

**В.Г.Иванюк**, член-корреспондент ААН Республики Беларусь, доктор биологических наук, профессор;  
**О.В.Авдей**, научный сотрудник  
Белорусский НИИ защиты растений

УДК 633.491:632.4

## **Внутривидовая неоднородность Phytophthora infestans (Mont.) de Bary – возбудителя фитофтороза картофеля**

*Установлено, что на территории Беларуси гриб Phytophthora infestans (Mont.) de Bary является гетероталлическим видом, т.е. имеет два типа совместимости – А1 и А2. С 1989 г. тип А2 почти ежегодно присутствует в популяции патогена, а доля содержания его находится в пределах от 3,8 до 65,4%. Выявлен самофертильный тип спаривания А1А2. В популяции Ph.infestans наиболее конкурентоспособным является А2 тип совместимости. При заражении растений картофеля типом А2 инкубационный период сокращается в 2 раза, а скорость распространения мицелия в тканях возрастает в 1,5 раза. Изучено влияние температуры на формирование ооспор. Установлено, что ооспоры образуются при температуре от +7+8°С до +23+24°С, а оптимальные условия складываются при +13+14°С – +20+22°С.*

**В** условиях Беларуси наиболее экономически значимым заболеванием картофеля является фитофтороз, вызываемый грибом *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. По данным Иванюка В.Г. и Константи-

*On the territory of Belarus the fungus Phytophthora infestans (Mont.) de Bary is determined to be heterotallic, it means him to have two types of compatibility – А1 and А2. Since 1989 the type А2 has been nearly annually present in the population of the pathogen and the proportion of its contents is in the range of 3,8 up to 65,4%. The self-fertile type of mating А1А2 has been revealed. In the population of Ph.infestans the most competitive is the type of А2 compatibility. Under the infection of potato plants with А2 the incubation period is decreased twofold and the speed of mycelium spread in tissues is increased 1,5 fold. The influence of temperature on the formation of oospores has been studied. It is determined that the oospores are formed under the temperature of +7+8 to +23+24°С and the optimum conditions are created under the temperature of +13+14 to +20+22°С.*

новича А.А. [7], на территории республики повреждение ботвы этой болезнью ежегодно достигает 50–60%, а в годы эпифитотии – 100%. Во время хранения из-за поражения патогеном клубней теряется до 15–20% урожая.

Популяция *Ph.infestans* до недавнего времени во всех картофелеводческих странах мира была представлена изолятами А1 типа совместимости и только в Центральной Мексике выявлялись оба штамма – А1 и А2 типов спаривания [8–11]. В 1981 г. Hohl и Iselin's обнаружили А2 в Швейцарии, позже – в Великобритании, Египте, ФРГ и других странах [10].

Термин “тип совместимости” был введен Галиндо и Галлегли. Он обозначает генетически закрепленный признак, который характеризует половое поведение штаммов фитотрофы [5, 8, 11]. В результате полового процесса образуются половые структуры – ооспоры, приспособленные для длительного сохранения возбудителя заболевания в неблагоприятных условиях. В связи с этим почва становится постоянным источником первичной инфекции [3]. Это может повлечь за собой коренные изменения в системе защиты картофеля от фитотрофоза. Ооспоры могут образовываться только при скрещивании А1 и А2 типов спаривания [4].

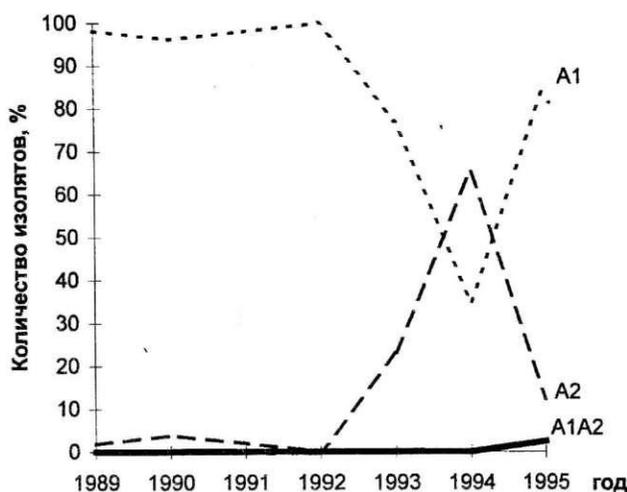
Появление рекомбинантных форм гриба на территории России впервые отмечено в 1985 г., когда из клубней сорта Гатчинский были выделены изоляты А2 типа совместимости [3]. Дифференциация А2 на Европейском континенте послужила основной причиной для детального изучения структуры популяции возбудителя фитотрофоза в Беларуси.

**Методика исследований.** Изоляты *Ph.infestans* отбирали с сортов с разным уровнем устойчивости к фитотрофозу во всех агроклиматических зонах Беларуси. Идентификация типов совместимости (А1 и А2) осуществлялась в чистой культуре путем совместного культивирования исследуемого штамма со стандартным изолятом А1 на овощной питательной среде. Тест-культура А1 была получена из ВНИИ фитопатологии РАСХН.

Конкурентные свойства А1 и А2 изучали на восприимчивом к фитотрофозу сорте Явар. Синтетические популяции *Ph.infestans*, содержащие от 10 до 100% каждого типа совместимости, готовили путем смешивания различных объемов суспензий А1 и А2.

При выявлении оптимальной температуры для получения ооспор использовали самофертильный тип А1А2, который образует ооспоры без контакта со стандартной культурой А1. Температурные режимы (от -11°C до +30°C) создавали в термостагах и холодильной камере. Для определения интенсивности формирования ооспор из центра колонии на 20-й день вырезали агаровые диски (d=3 мм) и под микроскопом определяли наличие или отсутствие ооспор. Интенсивность их образования устанавливали по следующей 6-балльной шкале: 0 – ооспоры отсутствуют; 1 – 1–4 ооспоры в поле зрения микроскопа (x126); 2 – 5–10; 3 – 10–20; 4 – 20–40; 5 – свыше 40 ооспор.

**Результаты.** Анализ “белорусской” популяции *Ph.infestans*, впервые проведенный Иванюком В.Г. и Константиновичем А.А. [7], позволил установить, что в республике, как и в других европейских странах, на-



Тип совместимости	Годы наблюдений						
	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995
А1	98,2	96,2	98,0	100,0	77,0	34,6	85,4
А2	1,8	3,8	2,0	0,0	23,0	65,4	12,2
А1А2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,4

Рис.1. Соотношение типов совместимости А1, А2, и А1А2 в популяции *Ph.infestans*

ряду с типом спаривания А1 присутствует тип А2. В 1989–1992 гг. тип совместимости А2 не имел широкого распространения. На его долю приходилось не более 3,8% изолятов (рис.1). В последние годы ситуация существенно изменилась. Уже в 1993 г. нами отмечено резкое увеличение количества А2 на территории Беларуси, а в 1994 г. его содержание уже достигало 65,4% [1]. Причину снижения числа изолятов, отнесенных нами к А2 типу в 1995 г. (12,2%), на наш взгляд, можно объяснить результатами исследований Воробьевой Ю.В., Гриднева В.В. [4] и Дьякова Ю.Т. [6]. По их данным, в популяциях гриба *Ph.infestans* преобладает тип А1 и расщепление А1:А2 составляет 2:1, 3:1 и т.д. Кроме того, авторами высказано пред-

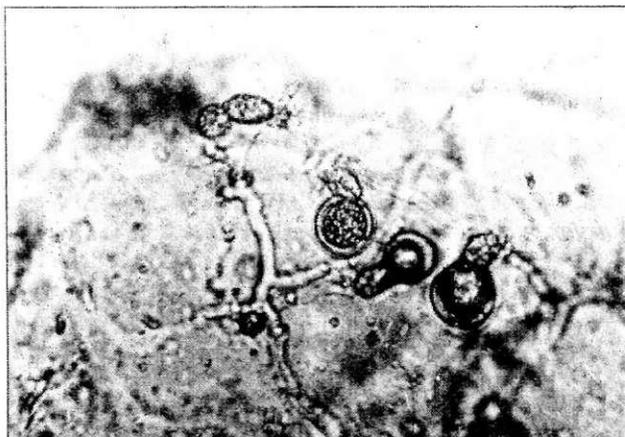


Рис.2. Ооспоры *Ph.infestans*

положение о сложном наследовании типа совместимости, который контролируется тремя парами генов, а не одной, как считалось раньше. Расщепление в данном случае может быть 1:1; 4:3; 3:1 и т.д., т.е. соответствовать результатам, экспериментально полученным нами в Беларуси.

Важное значение имеет генетический (популяционный) гомеостаз, т.е. поддержание под влиянием естественного отбора частоты генов в популяции в состоянии динамически подвижного равновесия на определенном, относительно постоянном уровне.

Нами впервые в 1995 г. был идентифицирован самофертильный (самооплодотворяемый) тип А1А2. Изолят, отнесенный к этому типу, образовывал ооспоры без контакта с тест-изолятом, а также при совместном культивировании как с А1, так и с А2 (рис. 1).

Изоляты типа совместимости А2 были выделены нами с сортов как отечественной, так и зарубежной селекции, имеющих разный уровень устойчивости к фитофторозу. Выявлено, что тип спаривания А2 встречается преимущественно на интродуцированных сортах. Так, в 1993 г. из всех изолятов, отобранных с пораженных органов картофеля сортов мировой коллекции БелНИИК, 9 имели тип совместимости А2. Причем 8 из них были выделены с сортов зарубежной селекции. Подобные сведения подтверждают предположение многих ученых о миграционном пути типа А2 из Центральной Америки в Западную, а затем в Восточную Европу [3, 5, 6, 9–11].

В последнее десятилетие в Беларуси изменились сроки появления фитофтороза картофеля (табл. 1). Первые симптомы болезни появляются на 2–3 недели раньше обычного и почти одновременно на сортах всех групп созревания. Поражение растений происходит при температуре выше 20°C и сравнительно низкой относительной влажности воздуха. Многие авторы связывают это с наличием в популяции *Ph.infestans* А2 типа совместимости [2, 3, 5]. В течение трех лет нами на искусственном инфекционном фоне также изучено время появления А1 и А2 на ботве картофеля. Выявлено, что более раннее развитие заболевания происходит в тех случаях, где первичным

Таблица 1. Сроки появления фитофтороза картофеля на территории Беларуси

Годы	Время появления
1985	14.07
1986	23.06
1987	01.07
1988	16.06
1989	20.06
1990	18.06
1991	12.06
1992	18.06
1993	14.06
1994	12.06
1995	12.06

источником инфекции служили клубни, инфицированные типом спаривания А2.

Для определения роли А1 и А2 *Ph.infestans* в патогенезе фитофтороза нами изучены их конкурентные свойства. По данным Воробьевой Ю.В., Башаевой Е.Г. и др. [2], на питательной среде мицелий типа А1 в 1,6–1,8 раза быстрее заполняет поверхность чашки Петри. Нами же при инфицировании клубней обоими типами совместимости получены противоположные результаты. У изолята А2 типа совместимости инкубационный период был в 2 раза короче, чем у А1 и в 1,5 раза большая скорость распространения мицелия в тканях (табл. 2). На основании корреляционно-регрессионного анализа выявлена прямая зависимость между уменьшением доли содержания в синтетической популяции А2 и скоростью распространения мицелия в тканях картофеля. Коэффициент корреляции ( $r \pm Sr$ ) составлял  $+0,969 \pm 0,019$ .

Таблица 2. Конкурентные свойства А1 и А2 типов совместимости *Ph.infestans*

Соотношение А1:А2 в популяции, %	Инкубационный период, дни	Поверхность ломтиков, занятых спороношением гриба, %	Интенсивность образования ооспор на ломтиках, балл	Тип совместимости после реинюляции	Интенсивность образования ооспор в чистой культуре, балл
0:100	2	93,3	—	А2	5
10:90	2	91,7	0	А2	5
20:80	2	90,0	0	А2	4
30:70	3	88,3	0	А2	4
40:60	3	88,3	4	А2	3
50:50	4	80,0	2	А2	2
60:40	4	80,0	2	А2	2
70:30	4	75,0	1	А2	2
80:20	4	73,3	1	А2	1
90:10	4	63,3	1	А2	1
100:0	4	63,3	—	А1	—
НСР05		12,7			

При совместном культивировании А1 и А2 в лабораторных условиях нами были получены данные о более высокой конкурентоспособности А2 типа. Все изоляты, выросшие из смешанной культуры, содержащей типы А1 и А2, образовывали ооспоры, т.е. были отнесены нами к А2 типу (табл. 2).

Установлено, что ооспоры могут формироваться в широком диапазоне температуры – от +7–+8°C до +23–+24°C (рис. 2). Наиболее интенсивное их образование (5 баллов) происходит при температуре от +13–+14°C до +20–+22°C. Критическими режимами, при которых прекращается формирование ооспор, являются +5°C и +25°C (рис. 3). Полученные данные свидетельствуют о том, что погодные условия Беларуси благоприятны для образования половых структур у *Ph.infestans*.

#### Выводы

1. В условиях Беларуси гриб *Ph.infestans* представ-

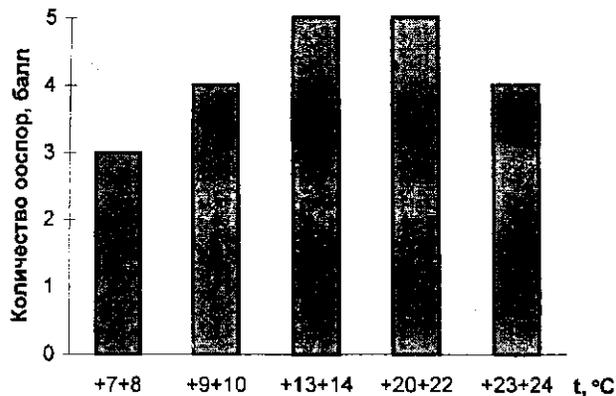


Рис.3. Влияние температуры на формирование ооспор Ph.infestans

лен двумя типами совместимости A1 и A2. За период с 1989 по 1995 г. доля содержания A2 типа в популяции патогена находилась в пределах от 3,8 до 65,4%. Отмечено, что тип A2 встречается преимущественно на интродуцированных сортах картофеля. Нами идентифицирован также самофертильный тип спаривания A1A2.

2. Установлено, что тип совместимости A2 является более конкурентоспособным. При инфицировании растений картофеля A2, в сравнении с типом A1, имеет в 2 раза короче инкубационный период и в 1,5 раза большую скорость распространения мицелия в тканях растения-хозяина.

3. Формирование ооспор гриба Ph.infestans происходит в температурном интервале от +7+8°C до +23+24°C. Оптимальной температурой, при которой происходит наиболее интенсивное образование ооспор, является +13+14°C—+20+22°C.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Авдей О.В. Тез. докл. научно-произв. конфер., посвящ. 25-летию БелНИИЗР. – Минск, 1996. – часть II. – С.52.
2. Воробьева Ю.В., Башаева Е.Г. и др. // Вестник с.-х. науки Казахстана. – 1992. – № 4. – С.40–43.
3. Воробьева Ю.В., Гриднев В.В. и др. // Микология и фитопатология. – 1991. – Т.25, вып. 1. – С.62–67.
4. Воробьева Ю.В., Гриднев В.В. // Микология и фитопатология. – 1975. – Т.9., вып. 2. – С.94–98.
5. Дмитрієва К.П. Коваль Н.Д. // Картоплярство. – 1992. – Вып.23. – С.77–80.
6. Дьяков Ю.Т. // Научн. труды ВАСХНИЛ. – 1977. – С.59–69.
7. Іванюк У.Р., Канстанціновіч А.А. // Весці ААН Беларусі. Сер. с.-г. навук. – 1992. – № 1. – С.87–91.
8. Изучение природных популяций возбудителя фитофтороза на картофеле и томатах: Методические указания. – М., 1990. – 31 с.
9. Goodwin S.B., Cohen B.A. // Phytopathology. – 1994. – Vol.84. – № 6. – P.553–557.
10. Ko W.H. // Phytopathology. – 1994. – Vol.84. – № 10. – P.1224–1227.
11. Pittis I.E., Shattock R.C. // Plant Pathology. – 1994. – Vol. 43. – № 2. – P.387–396.