконасыщенных» сельскохозяйственных культур. Благосостояние картофелеводства неоднократно оказывалось зависимым от приложения научных достижений. От поддержки сельскохозяйственных наук зависит будущее картофелеводства и других отраслей растениеводства, равно как и общее состояние биосферы.

Литература

1. Альсмик П.И., Амбросов А.Л., Вечер А.С. и др. Физиология картофеля. – М.: Колос, 1979. – 272 с.
2. Будин К.З. Генетические основы создания доноров картофеля. – СПб., 1997. – 38 с.
3. Будин К.З. Внутривидовая изменчивость и генцентры формирования фитопфтороустойчивых видов рода *Solanum* секции *Petota* // Сельскохозяйственная биология. – 1999. – № 5. – С. 9–14.

4. Букасов С.М., Камераз А.Я. Селекция и семеноводство картофеля. – Л., 1972. – 359 с.
5. Вавилов Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. – Избранные произведения. Т. 2. – Л., 1967.
6. Гэлстон А., Дэвис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. – М.: Мир, 1983. – 550 с.
7. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (Эколого-генетические основы). – Кишинев: Штиинца, 1990. – 432 с.
8. Жученко А.А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации. – М.: ФГУП Типография, 2012. – 584 с.
9. Колобаев В.А. Принципы создания исходного материала для селекции сахарного тростника на комплексную устойчивость к вредным организмам. – Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – СПб., 1992.
10. Колобаев В.А. Межвидовые гибриды картофеля, подавляющие размножение фитотфторы // Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. – СПб., 2009. – С. 50–59.
11. Крутов В.И. Грибные болезни хвойных пород в искусственных ценозах таежной зоны Карело-Кольского региона. – Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Пушкин, 1995. – 50 с.
12. Росс Х. Селекция картофеля. Проблемы и перспективы. – М.: Агропромиздат, 1989. – 184 с.
13. Чулкина В.А., Торопова Е.Ю., Стецов Г.Я. Экологические основы интегрированной защиты растений. – М.: Колос, 2007. – 565 с.
14. Agete y Pinero F. Cana de azucar en Cuba. – Habana, 1947. – 602 p.
15. Alfonso J. Bases fitopatologicas para el control de la roya de la cana de azucar. Thesis, Referat, 1987. – 57 pp.
16. Bidwell R.G. Plant Physiology. – Macmillan, 1974. – 726 p.
17. Bremer G. Problems in breeding and cytology of sugar cane: A short history of sugar cane breeding, the original forms of *Saccharum* // Euphytica. – 1961. – Vol. 10. – P. 59–78.
18. Goodwin S., Cohen B., Fry W. Panglobal distribution of a single clonal lineage of the Irish potato famine fungus // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1994. – Vol. 91. – P. 11591–11595.
19. Grunwald N., Rubio-Covarrubias O., Fry W. Potato late-blight management in the Toluca Valley: Forecasts and resistant cultivars // Plant Dis. – 2000. – Vol. 84. – P. 410–416.
20. Hansen J. et al. The development and control of *Phytophthora infestans* in Europe in 2006 // PPO Special Report no. 12, 2007.
21. Lars W. Fungicide strategies against late blight in Sweden // Late blight: Managing the Global Threat. Proceedings of the Global Initiative on Late Blight Conference. – Hamburg, 2002. – P. 165.
22. May K., Ristaino J. Identity of the mtDNA haplotype(s) of *Phytophthora infestans* in historical specimens from the Irish potato famine // Mycol. Res. – 2004. – Vol. 108. – P. 471–479.
23. Niederhauser J. *Phytophthora infestans*: the Mexican connection // *Phytophthora* / Ed. by J.A. Lukas, R.C Shattock, D.S. Shaw, L.R. Cooke. – Cambridge: British Mycological Society, 1991. – P. 25–45.
24. Preston D.A. Spray coverage of potato plants using various types of applicator methods // Am. J. Potato Res. – 1998. – Vol. 75. – P. 292–297.
25. Yoshida K., Schuenemann V., Cano C. et al. The rise and fall of the *Phytophthora infestans* lineage that triggered the Irish potato famine. – eLife 2013. 2: e00731.
26. Yoshida K., Burbano H., Krause J. et al. Mining herbaria for plant pathogen Genomes: Back to the Future. PLoS Pathogens – 2014, 10(4): e1004028.
27. Zadoks J. The potato murrain on the European continent and the revolutions of 1848 // Potato Res. – 2008. – Vol. 51. – P. 5–45.

