

II. ТАММ

О ПУТЯХ ИНФЕКЦИИ СЕЯНЦЕВ КАРТОФЕЛЯ МОЗАИЧНЫМИ ВИРУСАМИ

Несмотря на указания ряда авторов (Quanjer, 1919; Murphy, McKay, 1924, 1925; Elze, 1931; Reddick, 1936; Sprau, 1950) о передаче мозаичных вирусов семенами картофеля, большинство селекционеров объясняют болезненные явления (мозанка, курчавость, закручивание листьев и т. п.), встречающиеся на гибридных сеянцах первого года, эколого-генетическим вырождением, не связанным с вирусной инфекцией. Эта концепция в той или иной мере получила отражение в ряде справочников и сводных трудов (напр., Bawden, 1950; Kohler, Klinkowski, 1954; Schick, Klinkowski, 1962).

Однако исследования, проведенные в последние годы, показали несомненное наличие в вырожденных сеянцах так называемого вируса М (обозначается также как вирус К) и некоторых других мозаичных вирусов, не описанных ранее (Нурмисте, 1958, 1960а). Следует также иметь в виду, что заболевания вирусного происхождения могут иметь место и в тех случаях, когда обычными методами не удастся изолировать инфекционное начало из больных сеянцев (Нурмисте, 1960б).

В настоящее время имеется достаточно данных, указывающих на непосредственную связь заболевания (вырождения) исходного селекционного материала с мозаичными вирусами (Нурмисте, 1962, 1963). При этом следует учитывать возможность существования этих болезнетворных начал и в скрытом виде, т. е. на внешне здоровых сеянцах. На основании опыта картофелеводства различных стран можно предположить, что реакция на мозаичные вирусы в значительной мере зависит от сорта, т. е. данный вирус проявляется в виде того или иного заболевания или же инфекция остается скрытой. Популяция сеянцев, с которой ведется работа, представляет собой смесь различных генотипов, реакция которых по отношению к вирусной инфекции может варьировать. Для селекционера латентность вирусной инфекции представляет собой крайне нежелательное явление. С целью выявления скрытой инфекции на сеянцах и установления ее значения были проведены опыты, результаты которых изложены в данной статье.

Исследование проводилось на Йыгеваской селекционной станции в 1960 году. Объектом изучения служили сеянцы первого года (всего 18 960 растений), выращенные станцией. Сеянцы относились к 32-м комбинациям скрещивания. Учитывались лишь те комбинации, в которых имелось более 100 сеянцев.

Из каждой комбинации скрещивания проанализировали серологическим методом 10% растений. Это позволило провести работу в сравнительно короткий срок (со 2 по 15 августа) и дало возможность проследить за качеством работы.

К моменту начала анализов большинство подопытных растений находилось в фазе бутонизации, а к концу серологического обследования 60% растений было в полном цветении. Во время проведения анализов в каждой комбинации скрещивания был определен процент растений, имеющих внешние признаки заболевания (вырождения). В одной комбинации скрещивания ('Приекульский ранний' × 'Уртика') все растения были хилыми и определить число растений с признаками заболевания было невозможно.

Образцы для анализа — 2—3 листочка с листьев среднего яруса подопытного растения — брались от каждой комбинации скрещивания согласно порядку, применяемому при выборе растений во время апробации.

Для анализа применялись следующие антисыворотки:

1. Моновалентная сыворотка к X-вирусу («X»), изготовленная Лабораторией иммунитета ВИЗР в 1959 году. Антигеном служил сок сеянца Йыгеваской селекционной станции ('Камераз' × 'Агрие' V [1952]), содержащий вирулентную форму этого вируса.

2. Сыворотка к вирусу S, изготовленная той же лабораторией в 1960 году. Антиген — сок сорта йыгеваской селекции 1651/51, содержащий данный вирус в высокой концентрации. Поскольку более поздняя проверка антигена показала наличие в нем кроме S-вируса еще слабой формы M-вируса, то антисыворотку следует считать бивалентной («SM»).

3. Моновалентная сыворотка к S-вирусу («S»), полученная из Голландии (Лиссе).

При помощи указанных антисывороток оказалось возможным определить инфекции, в которых участвовали: а) вирус X в отдельности, б) вирус (или вирусы) из группы SM, в) вирус X совместно с вирусом (или вирусами) группы SM, г) вирус X совместно с вирусом M, д) только вирус M. Последние две инфекции можно было установить при одновременном применении всех имевшихся антисывороток («X», «SM» и «S»). Установить инфекции, вызванные только вирусом S, использованный набор антисывороток не позволил.

Данные серологического анализа и данные о наличии растений с внешними признаками болезни (вырождения) приведены в табл. 1, где они расположены в порядке повышения степени зараженности комбинаций скрещиваний. В отдельную группу (II) выделены те комбинации, в которых применялись все три антисыворотки (т. е. были установлены также инфекции M и X + M). Учитывая те сообщения, согласно которым большинство вырожденных сеянцев содержит вирусы (Нурмисте, 1958, 1963), можно полагать, что степень зараженности сеянцев в действительности была выше, чем показывают данные серологического анализа.

Данные табл. 1 показывают, что средняя степень зараженности сеянцев 1960 года на Йыгеваской селекционной станции была неожиданно высока — 19%, колеблясь по комбинациям скрещивания от 5,5 до 60%. При этом следует отметить, что прямой связи между степенью общей зараженности и количеством растений с явными признаками заболевания, по-видимому, нет. В большинстве случаев высокий процент серологически определяемых инфекций соответствует незначительному проценту вырожденных растений. В качестве примера можно привести комбинации скрещивания 'Вирулане' × 'Агрие' и 386/48 × 'Приекульский ранний'. В первом случае серологический анализ установил 29,9% зараженных растений, а внешне вырожденных всего лишь 1,8%, во втором случае соответственно — 35,6 и 2,0%. Исключением является ком-

Наличие явно выродившихся и скрытозараженных семян картофеля на Йгеваской селекционной станции в 1960 г.

Группа	Комбинация скрещивания	Число семян	Внешне выродившиеся растения		Зараженность по серологическому анализу				Всего зараженных растений	% зараженности
			Число	%	Количество проанализированных растений	Из них вирусом Х	Из них смешанная инфекция	вирусом М		
I	1. 'Остботе' × 'Агрие'	1285	49	3,8	128	1	6	7	5,5	
	2. 'Агрие' × 'Чероукки'	738	27	3,7	72	3	1	4	5,5	
	3. 'Аккерзеген' × 'Приекульский ранний'	543	19	3,5	53	—	4	4	7,5	
	4. 'Северная роза' × 'Чероукки'	504	62	12,3	50	—	4	4	8,0	
	5. 382-48 × 'Агрие'	741	14	1,9	75	—	6	6	8,0	
	6. 'Фрюндель' × 'Агрие'	1368	57	4,1	137	2	12	14	10,2	
	7. 'Ранняя роза' × 'Агрие'	681	8	1,2	65	1	6	7	10,7	
	8. 'Форан' × 'Агрие'	549	27	4,8	54	4	2	6	11,0	
	9. 'Форан' × 'Приекульский ранний'	361	17	6,0	32	—	4	4	12,5	
	10. 'Тальвик' × 'Агрие'	377	18	4,8	38	—	5	5	13,1	
	11. 1651-51 × 'Агрие'	1119	24	2,1	106	4	15	19	17,9	
	12. 'Приекульский ранний' × 'Чероукки'	513	30	5,8	51	2	8	10	19,6	
	13. 'Остботе' × 'Приекульский ранний'	362	17	4,7	36	—	—	8	22,2	
	14. 286-48 × 'Агрие'	650	13	2,0	66	—	16	16	24,2	
	15. 'Ранняя роза' × 620-51	362	6	1,7	33	2	7	9	26,9	
	16. 'Ранняя роза' × 'Приекульский ранний'	1203	48	4,0	118	3	29	32	27,0	
	17. 'Вирулане' × 'Агрие'	390	7	1,8	37	6	5	11	29,9	
	18. 527-47 × 'Приекульский ранний'	655	40	6,1	63	6	13	19	30,1	
	19. 'Приекульский ранний' × М.40663/21	275	7	2,5	23	3	4	7	30,4	
	20. 'Фрюндель' × 'Приекульский ранний'	425	13	3,0	41	1	14	15	36,5	
	21. 'Приекульский ранний' × 'Олев'	475	13	2,7	46	5	13	18	39,1	
	Всего 1—21	13 531	506	3,7	1324	51	174	225	17,0	
II	22. 'Мира' × 'Агрие'	675	15	2,2	62	—	—	9	14,5	
	23. 'Приекульский ранний' × 'Агрие'	385	3	0,7	31	—	2	5	16,1	
	24. 'Вирулане' × 'Приекульский ранний'	377	22	5,8	33	—	3	6	18,1	
	25. 'Чероукки' × 'Приекульский ранний'	691	40	5,7	57	—	8	11	19,3	
	26. 'Миттельфрое' × 'Агрие'	496	11	2,2	50	—	—	10	20,0	
	27. 'Агрие' × М.40663/21	329	0	—	25	—	1	5	20,0	
	28. 1952-47 × 620-51	380	38	10,0	38	—	—	10	26,3	
	29. 'Агрие' × 'Уртика'	490	8	1,6	33	—	2	9	26,3	
	30. 386-48 × 'Приекульский ранний'	933	19	2,0	59	—	9	21	35,6	
	31. 'Приекульский ранний' × 'Уртика'	413	См. в тексте	—	24	—	2	11	49,1	
	32. 'Олев' × 'Приекульский ранний'	259	10	3,9	20	2	5	12	60,0	
	Всего 22—32	5430	166	3,3	432	2	32	109	25,2	

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

19,0

бинация скрещивания 'Северная роза' × 'Чероуки', где соотношение оказалось противоположным: при 12,3% внешне больных растений серологически зараженными оказались лишь 8,0%. Таким образом, было бы ошибочно по количеству вырожденных растений судить об общей зараженности данной комбинации скрещивания. В зависимости от «средней реакционной способности» семян данного происхождения (комбинации скрещивания), внешне больные растения отражают большую или меньшую часть общего количества зараженных растений. В тех редких случаях, когда вырожденных растений больше, чем показывает серологический анализ, можно предположить, что данными антисыворотками удалось определить не все инфекции.

При столь высокой степени общей зараженности (19%) и значительном количестве вырожденных растений (3,6%) естественно возникает вопрос: каково происхождение инфекции? Практический опыт картофелеводства Эстонии не знает случаев подобного распространения вирусов в течение одного вегетационного периода даже на наиболее восприимчивых сортах и при наиболее благоприятных условиях распространения болезней. Невозможно возникает предположение, что зараженность семян каким-то образом связана с родительскими формами, взятыми для скрещивания. Это подтверждается данными табл. 1, в особенности на примере сортов 'Агрие' и 'Приекульский ранний' как основных компонентов скрещивания в 1959 году. Поскольку эти раннеспелые сорта использовались при скрещиваниях в одинаковой мере (каждый применялся в 15 комбинациях) в качестве как отцовского, так и материнского компонентов, то оправдано их сравнение и на основании зараженности потомств. Исходя из того, что сорт 'Приекульский ранний' доминирует в конце обеих групп таблицы, а сорт 'Агрие' — в начале, можно считать достоверной более высокую зараженность потомства 'Приекульского раннего'. Особенно наглядно различие этих компонентов проявляется при сопоставлении аналогичных скрещиваний (табл. 2).

Таблица 2

Сравнение компонентов скрещивания 'Приекульского раннего' и 'Агрие' по зараженности генеративных потомств

Сравниваемые сорта	Процент зараженности семян, полученных при скрещиваниях				
		'Чероуки' ♂	4066/21 ♂	'Уртика' ♂	
'Агрие' ♀	5,5	20,0	26,9		
'Приекульский ранний' ♀	19,6	30,4	49,6		
	'Остботе' ♀	'Фрюндель' ♀	'Ранняя роза' ♀	'Форан' ♀	'Вирулане' ♀
'Агрие' ♂	5,5	10,2	10,7	11,0	29,9
'Приекульский ранний' ♂	22,2	36,5	27,0	12,5	18,1

Как видно из таблицы, только в одном случае (при скрещивании с сортом 'Вирулане') семена от комбинации с участием 'Агрие' имели

более высокую зараженность. Во всех остальных случаях сеянцы 'Прикульского раннего' показывают более высокую степень зараженности независимо от того, применялись ли сравниваемые два сорта в качестве отцовского или материнского компонентов.

Так как зараженность сеянцев очевидно зависит от сортов, применяемых для скрещиваний, то неизбежно предположение о том, что мозаичные вирусы передаются от родительских компонентов генеративному потомству в большей мере, чем это предполагалось до сих пор. Вероятно, подобная передача в равной мере зависит как от яйцеклетки, так и от пыльцы. Об этом же свидетельствуют, кроме данных табл. 2, показатели степени зараженности сеянцев реципрокных комбинаций скрещивания — 'Прикульский ранний' × 'Олев' и 'Олев' × 'Прикульский ранний', которые в обоих случаях оказались особенно высокими: 40 и 60%. То же самое относится к реципрокным скрещиваниям 'Прикульский ранний' × 'Чероуки' и 'Чероуки' × 'Прикульский ранний', у которых степени зараженности оказались практически одинаковыми — 19 и 20%. При этом существенно, что оба компонента скрещивания — 'Прикульский ранний' и 'Агрие' — относятся к сортам, которые, по нашим данным, почти всегда скрыто заражены тем или другим мозаичным вирусом. Маловероятно, чтобы селекционеру случайно удалось применить для скрещиваний незараженные особи этих сортов.

Что касается «видового» состава вирусов, заражающих сеянцы, то более точную картину этого дает лишь та часть анализов, в которой были использованы все три антисыворотки (II группа). Ввиду того, что эти опыты составляют почти $\frac{1}{3}$ общего числа анализов, полученные данные можно считать в значительной мере действительными и в отношении всего генеративного потомства картофеля. Заслуживает внимания тот факт, что чаще всего представлен вирус М. В пределах II группы это начало в отдельности составляет 68% всех инфекций, значительно превышая, таким образом, частоту инфекции Х-вируса. Однако учитывая то обстоятельство, что бивалентная антисыворотка «SM», по всей вероятности, не «уловила» всех форм М-вируса, можно предположить, что в действительности этот вирус распространен более широко, чем свидетельствуют об этом данные анализов. Высокую степень зараженности сеянцев М-вирусом трудно объяснить случайными инфекциями через почву или сорную растительность. По имеющимся данным, путем контактной инфекции мог бы распространяться, главным образом, вирус Х в то время, как некоторые формы вируса М передаются с трудом даже при прямом контакте растений или при втирании сока (Rozendaal, van Slogteren, 1958). Невозможно объяснить широкое распространение М-вируса и переносом его тлями, так как в условиях Эстонии в первой половине вегетации сеянцев тли практически отсутствуют. Против возможности столь большого числа случайных инфекций извне говорит и то, что М-вирус часто является сокомпонентом смешанных инфекций, причем последние имеют значительный удельный вес на сеянцах. Так, маловероятно, чтобы в комбинации скрещивания 'Чероуки' × 'Прикульский ранний' (степень зараженности 19%) 8 смешанных инфекций из 11 представляли собой случайное явление. Еще меньше оснований полагать, что у сеянцев комбинации скрещивания 'Фрюндель' × 'Агрие' (степень зараженности 10%) при 14 общих инфекциях 12 смешанных инфекций были случайно занесены из почвы или с других растений (см. табл. 1, гр. 11).

Поскольку в данном примере случайное происхождение смешанных инфекций маловероятно, то предположение о том, что вирусы сеянцев происходят от родительских растений, становится еще более правдо-

подобным. Если дальнейшие исследования подтвердят эту точку зрения, то возникнет необходимость пересмотреть многие положения, на основе которых в настоящее время проводится селекция картофеля на устойчивость к вирусам.

Выводы

1. На сеянцах картофеля Йыгеваской селекционной станции уже в первый год установлен довольно высокий процент внешне вырожденных растений. Кроме того, посредством серологического анализа обнаружено широкое распространение (около 19% общего числа сеянцев) скрытой инфекции мозаичных вирусов.

2. Основным мозаичным вирусом, находящимся в скрытом виде в сеянцах картофеля, является вирус М. В значительно меньшей степени распространен вирус Х.

3. Степень зараженности сеянцев, «видовой» состав вирусов и высокий процент смешанных инфекций дают основание полагать, что инфекция передается сеянцам от компонентов скрещивания через семена.

4. Степень зараженности сеянцев зависит от комбинации скрещивания и варьирует в широких пределах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Нурмисте Б. Х., 1958. Оценка методов борьбы с вырождением картофеля. М.
2. Нурмисте Б. Х., 1960а. Некоторые данные о новом вирусе, изолированном из вырожденных сеянцев картофеля. Тр. Ин-та эксперим. биологии, I, 9—49. Таллин.
3. Нурмисте Б. Х., 1960б. О некоторых так называемых эколого-генетических формах вырождения сеянцев картофеля. Тр. Ин-та эксперим. биологии, I, 50—68. Таллин.
4. Нурмисте Б. Х., 1962. Новые данные о природе мозаичных вирусов и вытекающие из них направления борьбы с вырождением картофеля. Сб. докладов научн. конференции по защите растений. Таллин, 1960, 139—147.
5. Нурмисте Б. Х., 1963. Мозаичные вирусы в свете новых результатов исследований. Тр. Ин-та эксперим. биологии, II, 77—107. Таллин.
6. Bawden F. C., 1950. Plant Viruses and Virus Diseases. Dawson.
7. Elze D. L., 1931. Die Übertragbarkeit mit dem Samen von Aukuba Mosaik sowie Blattroll (Phloemnekrose) der Kartoffel. Phytopathol. Z., 449—460.
8. Kohler E., Klinowski M., 1954. Viruskrankheiten. Berlin—Hamburg.
9. Murphy P. A., McKay R., 1924. Investigations of the leafroll and mosaic disease of the potato. J. Dept Agric. Techn. Instr. Ireland, 23, 344—364.
10. Murphy D. A., McKay R., 1925. Investigations of the leafroll and mosaic disease of the potato. J. Dept Agric. Techn. Instr. Ireland, 25, 18.
11. Quanjer H. M., Dorst J. C., Dijt M., v. d. Haar A. W., 1919. De mozaiekziekte vande solanaccen hare verwantschap met de phloemnekrose en hare beteekenis voor de aardappelcultuur. Meded. Landb. Hoogeschn., 17, 74.
12. Reddick D., 1936. Seed transmission of potato virus diseases. Amer. Potato J., 12, 118 (Butler-Jones: Plant Pathology, 1949).
13. Rozendaal A., van Slogteren D. H. M., 1958. A potato virus identified with potato virus M and its relationship with potato virus S. Proc. of the third conference on potato virus diseases, 20—36. Wageningen.
14. Schick R., Klinkowski M., 1962. Die Kartoffel. (Ein Handbuch, II Bd.) Berlin.
15. Sprau F., 1951. Zur Frage der Übertragung des Y-Virus der Kartoffel durch Samen. Pflanzenschutz, 3.

P. TAMM

KARTULISEEMIKUTE NAKATUMISEST MOSAIIGIVIIRUSTEGA

Resüme

ENSV TA Eksperimentaalbioloogia Instituudi seroloogilise uurimistööst Jõgeva Sordiaretusjaamas selgus, et kartuli sordiaretuses kasutataval lähtematerjalil — seemikutel — on laialdaselt levinud mosaiigiviiruste peiteline infektsioon. 1960. aastal oli seemikute keskmine tabatus 19%. Kõige sagedamini esines M-viirust; X-viirust ja teisi täheldati vähem. Suhteliselt rohkesti registreeriti mitmesuguseid segainfektsioone. Seemikute tabatus kõnesolevast viiruseliigist sõltus ristluskomponentidest ja kõikus 5,5–60% vahel.

Peamiste ristluskomponentide — sortide 'Priekuli varajane' ja 'Agrie' järglaskondade võrdlus mosaiigiviirustest tabandumise alusel lubab järeldada, et viiruste laialdasel levikus pole määravaks juhuslik infektsioon, vaid ristluskomponent. Retsiprooksetest ristlustest saadud seemikute võrdlemine tabandumise järgi viitab asjaolule, et ristlusvanema toime võib avalduda sellest sõltumata, kas teda kasutatakse isas- või emas-komponendina.

Uurimistulemused näitavad, et kartuli sordiaretuses juurdunud seisukoht, mille järgi mosaiigiviiruste ülekandumine kartuliseemnega (botaanilises mõistes) ei oma praktilist tähtsust, pole põhjendatud.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetusse
8. VI 1964

P. TAMM

A CONTRIBUTION TO THE MODE OF TRANSFER OF MOSAIC VIRUS
INFECTION TO POTATO SEEDLINGS

Summary

The serological investigations carried out by the author at the Jõgeva Plant Cultivating Station have shown that the initial cultivating material of potato, i.e. the potato seedlings are strongly affected by latent infection of mosaic viruses. In 1960, the average of 19 per cent of all seedlings examined proved to be affected with virus infection, the most widely distributed virus being the M-virus. The X-virus and other related virus types were rarer, but a relatively great part of contamination fell to the share of mixed infections. The degree of contamination of seedlings with viruses depended on the selection of crossing components and varied between 5.5 and 60 per cent of a given hybrid population.

Comparing the different progenies of the main crossing components by virtue of their susceptibility to virus affection, viz. the progenies of the varieties 'Priekule Early' and 'Agrie', it may be suggested that the wide distribution of viruses is not due to the casual infections but that the degree of contamination of seedlings is mainly determined by the crossing components involved. The comparison of seedlings obtained from reciprocal crossings indicates that the influence of a crossing parent may be revealed whether the latter is used as paternal or maternal component.

In total, the results of the investigation demonstrate the unfoundedness of the view almost universally recognized by potato breeders according to which the transfer of mosaic viruses by way of potato seed (in the botanical sense) is of no practical importance.

Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,
Institute of Experimental Biology

Received
June 8th, 1964