

БАШКИРСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА ФГБНУ УФИЦ РАН

*На правах рукописи*

**МАРДАНШИН ИЛЬДАР САЛИМЬЯНОВИЧ**

**СЕЛЕКЦИЯ КАРТОФЕЛЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К  
КОЛОРАДСКОМУ ЖУКУ И МЕТОДЫ УСКОРЕННОГО  
РАЗМНОЖЕНИЯ ОРИГИНАЛЬНОГО СЕМЕННОГО  
МАТЕРИАЛА В УСЛОВИЯХ ПРЕДУРАЛЬСКОЙ  
ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ**

06.01.05 – селекция и семеноводство  
сельскохозяйственных растений

Диссертация на соискание ученой степени  
доктора сельскохозяйственных наук

Научный консультант:  
доктор сельскохозяйственных наук, профессор  
Симаков Евгений Алексеевич

Уфа-2020

## СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СЕЛЕКЦИИ КАРТОФЕЛЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К КОЛОРАДСКОМУ ЖУКУ (ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ)	13
1.1. Особенности биологии, жизненного цикла развития и питания колорадского жука. Характеристика популяции вредителя в условиях Республики Башкортостан	13
1.2. Природа устойчивости картофеля к колорадскому жуку	21
1.3. Селекция сортов картофеля, устойчивых к колорадскому жуку	28
1.3.1. Использование защитного барьера на основе реакции сверхчувствительности в селекционной практике картофеля	39
1.3.2. Перспектива использования реакции сверхчувствительности листьев растений на кладки насекомых в селекционной практике создания устойчивых к насекомым генотипов	43
1.4. Современные технологии ускоренного размножения оригинального семенного картофеля	46
<u>Экспериментальная часть</u>	
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ	52
2.1. Характеристика исходного материала	52
2.2. Методика проведения полевых исследований	58
2.3. Методика проведения лабораторных исследований	65
2.4. Условия проведения исследований	67
ГЛАВА 3. ЭФФЕКТИВНОСТЬ КОНТРОЛЯ ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА ИНСЕКТИЦИДАМИ	73
3.1. Оценка вредоносности колорадского жука на различных сортах картофеля	73
3.2. Эффективность химических средств защиты картофеля для контроля численности колорадского жука	80
3.3. Развитие резистентности колорадского жука к инсектицидам	87
ГЛАВА 4. ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ ИНГИБИТОРНОГО БАРЬЕРА КАРТОФЕЛЯ В ОТНОШЕНИИ ГИДРОЛАЗ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА ПРИ ФОРМИРОВАНИИ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К НАСЕКОМОМУ	98
ГЛАВА 5. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ОБОСНОВАНИЕ ЗАВИСИМОСТИ ПОВРЕЖДАЕМОСТИ БОТВЫ КАРТОФЕЛЯ КОЛОРАДСКИМ ЖУКОМ ОТ СТЕПЕНИ РАЗВИТИЯ СВЕРХЧУВСТВИТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИИ НА КЛАДКИ ЯИЦ ВРЕДИТЕЛЯ	111
ГЛАВА 6. РЕЗУЛЬТАТИВНОСТЬ СЕЛЕКЦИИ КАРТОФЕЛЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К КОЛОРАДСКОМУ ЖУКУ НА ОСНОВЕ	119

ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО ПРИЗНАКА СВЧ - РЕАКЦИИ НА КЛАДКИ ЯИЦ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА.	
6.1. Результаты селекционного отбора в гибридных популяциях	119
6.2. Механизм развития СВЧ-реакции листовой пластинки картофеля на кладки яиц колорадского жука	154
6.3. Фенотипическое разнообразие проявления СВЧ - реакции листьев растений на кладки колорадского жука в гибридном потомстве картофеля	161
6.4. Воспроизводимость СВЧ - реакции листьев растений на кладки яиц колорадского жука в полевых условиях при использовании смывов с яиц насекомого	169
6.5. Методика отбора гибридов по признаку СВЧ-реакции на кладки колорадского жука	173
ГЛАВА 7. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ ТЕХНОЛОГИИ УСКОРЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НОВЫХ СОРТОВ В УСЛОВИЯХ ГИДРОПОННОЙ КУЛЬТУРЫ И ВЫРАЩИВАНИЯ ОРИГИНАЛЬНОГО СЕМЕННОГО МАТЕРИАЛА КАРТОФЕЛЯ	175
7.1. Особенности технологии получения мини-клубней в условиях гидропонной культуры	175
7.2. Сравнительная оценка различных схем посадки оздоровленных мини-клубней картофеля	189
7.3. Влияние обработки оздоровленных мини-клубней биопрепаратами из эндофитных бактерий на сохранность клубней первого полевого поколения в период хранения	192
ГЛАВА 8. ЭКОНОМИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПРОИЗВОДСТВА СОРТА КАРТОФЕЛЯ УСТОЙЧИВОГО К КОЛОРАДСКОМУ ЖУКУ	194
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	197
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ СЕЛЕКЦИИ И ПРОИЗВОДСТВУ	202
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	204
ПРИЛОЖЕНИЯ	242

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность проблемы.** Картофель является одной из важных продовольственных культур в мире. По объему производства занимает 4-е место после таких культур как кукуруза, рис и пшеница. Основные объемы производства картофеля по данным на 2019 год сосредоточены в Китае – 91,9, Индии – 50,2, Российской Федерации – 22,3, Украине – 20,3, и в США – 19,2 млн. тонн (<http://faostat.fao.org>).

Анализ данных Федеральной службы государственной статистики РФ свидетельствует о том, что производство картофеля в стране имеет тенденцию к сокращению и сильно колеблется по годам (<http://www.gks.ru/>). Одной из основных причин является ухудшение фитосанитарной обстановки на полях картофеля из-за использования семенного материала массовых репродукций и возрастание вредоносности большинства патогенов (Иванюк, Банадысев, 2002; Анисимов, 2009; Сухорученко и др., 2011; Замалиева, 2012; Москвин, 2013). В частности, отмечается увеличение распространенности и биоразнообразия фитопатогенных вирусов, вызывающих тяжелые формы мозаичных заболеваний на картофеле (Овес, Зейрук, 2008; Прищепенко, Замалиева, 2013; Шляхов, 2014), фитофтороза (Спиглазова, 2004; Иванюк 2009; Филипов 2012; Лазарев, 2014), патоконкомплекса грибов с *Fusarium* и *Alternaria* (Смирнов и др., 2015), бактериозов (Жукова, Серeda, 2014; Лазарев, 2012; Игнатов, 2014).

Однако серьезной проблемой для картофелеводства страны по-прежнему остаётся колорадский картофельный жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say) (Вилкова и др., 2001; Фасулати, Вилкова, 2000; Москвин, 2013). Данный вредитель быстро приспосабливается к широко применяемым инсектицидам (Коваленков и др., 2000, Рославцева, 2009), а потери урожая могут достигать от 10 до 55% (Иванюк, Журомский 2007; Чуликова, 2013). Широкое распространение этого насекомого-вредителя при возделывании картофеля предусматривает обязательное применение инсектицидов, которое вызывает загрязнение окружающей среды и критически снижает уровень

биологической безопасности конечного продукта (Долженко, Буркова, 2007; Долженко, 2009; Куликова, Ефремова, 2014).

При наличии высокого уровня резистентности колорадского жука к большинству инсектицидов, создание высокоустойчивых сортов, способных обеспечивать урожай клубней хорошего качества при минимальном уровне химической защиты является фактически единственным экономически целесообразным способом стабилизации картофельных агроценозов.

**Степень разработанности темы исследований.** Традиционные методы селекции картофеля по выведению сортов относительно устойчивых к колорадскому жуку предусматривают использование в скрещиваниях диких видов картофеля *S. demissum*, *S. chacoense*, *S. commersonii* и др. При этом устойчивость селекционных гибридов картофеля в данных комбинациях обуславливается главным образом наличием в листьях гликоалколоидов. На этой основе созданы сорта картофеля, характеризующиеся относительной устойчивостью на уровне 6-8 баллов – Зарево, Пересвет, Брянский надежный, Никулинский и ряд других. Однако данный тип устойчивости со временем преодолевается вредителем. Наряду с этим имеется также очень большой объем научных исследований по генетической трансформации культуры с целью придания растениям устойчивости к фитофагу. Наиболее перспективным направлением в этом плане является встраивание в геном картофеля генно-инженерных конструкций синтезирующих ингибиторы различных гидролаз колорадского жука, которые нарушают переваривание растительного субстрата насекомым. К сожалению, успехи на этом направлении более чем скромные и метод контроля численности фитофага с использованием инсектицидов является необходимым. В этой связи весьма актуальным является более глубокое изучение барьеров устойчивости картофеля к колорадскому жуку, поиск новых источников устойчивости растений к фитофагу и методики их использования. Особую актуальность при этом приобретает совершенствование методов отбора исходного материала по малоизученным факторам устойчивости. Для ускорения

селекционного процесса большое значение имеет использование приёмов, повышающих эффективность отбора на ранних этапах изучения селекционного материала и оптимизация комплекса хозяйственно-ценных признаков в генотипе. Совершенствование технологии воспроизводства оригинального семенного материала вновь создаваемых сортов с использованием современных методов биотехнологии и поддержание их высокого качества в процессе полевого выращивания так же является важным фактором быстрого внедрения вновь создаваемых сортов.

**Цель и задачи исследований.** Целью настоящих исследований является совершенствование методов создания исходного материала в селекции картофеля на устойчивость к колорадскому жуку и эффективного размножения новых сортов в конкретных почвенно-климатических условиях Предуральской лесостепной зоны.

**Задачи исследований:**

- изучить эффективность химических средств контроля численности популяции колорадского жука, установить уровень резистентности вредителя к инсектицидам;
- изучить связь фенотипического признака сверхчувствительной (СВЧ) реакции листовой пластинки на размещение кладки колорадского жука с устойчивостью растений картофеля к насекомому-вредителю;
- установить влияние СВЧ-реакции листовой пластинки на размещение кладки колорадского жука, реализацию репродуктивного потенциала вредителя и снижение урожайности растений картофеля от жизнедеятельности фитофага;
- выявить характер наследования СВЧ-реакции листовой пластинки на размещение кладки колорадского жука в гибридном и само опылённом потомстве картофеля;
- выяснить роль активности ингибиторов гидролаз в формировании устойчивости растений к повреждению вредителем для использования данного защитного барьера в селекции резистентных генотипов картофеля;

– выделить перспективные гибриды картофеля сочетающих высокий уровень относительной устойчивости к колорадскому жуку с комплексом хозяйственно-ценных признаков, и создать на этой основе новые сорта картофеля;

– усовершенствовать технологию ускоренного размножения оздоровленного материала новых сортов в условиях гидропонной культуры и выращивания оригинального семенного картофеля в полевых питомниках.

**Научная новизна исследований.** Впервые на примере популяции колорадского жука в Предуральской лесостепной зоне выявлены уровни резистентности вредителя к основным классам инсектицидов и установлено, что сформировавшаяся в локальных популяциях множественная резистентность колорадского жука к инсектицидам сохраняется в течение всего срока наблюдений.

Показана роль активности ингибиторов гидролаз в формировании устойчивости растений картофеля к повреждению вредителем. Даны предложения для использования данного признака устойчивости при селекционном отборе.

Впервые в условиях Предуральской лесостепной зоны на большой выборке сортового и гибридного материала картофеля установлена тесная корреляционная зависимость наличия фенотипического признака СВЧ-реакции листовой пластинки на размещение кладки колорадского жука с устойчивостью генотипов картофеля к колорадскому жуку.

Установлено, что СВЧ-реакция листовой пластинки на размещение кладки вредителя повышает эмбриональную и постэмбриональную смертность его личинок и снижает потери урожайности растений картофеля от жизнедеятельности фитофага.

Впервые изучено наследование признака СВЧ-реакции листовой пластинки на размещение кладки колорадского жука в первом клубневом поколении от самоопыления и гибридном потомстве картофеля. Впервые показана возможность экспресс-оценки наличия признака СВЧ-реакции

листовой пластинки на кладку яиц колорадского жука в гибридной популяции в питомнике сеянцев и индивидуальной оценки гибридов в питомнике 2-го года.

Обосновано усовершенствование технологии ускоренного размножения оздоровленного материала новых сортов в условиях гидропонной культуры и выращивания оригинального семенного картофеля в полевых питомниках.

**Теоретическая и практическая значимость результатов исследований и их реализации.** Установлена закономерность повышения уровня резистентности в локальных популяциях колорадского жука к различным классам инсектицидов. Приобретенная резистентность насекомых к инсектицидам значимо присутствует в популяции в течение всего периода наблюдений. Экспериментально обоснована критическая необходимость ежегодного контроля численности колорадского жука на посадках картофеля в условиях Предуральской лесостепной зоны.

Показана эффективность различных классов ингибиторов активности гидролаз в формировании устойчивости растений картофеля к колорадскому жуку и определена возможность использования данного признака устойчивости как фактора резистентности генотипов.

Для отбора гибридов с относительной устойчивостью к колорадскому жуку предложено использование принципиально нового фактора защитного барьера растений, основанного на СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки насекомого-вредителя. На этой основе разработан метод оценки и отбора в полевых условиях устойчивых к колорадскому жуку гибридов картофеля, позволяющий выделять генотипы, сочетающие комплекс хозяйственно-ценных признаков с устойчивостью к вредителю на ранних этапах селекционного процесса. На способ получен патент. Выведены новые столовые сорта картофеля Башкирский, Бурновский, Солдатик. Изданы две методические рекомендации по современной технологии возделывания картофеля в Республике Башкортостан.



**Методология и методы исследований.** Исследования выполнены в лаборатории селекции и семеноводства картофеля Башкирского НИИ сельского хозяйства в период 1993-2019 гг. Работа выполнена в рамках Научно-технических программ: в 1996-2000 гг. – «Создать, провести комплексную оценку и передать на государственное испытание высокоурожайные сорта картофеля, различных групп спелости с высокими потребительскими качествами» (№ Гос. регистрации 01.960.006047); в 2001-2005 гг. – «Создать высокоурожайные сорта картофеля различных групп спелости с высокими потребительскими качествами, устойчивых к болезням и неблагоприятным факторам среды» (№ Гос. регистрации 01.200.120287); в 2006-2010 гг. – «Создать высокоурожайный сорт картофеля с высокими потребительскими качествами, устойчивый к болезням, вредителям и неблагоприятным факторам внешней среды» (№ Гос. регистрации 04.15.01.01); в 2011-2013 гг. «Создать новый сорт картофеля с урожайностью 400-420 ц/га, с содержанием сухого вещества 20-24%, с комплексной устойчивостью к особо опасным патогенам и колорадскому жуку, высокими потребительскими качествами и высокой адаптивностью к стрессовым климатическим условиям» (№ Гос. регистрации 01201251019). Исследования поддержаны грантами РФФИ № 17-44-020347-р\_а, 11-04-1886-а, 11-04-97022-р\_поволжье\_а и 12-04-01450-а.

Методологической основой для выполнения диссертационной работы служили труды отечественных и зарубежных ученых в области фитоиммунологии, биохимии, генетики и селекции растений. При решении поставленных задач использовались методы биохимической оценки растительного материала по целому ряду показателей, лабораторные и полевые исследования повреждаемости гибридного материала личинками и имаго колорадского жука, математическое моделирование процесса формирования устойчивости фитофага к инсектицидам.

Методологический подход, использованный при выполнении диссертации, включал следующие блоки: анализ мировых научных данных

для обоснования концепция исследований, лабораторно - полевые эксперименты для оценки теоретического положения и разработки новых методов отбора генотипов и их размножения, а также создание новых сортов картофеля и совершенствование технологии их эффективного размножения. В настоящей работе использованы аналитический, экспериментальный (полевые исследования и лабораторные опыты), статистический методы исследований.

### **Результаты внедрения результатов исследований в производство.**

Внедрение усовершенствованной технология ускоренного размножения оригинального семенного материала позволило развернуто семеноводство по новым сортам картофеля в объёме до 60-70 тонн элиты ежегодно. Показана экономическая эффективность возделывания новых устойчивых к колорадскому жуку сортов картофеля.

### **Основные научные положения, выносимые на защиту:**

1. Повышение уровня резистентности колорадского жука к инсектицидам и снижение их биологической эффективности препаратов.
2. Оценка эффективности различных классов ингибиторов активности гидролаз в формировании устойчивости растений к повреждению колорадским жуком и для их использования в селекции картофеля.
3. Взаимосвязь интенсивности СВЧ - реакции листовой пластины к кладкам насекомого с уровнем повреждения растений картофеля колорадским жуком и снижением их продуктивности.
4. Создание сортов картофеля, сочетающих комплекс хозяйственно-ценных признаков с устойчивостью к колорадскому жуку.
5. Обоснование способа отбора в полевых условиях устойчивых к колорадскому жуку гибридов картофеля по интенсивности СВЧ-реакции.
6. Совершенствование технологии ускоренного размножения оздоровленного материала в условиях гидропонной культуры и выращивания оригинального семенного картофеля в полевых питомниках.

**Апробация работы.** Результаты исследований представлены,

доложены и обсуждены на научно-практических конференциях "Научное обеспечение картофелеводства России: состояние, проблемы" (Москва, 2001), «Мировые генетические ресурсы картофеля и их использование в современных направлениях селекции» (Москва, 2012), Всероссийских конференциях с международным участием «Биотехнология – от науки к практике» (Уфа, 2014), «Актуальные проблемы картофелеводства: фундаментальные и прикладные аспекты» (Томск, 2018), VII Всероссийской конференции «Протеолитические ферменты: структура, функции, эволюция» (Петрозаводск, 2014), международной научно-практической конференции «Методы биотехнологии в селекции и семеноводстве картофеля» (Москва, 2014), международной научно-практической конференции, посвященной 85-летию ВНИИКХ «Картофелеводство: история развития и результаты научных исследований по культуре» (Москва, 2015), международной научно-практической конференции «Инновационные технологии в селекции и семеноводстве картофеля» (Москва, 2017), научно-практической конференции "Современное состояние и перспективы развития селекции и семеноводства картофеля" (Москва, 2018), V-международной научно-методологической конференции «Роль физиологии и биохимии в интродукции и селекции сельскохозяйственных растений» (Москва, 2019), IV Всероссийском съезде по защите растений с международным участием «Фитосанитарные технологии в обеспечении независимости и конкурентоспособности АПК России» (Санкт-Петербург, 2019).

**Личное участие диссертанта в получении научных результатов, изложенных в работе.** Диссертационное исследование выполнено лично автором: проведен ретроспективный анализ выбранной тематики, определено направление работы научного исследования, разработаны модели экспериментов, на основе полученных результатов разработана новая методика отбора устойчивых к насекомым генотипов, сформулированы выводы и предложения производству, полученные результаты апробированы на научных мероприятиях. Автор лично выполнил большую часть

лабораторных и полевых исследований, провел сбор экспериментальных данных, их анализ и статистическую обработку.

Данные главы 3 касающиеся биологии развития, вредоносности и резистентности колорадского жука получены совместно с д.б.н., проф. Беньковской Г.В. и к.б.н. Китаевым К.А. Данные главы 6 об особенностях проявления реакции сверхчувствительности листовых пластинок картофеля на кладки яиц колорадского жука получены совместно с к.б.н. Сорокань А.В. Материалы главы 4 о влиянии ингибиторного барьера картофеля на гидролазы колорадского жука, получены совместно с д.б.н., проф., Ибрагимовым Р.И., к.б.н. Цветковым В.О. и к.б.н. Шпирной И.А.

**Объем и структура диссертации.** Диссертационная работа изложена на 261 страницах машинописного текста, содержит 41 таблицу, иллюстрирована 33 рисунками; состоит из введения, 8 глав, выводов, рекомендаций для практической селекции и приложения. Список цитированной литературы включает 346 наименований, в том числе 100 на иностранных языках.

**Публикации результатов исследований.** Основные положения диссертации опубликованы в 72 научных работах, в том числе 16 работ – в научных журналах, рекомендованных перечнем ВАК РФ, 6 – в базе WoS и Scopus, получено 1 авторское свидетельство на сорт, 3 патента на изобретение, 1 заявка на патентование сорта, 2 методических рекомендаций (в соавторстве).

За постоянную помощь при проведении экспериментальных исследований и оформлении диссертационной работы автор выражает искреннюю благодарность доктору биологических наук, профессору Беньковской Г.В., кандидатам биологических наук Сорокань А.В., Китаеву К.А., Ласточкиной О.В., кандидатам сельскохозяйственных наук Пусенковой Л.И., Жаровой В.А., Склярской Н.П., а также коллективу Бирского научного подразделения Башкирского НИИСХ.

# ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СЕЛЕКЦИИ КАРТОФЕЛЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К КОЛОРАДСКОМУ ЖУКУ (ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ)

## 1.1. Особенности биологии, жизненного цикла развития и питания колорадского жука. Характеристика популяции вредителя в условиях Республики Башкортостан

Колорадский картофельный жук – *Leptinotarsa decemlineata* входит в состав семейства листоедов – *Chrysomelidae*, под. *Leptinotarsa* и впервые описан американским энтомологом Томасом Сэйем (Thomas Say) в 1824 году (Ушатинская, 1981). Центр происхождения данного рода, скорее всего, находится на территории, ограниченной восточными склонами Скалистых гор и северными районами современной Мексики, в него входят несколько десятков видов, 10 из которых, как и колорадский картофельный жук, питаются растениями семейства паслёновых (Ушатинская, 1981; Джорданенго и др., 2018). Здесь произрастают ксерофитные паслёновые (*Solanum rostratum*, *S. cornutum*, *S. carolinense*, *S. angustifolium* и др.), на которых развивается несколько десятков видов жуков рода *Leptinotarsa*, в том числе и *L. decemlineata* (Ушатинская, 1981; Casagrande, 1987).

Вегетативный период в этой аридной климатической зоне непродолжителен, развитие насекомых-фитофагов длится недолго, вследствие чего их популяции редко достигают значительной численности (Колорадский картофельный жук ..., 1981). Впервые проблема повреждения колорадским жуком посадок картофеля возникла в 1859 г. в штате Небраска, США (Jacques, 1988). С тех пор ареал колорадского жука за последние 160 лет расширился более чем в 3 тыс. раз (Фасулати, 2007). На 2009 г. ареал *L. decemlineata* в Северной Америке, Европе и Азии составлял более 16 млн. км<sup>2</sup> против первоначальных 5 тыс. км<sup>2</sup> (Hare, 1990; Alyokhin, 2009). Существует потенциальная угроза распространения жука в умеренных областях Восточной Азии, Индийского субконтинента, Южной Америки, Африки,

Австралии (Weber, 2003).

На территории бывшего СССР первые очаги колорадского жука были отмечены в 1949 г. в Львовской области, но были ликвидированы (Яковлев, 1960; Санин, 1976). Интенсивное распространение колорадского жука с захватом больших новых территорий началось в 1975 г., когда заселенная вредителем площадь картофеля составила 5,35 млн. га. Средняя скорость распространения жука на восток в нашей стране в 1975-1977 гг. составляла 50-100 км в год и выше (Ушатинская, 1981).

Взрослый жук имеет тело сильновыпуклой, овальной формы, с блестящим, жёлто-оранжевым цветом хитинового покрова – кутикулы. Размеры взрослого жука составляют в длину примерно 8-12 мм, в ширину 6-7 мм. Черные и желтые полосы на переднеспинке насекомого образуют характерный для вида рисунок, по степени меланизации которого выделяются три основных морфотипа, ранее подразделяемые на 9 фенотипов (Фасулати, 1985; Беньковская, 2009; Удалов, Беньковская, 2011; Джорданого и др., 2018). На каждом надкрылье имеется по 5 чёрных полосок (откуда латинское название вида – *decemlineata*, десятилинейчатый). Другие части тела буро-желтые или красно-оранжевые с черными пятнами. Перепончатые крылья хорошо развиты и с их помощью жуки совершают длительные перелёты.

Зимуют только взрослые особи (имаго), закапываясь в почву обычно на глубину 20-50 см. Весной, после набора суммы активных температур 50-250°C выше +10°C, они выходят на поверхность и начинают расселяться по территории (Ferro et al., 1999; Фасулати, 2017).

Перезимовавшие самки с весны до осени откладывают на нижнюю поверхность листьев продолговатые светло-оранжевые яйца. Цвет кладок яиц варьирует от желтого до кирпично-красного и при развитии не меняется. В течение одного дня самка откладывает от 5 до 80 яиц, а средняя плодовитость самок составляет 350-700 яиц за сезон (Капусткин, 2009; Фасулати, 2017).

В зависимости от температуры, личинки выводятся из яиц через 5-17 дней. Выделяют четыре возраста личинок, разделённых линьками. Голова и ноги личинок черные, брюшко в I-III возрастах красно-бурое, а в конце IV возраста (перед окукливанием) приобретает оранжево-розовый или желтый цвет (Фасулати, 2017). Личинки питаются очень интенсивно. Одна особь в течение личиночной стадии поедает 40 см<sup>2</sup> листовой поверхности и почти 10 см<sup>2</sup> в период жизни взрослого насекомого (Ferro et al., 1983; Зейрук, 2001; Павлюшин и др., 2009). Через 2-3 недели активного питания личинки IV возраста зарываются в почву для окукливания. Глубина, на которую личинки при этом уходят, обычно не превышает 10 см. Куколка под землёй находится 10-20 дней. Молодые жуки нового поколения выходят из почвы и интенсивно питаются в течение 6-20 дней, формируя жировое тело. Затем они уходят в почву и впадают в диапаузу. В отдельные годы перед уходом в зимнюю диапаузу они спариваются и откладывают яйца (Капусткин, 2009; Alyokhin et al., 2013; Фасулати, 2017).

Продолжительность жизни колорадских жуков в среднем составляет один год, однако часть жуков проживает 2 или 3 года. Одной из особенностей колорадского жука является умение впадать в многолетнюю диапаузу (суперпаузу), которая может длиться несколько лет (Ушатинская, 1966; Tauber et al., 2002). Это позволяет колорадскому жуку переживать голодные годы, что также сильно затрудняет борьбу с этим вредителем.

Колорадский жук – олигофаг, повреждающий 10 видов семейства пасленовых. Три из них – картофель, томат и баклажан являются важными сельскохозяйственными культурами. При этом картофель выступает как основная кормовая база при распространении насекомого по территории (Джорданенго и др., 2018), а сортовая структура является фактором диверсификации популяционной структуры колорадского жука (Капусткин, 2009). Предполагается, что в поисках питания колорадский жук ориентируется в основном по запаху (Ушатинская, 1981; Dickens, 2000). Обнаружена ольфакторная реакция колорадского жука на сесквитерпеновый

углеводород кариофиллен, который является основным компонентом нативного запаха молодых листьев картофеля (Халилова, 1999).

На территорию Республики Башкортостан колорадский жук попал в 1975 г. из западных областей Украины. Заселение территории колорадским жуком проходило в период с 1976 по 1979 гг. (Прогноз появления..., 1978). В зоне Восточно-Европейской равнины выделены пять популяционных комплексов колорадского жука, а также смежный с ними западно-казахстанский и изолированный от основного ареала среднеазиатский комплексы (Фасулати, 1985, 1987, Фасулати, Вилкова, 2000). При этом граница между двумя восточно-европейскими комплексами популяций, проходит по территории Башкортостана (Вилкова, Фасулати, 2001; Вилкова и др., 2005).

Популяция колорадского жука на территории Республики Башкортостан представлена всеми морфотипами насекомого. Поскольку данная территория находится в зоне с полной натурализацией данного вида с интеграцией в агроценоз с возрастом очага более 45 лет, распространение фитофага носит сплошной характер, с высокой численностью и вредоносностью на посадках картофеля (Беньковская и др., 2004; Удалов и др., 2010).

Детальные фенологические исследования проводили в 1983-1986 гг. в нескольких районах Башкирии. В ходе этих исследований установлено, что за летний сезон популяция вида на территории республики проходит только одну полную генерацию (Мигранов, Беньковская, 1985; Беньковская, 1990). Полный цикл развития колорадский жук проходит за 33-39 дней, а от появления первых кладок до выхода из почвы молодых имаго в природе проходит 45-52 дня. Показано, что используемая для прогноза развития генерации сумма эффективных температур в условиях Предуралья Башкирии подвержена значительным колебаниям – от 386,3 до 561,1°C. В тоже время, отмечается гораздо более тесная корреляция основных фенологических явлений с уровнем среднесуточной температуры, а также с фенологическими



фазами растений картофеля.

В климатических условиях Предуральской лесостепной зоны периоды выхода жуков из почвы после зимовки и их размножения часто растянуты на 1-1,5 месяца в связи с неодновременным прогревом почвы на различной глубине залегания зимующих жуков, но начало массовой откладки яиц ежегодно приходится на 3 декаду июня (Беньковская, 2008). При этом сроки появления имаго на поверхности почвы после окончания зимней диапаузы (3-я декада мая), в основном, связаны с установлением среднесуточной температуры на уровне  $+14-16^{\circ}\text{C}$ , а массовый выход жуков наблюдается после появления всходов картофеля. Массовая откладка яиц наблюдается при установлении среднесуточной температуры  $+19,5\pm 1,5^{\circ}\text{C}$ , что совпадает с развитием ботвы картофеля и началом бутонизации. Массовое отрождение личинок и развитие личиночной фазы приходится на период бутонизации и цветения картофеля.

При установлении температуры на уровне  $+22,0\pm 1,5^{\circ}\text{C}$  регистрируется летняя диапауза, которая длится от 15 до 21 дня. В летнюю диапаузу уходят перезимовавшие имаго. Часть их при этом остается в почве и либо погибает, либо впадает в состояние повторной диапаузы. В это же время происходит завершение личиночного развития и уход личинок IV возраста в почву на окукливание. Появление молодых имаго первой летней генерации совпадает с сохранением того же уровня температур, а при снижении его до  $+14-16^{\circ}\text{C}$ , с чем, как правило, совпадает начало увядания ботвы, начинается уход имаго в почву перед наступлением зимней диапаузы (Беньковская, 1990; Benkovskaya, Udalov, 2011). При почвенных раскопках установлено, что имаго зимуют на глубине от 5 до 30 см (Мигранов, Беньковская, 1985).

Отмеченная подвижность сроков фенологических явлений, отсутствие периода покоя летом у имаго первой летней генерации и наступление летней диапаузы у перезимовавших жуков, а также развитие только одной полной генерации за сезон в большей части районов Башкирии могут, по-видимому, считаться особенностями фенологии вида в региональных условиях. В то же

время в южных районах республики нередки случаи полного развития двух генераций колорадского жука. В целом фенологические данные говорят о чрезвычайно высокой адаптивности вида (Benkovskaya, Udalov, 2011).

Способность самок колорадского жука к откладке яиц на проростках картофеля через несколько суток после выхода из зимней диапаузы служит очень важному приспособлению – синхронизации развития личинок первой летней генерации и развития растений. Установлено, что в климатических условиях Республики Башкортостан 91,8% самок после выхода из почвы были уже оплодотворёнными. Таким образом, самки колорадского жука в большинстве успевают пройти спаривание до ухода в зимнюю диапаузу, и дополнительное спаривание после выхода из нее служит не столько для пополнения запасов спермы, сколько для стимулирования процессов вителлогенеза и ускорения созревания яиц (Беньковская, 1990). Это приспособление наряду с высокой плодовитостью самок повышает вероятность того, что одна самка, успешно перенесшая зимнюю диапаузу, может стать основательницей очередного локального очага вида (Ушатинская, 1981).

Все установленные для региональных условий Башкортостана особенности биологии и фенологии колорадского жука являются показателями высокого уровня его адаптивного потенциала, экологической пластичности и сложности контроля его численности, что определяет целесообразность ведения селекционной работы на создание генотипов устойчивых к данному вредителю. Вредоносность колорадского жука определяется тем, что насекомое повреждает растения в период их интенсивного роста, критически снижает площадь фотосинтезирующей поверхности листьев, приводя к значительным потерям урожая. Численность насекомых, при которой наблюдаются потери урожая, в значительной степени зависит от погодных условий – температуры воздуха и осадков. Сухая и жаркая погода приводит к высокой активности питания и выживаемости личинок насекомого (Ларченко, 1948; Bongers, 1970; Гусева,

2004; Свидерская, 2011; Мацишина, 2014). Объедание куста картофеля личинками колорадского жука ведет к потере урожая. Потеря 50% листовой поверхности уменьшает урожай растений в 2-3 раза (Симаков, Анисимов, 2007). Вредоносность жука определяется устойчивостью сорта картофеля к повреждениям и периодом вегетации растения. Потери урожая картофеля неустойчивых сортов от вредителя составляют до 68% (Слобожанина, 2007), на устойчивых сортах до 25-51% (Молявко, Антощенко, 2012). Аналогичный уровень потерь от жизнедеятельности колорадского жука на посадках картофеля наблюдается и в условиях Республики Башкортостан.

На всех сортах картофеля с повышением заселенности кустов колорадским жуком потери урожая увеличиваются, что обуславливает необходимость применения инсектицидов в технологии возделывания культуры. Снижение урожая начинается при численности на одно растение 10-ти личинок третьего и четвертого возрастов, а при численности 20-ти особей на растение потери урожая уже существенны, что вызывает необходимость обработок инсектицидами (Замотаев и др., 1987; Захаренко, 2001; Штерншис и др., 2012). Применение для контроля численности вредителя инсектицидов, действующих на нервную систему насекомых, приводит к попаданию нейротоксикантов в организм человека через потребляемые клубни картофеля, что создает серьезную угрозу возникновения отдаленных эффектов, таких как, метаболический синдром, онкологические заболевания или генетические нарушения (Simon-Delso et al., 2015; Сташина и др., 2017).

На сегодняшний день для контроля численности колорадского жука наиболее эффективным инструментом является обработка химическими и биологическими инсектицидами. Однако, в процессе применения вследствие развития у насекомых устойчивости к ним, эффективность препаратов значительно снижается. Поэтому, несмотря на многократные интенсивные обработки растений картофеля инсектицидами, численность вредителя на территории Республики Башкортостан не снизилась до порогового уровня

вредоносности. При выборочных маршрутных учетах на посадках продовольственного картофеля в 2007 г. заселенность растений в период бутонизации составляла от 85 до 100%, а плотность личинок при этом колебалась от 25 до 60 экз./куст, что сопоставимо с данными 1983-1989 гг. (Беньковская, 1990). Причем, пик плотности личинок на растениях картофеля по многолетним наблюдениям на территории республики в основном, приходится на первую декаду июля. Незначительные колебания плотности личинок около 30-ти особей на 1 растение за последние 20 лет и существенное отличие от данных 1985 г. свидетельствуют о завершении периода вселения вида в агробиоценозы на территории Республики Башкортостан. Критическая для сохранности урожая картофеля величина потери листовой поверхности, составляет 10-15%, что при имеющейся высокой численности вредителя значительно превышает это значение ежегодно (Беньковская, 1990).

Причинами ежегодных вспышек численности вредителя принято считать:

– наличие у данного насекомого в жизненном цикле суперпаузы (от 2 до 7 лет), что позволяет данному виду насекомого сохранять в почве в течение нескольких лет зимующий запас имаго колорадского жука (Ушатинская, 1966);

– неполная интеграция популяции колорадского жука в агроценоз и как следствие этого отсутствие выраженной фазы депрессии динамики численности и ежегодные вспышки численности с превышением порога экономической вредоносности (Сухорученко и др., 2010; Павлюшин и др., 2016);

– высокий уровень множественной резистентности к инсектицидам всех классов, что в значительной мере снижает возможности контроля численности вредителя (Джорданенго, и др., 2018).

Все перечисленные выше предпосылки для вспышек численности вредителя имеют место в локальной популяции на территории Республики

Башкортостан, вследствие чего сохраняется серьёзная угроза значительной потери урожая в результате размножения колорадского жука и необходимость защитных мероприятий остается актуальной ежегодно.

## **1.2. Природа устойчивости картофеля к колорадскому жуку**

Устойчивость картофеля к колорадскому жуку определяется естественным иммунитетом растений. Особенность взаимоотношений в системе «растение-вредитель» в первую очередь определяется мобильностью и возможностью свободного выбора насекомым кормовых растений, что в корне отличает их от микроорганизмов. Это определяет стратегию защитных механизмов растений в отношении вредителей. Имеющиеся сейчас представления об основных иммуногенетических механизмах устойчивости растений к фитофагам включают защитные механизмы конституционального и индуцированного иммунитета. На сегодняшний день эта концепция является основой для понимания природы устойчивости растений к повреждению насекомыми (Вилкова, 1980; Вилкова, 2015).

В силу особенности строения и образа жизни растений их иммунитет представлен двумя возникшими эволюционно в разное время и взаимозависимыми системами – более древней «конституциональный иммунитет» и эволюционно молодой формой «индуцированный иммунитет». Формирование и совершенствование механизмов обоих типов иммунитета происходило в процессе совместной эволюции растений и насекомых, а в последний период с участием антропогенного фактора (Павлюшин и др., 2016). Согласно общей теории иммунитета основные средства самозащиты растений от вредных организмов неспецифические, они довольно сильны, действуют комплексно и незамедлительно (Карпун и др., 2015). Система наследственной устойчивости имеет общебиологическое значение и рассматривается как универсальный механизм, защищающий любой организм от экстремальных экологических факторов, в том числе и от

поражения (повреждения) растений вредными организмами (Румянцев, 1984).

**Атрептический** барьер обусловлен стереохимическим несоответствием строения пищеварительных ферментов фитофагов молекулярным структурам растительной ткани и, как следствие, низким уровнем их атакуемости гидролазами насекомого (Вилкова, 2015). Возможность преодоления этого барьера фитофагом крайне низка, так как стереохимическое соответствие ферментных систем вредных организмов химическим структурам пищи эволюционно закреплено как элемент охраны структурной и функциональной целостности организмов (Покровский, 1974; Конарев, 2017). Для фитофагов особое значение устойчивости биополимеров к ферментативному разрушению обусловлено специфическим характером процесса переваривания пищевых субстратов. Питание на растениях, характеризующихся низкой атакуемостью белков, углеводов и липидов, вызывает у фитофагов гетерохронию в функционировании физиологических систем, что способствует снижению, в первую очередь, темпов размножения (Вилкова, 1978, 1980; Конарев, 2017).

**Ростовой** барьер связан с нарушением периода синхронизации размножения вредителя с периодом прохождения уязвимой фазы развития растений, что и выступает в качестве барьера при выборе насекомым растения для питания и размножения (Шапиро, 1993). Ростовой барьер в защите картофеля от повреждения колорадским жуком особенно выражен у раннеспелых сортов картофеля. Так, у всех ранних и среднеранних сортов скороспелость и связанные с ней особенности развития (ускоренное прохождение всех его этапов, огрубение и раннее отмирание ботвы после цветения, начальная продуктивность с синхронным завязыванием клубней на ранних этапах морфогенеза) выступают как факторы, ограничивающие жизнеспособность вредителя (Альсмик и др., 1979; Фасулати, Иванова, 2015).

**Физиологический** барьер обусловлен различиями содержания в растениях физиологически активных веществ. Эти вещества могут вызвать у

насекомых разнообразны по характеру и глубине физиологические воздействия. У высших растений обнаружены вещества, обладающие антифидантной, инсектицидной и регулирующей рост фитофагов функцией, которые могут служить для насекомых источником гормонов, феромонов или их предшественников (Конарев, 2017). Однако, селекция на повышенное их содержание в растениях проблематична. Создание устойчивых форм растений с повышенной концентрацией этих соединений возможно, если содержание их значительно снижается к моменту уборки урожая.

**Органогенетический** барьер связан с дифференциацией органов растений и определяется особенностями их морфофизиологического состояния в различные периоды онтогенеза. Для колорадского жука этот барьер не имеет существенного значения, поскольку насекомое успешно поедает все части картофеля вплоть до клубней.

**Некротический** барьер представляет собой совокупность процессов отмирания клеток и клеточных комплексов тканей вокруг зоны контакта с фитопатогеном. Это приводит к пространственной изоляции вредных организмов от неповрежденных частей растений. Данный тип защитного барьера в виде Lr-генов устойчивости к бурой ржавчине пшеницы активно используется при создании сортов зерновых, устойчивых к грибным заболеваниям (Маркелов, 2007; Захарченко, 2009). Для насекомых и клещей некротический барьер имеет значение только в связи с особенностями их взаимоотношений с кормовыми растениями. Известно, что существующие нематодоустойчивые генотипы картофеля обладают однотипной защитной реакцией, проявляющейся как сверхчувствительность (Фасулати и др., 2011). Установлено, что в основе устойчивости картофеля к картофельной моли также лежат механизмы некротического и репарационного барьеров индуцированного иммунитета, в частности, реакции сверхчувствительности (Юсупов, 2006). Возможность использования некротического барьера для эффективного контроля численности личинок колорадского жука на этапе эмбриональной стадии развития в настоящее время интенсивно изучается

(Balbyshev, Lorenzen, 1997; Ibragimov et al., 2015).

**Репарационный** барьер включает процессы заместительного возобновления утраченных органов. У картофеля он проявляется как усиленное отрастание листовой поверхности и стеблей. В основе этих процессов лежит активация обмена веществ и повышение эффективности фотосинтеза в уцелевших органах, а также усиление притока ассимилянтов в зоны формирования новых органов. Данный барьер хорошо прослеживается на средне- и позднеспелых сортах способных заново отрастать после объедания насекомыми (Фасулати, Иванова, 2015).

**Оксидативный** барьер основан на процессах окисления продуктов обмена веществ, повышающих защитную функцию физиологически активных соединений. Данный барьер возникает при механическом повреждении растений насекомыми с грызущим ротовым аппаратом, а также сосущими вредителями с внеполосным пищеварением. Окисление веществ вторичного обмена при повреждении клеток и тканей повышает их токсичность и усиливает антибиотическое воздействие на вредителей и другие вредные организмы. Причиной антибиотического действия оксидативного барьера могут быть и количественные изменения токсических веществ в онтогенезе растений. Оксидативный барьер, очевидно, играет большую роль в устойчивости растений (Буров и др., 2012).

**Ингибиторный** барьер в виде системы взаимодействия вредителей с кормовыми растениями специфических белков, блокирующих активность пищеварительных ферментов насекомого является важной частью инфраструктуры защитных механизмов, которые в последние годы интенсивно изучались. Большинство ингибиторов гидролаз растений активны лишь по отношению к экзогенным ферментам, что позволяет рассматривать их в качестве защитных факторов по отношению к вредителям (Конарев, 1984, 1987, 2017; Ibragimov et al., 2015). Важным подтверждением активной роли ингибиторов протеолитических ферментов в защите растений от насекомых послужили работы, в которых наблюдалась индукция синтеза



этих белков в ответ на нарушение целостности растительной ткани. Было показано, что повреждение листьев томатов и картофеля колорадским жуком или его личинками вызывает быстрое увеличение содержания в растении ингибиторов трипсина и химотрипсина. Это увеличение не ограничивалось поврежденными листьями и распространялось на все надземные части растений, т.е. ответ носит системный характер (Green, Ryan, 1972). В последние годы значительно возрос интерес к использованию ингибиторного барьера при создании растений устойчивых от повреждения насекомыми.

Эффективность ингибиторного барьера картофеля для действия гидролаз колорадского жука определяется строением и особенностями функционирования его пищеварительной системы. Пищеварительная система вредителя строго адаптирована к питанию преимущественно растениями семейства паслёновых (Hsiao, Fraenkel, 1968), имеет внутриволокнистый тип, пищеварительный тракт незначительно дифференцирован на отделы. Слюнные железы не принимают большого участия в пищеварении, а гидролиз пищи в основном идет в средней кишке. Механически размельченная и подвергнутая предварительным изменениям в стоматодеуме пищевая масса поступает в среднюю кишку, при продвижении вдоль кишки в каудальном направлении пища подвергается действию пищеварительных ферментов, секретируемых эпителием средней кишки. Процесс переваривания пищевой массы происходит в четыре этапа. Первая стадия происходит в химусе и включает дезагрегацию и частичную деполимеризацию компонентов пищи. Продукты этого процесса, способные проникать через перитрофическую мембрану, попадают во вторую зону пищеварения – пространство, образованное перитрофической мембраной и эпителием средней кишки. Третья (пристеночное пищеварение) и четвертая (всасывание) стадии проходят непосредственно в зоне рабдориума средней кишки. Таким образом, у колорадского жука пищеварение состоит не только из сложного «вертикального» процесса обработки пищи вдоль пищеварительного тракта, но и из не менее сложного процесса

«горизонтального» пищеварения, идущего между химусом, ограниченным перитрофической мембраной и эпителиальной стенкой (Ушатинская, 1981; Рябченко, Никитин, 2006).

Пищеварительные ферменты средней кишки у колорадского жука представлены протеазами, близкими по свойствам катепсином Н, L и В млекопитающих (Thie et al., 1990; Michaud et al., 1993). При этом были выявлены три группы эндопротеиназ, активных при различных значениях рН. Зона низких значений рН характеризует пепсинное пищеварение (рН=2), зона нейтральных значений – химотриптическое (рН=6) и зона высоких значений рН – триптическое пищеварение. Кроме того, протеолитическая система колорадского жука включает в себя, кроме цистеиновых протеиназ, аспартильную протеиназу, напоминающую катепсин D (Thie et al., 1990; Brunelle et al., 1999), сериновую протеиназу типа химотрипсина, а также лейцинаминопептидазу, карбоксипептидазу А, карбоксидазы, трибутириназу (Novillo et al, 1997; Рябченко, Никитин, 2003; Srp J. et al., 2016). Аффинная очистка на специфических субстратах позволила уточнить состав ферментной ассамблеи пищеварительной системы колорадского жука. Протеиназы колорадского жука представлены 6-ю высокомолекулярными (65-75кДа) и 3-мя низкомолекулярными компонентами (25 кДа), целлюлитический комплекс ферментов представлен 6-ю белковыми компонентами с молекулярной массой 30-40 кДа, пектиназы – 8-ю компонентами с молекулярной массой 20 кДа, амилазный комплекс – 4-мя белками с молекулярной массой от 30 до 50 кДа (Цветков, 2011).

Пищеварительные гидролазы выполняют ключевую роль в питании насекомого растительной тканью, и от эффективности гидролиза белков и углеводов корма этими ферментами во многом зависит его жизнеспособность. Присутствие ингибиторов гидролаз в листьях картофеля приводит к дезактивации ферментов, что снижает эффективность пищеварения, доступность незаменимых аминокислот или энергетических ресурсов для насекомого и существенно повышает шансы растения на

выживание (Конарев, 1984; Ибрагимов, 1999; Валуева, Мосолов, 2002; Шпирная, 2006; Jongsma, Beekwilder, 2011; Grosse-Holz, 2016).

Системы белковых ингибиторов карбогидраз, протеиназ, пектиназ и других гидролаз у растений очень сложны, многообразны (Franco, et al, 2002; Bateman, James, 2011) и являются важными компонентами как конституционального, так и индуцированного иммунитета к вредным организмам, сформированного в ходе совместной эволюции растений и насекомых (Harborne, 1978; Конарев, 1992, 2017; Vernays, 2017). Белковые ингибиторы пищеварительных ферментов насекомых являются одним из перспективных признаков при селекционном отборе генотипов, устойчивых к вредителям (Яшина, 2000; Вилкова, Нефедова, 2015; Фасулати, Иванова, 2015).

Для преодоления ингибиторного барьера растительных тканей картофеля у колорадского жука и повышения активности его гидролаз отмечается гиперфункция и гипертрофия наиболее активно участвующих в пищеварении отделов пищеварительного тракта. Важной особенностью развития компенсаторных процессов является сочетание гипертрофии и гиперплазии с преобладанием одной из них (Вилкова, 1979). Компенсаторная гипертрофия, сопровождаемая гиперфункцией пищеварительных желез, позволяет насекомому либо переварить пищевой субстрат и обеспечить себя энергетическими и пластическими метаболитами, либо функциональное напряжение секреторных центров приводит к развитию патологических процессов, угнетению и гибели вредителя (Рябченко, Никитин, 2006).

На основе анализа механизмов иммунитета растений составлена концепция групповой и комплексной устойчивости сельскохозяйственных культур к биотрофам и методология выявления устойчивых форм растений по фенотипу (Вилкова и др., 2009). На основе качественных и количественных параметров групповой и комплексной устойчивости определена система признаков для скрининга устойчивых форм растений и построения их концептуальной модели для картофеля. В ней приведены все

известные признаки устойчивости растения к повреждению колорадским жуком и обозначено их наличие у существующих сортов и диких видов картофеля. Сложность задачи селекции на устойчивость иллюстрирует тот факт, что наличие даже большего количества из перечисленных признаков устойчивости обеспечивает только средний уровень устойчивости к колорадскому жуку. В процессе селекционного отбора необходимо решить еще более сложную задачу – отобрать генотипы картофеля с высокой урожайностью и хорошими потребительскими качествами клубней, сочетающие в себе устойчивость к болезням и вредителям, что позволяет контролировать их развитие до приемлемого уровня.

### **1.3. Селекция сортов картофеля, устойчивых к колорадскому жуку**

Селекция сельскохозяйственных культур, в том числе и картофеля, традиционными методами на устойчивость к вредителям является достаточно сложной задачей, как в методическом плане, так и в плане разработки принципиальных подходов для достижения поставленных целей. Сложность этой проблемы становится ясной при перечислении ограниченного числа наиболее известных достижений в этой области, приведенных ниже.

Сорта подсолнечника, устойчивые к подсолнечниковой моли (*Homosoma nebulletta* Hb), созданы впервые в 1910-1920 гг. на основе панцерных форм, которые обуславливались наличием фитомеланинового слоя в перикарпии семян (Антонова, 2012). Наличие защитного слоя семян подсолнечника не позволяет гусеницам вредителя выесть ядра семян, что значительно сокращало потери урожая от жизнедеятельности вредителя.

Сорта пшеницы, устойчивые к хлебным пилильщикам (*Cerphus rugmaeus*), были созданы на основе признака выполненности соломины паренхимной тканью. Это единственный на сегодняшний день признак

способный надежно обеспечить защиту растений от данного вредителя (Петров, 1975; Morrill W. L. et al.1992; Глуховцев и др., 2001; Кукушкина, 2002; Мясников, 2006; Лепехов, 2012). Выполненность соломины паренхимной тканью значительно угнетает развитие личинок вредителя и снижает потери урожая зерна от полегания культуры.

Сорта капусты с групповой и комплексной устойчивостью к листогрызущим вредителям созданы на основе интенсивно растущих генотипов среднеспелого срока созревания, у которых имеется более плотное расположение покровных листьев в зоне конуса нарастания, наличие воскового налета, опушенности листовой пластинки и большего размера листового аппарата (Асякин, 2010; Маслов и др., 2011). Сочетание данных свойств сортов капусты не позволяет листогрызущим вредителям успешно синхронизировать свое развитие с кормовым растением и нанести повреждение кочану.

Сорта моркови, устойчивые к морковной мухе (*Psila rosae* F. Diptera: Psilidae) и морковной листоблошке (*Trioza apicalis* Frst. Homoptera: Psyllidae), выведены на основе пирамидирования нескольких факторов устойчивости по отношению к данным вредителям. Устойчивость определяется сильной рассеченностью и небольшими размерами листовой розетки, большим соотношением массы корнеплода к ботве, большей толщиной листовой пластинки и количеством воскового слоя на поверхности, более глубоким расположением проводящих пучков, меньшим содержанием в листьях растений хлорогеновой кислоты (Асякин, 2017; Хмелинская, Буренин, 2018). В данном случае пирамидирование факторов устойчивости снижает в целом привлекательность сортов культуры для вредителя.

Сорта кукурузы, устойчивые к кукурузному мотыльку (*Ostrinia nubilalis* Hbn.), созданы на основе отбора генотипов с повышенным содержанием в листьях веществ вторичного происхождения. В листьях кукурузы на сегодняшний день идентифицированы два химических компонента, влияющих на устойчивость к кукурузному мотыльку. Одно из них, известное

как 2,4-дигидрокси-7-метокси-1,4-бензоксазин-3-он (ДИМБОА) (Klun et al., 1967), проявляет в отношении гусениц вредителей высокий токсический, антифидантный и репеллентный эффект, связанный с нарушением обменных процессов, ингибированием питания, сдерживанием роста гусениц, снижением массы тела и плодовитости имаго. Связь с содержанием этого вещества в листьях кукурузы и её устойчивостью к кукурузному мотыльку хорошо прослеживается (Фролов, 2008). При питании на устойчивых сортах максимальная смертность гусениц кукурузного (стеблевого) мотылька отмечается в I-II возрастах в течение нескольких дней после отрождения (до 95%).

Из перечисленных выше примеров успешных селекционных результатов видно, что в каждом конкретном случае устойчивость достигается посредством модификации критически жизненно важного для насекомого-вредителя элемента взаимодействия с растением-хозяином. При этом приведенные в примерах факторы устойчивости действуют одинаково на все генотипические формы насекомых-вредителей генеральной популяции, не вызывая нарушения её структуры. То есть, реакция консументов на факторы иммунитета растений проходит по первому типу, и преобладающей формой отбора является стабилизирующая (Вилкова, Конарев, 2010). Следовательно, ожидать быстрого появления форм насекомых, преодолевающих эти факторы устойчивости, не приходится. В создании высокоустойчивых к колорадскому жуку сортов картофеля, к сожалению, мы находимся в начале пути.

Разработанные на сегодняшний день теоретические аспекты элементов концептуальной модели сорта картофеля с групповой устойчивостью к грызущим вредителям (Вилкова и др., 2004; Вилкова, Конарев, 2010; Вилкова и др. 2015), исчерпывающе описывают иммунологические барьеры, ограничивающие развитие насекомого и обозначают общие направления научно обоснованных параметров конструирования устойчивых к вредителям генотипов. На основе разработанной теоретической модели

выведено несколько сортов картофеля и продолжаются работы по идентификации генотипов, обладающих определенным уровнем устойчивости к повреждению колорадским жуком.

Селекция сортов картофеля, устойчивых к колорадскому жуку, является одним из оптимальных способов снижения потерь от вредителя, сохранения окружающей среды и повышения биологической безопасности товарной продукции (Павлюшин и др., 2016). При этом методы создания устойчивых к колорадскому жуку сортов картофеля подразделяют на две принципиально различные категории:

- использующие естественную устойчивость, получаемую в пределах вида или межвидового скрещивания близкородственных видов с помощью традиционных методов и соматической гибридизации;

- использующие генетическую модификацию генома растений, при которой изменение структуры ДНК осуществляется не в результате внутривидовых скрещиваний, а на основе технологии рекомбинантных молекул (Джорданенго и др., 2018).

Создание сортов устойчивых к фитофагам, в том числе и к колорадскому жуку, ведется по классической схеме, которая предусматривает три основных этапа. Первый – выявление диких видов и разновидностей картофеля, устойчивых к вредителю. Второй – проведение комплекса манипуляций для осуществления гибридизации диких устойчивых форм с культурными сортами и получение фертильного потомства. Третий – многолетний цикл возвратных скрещиваний полученных беккроссов с культурными сортами для комбинирования в потомстве хозяйственно-ценных признаков с устойчивостью к повреждению колорадским жуком. Это принципиально возможно в виду наличия исключительного биоразнообразия диких видов картофеля (Букасов.,1971, Будин, 1986, 1997, 1997; Рогозина, Хавкин, 2017). История отечественной селекции картофеля на устойчивость к другим патогенам свидетельствует о высокой эффективности данного подхода (Костина, 1971; Яшина и др., 2007; Яшина и др., 2010; Рогозина,

2012).

В ВИР выделены образцы диких видов картофеля, устойчивые к насекомым вредителям: *S. acaule*, *S. avilesii*, *S. bulbocastanum*, *S. chacoense*, *S. demissum*, *S. guerreroense*, *S. immite*, *S. microdontum* и *S. pinnatisectum* (Зотеева и др., 2004; Зотеева, 2005). В ВИЗР отобраны устойчивые к колорадскому жуку гибридные семьи с участием образца k-15162 вида *S. chacoense* и образца k-5399 вида *S. microdontum*, которые в условиях высокой численности фитофага поражались слабо или наблюдалась гибель личинок. В гибридных семьях слабо поражаемые формы составляли половину потомства (Киру и др., 2010).

Изучение устойчивости к колорадскому жуку гибридов F1 от скрещивания дигаплоидов с южноамериканскими дикорастущими видами картофеля показало, что в полевых условиях гибриды от скрещивания дигаплоидов сорта Delos с образцами видов *S. abancayense*, *S. ambosinum*, *S. doddsii*, и сеянцы от самоопыления устойчивого образца k-19956 вида *S. alandiae*, оставались свободными от вредителей в течение всего периода вегетации (Рогозина, 2005).

Методами классической селекции получены исходные формы и доноры устойчивости к колорадскому жуку на основе вида *S. chacoense* и сортов-демиссоидов, а также определена селекционная ценность диких видов картофеля и гибридов (Шпаков, 1993). Установлено, что сорта-демиссоиды Пересвет и Зарево имели уровень устойчивости листьев к повреждению личинками насекомых на уровне 4,48 и 4,28 балла соответственно, а неустойчивые сорта Невский и Лорх – 2,78 и 2,50 балла по 9-балльной шкале (Вилкова и др., 1987). Относительную устойчивость сортов картофеля к колорадскому жуку авторы связывали с повышенным в 3-4 раза содержанием в листьях гликоалколоида-томатина.

Изучение расщепления гибридных популяций по классам устойчивости к колорадскому жуку показало, что этот признак контролируется серией полигенов с аддитивным эффектом. Об этом свидетельствовало:



нормированное распределение гибридов по классам устойчивости, непрерывный вариационный ряд изменчивости гибридов и наличие трансгрессии по устойчивости, а также положительная корреляция между устойчивостью родителей и потомства. При аддитивном наследовании подбор по фенотипу является высокоэффективным и через отбор трансгрессий возможно постепенное повышение устойчивости селекционных форм. Частота встречаемости в гибридных популяциях устойчивых форм, обладающих выраженными хозяйственно-ценными признаками, составила 0,4-1,7% (Шпаков, 1993).

На основе доноров устойчивости из диких видов картофеля выведены сорта с высоким содержанием гликоалкалоидов в листьях. Среди них сорта Зарево, Пересвет, Слава Брянщины, Брянский алый, Брянский надёжный, Болвинский, Престиж, Ноктюрн, Дарковичский и Алмаз Дакоты (Шпаков, 1993; Молякко, Антощенко, 1999; Thompson A. L. et al, 2004; Антощенко 2006; Воронкова, 2009; Молякко и др., 2019). Использование созданных устойчивых сортов дает возможность ограничить кратность использования инсектицидов для контроля численности вредителя.

В условиях Псковской области проведена оценка 32 сортов картофеля, различающихся по степени устойчивости к колорадскому жуку по 10 различным показателям. Среди относительно устойчивых к колорадскому жуку выделены ранние сорта картофеля – Памяти Осиповой, Бонус и Изора, среднеранние – Вдохновение, Сударыня, Нептун, Дина, Виктория, Рябинушка и среднеспелые – Скарб и Ладожский (Калинина, Николаева, 2007).

При изучении различных по устойчивости к колорадскому жуку сортов картофеля установлено, что уровень устойчивости коррелирует с содержанием в листьях ингибиторов трипсина и химотрипсина, а также с концентрацией в листьях гликоалкалоидов (Воронкова, 2009). В тоже время, при оценке образцов диких видов картофеля устойчивость к колорадскому жуку не зависела от уровня содержания гликоалкалоида томатина (Зотеева,

2005).

Оценка 20 сортов картофеля в Кемеровской области, проведенная по оригинальной методике, выявила сорта Накра, Свитанок киевский и Петербургский с высокой и повышенной степенью антиксеноза (непредпочтение) к вредителю, который отражается на выборе насекомыми растений для заселения, питания, откладки яиц и развития. Насекомые меньше заселяют растения, обладающие антиксенозом, и быстро их покидают; самки реже и в меньшем количестве откладывают на них яйца. Выявлена прямая зависимость степени антиксеноза к вредителю с уровнем устойчивости листьев к повреждению фитофагом (Рябова, Заушинцева, 2010).

В исследованиях Вилковой Н.А с сотрудниками (2004) и О.А. Мвановой и Р.С. Фасулати (2015) среди созданных сортов выявлены генотипы с высокой репарационной способностью. Способность к быстрому восстановлению потерь ботвы от повреждения личинками колорадского жука характерна для таких сортов как Темп, Полет, Лиза, Наяда, Чародей, Искра, Зарево, Сотка. Установлено, что регенеративная способность растений картофеля настолько велика, что они легко переносят потерю 25% листьев без снижения урожая, а компенсаторные явления при незначительном (до 10%) удалении листьев даже приводят к некоторому прибавлению урожая (Мацишина, 2011). В тоже время необходимо отметить, что выраженные репарационные свойства при отсутствии других барьеров и механизмов устойчивости не обеспечивают приемлемого уровня защиты. В связи с этим репарационный барьер устойчивости необходимо сочетать с механизмами морфологического, атрептического, ингибиторного, физиологического, оксидативного и некротического барьеров (Иванова, Фасулати, 2015; Фасулати, Иванова, 2015).

Ранние и суперранние сорта Бинтье, Атлантик, Лига, Ред Скарлет, Зов обладают органогенетическим барьером устойчивости к вредителю и уходят от повреждений молодыми жуками летней генерации, что способствует

сокращению зимующего запаса жуков (Иванова, Фасулати, 2015). Кроме того, у ранних сортов картофеля после цветения наблюдается ускоренное отмирание ботвы, в результате чего растения становятся менее привлекательными для вредителя (Малюга и др., 2013). При этом необходимо отметить, что данный защитный барьер обеспечивает преимущество только в климатических зонах, где колорадский жук за вегетационный период имеет больше одной генерации.

В селекционной программе с использованием родительских форм с умеренной устойчивостью к колорадскому жуку показано, что интенсивность поедания листовой поверхности вредителем может быть уменьшена за счет увеличения горизонтальной устойчивости, которая контролируется комплексом генов. В течение трёх циклов скрещивания и отбора в потомстве 1-2% наиболее устойчивых форм удалось почти в три раза снизить поедаемость листьев картофеля личинками вредителя. При этом в третьем поколении (F3) гибридов в листьях не отмечено повышение содержания соланина и чаконина, а лептины или лептинины не были обнаружены. Предполагается, что горизонтальная устойчивость к фитофагам может формироваться и при скрещивании исходных неустойчивых родительских форм при проведении целенаправленного отбора (Fisher et al., 2002).

Изучение гибридного материала от скрещивания двух диплоидных форм культурного и дикого видов картофеля (*S. chacoense* и *S. berthaultii*) показало, что между плотностью железистых трихом, уровнем гликоалкалоидов чаконина и соланина в листьях и устойчивостью к повреждению колорадским жуком нет прямой связи. Смертность и потеря листьев в целом значительно зависела от популяций *L. decemlineata*, что может указывать на наследственные изменения в популяциях насекомых по преодолению данного типа устойчивости (Crossley et al., 2018).

Селекционная работа по созданию с устойчивостью, связанной с образованиями эпидермиса листьев – трихомами, предпринимается сравнительно не давно (Pelletier, Dutheil, 2006; Pelletier et al., 2011). Но этот

тип устойчивости к насекомым тесно сцеплен с отрицательными селекционными признаками (Kalazich, Plaisted, 1991), что осложняет её использование. Высокая эффективность плотного опушения листовой пластинки железистыми трихомами в защите от вредителей среди диких видов картофеля позволяет рассматривать этот признак как перспективный для интрогрессии в культурные формы (Фасулати и др., 2011). На настоящем этапе развития селекции картофеля в рамках классических селекционных программ рассматривается возможность использования методов генной инженерии для вовлечения данного признака с целью создания наиболее подходящих характеристик опушения для усиления защиты культуры от колорадского жука (Дорошков, Афонников, 2018).

При изучении потомства межвидовых гибридов *S. tuberosum* и *S. chacoense* установлена связь между устойчивостью к колорадскому жуку и содержанием в листьях лептинов I и II (Lorenzen et al., 2001). Сочетание содержания лептинов в листе и генетическая трансформация Bt-токсином обеспечивает практически 100 % смертность личинок колорадского жука 3 и 4 возрастов (Cooper et al., 2004). Недавно на американском рынке появился сорт картофеля Алмаз Дакоты (Dakota Diamond) с высоким содержанием в листьях лептина и, следовательно, низкой привлекательностью для фитофагов (Thompson et al., 2004).

Перечисленные выше барьеры устойчивости к колорадскому жуку в созданных уже сортах картофеля в определённой степени снижают потери урожая от фитофага, но не позволяют полностью снять проблему контроля численности вредителя на посадках картофеля. Селекция картофеля на устойчивость к колорадскому жуку осложняется ещё и тем, что это насекомое является изменчивым, полиморфным в генетическом и адаптивном отношении, пластичным видом. Полиморфизм данного вредителя проявляется в вариабельности пищевых адаптаций, как его географических популяций, так и внутри популяционных форм, включая их способность преодолевать те или иные механизмы устойчивости видов и

сортов кормовых растений. Методика селекционного отбора на устойчивость к колорадскому жуку разработана досконально (Вилкова с соавт., 1987; Шапиро, 1993; Яшина, Шпаков, 1994; Иванова, Фасулати, 2015), но позволяет проводить оценку гибридного материала фактически на стадии завершения селекционного процесса. Кроме этого, имеются также патентованные способы оценки устойчивости картофеля к колорадскому жуку: по содержанию  $\alpha$ -томатина в листьях, скорости распада хлорофилла Б при внесении экстракта из пищеварительного тракта насекомого и ряд других. Однако, отбор генотипов с данными факторами устойчивости к вредителю требует лабораторной оценки селекционного материала на биохимические и морфологические показатели, что осложняет оценку материала в силу объективных обстоятельств.

Сложность селекционного отбора картофеля на устойчивость к колорадскому жуку обуславливается отсутствием экспресс-методов индикации устойчивых к колорадскому жуку форм картофеля по молекулярным (белковым) или ДНК-маркерам, позволяющим надежно выявлять генотипы с наиболее ценными в селекционном отношении механизмами атрептического и ингибиторного иммуногенетических барьеров. Не выявлены у картофеля и анатомо-морфологические признаки-маркеры генотипов, устойчивых к вредителю. Ввиду этого, основой методик их отбора остается экологический подход с определением для одновременно оцениваемых образцов нескольких биологических показателей как критериев устойчивости, характеризующих состояние насекомого и повреждаемых растений (Фасулати, Иванова, 2018).

Использование методов молекулярной биологии позволило осуществить получение генотипов картофеля, устойчивых к колорадскому жуку, с момента создания фирмой Монсанто Newleaf® трансгенных Vt-растений сорта Russet Burbank в 1995 году (Thornton, 2003). Принцип этого метода состоит во внедрении новых чужеродных генов в геном растения картофеля. Источниками генов устойчивости являются самые разнообразные

организмы, в том числе дикие виды рода *Solanum* (Sagredo et al., 2006), растений других родов (Lecardonnell et al., 1999), бактерий (Mohammed et al., 2000), членистоногих (PhamTrung et al., 2006).

В частности, применение для генетической трансформации растений картофеля гена эндотоксина *B. thuringiensis* Сгу3А приводит к значительному снижению потребления насекомыми листьев (Гулина, 1994; Altre et al., 1996). Однако, неоднозначные оценки негативных моментов использования этого гена – возможность быстрого развития резистентности насекомых к токсину или опасность попадания самого токсина в организм человека, ограничивают перспективу этого метода (Киль и др., 2004; Алексеева, Елохин, 2016; Чемерис и др., 2015).

Относительно использования для модификации растений картофеля генов, кодирующих выработку ингибиторов протеаз класса цистеинов, следует отметить, что, например, цистатин позволяет блокировать большую часть пищеварительных протеаз колорадского жука (Pelletier, Michaud, 1996). Кроме того, имеются также сообщения об использовании для трансформации генов других ингибиторов протеаз – трипсина, химотрипсина, катепсина D (Mosolov, Valueva, 2008; Дунаевский и др., 2005). В то же время мониторинг пищеварительных протеаз колорадского жука показал, что насекомое быстро (в течение нескольких дней) адаптируется к трансформированному пищеварительному субстрату, что осложняет создание устойчивости к насекомым этим методом (Cloutier, 1999). В отдельных исследованиях имеются сведения о создании трансгенных растений на основе вставок генов, продуцирующих белок авидин и лектины для защиты от вредителей (Gatehouse et al., 1999; Cooper, 2006).

Интенсивное расширение посевных площадей в мире под генетически модифицированными культурами свидетельствует о востребованности сортов, созданных этим методом, в условиях существующей конъюнктуры рынка и высоких цен на продовольствие (James, 2014). Необходимо отметить, что в Российской Федерации уже созданы генетически

модифицированные сорта картофеля Елизавета<sup>+</sup> и Луговской<sup>+</sup> со встроенным геном Cry3A-дельта – эндотоксина *B. Thuringiensis*, практически не поедаемые колорадским жуком (Задорин и др., 2008).

Опыт реализации селекционных программ по созданию генетически модифицированных форм растений картофеля, устойчивых к повреждению вредителем способствовал к возникновению необходимости изменения подхода в создании ГМО от использования единичных генов к пирамидированию нескольких генов устойчивости в одном генотипе, использованию генетических маркеров (MAS) для контроля трансгеноза и технологии геномного моделирования и редактирования (Леонова, 2013; Симаков, 2014; Салина, 2016).

### **1.3.1. Использование защитного барьера на основе реакции сверхчувствительности в селекционной практике картофеля**

Защитный барьер на основе реакции сверхчувствительности давно и широко используется в практике селекционной работы с картофелем для выведения сортов устойчивых к различным вредным объектам культуры.

Наиболее известным направлением использования этого защитного механизма является создание сортов картофеля устойчивых к фитофторозу (возбудитель оомицет *Phytophthora infestans* Mont. de Bary). Согласно гипотезе Флора Х.Г. (Flor, 1971) «ген-на-ген» вертикальная устойчивость картофеля к фитофторозу обеспечивается одновременной экспрессией гена авирулентности у гриба и соответствующего гена устойчивости у растения-хозяина. В итоге в месте проникновения патогена быстро наступает гибель инфицированных растительных клеток – некроз, инфекция локализуется, что предотвращает дальнейшее распространение патогена. Периметр очага некротизации определяется генотипом растения и патогена, и может быть размером от одной-двух до группы клеток (Vleeshouwers et al., 2000). В настоящее время эта гипотеза получила дальнейшее теоретическое и

практическое развитие, являясь на данный момент одной из основ методики создания сортов картофеля устойчивых к фитофторозу (Рогозина, 2011). Поскольку фитофторозу свойственна высокая популяционная изменчивость, наблюдаемая даже при вегетативном размножении, то для сохранения устойчивости сортов к патогену применяется упреждающая селекция. Устойчивые генотипы создаются за счет пирамидирования нескольких *R*-генов, которые в совокупности обеспечивают идентификацию рас патогена с широким спектром специфичности, что приводит к запуску реакции сверхчувствительности и локализации патогена (Фадина и др., 2017; Хавкин и др., 2018; Рогозина и др., 2018). Данный тип устойчивости на сегодняшний день остается основным инструментом создания устойчивых к фитофторозу сортов картофеля.

Другим известным направлением использования защитного барьера на основе реакции сверхчувствительности в селекционной практике картофеля является создание сортов устойчивых к картофельной нематоде (*Globodera rostochiensis* (Woll.)). Данный защитный барьер на основе реакции сверхчувствительности растение реализует на конкретной критически важной для паразита стадии развития. Так, на этапе заражения независимо от устойчивости сортообразцов картофеля к гильминту, корни растений выделяют вещества, стимулирующие выход личинок нематоды из цист. Под действием этих веществ инвазионные личинки II возраста проникают в ткани корней как восприимчивых, так и устойчивых растений. Однако, превращение самок нематоды в цисты на устойчивых сортах (Сударыня и др.) не происходит или они единичные, тогда как на поражаемом сорте (Невский) отмечается массовое их образование (Лиманцева., 2010). Это происходит в результате того, что в тканях восприимчивых растений особи паразита проходят полный цикл развития, а в тканях устойчивых – гибнут (в первую очередь самки). При этом установлено, что в корнях устойчивых растений проходят полный цикл развития менее 12% проникших личинок, в корнях восприимчивых – до 96%. В результате гибели самок нарушается



гендерный баланс: на долю самок приходится менее 2% живых особей (Stelter, 1963). Причиной гибели гельминтов является сверхчувствительная реакция на внедрение личинок нематоды (Кучумов, Ефременко, 1965; Складорова, Логинов, 1986). В месте внедрения гельминта образуется зона некроза клеток, изолирующих паразита от питательной среды внутренней ткани растения, в результате голодания нематоды гибнут. На наружной поверхности корней картофеля со сверхчувствительной реакцией на гельминтов цисты не образуются или появляются в очень небольшом количестве. Данный тип устойчивости к нематоде патотипа А, подавляющим образование цист до минимума, характерен для гибридов картофеля, полученных в результате скрещиваний сортов с устойчивыми формами *S. andigenum* (Vidner, 1970), признак контролируется доминантным геном  $H_1$ , (Ross, 1962). Сверхчувствительная устойчивость к другим патотипам нематоды обеспечивается геном  $H_2$ , найденным у *S. multidissectum*, генами  $F_a$  и  $F_b$  – у *S. spagazzinii*, генами  $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$ ,  $V_4$  – у *S. vernei*,  $O_1$  и  $O_2$  – у *S. oplocense*, геном  $K$  – у *S. kurtzianum*. Каждый из этих генов контролирует устойчивость к одному патотипу нематоды (Ross, 1962; Sztangret-Wisniewska, 2007).

На сегодняшний день у большинства выявленных устойчивых к нематоде сортов картофеля защитный барьер основан на реакции сверхчувствительности, которая не позволяет личинкам, проникшим в корни растений развиваться, что приводит к их гибели (Lauenstein, 1998; Симаков и др., 2006а; Симаков и др., 2006б; Фасулати и др., 2011; Абросимова, 2014).

Ещё одним известным направлением использования защитного барьера на основе реакции сверхчувствительности в селекционной практике культуры является создание сортов устойчивых к картофельной моли (*Phthorimaea operculella* Zell.). Фторимея – небольшого размера бабочка, личинка которой является внутритканевым филлофагом и исключительно опасным карантинным объектом для России, способным уничтожить до 80% урожая, как в поле, так и в хранилище. Личинка фитофага выедает мезофилл

листа, образуя мины. При попадании яиц на клубни личинки развиваются внутри клубней, вызывая их порчу и загнивание (Rondon, Gao, 2018).

В результате жизнедеятельности личинок картофельной моли в надземных вегетативных органах картофеля последовательно происходят биологические деструктивные процессы разрушение клеток и тканей. Паранекротические реакции сопровождаются потерей поврежденными клетками функциональной активности. У генотипов картофеля, отличающихся по степени их поврежденности вредителем, выявлена различная реактивность тканей листового аппарата. При этом у устойчивых образцов (*S. chacoense*, сорт Петербургский) обнаружено быстрое формирование участка некроза, суберинизация и лигнификация тканей, локализирующих зону повреждения – реакция сверхчувствительности. Картина патогенеза у сильно повреждаемых образцов (*S. magha* и сорта Симфония) показывает отсутствие или слабое проявление защитно-восстановительных реакций, а в тканях листа наблюдается развитие патологического очага без его видимой локализации, формирующегося в сложные мины галерейно-складчатого типа. Паранекротические изменения в мезофилле листьев этих образцов, проявляются в деформации и облитерации клеток. Реактивная зона при этом распространяется на 15-16 клеточных слоев без четкого формирования отдельительного слоя, что позволяет личинке насекомого успешно питаться и успешно развиваться.

Аналогичная картина наблюдается в ходе повреждения клубня личинками фторимей у разных по устойчивости генотипов картофеля. Для устойчивости клубня картофеля к картофельной моли большое значение имеет интенсивность формирования раневой перидермы в местах повреждения. Так, у устойчивых сортов (Свитанок киевский и др.) происходит быстрое образование рубцовой ткани и формирование раневой перидермы, состоящей из 2-3 слоев и более клеток, затрудняющей и ограничивающей заселение клубней гусеницами и их питание. У неустойчивых сортов (Николя и др.) образование рубцовой ткани и раневой

перидермы заторможено. На раневой поверхности у таких сортов интенсивно идут гидролитические процессы. Клетки, прилегающие к зоне некроза, гипертрофированы, их оболочки подвергаются сильному расслоению. При этом клетки заполнены гранулированным содержимым остатков протопласта, что создает благоприятные условия для питания личинок (Юсупов, 2006; Mansouri S. M. et al, 2013; Horgan et al, 2007; Horgan et al, 2009). Таким образом, интенсивность образования рубцовой ткани и раневой перидермы является критически важным фактором устойчивости картофеля к картофельной моли.

Установлено, что *R*-гены растений, определяющие устойчивость по типу реакции сверхчувствительности, также контролируют устойчивость к патогенам другой природы – бактериям, вирусам, грибам, оомицетам (Dangle, Jones, 2001). Все приведенные выше примеры наглядно демонстрируют, что некрогенетический защитный барьер растений картофеля останавливает атаку вредных объектов на начальном этапе проникновения. Стадия проникновения является критической для дальнейшей колонизации растения вредными организмами и поэтому нейтрализация патогена в этот момент наиболее эффективная.

### **1.3.2. Перспектива использования реакции сверхчувствительности листьев растений на кладки насекомых в селекционной практике создания устойчивых к насекомым генотипов**

Впервые сообщения о возможности использования реакции сверхчувствительности листьев растений на кладки насекомых в качестве защитного барьера для контроля численности фитофагов появились на основе наблюдения феномена гибели отложенных на листья яиц насекомого вредителя белянка репной (*Pieris rapae*) и белянки брюквенной (*P. napi*) на отдельных растениях горчицы черной (*Brassica nigra*) в климатических условиях (значительный дефицит влажности воздуха) Калифорнийской

долины (Shapiro, DeVay, 1987). Гибель кладки насекомого происходила, по мнению исследователей, в результате образования некроза листовой пластинки в месте прикрепления яйца и последующего его высыхания. Яйца насекомых не имеют способности к терморегуляции и всецело зависят от микросреды растения хозяина, поэтому развитие некроза в месте прикрепления яйца может изолировать их от процесса терморегуляции листа растения хозяина и привести к гибели (Potter et al., 2009).

Защитные механизмы на основе реакции сверхчувствительности растений на кладки насекомых известны для тандемов фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) и бобового долгоносика (*Apion godmani* Wagner) (Garza et al., 2001), сложного межвидового гибрида *Solanum* spp. и колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Balbyshev, Lorenzen, 1997), риса (*Oryza sativa* L.) и коричневой цикадки (*Nilaparvata lugens*, Stal.) (Seino et al., 1996; Kumar, 2018), сосны (*Pinus sylvestris* L.) и обыкновенного соснового пилильщика (*Diprion pini*) (Bittner, 2017), физалиса (*Physalis angulata* L.) и моли (*Heliothis subflexa* Guenée) (Petzold-Maxwell et al., 2011). Во всех приведенных случаях исследователи отмечают, что реакция сверхчувствительности листьев растений на кладки яиц фитофагов приводит к значительному увеличению эмбриональной и постэмбриональной смертности личинок насекомого. В тоже время, необходимо отметить, что причины высокой летальности личинок насекомого вредителя вследствие развития реакции сверхчувствительности в каждом конкретном случае разные.

Для использования некрогенетического барьера в селекции растений картофеля необходимо общее понимание хода биохимических процессов при реализации данного защитного механизма. Наиболее подробно экспрессия генов изучена с помощью полногеномных микрочипов на модельном растении Арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*) при развитии на них реакции сверхчувствительности листовой пластинки в ответ на кладку яиц бабочек капустной белянки (*Pieris brassicae*) и белянки репной (*Pieris rapae*) (Little et

al., 2007). Полученные результаты дают представление о биохимических процессах, лежащих в основе данного защитного ответа. В ответной реакции на кладки насекомых в растении индуцируется активность 4% и ингибируется 2% транскриптома, что свидетельствует о сложности процесса. Гиперчувствительный ответ происходит по типу апоптоза, с накоплением в зоне прикрепления кладки каллозы, синтезом реактивных форм кислорода и локальной активацией гена  $\beta$ -глюкоксидазы. В зоне прикрепления кладки к листу отмечена 1000-кратное увеличение экспрессии гена ингибитора трипсина, значительное увеличение экспрессии гена хитиназы, в 60-70 раз увеличения экспрессия гена активации иммунитета PR1. Общую схему защитного ответа листьев арабидопсиса на кладки насекомых можно подразделить на два модуля – изоляция зоны некроза от остального листа и накопление антиметаболитов желудочно-кишечного тракта личинок вредителя в прилегающей к кладке ткани. Первое приводит к нарушению термо и гидробаланса развития эмбрионов насекомого, второе – к нарушению питания отродившихся личинок насекомого. Оба фактора имеют высокую вероятность увеличить летальности личинок насекомого на эмбриональной и ранней постэмбриональной стадии развития.

Подробное изучение влияния откладки яиц на листья растения паслена горько-сладкого (*Solanum dulcamara*) различного происхождения бабочками совки малой (*Spodoptera exigua*) показало вовлеченность активных форм кислорода в выживаемость личинок в яйцах. Один из экотипов паслена реагируют на кладку образованием некроза, сопровождающегося синтезом реактивных форм кислорода, особенно  $H_2O_2$ , что приводит к снижению выживаемости эмбрионов примерно в 2 раза. Обработка кладки раствором фермента каталазы восстанавливает уровень выживаемости (Geuss et al., 2017).

Гиперчувствительная реакция листовой пластинки и образование зоны некроза в месте прикрепления кладки яиц колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* (Say)) вызывает нарушение сцепления, падение на поверхность

почвы и гибель яиц у сложного межвидового гибрида картофеля *Solanum* spp. (Balbyshev, Lorenzen, 1997).

Таким образом, при гиперчувствительном ответе имеет место разнообразие факторов, ограничивающих выживаемость личинок насекомого, как на эмбриональной, так на ранней постэмбриональной стадии развития. Данный факт позволяет предположить, что сам феномен является включателем целого комплекса других защитных механизмов. Проведенный обзор гиперчувствительного ответа листовой пластинки на прикрепление кладки яиц насекомого вредителя свидетельствует о том, что данный защитный механизм имеет большой потенциал для использования при создании различных сортов культур устойчивых к насекомым и, в особенности, картофеля как вегетативно размножаемой культуры.

Проведенный обзор имеющихся научных сведений по данному вопросу свидетельствует о необходимости совершенствования методики оценки селекционного материала на устойчивость к колорадскому жуку и создания технологичных методов отбора устойчивых форм.

#### **1.4. Современные технологии ускоренного размножения оригинального семенного картофеля**

Современное картофелеводство, как в промышленных масштабах, так в масштабах отдельного приусадебного хозяйства, требует использования высококачественного посадочного материала. Любой созданный новый сорт картофеля требует быстрого размножения при сохранении заложенных в него новых конкурентных преимуществ. Вегетативный способ размножения картофеля позволяет сохранить генетический потенциал культуры от расщепления, возникающий при половом наследовании, но одновременно способствует быстрому накоплению комплекса заболеваний вирусной, бактериальной и грибной этиологии. Процесс повторного заражения картофеля и снижение продуктивности культуры имеет место практически во

всех регионах, как в России, так и в мире (Анисимов, 2001; Замалиева, 2009; ГнUTOва, Можаяева, 2010; Прищепенко, Замалиева, 2013; Анисимов, 2014; Волгарев и др., 2016; Рогозина и др., 2016; Шаманин и др., 2017; Игнатов и др., 2019; Панычева и др., 2019).

Оригинальное семеноводство картофеля традиционно базировалось на использовании метода клонального размножения *in vitro* оздоровленных растений в пробирках. В дальнейшем из микрорастений в условиях контролируемой от повторного заражения среды получали мини-клубни (Трофимец и др., 1990; Анисимов и др., 2008; Малько и др., 2011; Овэс и др., 2014). В настоящее время, для решения задачи ускоренного размножения новых сортов картофеля или же оздоровленного исходного материала, всё большее значение приобретают различного рода биотехнологические методы в исполнении современных технологических и конструкторских решений. Наиболее производительными и экономически оправданными считаются методы ускоренного размножения исходного оздоровленного материала и получения мини-клубней в условиях аэро- и гидропоники (Kim Chan-Woo et al., 2009; Хутинаев и др., 2012, 2013, 2014; Mateus-Rodriguez et al., 2013; Мартиросян, 2014; Tierno et al., 2014; Хутинаев и др., 2016, 2017; Анисимов и др., 2017).

В оригинальном семеноводстве картофеля уровень требований к качеству посадочного материала достаточно высокий, а для его обеспечения необходимо в течение 3-4 полевых поколений получить достаточный объем качественного семенного материала. При этом скорость размножения на начальном этапе приобретает ключевое значение.

Существующие технологии ускоренного размножения оздоровленных растений в оригинальном семеноводстве картофеля базируются на передовых разработках в области физиологии и биохимии растений на базе современного технического уровня. В зависимости от способа и условий размножения они подразделяются на три вида:

- 1 – микроклональное черенкование и получение мини-клубней в условиях защищенного грунта;
- 2 – размножение оздоровленных растений и получение мини-клубней в условиях аэропоники;
- 3 – размножение оздоровленных растений и получение мини-клубней в условиях гидропоники.

Метод микроклонального черенкования в оригинальном семеноводстве картофеля, разработанный более 40 лет назад, и на сегодняшний день имеет широкое применение. Технологический процесс предполагает ускоренное размножение в зимне-весенний период с января по май первично оздоровленных микрорастений. Выращивание микрочеренков проводится в стерильных условиях на искусственных питательных средах, в культивационных помещениях – фитотронах. В дальнейшем микрорастения пересаживают в вегетационные помещения и получают на их основе мини-клубни (Трофимец, 1988). Оптимальные объемы производства включают 40 тыс. пробирочных растений в сезон с января по май и выращивание на этой основе в период с мая по сентябрь от 200 до 400 тыс. миниклубней на одну лабораторию оригинального семеноводства (Анисимов, Чугунов, 2014). В настоящее время имеются различные модификации данного метода (Смолеговец, 2008; Анисимов и др., 2009; Овес и др., 2014). Технология ускоренного размножения исходного оздоровленного материала методом микрочеренкования достаточно затратная и для её окупаемости необходимы значительные объемы реализации семенного материала. Данная технология внедрена на базе ООО «Фат-Агро» в Республике Северная Осетия – Алания на площади свыше 200 га, Агрофирмы "КРиММ" на площади 800 га картофеля и ряда других агропредприятий отрасли.

Размножение оздоровленных растений и получение мини-клубней в условиях аэропоники является другим высокотехнологичным, но менее затратным способом ускоренного размножения оздоровленного оригинального посадочного материала картофеля. Данный метод



принципиально отличается от предыдущего тем, что выращивание изначально ведется в нестерильных условиях, но свободных от источников заражения опасными патогенами в специализированных помещениях. Культивация растений происходит в условиях контролируемого режима освещения, температуры и влажности воздуха. Растения выращивают без субстратов, а их корневая система периодически опрыскивается питательным раствором (Мартиросян и др., 2016; Терентьева, Ткаченко, 2017). Отсутствие требований к стерильности процедур значительно снижает затраты и себестоимость проведения работ, повышает производительность труда. Аэропонный способ выращивания растений предполагает длительные периоды нахождения растений в воздушной среде в перерывах между орошением корней питательным раствором. В условиях такого режима оптимизируется снабжение корней кислородом, повышается количество и улучшается качество мини-клубней. В тоже время, данная специфика культивирования предъявляет высокие требования к надежности технических элементов системы и квалификации обслуживающего персонала. В настоящее время данный способ культивирования активно внедряется в НИУ и агропредприятиях для получения небольших партий качественного семенного материала при сравнительно небольших затратах. В частности, аэропонная система размножения оригинального семенного материала картофеля используется в Саратовском аграрном университете, в Одоевском районе Тульской области.

Ускоренное размножение оригинального семенного материала и получение мини-клубней в условиях гидропоники является компромиссным решением проблемы между классическим методом микроклонального размножения растений в защищенном грунте и высокотехнологичным методом размножения в аэропонной системе. Размножение и культивирование оздоровленных растений осуществляется в нестерильных условиях вегетационных помещений или фитотронов в течение холодного периода года, что снижает риск повторного заражения фитопатогенами.

Растения выращиваются в условиях искусственного освещения, в непрерывном или циклическом потоке питательного раствора без контакта с почвой, т. е. в изоляции от различного типа инфекций. Выращивание оздоровленных растений на гидропонной установке позволяет осуществлять подбор светового и температурного режимов, а также концентраций питательного раствора для индукции столоно - и клубнеобразования. Оптимизация режима выращивания мини-клубней на гидропонной установке позволяет ускорить размножение семенного материала дефицитных сортов картофеля. Конечным продуктом технологического этапа является получение мини-клубней картофеля свободных от вирусного, бактериального и грибного заражения (Галеев, 2010; Мякишева и др., 2014; Гордеев, 2017).

Наиболее известной системой гидропонного выращивания мини-клубней картофеля является установка «Картофельное дерево – 10 (КД-10) в различных модификациях (Фирсов, 2009; Хутинаев и др., 2012; Милёхин и др., 2014; Хутинаев и др., 2018). Простота обслуживания, относительно невысокая цена и доступность расходных материалов при её эксплуатации позволяет надёжно обеспечивать семеноводческие предприятия исходным оздоровленным посадочным материалом. Наиболее успешное применение установки КД-10 осуществлено в ООО «Дока Генные Технологии» Московской области. За относительно короткий период гидропонная система ускоренного размножения оздоровленного оригинального семенного материала позволила решить проблему с получением высококачественных семян картофеля и многократно повысить эффективность картофелеводства на данном предприятии.

Современные технологии ускоренного размножения оздоровленного оригинального семенного материала постоянно совершенствуются, как в плане конструкторских решений, так и в отношении регламентов использования элементов питания и параметров освещения в процессе культивирования растений. Основной же задачей этих технологий было и остается получение максимального коэффициента размножения

оздоровленного материала за один цикл при минимально допустимом уровне материальных и трудовых затрат.

Получаемые в данных системах мини-клубни картофеля отвечают требованиям ГОСТа на качество оригинального посадочного материала (Коршунов, Анисимов, 2003). В результате культивирования оздоровленных растений в условиях водной культуры получают клубневой материал, пригодный для размножения в открытом грунте в условиях полевого изолятора (Семчук и др., 2012; Милёхин и др., 2014). По результатам сравнения в течение 8 лет в Самарском НИИСХ различных технологий размножения исходного оздоровленного материала установлено, что коэффициент размножения составил 20 и 37 штук мини-клубней на одно пробирочное растение соответственно в условиях гидро- и аэропоники. При размножении оздоровленного материала традиционным способом в весенней теплице коэффициент не превышал 3,9 штук мини-клубней на 1 пробирочное растение (Милёхин и др., 2014). Подбор питательной среды для культивирования в условиях аэропоники увеличивает коэффициент размножения до 1: 45...57 (Аникина и др., 2017). В СибНИИРС в 2017-2018 годах в зависимости от сорта с 1 оздоровленного растения собирали в условиях аэропоники и гидропоники соответственно: Розара – 82 и 57 шт., Сафо – 43 и 63 шт., Златка – 61 и 23 шт., Сокур – 50 и 14 шт. (Нуриддинов и др., 2019). Производство мини-клубней на оздоровленной основе наиболее востребованных сортов с использованием водной культуры позволяет в отдаленных областях РФ удовлетворить спрос на качественный оригинальный посадочный материал (Мякишева и др., 2014).

Таким образом, размножение оздоровленного посадочного материала в условиях водной культуры позволяет в несколько раз ускорить размножение исходного оздоровленного материала и получить мини-клубни картофеля пригодные для посадки в условиях открытого грунта в полевом изоляторе.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1. Характеристика исходного материала

**Характеристика исходного селекционного материала картофеля.** Исходный селекционный материал в виде ботанических семян предоставлялся Всероссийским НИИ картофельного хозяйства в рамках программы создания сортов картофеля совместной селекции для конкретных почвенно-климатических условий Уральской зоны. Для реализации поставленных селекционных задач нами в течение 25 лет проработано более 160-ти гибридных комбинаций скрещивания. В селекционную программу вовлекались доноры относительной устойчивости к фитофторозу и колорадскому жуку, которые скрещивались с генотипами, характеризующихся высокими хозяйственно-ценными признаками: высокой продуктивностью, крахмалистостью, экологической пластичностью, хорошим вкусом и цветом мякоти клубней картофеля. Характеристика перспективного исходного материала, находящегося в процессе селекционной оценки, приводится в таблице 1.

**Характеристика сортов картофеля использованных при выполнении научных исследований.** Для проведения опытов по оценке вредоносности колорадского жука, изучения эффективности средств защиты картофеля и развития резистентности насекомого к инсектицидам, а также изучения биохимических показателей устойчивости картофеля использованы следующие сорта картофеля, имеющие широкое распространение в данной зоне.

Удача (Вильна х Анока). Выведен ВНИИКХ. Сорт столовый ранний, высокоурожайный, пластичный, товарность 96-100 %, содержание крахмала в клубнях 12-15 %. Клубни светло-бежевые, глазки мелкие, мякоть белая. Вкус от среднего до хорошего, хранится хорошо. Сорт устойчив к

Таблица 1- Характеристика исходного материала для селекционного отбора в питомнике гибридов 2 года

Селекционный номер комбинации	Происхождение	Характеристика родительских форм
4402	Никулинский х 92.7.26	Высокая продуктивность, устойчивость к вирусам и фитофторозу, относительная устойчивость к колорадскому жуку
4407	Русский сувенир х 88.34/14	Высокая продуктивность, устойчивость к вирусам и фитофторозу, относительная устойчивость к колорадскому жуку
4411	Никулинский х Аврора	Высокая продуктивность, устойчивость к вирусам и фитофторозу, к колорадскому жуку
4397	Сьерра х 93.14-99	Высокая продуктивность, устойчивость к вирусам и фитофторозу, относительная устойчивость к колорадскому жуку
4409	591m -62 х Дубрава	Высокая продуктивность, устойчивость к вирусам и фитофторозу, относительная устойчивость к колорадскому жуку
4479	Башкирский х Латона	Высокая продуктивность, устойчивость к вирусам и фитофторозу, относительная устойчивость к колорадскому жуку
4494	Башкирский х Аусония	Высокая продуктивность, устойчивость к вирусам и фитофторозу, относительная устойчивость к колорадскому жуку
4280	Скороплодный х Аусония	Высокая продуктивность и крахмалистость, устойчивость к вирусам и фитофторозу, относительная устойчивость к колорадскому жуку
4270	Пересвет х Карлена	Высокая продуктивность, крупноклубневость, устойчивость к вирусам и фитофторозу
4273	Никулинский х Карлена	Высокая продуктивность, крупноклубневость, устойчивость к вирусам и фитофторозу
4292	Гибрид 81.1.36 х Зарево	Относительная устойчивость к колорадскому жуку, фитофторозу, высокая продуктивность
4281	Пересвет х Аусония	Относительная устойчивость к колорадскому жуку, фитофторозу, высокая продуктивность
16-23	Башкирский х Дубрава	Относительная устойчивость к колорадскому жуку, тяжелым вирусным заболеваниям, высокая урожайность и крахмалистость
16-20	Башкирский х Аврора	Относительная устойчивость к колорадскому жуку, фитофторозу, высокая урожайность и крахмалистость

фитофторозу по ботве и клубням, мокрым и сухим гнилям, мозаичным вирусам, парше и ризоктониозу.

Жуковский ранний (Ягодка х Гидра). Выведен ВНИИКХ. Сорт ранний, столового назначения. Клубни розовые, глазки красные, мякоть белая. Высокоурожайный, товарность клубней 90-92 %, содержание крахмала в клубнях 10-12%, вкус и сохранность клубней от хорошего до среднего. Умеренно восприимчив по ботве и клубням к фитофторозу, среднеустойчив к бактериозам, устойчив к картофельной нематоде, парше обыкновенной и ризоктонии. Относительно жаро - и засухоустойчив.

Луговской. Выведен институтом картофелеводства Украинской Академии Аграрных наук. Сорт среднеспелый, столового назначения. Клубни овальной формы, кожура светло-розовая, мякоть белая, глазки мелкие. Сорт высокоурожайный, товарность 95-98 %, лёжкость клубней хорошая, содержание крахмала в клубнях 12-19 %, вкус хороший. Сорт устойчив к раку, относительно устойчив к фитофторозу, парше обыкновенной, среднеустойчив к вирусам, к черной ножке.

Невский (Веселовский х Кандидат). Выведен Северо-Западным НИИСХ. Сорт среднеранний, столового назначения, высокоурожайный и пластичный. В условиях Республики Башкортостан содержание крахмала составляет 12-14 %, вкусовые качества и устойчивость к болезням средняя. Лёжкость клубней хорошая, наблюдается раннее прорастание клубней. Клубни белые, с розовыми неглубокими глазками, мякоть белая. Товарность 90-95 %.

В опытах по изучению зависимости между проявлением реакции сверхчувствительности на кладки колорадского жука и уровнем устойчивости к вредителю в 2016 г. было использовано 40, в 2017 г. – 30, в 2019 г. – 50 сортов и гибридов картофеля различного происхождения и сроков созревания, а также 3 перспективных гибрида селекции Башкирского НИИСХ. Краткое описание данных сортов приводится в таблице 2.

Таблица 2- Характеристика сортов картофеля, использованных при проведении исследований 2016, 2017 и 2019 гг.

№ п/п	Сорт	Страна оригинатор*	Срок созревания *	Устойчивость к болезням и вредителям **				Содержание крахмала, % **
				Фитофторозу	Вирусам	Парше обыкновенно й	Колорад- скому жуку,	
1	Аллегро	Нидерланды	Ранний	Устойчив	Устойчив	Отн. уст-в	Отн. уст-в	13,6-14,5
2	Амалия	Нидерланды	Ранний	Низкая устойчивость	Ср. устойчив	Отн. уст-в	Не уст-в	13,8-14,1
3	Амароза	Нидерланды	Ранний	Низкая устойчивость	Не устойчив	Отн. уст-в	Отн. уст-в	16,5-17,0
4	Андро	Нидерланды	Ранний	Низкая устойчивость	Не устойчив	Отн. уст-в	Не уст-в	13,6-15,1
5	Антошка	РФ	Ср. Ранний	Устойчив	Ср. устойчив	Ср.устойчив	Не уст-в	14,7-16,8
6	Белоснежка	РФ	Ср. Ранний	Устойчив	Устойчив	Устойчив	Отн. уст-в	15,5-19,9
7	Бронницкий	РФ	Ср. Спелый	Не устойчив	Ср. устойчив	Не устойчив	Не уст-в	16,0-18,0
8	Весна	РФ	Ранний	Низкая устойчивость	Не устойчив	Не устойчив	Не уст-в	11,0-15,0
9	Галактика	Ирландия	Ср. Ранний	Низкая устойчивость	Устойчив	Не устойчив	Отн. уст-в	16,0-18,0
10	Гибрид 13	РФ	Ср. Спелый	Устойчив	Устойчив	Устойчив	Ср. уст-в	12,5-14,1
11	Гибрид 21	РФ	Ср. Спелый	Устойчив	Устойчив	Устойчив	Ср. уст-в	13,1-13,8
12	Гибрид 53	РФ	Ср. Спелый	Устойчив	Устойчив	Устойчив	Ср. уст-в	13,9-14,6
13	Горняк	РФ	Ср. Ранний	Ср. устойчив	Устойчив	Ср.устойчив	Отн. уст-в	15,1-16,8
14	Гранат	Белоруссия	Ср. Поздний	Низкая устойчивость	Устойчив	Ср.устойчив	Отн. уст-в	14,6–18,0
15	Диско	Нидерланды	Ср. Ранний	Низкая устойчивость	Ср. устойчив	Ср.устойчив	Не уст-в	14,1-15,2
16	Жигулевский	РФ	Ср. Спелый	Ср. устойчив	Устойчив	Ср.устойчив	Не уст-в	12,5-15,0
17	Зекура	Германия	Ср. Ранний	Не устойчив	Ср. устойчив	Не устойчив	Не уст-в	13,0-18,0

18	Зумба	РФ	Ср. Ранний	Ср. устойчив	Устойчив	Ср.устойчив	Ср. уст-в	14,3-15,0
19	Институтский	РФ	Ср. Ранний	Низкая устойчивость	Не устойчив	Не устойчив	Ср. уст-в	13,4-14,3
20	Колетте	Германия	Ранний	Низкая устойчивость	Ср. устойчив	Ср.устойчив	Отн. уст-в	12,2-15,2
21	Кондор	Нидерланды	Ср. Ранний	Ср. устойчив	Ср. устойчив	Ср.устойчив	Отн. уст-в	9,2-13,8
22	Красная горка	РФ	Ср. Ранний	Не устойчив	Не устойчив	Не устойчив	Не уст-в	12,2-12,8
23	Лазарь	РФ	Ср. Спелый	Ср. устойчив	Ср. устойчив	Отн. уст-в	Отн. уст-в	17,8-18,3
24	Лига	РФ	Ранний	Ср. устойчив	Ср. устойчив	Отн. уст-в	Отн. уст-в	11,8-16,4
25	Мадейра	Германия	Ср. Спелый	Не устойчив	Ср. устойчив	Не устойчив	Отн. уст-в	13,1-15,9
26	Накра	РФ	Ср. Спелый	Ср. устойчив	Ср. устойчив	Ср.устойчив	Отн. уст-в	18,2-21,9
27	Нандина	Германия	Оч. Ранний	Не устойчив	Ср. устойчив	Не устойчив	Отн. уст-в	12,8-15,0
28	Наяда	РФ	Ср. Спелый	Ср. устойчив	Ср. устойчив	Ср.устойчив	Не уст-в	12,4-16,4
29	Никулинский	РФ	Ср. Поздний	Ср. устойчив	Не устойчив	Устойчив	Ср. уст-в	12,5-21,3
30	Ранняя роза	США	Ранний	Не устойчив	Не устойчив	Ср.устойчив	Не уст-в	13,5-17,6
31	Рая	Украина	Ср. Ранний	Не устойчив	Не устойчив	Не устойчив	Не уст-в	13,6-14,2
32	Регги	РФ	Ранний	Устойчив	Не устойчив	Ср.устойчив	Не уст-в	14,8-18,8
33	Ред фэнтези	Германия	Ср. Поздняя	Не устойчив	Не устойчив	Не устойчив	Не уст-в	15,0-16,3
34	Ресурс	РФ	Ср. Спелый	Устойчив	Ср. устойчив	Ср.устойчив	Отн. уст-в	13,0-16,0
35	Розалинд	Германия	Ранний	Низкая устойчивость	Не устойчив	Не устойчив	Не уст-в	12,2-17,3
36	Роксана	Германия	Ср. Спелый	Низкая устойчивость	Не устойчив	Ср.устойчив	Не уст-в	13,4-14,2
37	Садовый	РФ	Ср. Ранний	Низкая устойчивость	Не устойчив	Не устойчив	Не уст-в	12,1-13,2



38	Саньява	Германия	Ср. Ранний	Низкая устойчивость	Не устойчив	Не устойчив	Отн. уст-в	13,3-14,1
39	Сафо	РФ	Ср. Ранний	Низкая устойчивость	Ср. устойчив	Ср.устойчив	Отн. уст-в	12,7-16,7
40	Свитанок киевский	Украина	Ср. Ранний	Устойчив	Устойчив	Ср.устойчив	Ср. уст-в	14,1-15,1
41	Сентябрь	РФ	Ср. Ранний	Устойчив	Устойчив	Ср.устойчив	Отн. уст-в	13,8-19,9
42	Скарб	Беларусия	Ср. Спелый	Устойчив	Устойчив	Ср.устойчив	Отн. уст-в	10,8-17,7
43	Танго	РФ	Поздний	Устойчив	Устойчив	Ср.устойчив	Отн. уст-в	15,0-21,0
44	Фрегата	Польша	Ср. Ранний	Ср. устойчив	Ср. устойчив	Не устойчив	Отн. уст-в	14,0-21,0
45	Фреско	Нидерланды	Ранний	Ср. устойчив	Ср. устойчив	Не устойчив	Ср. уст-в	12,0-17,0

\*По данным ФГБУ «Госсорткомиссия», \*\* По данным автора

## 2.2. Методика проведения полевых исследований

**Методика проведения селекционного отбора.** Селекционную работу по культуре картофеля проводили согласно «Методическим указаниям по технологии селекционного процесса картофеля» (М. 2006).

Коллекционный питомник. В питомнике осуществляли подбор родительских форм для разработки программы гибридизации. Каждый образец в питомнике высаживали по 20 кустов и выращивали на высоком агрофоне. Во время вегетации и уборки образцы оценивали по комплексу хозяйственно-ценных признаков. По результатам оценки выделившиеся формы включали в скрещивания.

Питомник сеянцев. Сеянцы выращивали на специальной площадке с возможностью полива и постоянного ухода. Использовали безрассадную культуру выращивания сеянцев в пластиковых ящиках размером 40x50 см. При этом в каждый ящик высевали по 250 семян из расчёта на одно семя 8 см<sup>2</sup> площади питания. Грунт для выращивания сеянцев готовили из смеси равных частей чернозёма, торфа и песка. Грунт проливали, выровняли и на влажную поверхность равномерно раскладывали ботанические семена картофеля, а затем присыпали поверхность сухим просеянным песком. Семена прорастали через 12-20 дней в зависимости от температуры воздуха (рис. 1).



Рисунок 1. Всходы сеянцев в почвенном грунте в пластиковых ящиках

Уход за растениями состоял из полива по мере необходимости, еженедельной подкормки раствором минеральных удобрений. Каждые 3-5 дня ящики поворачивали в горизонтальной плоскости на 180 градусов для устранения неравномерности солнечного освещения. Период вегетации завершали в конце сентября месяца после наступления первых заморозков и усыхания ботвы. С одного ящика получали в среднем от 120 до 280 клубней массой 3-12 г в зависимости от всхожести ботанических семян. Полученные клубни промывали, пересчитывали и упаковывали в бумажные пакеты и хранили в хранилище до посадки.

Питомник гибридов 1-го клубневого поколения (одноклубневок). Для закладки данного питомника весной клубни сеянцев тщательно осматривали, больные браковали. Клубни высаживали по схеме 75x10 см, между семьями оставляли дорожку. В период вегетации проводили оценку комбинаций скрещиваний по морфологическим признакам растений и по устойчивости к болезням ботвы, а также браковку больных растений. В период вегетации проводили фенологические наблюдения, удаление больных растений. В процессе уборки проводили негативный отбор гибридов по клубням, а выделенные образцы убирали в отдельный пакет и присваивали индивидуальный селекционный номер, который сохранялся до конца селекционного процесса.

Питомник гибридов 2 года. При формировании питомника использовали селекционный материал, отобранный среди гибридов 1 клубневого поколения с учетом браковки сильно изросших и больных клубней. Делянки в питомнике – однорядковые, по 10 клубней в рядке. Схема посадки 75x60 см. Стандарты районированных сортов размещали через каждые 20 селекционных гибридов.

В течение вегетационного периода проводили фенологические наблюдения, браковку пораженных болезнями растений, а также оценку по морфологии куста и физиологическому состоянию ботвы. В период уборки учитывали следующие признаки: компактность гнезда, количество и

выравненность клубней, форму и глубину глазков, длину столонов и прочность прикрепления клубней. Селекционную ценность гибридной комбинации определяли по числу отобранных гибридов.

Питомник предварительного испытания. В процессе весенней инспекции отобранные гибриды упаковывали в сеточки с указанием селекционного номера. Клубни высаживали в двухрядковые деланки по 15 клубней в рядке. Схема посадки 75x35 см. Через 40 номеров размещали стандартные районированные сорта. В течение вегетационного периода проводили фенологические наблюдения, учет пораженных болезнями растений, прочистку больных кустов и примесей, оценку по морфологии и габитусу куста, физиологическому состоянию ботвы и браковку гибридов, уступающих по этим признакам сортам-стандартам. Динамику накопления урожая гибридов оценивали методом пробных копок через 60 дней после всходов. Во время уборки проводили отбор гибридов с учетом компактности гнезда, количества и выравненности клубней, их форме и глубине глазков, длине столонов и прочности прикрепления клубней, устойчивости клубней к болезням.

Питомник основного испытания 1 года. Отобранные после зимнего хранения гибриды высаживали на двухрядковых деланках по 15 клубней в рядке в 2-кратной повторности. Размещение деланок – рендомизированное. Остальные клубни каждого гибрида высаживали в питомнике селекционного размножения для отбора клонов (по 15-20 клубней каждого гибрида). Стандартные сорта разного срока созревания высаживали через 20 номеров. Во время вегетации проводили те же наблюдения и оценки, как и в предыдущем питомнике. Во время уборки клубни гибридов взвешивали, определяли общий и товарный урожай и отбирали пробы для оценки содержания крахмала, вкуса и кулинарных свойств клубней. Браковали гибриды, существенно уступающие районированным сортам аналогичного срока созревания по товарному урожаю, а также клубни с горьким вкусом или быстро темнеющей мякотью после варки.

Питомник основного испытания 2-го года. Делянки в этом питомнике 4-рядковые по 15 растений, повторность трехкратная. Стандарты высаживали через 10 номеров. В питомнике проводили те же наблюдения и учеты, а также оценку гибридов по комплексу хозяйственно-ценных признаков. В данном питомнике проводили оценку в динамике устойчивости гибридов по ботве к фитофторозу: первую – при поражении фитофторозом стандартов, вторую – перед уборкой. Во время уборки отбирали пробы для лабораторной оценки клубней. Весной гибриды оценивали по лежкости и пораженности клубней болезнями. Отобранный материал высаживали в питомнике конкурсного испытания.

Конкурсное испытание. Питомник закладывали в течение трех лет на четырёхрядковых делянках по 25 кустов в рядке, в 4-х кратной повторности. Наблюдения, учеты, оценки те же, что и в питомнике основного испытания. В этом питомнике в процессе уборки гибриды оценивали на устойчивость к механическим повреждениям, определяли динамику накопления урожая в течение вегетационного периода, биохимические и кулинарные качества клубней и лежкость в период их зимнего хранения. Гибриды данного питомника проходили испытания на устойчивость к раку и золотистой картофельной нематоды на стационаре ВНИИКХ. Лучшие гибриды передавали на Государственное испытание на сортоучастках зоны районирования.

Производственное испытание. Одновременно с конкурсным испытанием начинали производственное испытание лучших перспективных гибридов в сравнении со стандартными сортами соответствующего срока созревания и репродукции. Использовали семенной материал из питомника селекционного размножения. Площадь делянок – не менее 0,5 га для каждого гибрида и стандарта.

**Методика оценки селекционного материала по устойчивости к колорадскому жуку в полевых условиях.** Оценка селекционного материала по устойчивости к повреждению колорадским жуком в полевых условиях

проводилась по 2-летней схеме согласно «Методическим указаниям, по массовой оценке, селекционного материала картофеля на устойчивость к колорадскому жуку» (М. 1994). При этом использовали метод визуального подсчета повреждаемости листьев колорадским жуком и снижения урожая клубней в поле при естественном распространении вредителя.

Первый и второй год испытания. Образцы высаживали на двухрядковых делянках по 10 растений в 3-х кратной повторности (по схеме 70x30 см). Делянки изолировали друг от друга, оставляя 1 ряд свободным. Стандартные сорта располагали в общем массиве опыта рендомизированно. Стандартом неустойчивости служили сорта Невский и Луговской, средней устойчивости – Удача.

Степень повреждения оценивали визуально по 9-балльной шкале:

9 баллов – слабое повреждение до 10 % (высокая устойчивость);

7 баллов – повреждено от 10 до 24 % (относительно высокая устойчивость);

5 баллов – повреждено от 25 до 49 % (средняя устойчивость);

3 балла – повреждено от 50 до 79 % (слабая устойчивость);

1 балл – сильное повреждение от 80 до 100 % (отсутствие устойчивости).

Первую визуальную оценку испытуемых растений начинали проводить при повреждении неустойчивого контрольного сорта на 10–29 % (7 баллов). Последующие учеты проводили через каждые 7 дней. На фоне контрольного варианта с отсутствием вредителя проводили оценку размера потерь урожая. По итогам испытания проводили отбор форм с наименьшими потерями урожая от повреждения вредителем.

Полевые опыты по сравнительному изучению взаимосвязи уровня развития сверхчувствительного ответа (СВЧ) листовой пластинки картофеля на кладки вредителя у различных сортов картофеля и их устойчивостью к колорадскому жуку закладывали в Предуральской климатической зоне на территории Бирского научного подразделения Башкирского НИИСХ согласно принятой методике (Яшина, Шпаков, 1994). Для изучения в 2016

году было оценено 37, в 2017 году – 27, а в 2019 году – 47 сортообразцов различного происхождения. Каждый сорт выращивали на четырёхрядковой делянке по 10 растений в рядке в 3-х кратной повторности (по схеме 70 x 30 см). Заселение делянок самками колорадского жука происходило естественным образом. Два рядка в каждой делянке в момент отрождения личинок из яиц (во второй декаде июня) обрабатывали инсектицидом Регент из расчета 10-12 г/га. Биологическая эффективность действия инсектицида в отношении личинок 1-2 возраста составила 95-98 %. Учет повреждения ботвы проводили 3 раза через 7, 10 и 14 дней после отрождения личинок из яиц. Учет продуктивности проводили в 1 декаде сентября, по результатам которой составляли рейтинг уровня устойчивости к снижению продуктивности от повреждения колорадским жуком. Развитие реакции сверхчувствительности (СВЧ-реакция) на листовой пластинке оценивали по следующей шкале:

- 0 баллов – отсутствие СВЧ-реакции
- 1 балл – выпирание листовой пластинки в месте прикрепления кладки;
- 2 балла – развитие некроза на 25 % площади занимаемой кладкой;
- 3 балла – развитие некроза на 50 % площади занимаемой кладкой;
- 4 балла – развитие некроза на 100 % площади занимаемой кладкой;
- 5 баллов – прободение листовой пластинки в месте прикрепления кладки.

Результаты развития СВЧ-реакции определяли под 12 обнаруженным подряд на делянке кладкам и выводили среднее значение развития некроза в баллах.

**Методика закладки полевых опытов по испытанию эффективности средств защиты картофеля от повреждения колорадским жуком.** Исследования по оценке биологической и хозяйственной эффективности инсектицидов проводили на базе Бирского научного подразделения Башкирского НИИСХ. Обработку инсектицидами осуществляли в соответствии с принятой методикой (Новожилов и др., 1986;

Долженко и др., 2004). Тест-объектом служили имаго и личинки колорадского жука. Мелкоделяночные опыты проводили на делянках размером 50 м<sup>2</sup> в 4-х кратной повторности (Долженко, 2009). Опрыскивание ботвы растений осуществляли при достижении численности вредителем экономического порога вредоносности (ЭПВ) в рекомендованных для препаратов дозировках, при норме расхода рабочей жидкости 300 л/га. Эффективность инсектицидов определяли по величине снижения численности вредителя относительно исходной с поправкой на контроль. Сохранность токсического эффекта отмечали по истечении 30 суток после применения инсектицидов. На опытных делянках с растений картофеля брали листья из среднего яруса. В лабораторных условиях на листья, помещенные в стеклянные садки в гигростатах, подсаживались личинки IV возраста. Для сравнения брали листья с контрольного участка. Смертность с поправкой на контроль оценивали по результатам учетов через 10 суток после подсаживания по формуле Эббота (Буров, 1983). Опыт закладывали на двух ранних сортах картофеля: Удача и Башкирский. Статистическую обработку результатов исследования проводили методом дисперсионного анализа (Доспехов, 1985). В опыте использовали 9 наиболее популярных коммерческих серийных препаратов:

*Фосфорорганические инсектициды:* Карбофос, действующее вещество – малатион СП 100 г/кг (ФГУП ВНИИХСЗР); Актеллик, действующее вещество – пиримифос-метил КЭ 500 г/л (Сингента Кроп Протекшн АГ, Австрия).

*Нереистоксины:* Банкол, действующее вещество – бенсултап СП 50% 500 г/кг (Takeda Chemical Industries Ltd., Япония).

*Неоникотиноиды:* Актара, действующее вещество – тиаметоксам ВДГ 250 г/кг (Сингента Кроп Протекшн АГ, Австрия); Танрек, действующее вещество – имидоклоприд ВРК 200г/л.

*Фенилтиразолы:* Регент, действующее вещество – фипронил ВДГ 800 г/кг (Сингента Кроп Протекшн АГ, Австрия).



*Пиретройды:* Фаскорд, действующее вещество – альфа-циперметрин КЭ 100 г/л.

*Биопрепараты:* Битоксибацилли П, экзотоксин споро-кристаллический комплекс на основе микробной культуры *Bacillus thuringiensis* var. *Thuringiensis*; фитоверм КЭ этанольный экстракт авермектинов из мицелиальной массы актиномицета *Streptomyces avermitilis* штамма ВНИИСХМ-54, д.в. – аверсектин-С, 2 г/л.

Дозировку внесения инсектицидов определяли согласно рекомендованному производителем регламенту применения каждого препарата. Растения в контрольном варианте не обрабатывали.

### 2.3. Методика проведения лабораторных исследований

**Методика оценки чувствительности имаго колорадского жука к инсектицидам.** Оценка чувствительности популяции насекомого к инсектицидам проведена на основе изучения перезимовавших имаго колорадского жука из 21-й выборки. Выборки из локальных популяций различных районов Республики Башкортостан собраны в июне 2008 года. Имаго содержали на свежем корме (листья картофеля сорта Удача) в чашках Петри диаметром 90 мм по 10 особей в 4-6 кратной повторности в течение 1 недели до момента обработки инсектицидами и 40-50 суток – после обработки. Препараты использовали в диагностических концентрациях по принятым методикам (Амирханов, 1995; Беньковская, 2008). Исследования проведены на базе Института биохимии и генетики УФИЦ РАН.

**Определение активности протеолитических ферментов личинок колорадского жука и их ингибиторов по методу гидролиза желатинового слоя.**

Активность ферментов, расщепляющих казеин определяли по методу Петровой-Виницонайте (Северин, Соловьёва, 1986). Для определения протеиназ, гидролизующих N, $\alpha$ -бензоил-DL-аргинин-4-нитроанилид

(БАПНА) использовали метод Эрлангера (Северин, Соловьёва, 1986). Для определения протеиназ гидролизующих желатин применяли оригинальный метод с использованием фотопластинок для ядерных исследований производства Московского технического завода. Активность фермента рассчитывали по размеру площади участка геля с гидролизованным субстратом. За 1 миллиединицу активности (мЕ) принимали такую активность, которая обуславливает гидролиз субстрата на участке геля размером 1 мм<sup>2</sup>. Активность ингибиторов рассчитывали по разности активности фермента без ингибитора и с ингибитором и выражали в миллиингибиторных (мИЕ) и ингибиторных (ИЕ) единицах. За 1 ИЕ принимали такую активность ингибитора, которая при стандартных условиях полностью подавляет 1Е активности фермента. Исследования проведены на базе кафедры биохимии и физиологии растений Башкирского ГУ.

**Определение концентрации белка в растворах.** Для определения концентрации белка в растворах использовали метод Бредфорда (Северин, Соловьёва, 1986). 100 мг красителя Кумасси голубого G-250 растворяли в 50 мл этанола, приливали 100 мл 85 % фосфорной кислоты, 20 мл соляной кислоты и доводили дистиллированной водой до 1,0 литра. К 1 мл раствора белка добавляли 1 мл реактива и определяли оптическую плотность при 590 нм. Контролем служил раствор, содержащий 1,0 мл дистиллированной воды и 1,0 мл красителя. Калибровочную кривую для определения концентрации белка строили по  $\alpha$ -химотрипсину. Исследования проведены на базе кафедры биохимии и физиологии растений Башкирского ГУ.

**Методика определения локализации перекиси водорода и супероксидного радикала.** Для инициации СВЧ-реакции в лабораторных условиях и изучения накопления активных форм кислорода при развитии СВЧ-реакции листьев картофеля на кладки колорадского жука у разных сортов картофеля использованы смывы с поверхности яиц колорадского жука, содержащие предположительно, элиситоры. Опыт закладывали с использованием 3 сортов: Башкирский, Удача и Ранняя роза. Определение

локализации перекиси водорода и супероксид аниона проводили через 24 часа после нанесения смыва. Фенотипическое проявление реакции СВЧ фиксировали через 7 суток. Определение локализации перекиси водорода *in situ* проводили модифицированным методом с использованием 0,01 % 3,3'-диаминобензидина и 0,5 мг/мл пероксидазы хрена (Sigma-Aldrich, USA) в 0,1 М фосфатном буфере (Sorokan, et al., 2018). Супероксид-анион окрашивали с использованием водного раствора 1 г/л нитросинего тетразолия хлорида (Россия) согласно описанию (Shafi et al., 2014). Листья инфильтровали под мягким вакуумом с описанными окрашивающими смесями в течение 30 мин. Реакцию окрашивания прекращали через 1 ч после инфильтрации, а листья фиксировали в этаноле в течение 3 суток, после чего помещали в смесь этанол: глицерин (1:1). Локализацию  $H_2O_2$  и супероксидного радикала определяли в окрашенных участках с помощью светового микроскопа Biozero BZ-X700 (Keyence, Japan). Результаты воспроизведены в двух независимых экспериментах. Исследования проведены на базе Института Биохимии и Генетики УФИЦ РАН.

#### **2.4. Условия проведения исследований**

Исследования проводили с 2001 по 2018 год на территории Бирского опытного хозяйства, которое входит в Северную лесостепную подзону. Климат подзоны умеренный, достаточно влажный. Сумма положительных температур выше  $+10^{\circ}C$  за вегетационный период составляла 1800-2000°, гидротермический коэффициент 1,2-1,4, продолжительность периода со среднесуточной температурой выше  $+10^{\circ}C$  – 120-125 дней, безморозного периода – 90-100 дней. Прекращение заморозков в воздухе весной приходилось на период 25 мая-5 июня, осенние заморозки начинались в первой половине сентября. Среднегодовое количество осадков – 450 мм, средняя температура воздуха с мая по август составляла  $+15,2^{\circ}C$ . Весенняя влагозарядка почвы высокая, в целом количество осадков, тепла и

продолжительность вегетационного периода достаточны для возделывания картофеля от раннего до среднего срока созревания. Погодные условия в зоне проведения селекционного отбора (табл. 3), свидетельствуют о том, что они в большинстве лет соответствовали климатической норме. В тоже время необходимо отметить, что 2010 год был острозасушливым, в 2002 и 2009 годы отмечался недостаток тепла, а в 2008 и 2017 годы отмечался избыток осадков. Во все годы исследований на картофеле отмечалось размножение колорадского жука выше уровня экономического порога вредоносности, что требовало проведение защитных обработок.

Таблица 3 - Характеристика метеорологических условий вегетационных периодов 2002-2018 гг. Бирское НП БНИИСХ

Годы	Сумма осадков вегетационного периода, мм	Сумма положительных температур, °С	Гидротермический коэффициент вегетационного периода
2002	201	1891	1,06
2003	197	2425	0,81
2004	276	2408	1,14
2005	255	2426	1,05
2006	223	2396	0,93
2007	243	2318	1,04
2008	364	2565	1,41
2009	241	2169	1,11
2010	44	2734	0,16
2011	220	2313	0,95
2012	247	2445	1,01
2013	272	2818	0,96
2014	242	2608	0,92
2015	265	2507	1,05
2016	252	2731	0,92
2017	348	2234	1,56
2018	275	2449	1,12
Среднее за период наблюдений	246	2430	1,02
Среднемноголетнее	308	2493	1,23

Почвенный покров представлен темно-серыми и серыми лесными почвами, тяжелосуглинистого механического состава, мощность гумусового слоя в среднем 20-22 см с колебаниями от 15 до 40 см в зависимости от рельефа поверхности. Картофель возделывали в специализированном селекционном четырёхпольном севообороте: пар чистый – озимая рожь –

картофель – яровые зерновые. Агрохимическая характеристика почвы: содержание гумуса по Тюрину – 5,1 %, рН солевой вытяжки – 5,2, подвижного фосфора по Кирсанову – 16-19 мг/100 г почвы, обменного калия – 18-20 мг/100 г почвы, азот легкогидролизуемый 9,8 мг/100 г почвы.

**Условия вегетации картофеля в 2007-2009 годы.** В период 2007-2009 годов с целью оценки вредоносности колорадского жука для посадок картофеля были заложены опыты с использованием четырех различных сортов картофеля. Различия температурного фона и влагообеспеченности в эти годы были в пределах климатической нормы и сильно не отличались. Так, агрометеорологические условия в 2007 году были в целом благоприятны для роста и развития культуры картофеля. Значение ГТК равное 1,04 при среднемноголетнем значении 1,14 характеризует погодные условия как менее увлажненные. Первая декада мая 2007 года была дождливой, выпало 15 мм осадков. Среднесуточная температура воздуха была несколько выше среднемноголетних значений. Во второй и третьей декадах мая установилась умеренно теплая погода с кратковременными дождями малой интенсивности, благоприятная как для развития культуры, так и для выхода колорадского жука из зимней диапаузы. В июне характер погоды был крайне неустойчив, отмечался шквалистый ветер с ливневыми осадками. Температура воздуха была на уровне среднемноголетних значений, а сумма осадков за период была в 2,5 раза выше нормы. Данные погодные условия создали комфортные условия для интенсивного развития вегетативной массы картофеля, а также и развития вредителя. В июле установилась умеренно теплая погода, с периодами временного понижения температуры воздуха и выпадения обильных осадков, близкая к среднемноголетней норме. Данные погодные условия в целом благоприятны для интенсивного развития вегетативной массы и начала клубнеобразования картофеля, а также развития вредителя.

Агрометеорологические условия в 2008 году складывались благоприятно для роста и развития картофеля. Значение ГТК в конце вегетационного периода составило 1,42, что характеризует год как более

увлажненный. В мае месяце осадков выпало 74 мм, отмечался недостаток тепла. В июне характер погоды был крайне неустойчив, отмечались ливневые осадки и периоды значительного понижения температуры воздуха. Температура воздуха была несколько ниже среднегодовых значений, а сумма осадков за период была ниже нормы. Данные погодные условия в целом были благоприятны для культуры картофеля, но несколько задержали выход из диапаузы и расселение вредителя. В июле установилась умеренно теплая погода, с периодами временного понижения температуры воздуха и выпадением обильных осадков. Среднесуточная температура воздуха была выше нормы на 1,4 градуса, сумма осадков за месяц была близко к норме. Данные погодные условия в целом были благоприятны для интенсивного развития вегетативной массы и начала клубнеобразования картофеля и развития вредителя.

Агрометеорологические условия в 2009 году были в целом благоприятны для роста и развития картофеля. Значение ГТК в конце вегетационного периода составило 1,11. Погодные условия были типичные для зоны. Погодные условия мая месяца характеризовались отсутствием атмосферных осадков и повышенным температурным фоном. В конце мая месяца выпала месячная норма осадков, что компенсировало недостаток влаги в почве, создало хорошие условия для появления всходов культуры и выхода колорадского жука из зимней диапаузы. В июне характер погоды был крайне неустойчив, отмечались ливневые осадки на фоне повышенного температурного фона в первой декаде. Данные погодные условия в целом были благоприятны для культуры картофеля и распространения вредителя. В июле установилась умеренно теплая погода, с периодами временного понижения температуры воздуха и выпадением обильных осадков. Данные погодные условия в целом были благоприятны как для интенсивного развития вегетативной массы и начала клубнеобразования картофеля, так и размножения вредителя.

**Условия первой половины вегетации картофеля в 2016, 2017 и 2019**

гг. Для оценки возможности использования реакции сверхчувствительности листовой пластинки растений картофеля на кладки яиц колорадского жука при отборе устойчивых к вредителю генотипов в 2016, 2017, и 2019 годах были заложены опыты в Предуральской лесостепной зоне на территории Бирского научного подразделения Башкирского НИИСХ. Метеорологические условия в зоне проведения исследований за все годы наблюдений были в рамках климатической нормы (рис. 2, 3). Период с момента откладки яиц на листья картофеля самками колорадского жука до развития личинок 4 возраста ежегодно приходился на даты со 2 декады июня по конец 3 декады июля. В этот период в 2016 году фон среднесуточных температур находился в зоне 19,6 - 23,9°C и суммой осадков за это период 60 мм, при этом в первые три декады этого периода осадков не отмечено и наблюдался рост дефицита влагообеспеченности. В 2017 году в данный период фон среднесуточных температур находился в зоне 16,8 - 21,5°C и суммой осадков за это период 166 мм, которые выпадали равномерно. В 2019 году в данный период фон среднесуточных температур находился в зоне 16,1 - 20,6°C и суммой осадков за это период 95 мм, которые выпадали относительно равномерно.

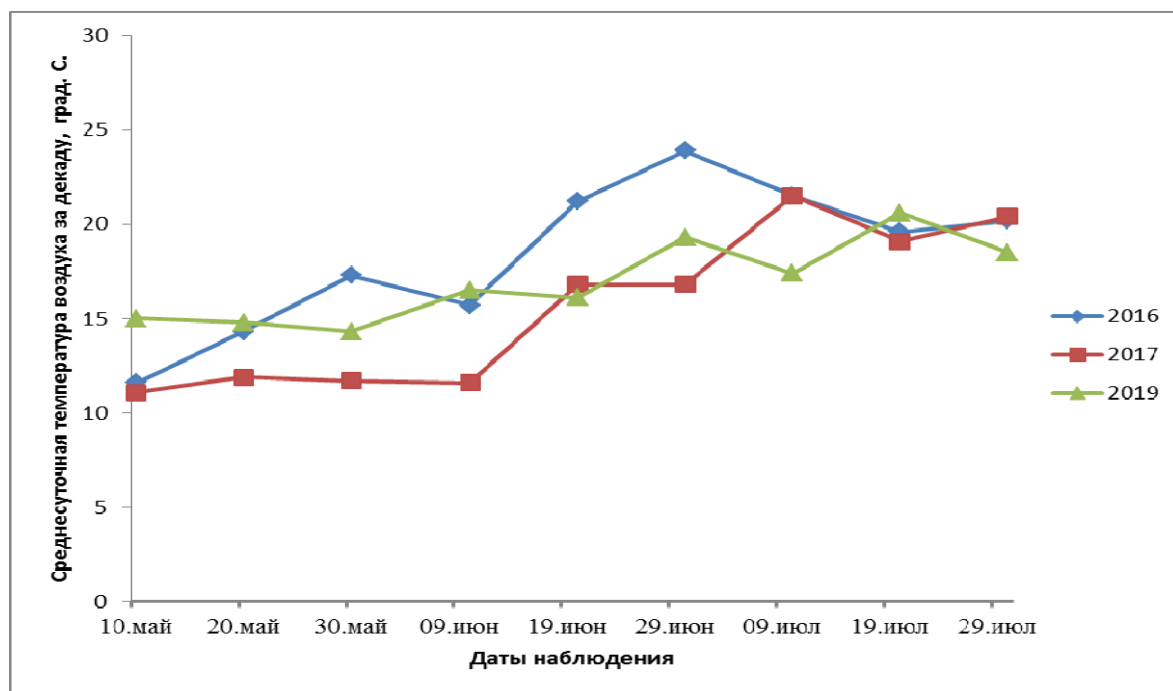


Рисунок 2. Среднесуточная температура воздуха в период развития 1 поколения колорадского жука от выхода весной на поверхность до ухода личинок в почву на окукливание

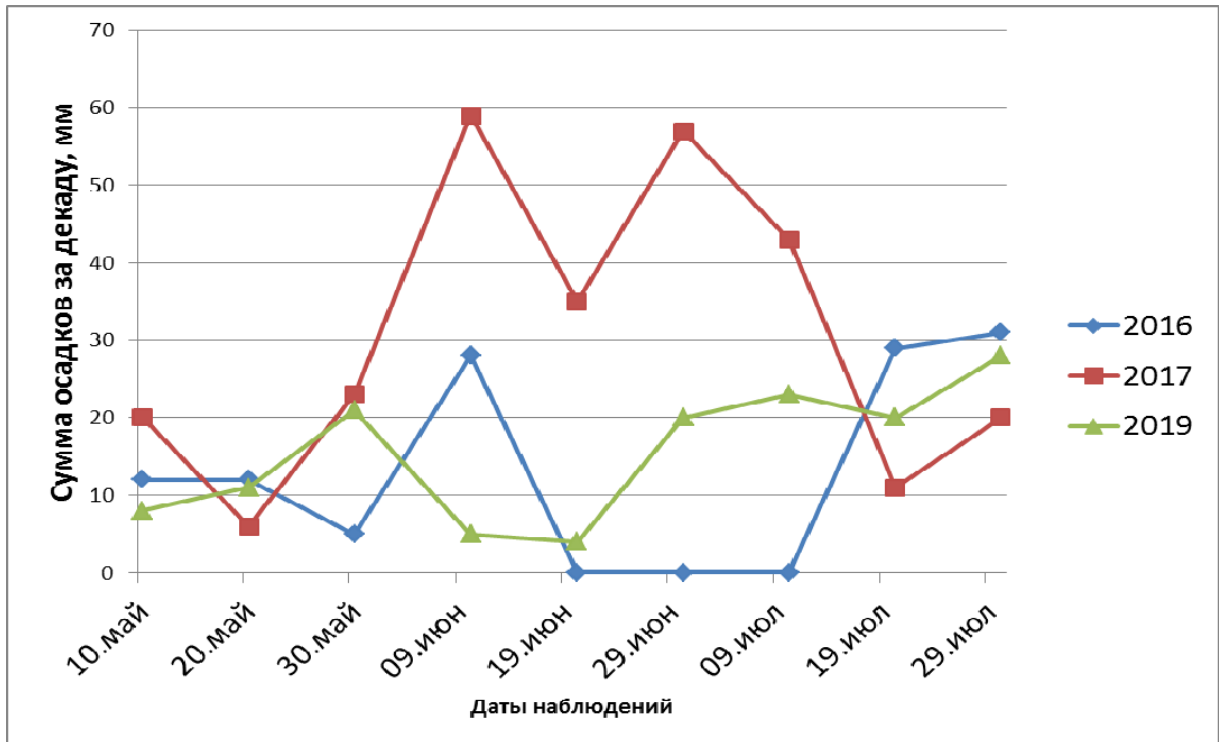


Рисунок 3. Сумма осадков за декаду в период развития 1 поколения колорадского жука от выхода весной на поверхность до ухода личинок в почву на окукливание.



## **ГЛАВА 3. ЭФФЕКТИВНОСТЬ КОНТРОЛЯ ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА ИНСЕКТИЦИДАМИ**

### **3.1. Оценка вредоносности колорадского жука на различных сортах картофеля**

Для оценки вредоносности колорадского жука на посадках картофеля в период 2007-2009 годов закладывали опыты с использованием четырех сортов картофеля различных сроков созревания: Удача, Башкирский (ранние), Невский (среднеранний), Луговской (среднеспелый).

В период вегетации в фазу бутонизации и цветения растений картофеля проведены учеты численности колорадского жука с учетом всех стадий онтогенеза фитофага. Для оценки привлекательности сортов и гибридов картофеля использованы показатели заселенности растений, динамики численности личинок на растениях и данные по плодовитости и выживанию личинок.

Динамика заселения растений картофеля разных сортов в течение 3 лет (табл. 3) свидетельствует о том, что во все три года проведения исследований, начиная с середины июня, больше половины растений уже заселены вредителем. К концу 1-й декады июля, как правило, колонизируется практически подавляющее большинство растений культуры. Флуктуация метеорологических условий мая-июня на процесс заселения по годам существенного влияния не оказывало. Недостаток тепла в начале лета 2008 года лишь немного отодвинул сроки выхода колорадского жука из зимней диапаузы и период расселения. Это, по всей видимости, свидетельствует об адаптации насекомого к местным климатическим условиям и синхронизации жизненного цикла с развитием основного кормового растения – картофеля.

Полученные данные подтверждают массовое (60-100%) заселение сортов картофеля вредителем в период наиболее уязвимой фазы развития культуры. Высокий уровень заселенности растений в начальный период фенологического развития подчеркивает наличие значительного количества

перезимовавших имаго вредителя в почве. Данное обстоятельство обуславливает необходимость ежегодного проведения защитных мероприятий.

Таблица 4 - Динамика заселения растений разных сортов картофеля колорадским жуком (Бирское научное подразделение, 2007-2009 гг.)

Сорта	Доля заселенных растений на конкретную дату учета, %				
	17 июня	24 июня	1 июля	10 июля	15 июля
2007 год					
Башкирский	68,8	38,8	62,2	72,5	46,2
Удача	93,6	76,2	90,8	100	72,6
Луговской	58,8	90,2	94,1	100	100
Невский	42,2	70,1	81,8	100	72,2
2008 год					
Башкирский	66,7	33,3	58,7	76,5	55,6
Удача	94,4	75,0	94,7	100	70,0
Луговской	50,0	82,4	84,2	100	100
Невский	33,3	66,7	77,8	80,0	72,2
2009 год					
Башкирский	69,7	41,3	67,7	70,2	45,6
Удача	91,1	78,1	93,2	100	81,0
Луговской	62,2	92,5	97,7	100	100
Невский	53,4	71,8	88,3	100	100

Химическую обработку инсектицидами растений картофеля для защиты от колорадского жука рекомендовано проводить при достижении численности вредителя в разных фазах его развития выше экономического порога вредоносности. Этот момент наступает при заселении 5-10 % растений и средней численности 15-20 особей на куст, с небольшими поправками в зависимости от уровня сортовой устойчивости к вредителю (Иродова, Курилов, 1976; Захарченко и др., 1986, Глез, Черкашин, 2002; Бречко, 2012). Примерно такие же экономические пороги вредоносности приводятся для условий Таджикистана: 1 личинка +1 имаго на куст в фазе бутонизации и 5 личинок +5 имаго на куст в фазе цветения картофеля (Кахаров, 2008).

При изучении динамики численности заселения личинками растений картофеля разных сортов картофеля установлено, что сортовые особенности

являются существенным фактором, который определяет численность личинок, заселяющих растения (табл. 5).

Таблица 5 - Динамика численности личинок колорадского жука на растениях разных сортов картофеля (Бирское научное подразделение, 2007-2009 гг.)

Сорта	Численность личинок в расчете на 1 растение						
	17 июня	24 июня	1 июля	10 июля	15 июля	22 июля	13 авг.
2007 год							
Башкирский	0	0,5	2,1	4,0	1,1	0,5	0
Удача	0	5,2	6,5	9,1	2,1	0,5	0
Луговской	1,2	6,1	18,1	30,1	5,6	0,5	0
Невский	0	2,2	4,9	9,7	7,1	0,9	0
2008 год							
Башкирский	0	0,9	2,2	4,5	1,3	0,5	0
Удача	0,6	7,2	10,1	11,1	2,6	0,5	0
Луговской	1,6	5,4	19,5	35,6	2,6	0	0
Невский	0	2,2	4,9	9,7	7,1	0,9	0
2009 год							
Башкирский	0	1,1	2,7	4,9	1,0	0	0
Удача	0,9	8,1	12,1	14,2	2,0	0	0
Луговской	2,3	6,8	24,5	39,1	2,1	0	0
Невский	1,2	4,1	8,1	13,2	6,8	0,5	0

Эта закономерность сохраняется независимо от погодных условий года. Так, ранние сорта Башкирский и Невский изначально и на протяжении всего периода наблюдений имели меньшую численность личинок в расчете на 1 растение, чем сорта Удача и Луговской. Данные результаты могут быть связаны с нарушением синхронизации периода размножения вредителя со временем прохождения уязвимой фазы развития растений, что возможно, с высокой долей вероятности выступает в качестве барьера при выборе насекомыми растения для питания и размножения. Ранее было показано, что у раннеспелых сортов картофеля в защите от повреждения колорадским жуком особенно выражен ростовой барьер (Вилкова, 1980; Шапиро, 1993; Иванова, Фасулати, 2016). Однако, необходимо отметить, что независимо от сортовых особенностей, численность личинок вредителя ежегодно была выше критической (1,5-2 шт. на 1 растение) на сорте Башкирский в 2-2,5

раза, Удача в 4-7 раз, Луговской в 15-20 раз, Невский в 4,5-7 раз. Высокая численность вредителя в расчете на 1 растение, наряду с практически полным заселением всех растений, определяет необходимость ежегодного проведения защитных мероприятий по контролю численности фитофага.

В связи с тем, что основные потери листовой поверхности растения картофеля отмечены вследствие жизнедеятельности личинок колорадского жука 3-4-х возрастов, оптимальным сроком проведения защитных мероприятий является период, при котором в возрастной структуре популяции преобладают личинки 2-го возраста, то есть накануне наступления наиболее вредоносного возраста (Бречко, 2012). Поэтому, для более полного анализа особенностей развития насекомого-вредителя на разных сортах картофеля изучена плодовитость самок и выживаемость на протяжении онтогенеза личинок колорадского жука (табл. 6). Как видно из представленных данных, сорт Башкирский во все годы исследований наиболее привлекательным для кладки яиц вышедшими из зимней диапаузы самками колорадского жука (181-204 шт./самку). Несколько меньше зафиксировано на сорте Невский, значительно меньше на сортах Луговской и Удача. По всей видимости, у сортов Луговской и Удача имеется атрептический барьер, выражающийся в значительно меньшей привлекательности для откладки яиц самками.

Существенных различий по количеству яиц в кладках в зависимости от сортовых особенностей и условий года в кладках не обнаружено, что, по-видимому, является характерным для данной локальной популяции вредителя.

При анализе данных эмбриональной и постэмбриональной смертности в период прохождения личиночного развития вредителя выявлена прямая зависимость этих показателей от сортовых особенностей растений картофеля. Так, на сорте Башкирский гибель потомства вредителя происходила, в основном, в эмбриональной стадии (отрождение яиц 13-18 %) и при линьке с 1-го на 2 возраст (выживание 25-30 % личинок), вследствие чего до 3-4 возраста выживало только 3-5 % потомства от отложенных яиц.

Таблица 6 - Плодовитость имаго и выживаемость на протяжении онтогенеза личинок колорадского жука на растениях разных сортов картофеля (2007-2009 гг.)

Сорта	Плодовитость		Отрождение яиц, %	Количество выживших личинок при линьке, %			
	Количество яиц в расчёте на 1 самку, шт.	Количество яиц в 1 кладке, шт.		с 1 на 2 возраст	Со 2 на 3 возраст	С 3 на 4 возраст	С 4 возраста на имаго нового поколения
2007 год							
Башкирский	204	27,2	13,1	30,8	100	100	42,9
Удача	110	24,6	43,7	100	51,7	100	65,9
Луговской	109	23,5	82,2	100	100	100	26,0
Невский	134	29,8	65,5	100	54,1	79,2	7,6
2008 год							
Башкирский	184	27,8	18,1	27,8	96,5	100	39,1
Удача	102	25,6	49,8	100	52,6	92,3	60,5
Луговской	105	28,4	89,9	100	100	100	27,8
Невский	112	30,1	76,5	100	59,8	77,7	8,3
2009 год							
Башкирский	181	30,1	15,3	25,7	89,2	95,5	40,1
Удача	119	29,1	42,3	100	55,8	90,6	60,2
Луговской	121	23,8	85,5	100	100	100	25,9
Невский	142	32,1	70,1	100	61,3	81,1	8,2

На сортах Удача, Луговской и Невский также отмечена достаточно высокая смертность в эмбриональной стадии (15-57 %), но, в тоже время, наблюдалось полное выживание личинок при линьке с 1 на 2 возраст у всех сортов. Снижение выживаемости личинок при линьке со 2 на 3 возраст наблюдалось у сортов Удача и Невский на 39-48 %. В целом, до наиболее вредоносного 3-4 возраста на сорте Удача выживает 22,3-26,2 %, на сорте Невский – 35,3-45,7 %, а на сорте Луговской – 82,9-89,9 % потомства от

отложенных яиц. Относительно высокая выживаемость личинок колорадского жука по сравнению с другими видами фитофагов, по всей видимости, и определяет высокую степень его вредоносности как вредителя картофеля.

Присутствие колорадского жука в агроценозах характеризуется в настоящее время тем, что, плодовитость вредителя обеспечивает многократное превышение его численности над количеством его потенциальных хищников и паразитов. Наряду с этим, высокий уровень выживаемости потомства позволяет вредителю обеспечить развитие потомства до личинок 3 и 4 возраста, что практически ежегодно является основной причиной его высокой хозяйственной вредоносности. С этим вполне согласуются данные о снижении продуктивности изученных сортобразцов картофеля при повреждении растений колорадским жуком (табл. 7). В частности, независимо от условий года, потери продуктивности от повреждения растений вредителем тем больше, чем выше уровень выживаемости личинок до наиболее вредоносных 3 и 4 возрастов. Выживаемость личинок насекомого вредителя определялась только сортовыми особенностями картофеля. Так, на сорте Башкирский при наименьшей выживаемости личинок наблюдали наименьшие потери урожая (8,2-10,3 %), а на сорте Луговской при наибольшей выживаемости личинок вредителя отмечены наибольшие потери урожая (45,4-55,2 %). В зависимости от погодных условий года и сорта культуры, потери урожая клубней картофеля от повреждения растений личинками и имаго колорадского жука составляло от 8,2 до 55,2 %. Аналогичная тенденция снижения урожая в зависимости от сортовых особенностей картофеля и уровень потерь от повреждения культуры данным вредителем отмечается исследователями и в других природно-климатических условиях (Кахаров, 2008; Молявко, Антощенко, 2012; Калиева, 2013; Мацишина, 2015; Молявко и др., 2019).

Таблица 7 - Снижение продуктивности сортов картофеля при повреждении ботвы колорадским жуком (2007-2009 гг.)

Сорта	Продуктивность растений, г./куст		Потери продуктивности от повреждения ботвы вредителем, %	Выживаемости личинок до 4 возраста к отложенным яйцам, %
	На фоне без применения инсектицидов	На фоне применения инсектицида регент 20 г/га		
2007 год				
Башкирский	537	592	9,3	4,0
Удача	561	639	12,1	22,6
Луговской	322	590	45,4	82,2
Невский	360	571	36,9	35,4
НСР <sub>0,05%</sub>	46,9			
2008 год				
Башкирский	517	577	10,3	4,9
Удача	523	605	13,5	24,2
Луговской	254	568	55,2	89,9
Невский	223	534	41,8	35,5
НСР <sub>0,05%</sub>	33,5			
2009 год				
Башкирский	612	667	8,2	3,3
Удача	644	724	11,0	21,3
Луговской	347	698	50,2	85,5
Невский	365	613	40,5	34,8
НСР <sub>0,05%</sub>	95,4			

Таким образом, проведенная нами оценка вредоносности колорадского жука на наиболее распространенных в регионе сортах картофеля свидетельствует о том, что колорадский жук для культуры является очень опасным вредителем. Заселяет практически все растения с высокой численностью, многократно превышающей порог экономической вредоносности. Уровень относительной устойчивости изученных сортов не позволяет существенным образом блокировать реализацию репродуктивного потенциала фитофага и сократить численность личинок 3 и 4 возраста до порога экономической вредоносности.

Анализ полученных результатов позволяет заключить, что наименее повреждаемым колорадским жуком является сорт, на котором гибель потомства вредителя происходит на наиболее ранних этапах их развития. Следовательно, селекционный отбор для создания генотипов наименее подверженных повреждению вредителем необходимо осуществлять в направлении создания растений картофеля, вызывающих высокую смертность колорадского жука в период эмбрионального и раннего постэмбрионального развития. Данный фактор устойчивости к колорадскому жуку придает генотипу возможность прямого депрессирующего воздействия на популяции фитофага и в значительной степени лимитировать реализацию его репродуктивного потенциала (Иванова, Фасулати, 2016). Кроме того, высокая эмбриональная и ранняя постэмбриональная смертность в равной мере действует на всё потомство и не может вызвать ускорения микроэволюционных процессов и быстрого приобретения у популяции вредителя устойчивости к данному признаку.

### **3.2. Эффективность химических средств защиты картофеля для контроля численности колорадского жука**

Для проведения селекционных работ с культурой картофеля по выведению генотипов, обладающих относительно высокой устойчивостью к колорадскому жуку, необходимо иметь четкое представление о способности данного вредителя преодолевать факторы, негативно влияющие на его жизнеспособность. В настоящее время основным приёмом контроля численности колорадского жука на посадках картофеля является применение инсектицидов. Уровень биологической эффективности химических средств защиты картофеля от данного фитофага определяет актуальность и востребованность создания сортов картофеля с высокой относительной устойчивостью к колорадскому жуку.



Установлено, что на территории Башкортостана сформировалась сложная популяция данного вредителя, состоящая из двух крупных групп локальных популяций. Начало подобной дифференциации положено принципом основателя, который оказался настолько силен, что его действие не было нивелировано последующим расселением колорадского жука с запада. Возможно, что на формирование структуры популяции колорадского жука на Южном Урале основное влияние оказало влияние интенсивного применения инсектицидов для контроля численности насекомого на посадках картофеля (Удалов и др., 2010). На территории Башкортостана преобладают три основных фенотипа колорадского жука. Оценка приспособленности этих трёх фенотипов вредителя к действию инсектицидов свидетельствует об их дифференцированной жизнеспособности, но высокой адаптивной способностью обладают все фенотипы. Проявляется это в разных условиях и обеспечено явлением сбалансированного полиморфизма. Выявленные эколого-физиологические особенности имаго колорадского жука, относящихся к разным морфотипам, свидетельствуют о полиморфизме жизненных стратегий, позволяющем поддерживать высокий адаптивный потенциал в локальных популяциях вида (Беньковская, 2009).

Нами непосредственно в зоне проведения селекционных работ с культурой картофеля проведены исследования, по сравнительной оценке, биологической и хозяйственной эффективности ряда средств контроля численности вредителя, относящихся к различным классам химических препаратов, биопрепаратов и влияния сортовых особенностей картофеля на их эффективность.

Результаты полевых экспериментов 2011-2013 гг. по изучению биологической и хозяйственной эффективности инсектицидов для защиты картофеля от колорадского жука представлены в таблицах 8,9,10. На основе полученных данных об уровне урожая при применении различных инсектицидов можно сделать заключение, что эта технологическая операция является критически важной при возделывании данной культуры. В

контрольном варианте от повреждения вредителем в засушливые 2012-2013 гг. потеряно более половины урожая, а при умеренном температурном фоне и достаточном увлажнении в 2011 г. потери достигали до 40 % урожая (табл. 8).

Таблица 8 - Эффективность средств защиты картофеля от колорадского жука (2011 г.)

Варианты	Урожайность		Биологическая эффективность препаратов, % на			Сохранность остаточной токсичности на, 30-е сут. после обработки, % от контроля
	ц/га	% к контролю	3-и сутки	7-е сутки	14-е сутки	
Сорт Башкирский						
Контроль (без обработки)	282	100	-	-	-	8.3
Регент	401	142	97.9	97.0	94.6	56
Актара	335	119	96.6	93.0	99.1	25
Банкол	372	132	88.1	76.7	83.8	0
Танрек	297	105	91.0	60.8	76.6	8.3
Фитоверм	308	109	68.1	60.4	58.6	27
Димелин	348	123	69.0	91.2	89.2	73
Фаскорд	351	125	70.5	72.5	15.3	46
Битоксибацеллин	353	125	89.3	89.3	52.3	55
НСР <sub>05</sub>	36					
Сорт Удача						
Контроль (без обработки)	243	100				10
Регент	284	117	100	98.9	90.2	27
Актара	273	112	100	98.6	96.7	55
Банкол	309	127	100	98.1	90.1	27
Танрек	254	104	100	79.4	43.3	50
Фитоверм	289	119	67.0	75.3	67.2	30
Димелин	235	96	88.9	93.8	83.6	64
Фаскорд	258	106	85.6	89.6	18.0	25
Битоксибациллин	275	113	85.8	87.9	46.0	4.4
НСР <sub>05</sub>	11					

Для раннего сорта Башкирский защитные мероприятия по контролю численности вредителя необходимы в большей степени, чем для среднераннего сорта Удача. Средняя прибавка урожая в результате применения средств защиты картофеля от колорадского жука в условиях 2011 года составила для сорта Башкирский 23 %, а для сорта Удача – лишь 12 % (табл. 10). Это, вероятно, объясняется тем, что период формирования клубней и начального накопления урожая у сортообразцов данного срока созревания совпадают со сроками интенсивного питания личинок колорадского жука. Потеря листового аппарата у ранних сортообразцов картофеля при поедании вредителем не восстанавливается, и урожай клубней формируется за счет оставшейся ассимиляционной поверхности. Фенологические сроки формирования клубней и накопления урожая раннего сорта картофеля Удача наступают несколько позже начала периода интенсивного питания личинок колорадского жука. Это позволяет растениям частично восстановить потерю ботвы и компенсировать ущерб от вредителя.

Наибольшая биологическая эффективность на 3, 7 и 14-е сутки действия отмечена при опрыскивании растений обоих сортов во все годы исследований препаратами регент и актара (72-100 %). Эти препараты относятся к химическим группам, к которым на момент проведения исследований высокий уровень резистентности не зарегистрирован. Хозяйственная эффективность применения данных препаратов в виде прибавки урожайности составила в зависимости от года от 12 до 213 % по отношению к контролю без обработки.

В условиях 2011 года биологическая эффективность при применении препарата танрек оказалась несколько меньшей, так как на 3, 7 и 14-е сутки действия она изменялась в пределах 100–43 %. Хозяйственная эффективность применения данного препарата, рассчитанная относительно контроля, не превышала величины ошибки опыта (прибавка урожая составила 4,4-5,3 %). Скорее всего, это следствие быстрой потери активности

препарата в полевых условиях, что особенно заметно по уровню смертности при оценке остаточной токсичности препаратов на сорте Башкирский.

Биологическая эффективность применения препарата фаскорд отмечена высокой (89-72 %) только в течение 3-7 суток после обработки, на 14-е сутки она составила 15-18 %. Прибавка урожайности при применении этого инсектицида составила для сорта Башкирский 24,6 %, а для сорта Удача – 6 %, что в 2 раза меньше хозяйственной эффективности от применения инсектицида регент. Невысокая биологическая и хозяйственная эффективность данного препарата объясняется тем, что он относится к химической группе пиретроидов, к которой в этой локальной популяции сохраняется достаточно высокий уровень резистентности (Беньковская и др., 2008). Это связано с бесменным использованием, часто с необоснованным завышением доз, что привело не только к быстрому формированию резистентности колорадского жука к пиретроидам, но и к проявлению кросс-резистентности к фосфорорганическим и карбаматным соединениям, спровоцировав развитие множественной устойчивости (Сухорученко и др., 2000, 2006, 2010). Низкая биологическая активность препарата фаскорд на 14-е сутки после обработки и сравнительно невысокий уровень остаточной токсичности, по всей видимости, являются основными причинами необходимости повторной обработки этим препаратом при защите картофеля от вредителя. В условиях вегетации 2012-2013 гг. препараты группы пиретроидов фаскорд и ципи также показали меньшую биологическую и хозяйственную эффективность по сравнению с препаратами регент и актара (табл. 9,10).

В опыте 2011 года применение ингибитора синтеза хитина димилин, относящегося к химической группе производных бензоилмочевины, отмечено постепенное нарастание биологической эффективности. Для сортов Башкирский и Удача на 3-и сутки после применения димилина биологическая эффективность составила 69 и 89 %, на 7-е сутки этот показатель увеличился до 91 и 94 % соответственно. При этом наблюдали

сохранение самой высокой токсичности препарата в течение 30-ти суток. Смертность личинок IV возраста при кормлении листьями с опытной делянки через 30 суток после обработки составила для сортов Башкирский и Удача 73 % и 64 % соответственно. Прибавка урожая отмечена только для сорта Башкирский – 23 %. Возможно, что применение этого препарата на сорте Удача обеспечило более высокую эффективность при более раннем сроке обработки (Амирханов и др., 1993).

Таблица 9 - Эффективность средств защиты картофеля от колорадского жука (сорт Удача, 2012 г.)

Варианты	Урожайность		Биологическая эффективность препаратов, % на			Сохранность остаточной токсичности, 30-е сутки после обработки, % от контроля
	ц\га	% к контролю	3-и сутки	7-е сутки	14-е сутки	
Контроль, без обработки	45,6	100,0				
Регент	71,4	156,5	93,6	98,3	69,0	23,4±4,4
Актара, опрыскивание ботвы	69,6	152,7	78,9	97,8	75,9	0
Актара, опрыскивание дна борозды	91,8	201,3	82,9	41,5	82,9	0
Банкол	63,2	138,6	83,9	95,9	75,9	23,4±5,0
Фаскорд	81,1	177,8	80,0	38,3	86,2	16,6±3,2
Битоксибацеллин	79,1	173,5	-*	93,8	87,8	21,9±4,6
Димилин	57,9	126,9	24,2	68,4	83,4	10,8±2,2
НСР 0,05%	15,4					

\*численность повысилась по сравнению с моментом до обработки

Необходимо особо подчеркнуть, что во все годы исследований биологическая и хозяйственная эффективность применения препарата битоксибацеллин оказалась значительно выше, чем при применении препаратов группы пиретроидов. Уровень сохранности токсичности препарата битоксибацеллин в последующие 30 суток после обработки отмечен достаточно высоким. При применении препарата битоксибацеллин получена статистически достоверная прибавка урожайности в зависимости от года в пределах от 13 до 173 % по отношению к необработанному контролю.

Высокая специфичность, нетоксичность для нецелевой фауны наряду с достаточно высокой хозяйственной эффективностью применения препарата битоксибацеллин позволяют рекомендовать его как средство биорационального контроля численности данного вредителя, особенно на приусадебных участках (Fisher, 1990, Франк, Кищенко 2008).

Авермектины, входящие в состав фитоверма, обладают выраженным ларвицидным действием и достаточно высокой специфичностью. Механизм действия авермектина связан с нарушением механизма работы нейронных синапсов. Установлена высокая активность авермектина при действии на личинок колорадского жука. В данном эксперименте эффективность фитоверма для сорта Башкирский быстро снизилась; а для сорта Удача, хотя и сохранялась на протяжении 15 суток наблюдений, уровень ее оказался невысок. Остаточная токсичность также неудовлетворительная, что, вероятно, связано с низкой фотостабильностью препарата. Данные по биологической эффективности инсектицидов для контроля численности колорадского жука на посадках картофеля, полученные в 2012-13 гг. на сортах Удача и Невский согласуются с данными, полученными в 2011 году на сортах Башкирский и Удача (табл. 9, 10).

Таблица 10 - Эффективность средств защиты картофеля от колорадского жука (сорт Невский, 2013 г.)

Варианты	Урожайность		Биологическая эффективность препаратов, % на		
	ц/га	% к контролю	3-и сутки	7-е сутки	14-е сутки
Контроль, без обработки	58,5	100			
Престиж, обработка клубней	115,2	197,0	62,26	21,07	38,29
Регент	118,0	201,7	98,47	70,66	79,49
Актара	124,7	213,1	90,27	91,45	72,49
Ципи	55,7	-4,8	80,43	81,68	93,82
Битоксибацеллин	97,1	166,0	65,49	78,29	86,36
НСР 0,05%	43,2				

На основе проведенных нами исследований изучения биологической и хозяйственной эффективности инсектицидов для контроля численности колорадского жука установлено, что из имеющегося перечня наибольшую биологическую эффективность имели на момент оценки препараты регент ВДГ (фенилпиразол, д.в. – фипронил, 800 г/кг) и актара ВДГ (неоникотиноид, д.в. – тиаметоксам, 250 г/кг). Эти препараты при опрыскивании ботвы картофеля обоих сортов проявили высокую биологическую эффективность в пределах 100-93 % на 3, 7 и 14-е сутки после обработки. Инсектициды других классов показали значительно меньшую биологическую эффективность в рекомендованных дозах применения в виду развития к ним резистентности у фитофага. Кроме того, необходимо отметить, что в течение цикла этих опытов наблюдается тенденция к снижению биологической эффективности практически всех изученных препаратов. То есть, химический метод контроля численности колорадского жука на посадках картофеля не позволяет стабилизировать картофельный агроценоз в долгосрочной перспективе. Основной причиной снижения биологической эффективности инсектицидов является возникновение устойчивости насекомых к ним.

### **3.3. Развитие резистентности колорадского жука к инсектицидам**

На сегодняшний день химический метод контроля численности колорадского жука на посадках картофеля является основным инструментом сдерживания вредоносности данного насекомого. Появление устойчивости популяции колорадского жука к инсектицидам приводит к существенному падению биологической эффективности препаратов.

Для изучения адаптивного потенциала колорадского жука и развития резистентности этого насекомого к инсектицидам проведен многолетний полевой опыт с применением препарата регент ВДГ. Для контроля численности колорадского жука на посадках картофеля препарат регент ВДГ рекомендовано применять в норме расхода препарата 20-25 г/га. Массовое применение этого инсектицида началось в 2003 г., а первые устойчивые к

нему особи в Уфимском районе республики Башкортостан обнаружены уже в 2006 г. В том же году было начато обследование посадок картофеля на территории республики Башкортостан с целью выявления резистентных популяций колорадского жука. Обследования проводили по общепринятым методикам (Сухорученко и др, 1990). В течение всего периода наблюдений, в результате ежегодного применения инсектицида регент в рекомендованной норме расхода, наблюдался стремительный рост доли устойчивых особей к данному препарату в локальных популяциях. В 2010 г. такие особи были обнаружены во всех обследованных районах. Увеличение среднего значения доли устойчивых особей в выборках с выявленной устойчивостью подтверждает наше предположение о том, что эти формы имеют большую приспособленность и постепенно накапливаются в популяциях. Поэтому, важным практическим аспектом исследований является прогноз сроков развития резистентности колорадского жука к инсектициду. В условиях стратегии жесткого применения инсектицидов с максимально допустимыми нормами расхода препарата резистентность у большей части популяции вырабатывается достаточно быстро. Чем жестче отбор, тем быстрее формируется устойчивость. Имеется множество свидетельств того, что в прошлом агропредприятия, стремясь преодолеть резистентность насекомых к пиретроидным препаратам, увеличивали как нормы расхода, так и кратность обработок. В результате была полностью потеряна биологическая эффективность пиретроидов в борьбе с колорадским жуком (Беньковская и др., 2008). Накапливаются сведения о быстрой потере эффективности и регента (Рославцева и др., 2001). В условиях применения инсектицидов с максимально допустимыми нормами расхода препарата резистентность у большей части популяции вырабатывается достаточно быстро, поэтому было выдвинуто предположение, что при снижении нормы расхода процесс формирования резистентности в популяции фитофага будет протекать медленнее.



Для проверки этого предположения в 2006 г. заложен многолетний производственный опыт на посадках картофеля на площади 30 га в Бирском научном подразделении Башкирского НИИСХ. Расход инсектицида регент при этом снижали в 2 раза по сравнению с рекомендуемым – до 10 г/га. Биологическая эффективность в 2006–2010 гг. составляла, в зависимости от условий года, 82-93 %, что вполне достаточно с хозяйственной точки зрения. Достоверного различия в урожайности между участками, обработанными рекомендуемой и сниженной в 2 раза нормами расхода регента, не выявлено. При оценке сохранения токсичности препарата на растениях картофеля, проведенной в 2007 и 2010 гг. на обоих участках установлено, что через месяц на участке, обработанном сниженной нормой препарата заселение растений картофеля составляло не более 2-6 % (до обработки – 68-96 %), а численность личинок оказалась единичной. В этом варианте на опытном поле резистентные к регенту насекомые впервые выявлены только в 2009 г. (табл. 11).

Таблица 11 - Изменение доли устойчивых к регенту особей колорадского жука при различных нормах расхода препарата регент (Бирский район, Республика Башкортостан)

Годы	Генерация	Доля устойчивых особей к инсектициду регент	
		На контрольном участке	На опытном поле
2006	Перезимовавшая	0	0
2007	Перезимовавшая	0	0
2008	Перезимовавшая	0,05±0,1	0
2009	Первая летняя	0,25±0,2	0,1±0,019
2010	Перезимовавшая	-	0,05±0,003
2010	Первая летняя	0,25±0,02	0,25±0,02

В Бирском научном подразделении на удалении 2000-2500 м от опытного поля, еще в 2008 г. в личных подсобных хозяйствах были обнаружены резистентные особи. В 2010 г. на опытном поле после инсектицидной обработки против личинок первой летней генерации среди молодых имаго доля резистентных форм по сравнению с 2009 годом увеличилась в 5 раз. Данный факт, возможно, связан с интрогрессией генов

устойчивости от жуков соседних локальных популяций, где доля резистентных особей в 2009 году была на порядок выше, а также быстрым сокращением численности чувствительных особей в результате действия даже пониженной нормы расхода регента.

Поскольку снижать нормы расхода регента рекомендуется только до экономически допустимого уровня, для замедления процесса формирования резистентности у вредителей целесообразно использовать также приемы, выравнивающие соотношение относительной приспособленности генотипов в пользу чувствительных форм. Применение пониженных норм расхода регента изменяет соотношение относительной приспособленности генотипов в пользу чувствительных форм и на некоторое время замедляет процесс формирования устойчивости колорадского жука к препарату. Объективность данного положения подтверждена нашими пятилетними полевыми опытами в условиях реального производства. Согласно исследованиям Г.И. Сухорученко (1999, 2005), эта стратегия обеспечивает, как правило, кратковременный эффект, так как препараты в сниженных нормах расхода не токсичны для резистентных особей. Последние накапливаются в популяции в результате притока извне и спариваний разных в отношении устойчивости к инсектицидам фитофагов в ряде поколений. По нашим данным, снижение нормы расхода препарата регент в 2 раза позволяет сдерживать развитие резистентности у колорадского жука на 2-3 сезона.

На основе данных комплексных многолетних полевых и лабораторных исследований, приведенных выше для проверки гипотезы о замедлении процесса развития устойчивости при применении пониженных доз препарата регент ВДГ для контроля численности колорадского жука на посадках картофеля нами построена прогностическая дискретная генетическая модель. Она основывалась на уравнениях классической популяционной генетики и была дополнена действием различных критических факторов для данного вредителя известного на сегодняшний день.

Расчеты показали, что применение минимально эффективных доз инсектицидов (пониженных доз) приводит к замедлению увеличения доли резистентных особей в популяциях колорадского жука на два сезона, что в целом подтверждено в полевых опытах (рис. 4). На основе проведенных нами многолетних полевых исследований и проверки прогностической дискретной генетической модели установлено, что независимо от интенсивности инсектицидного пресса резистентность к инсектициду у вредителя необратимо возникает, а снижение нормы расхода препарата в 2 раза сдерживает этот процесс только на 2-3 сезона.

Для прояснения общей ситуации с уровнем резистентности к инсектицидам других классов, в локальной популяции на участке размещения посадок селекционных питомников картофеля Башкирского НИИСХ ежегодно на протяжении 11 лет проводился мониторинг доли устойчивых особей в отношении препаратов актеллик, децис, актара и регент (рис. 5). Полученные данные показали, что доля устойчивых особей к препарату актеллик высока, хотя и имеет тенденцию к снижению. Доля устойчивых особей в данной локальной популяции к препарату децис также достаточно высока и остается примерно на одном уровне. При этом необходимо отметить, что применение препарата актеллик в последние 20 лет и препарата децис в последние 15 лет не проводилось. Отсюда можно заключить, что приобретенная в прошлом устойчивость насекомого к данным препаратам значимо присутствует в популяции.

Для контроля численности колорадского жука на посадках картофеля с 2004 по 2012 год применяли препарат регент, а с 2013 по 2018 год препарат актара. В связи с этими обстоятельствами четко прослеживается тенденция к росту доли устойчивых к ним особей в локальной популяции в период применения этих инсектицидов. Необходимо отметить, что обнаруженная нами большая доля устойчивых к актаре особей в локальной популяции по сравнению с долей устойчивых к препарату регент объясняется большой популярностью этого препарата среди населения и миграцией насекомых

между полями.

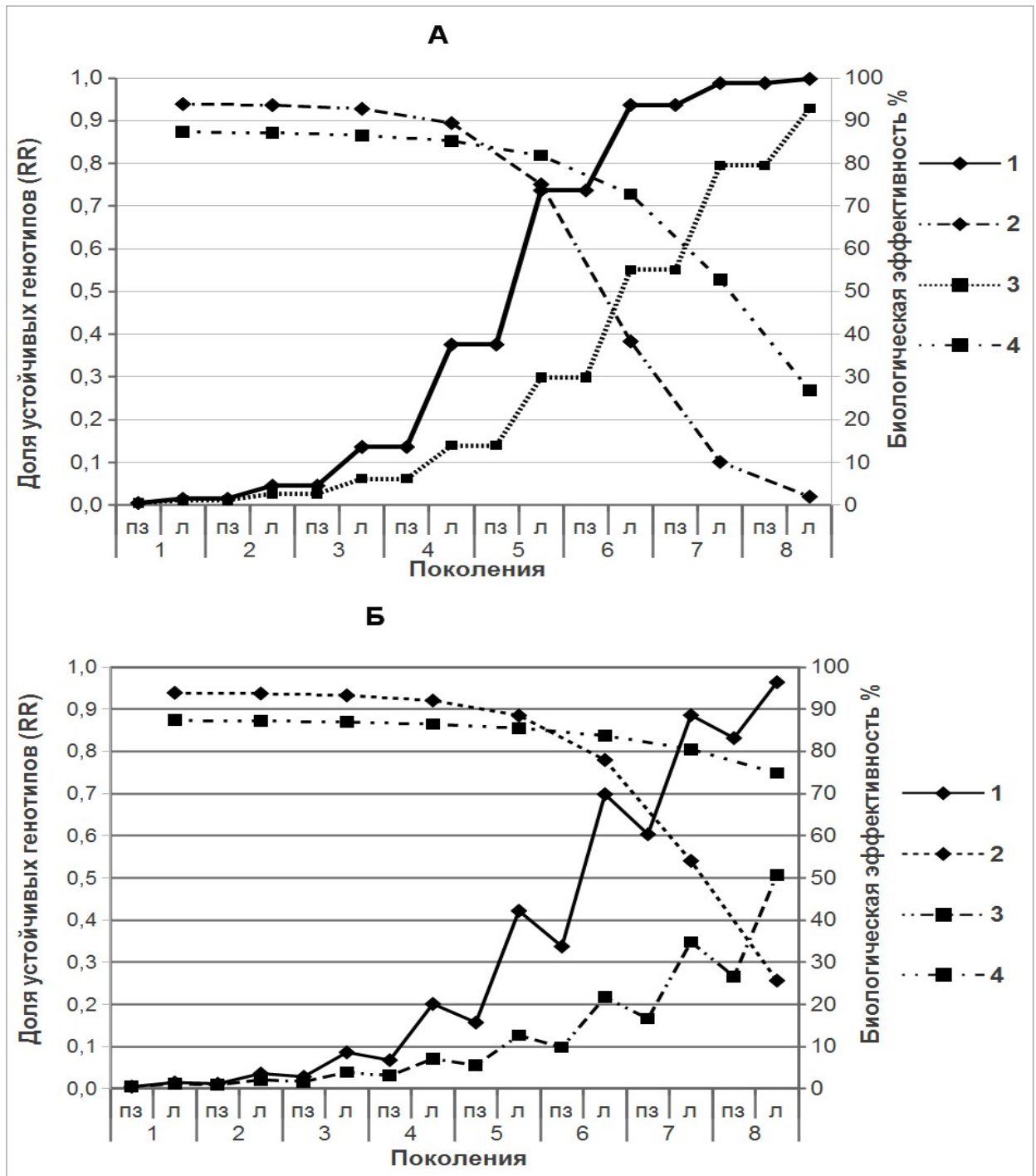


Рисунок 4. Результаты расчетов модели развития резистентности и снижения биологической эффективности при разных дозах препарата «Регент». а – для модели без учета смертности во время зимовки; б – для модели с учетом этой смертности. Доля резистентных особей и изменение биологической эффективности при использовании рекомендованной дозы препарата обозначены (1) и (2), а при использовании пониженной дозы препарата – (3) и (4) соответственно; пз – перезимовавшие; л – летнее поколение.

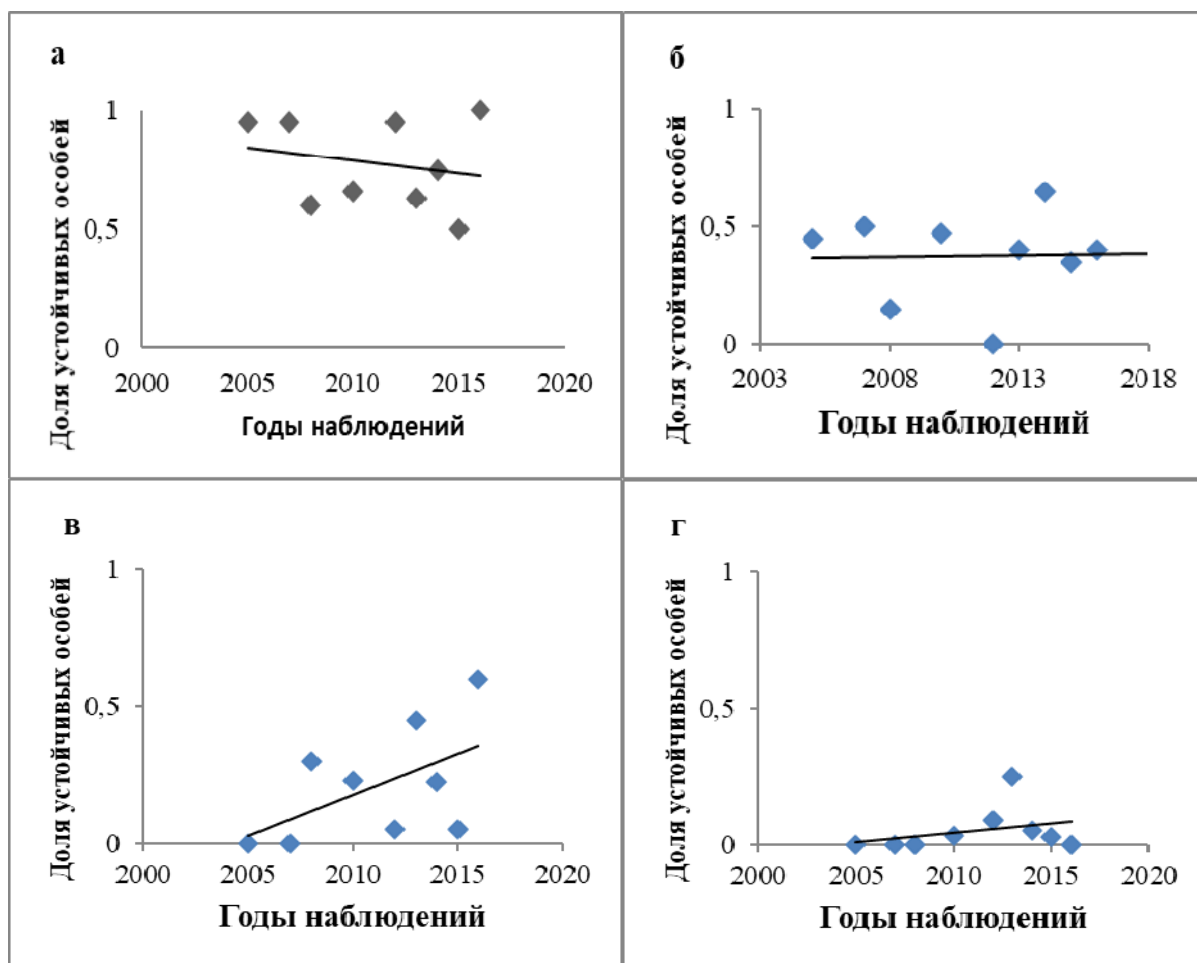


Рисунок 5. Доля устойчивых особей к инсектицидам (а - актелик; б - децис; в - актара; г - регент) в локальной популяции на участке размещения селекционных питомников картофеля Башкирского НИИСХ

Таким образом, на протяжении длительного периода (2004-2018 гг.) отмечается устойчивый процесс роста доли резистентных к инсектицидам особей в конкретной локальной популяции. Смена класса инсектицидов, использование пониженных норм расхода препаратов не приводит к кардинальному возврату чувствительности данной локальной популяции и восстановлению биологической эффективности всех изученных нами препаратов. То есть происходит успешная адаптация сложной полиморфной популяции вредителя к конкретном виду антропогенного воздействия (в данном случае применение инсектицидов) и закрепление этих свойств в генотипах. К такому же выводу приводит наблюдаемый нами эффект гормезиса у устойчивых к инсектицидам групп колорадского жука.

Эффект гормезиса, описываемый в научной литературе как

двухфазный ответ на воздействие внешних или внутренних факторов (температуры, ксенобиотиков, гормонов и т.д.) является частным случаем парадоксального эффекта, при котором фактор, проявляющий в высоких дозах ингибиторный эффект, в малых дозах оказывает стимулирующее действие (Булатов и др., 2002).

Нами проведён лабораторный анализ результатов учета смертности на 3-и сутки после обработки имаго колорадского жука 19 локальных популяций из различных административных районов Республики Башкортостан, который свидетельствовал о формировании множественной устойчивости к используемому спектру инсектицидов, относящихся к нейротоксикантам и воздействующих на разные мишени в организме насекомых (табл.12). Полная гибель обработанных имаго, соответствующая состоянию сохраняющейся чувствительности к препарату, отмечена в вариантах с использованием дельтаметрина, тиаметоксама, фипронила и бенсултапа. Наиболее высокая доля устойчивых особей во всех выборках обнаружена в вариантах обработки пиримифос-метилом. Из этого следует, что устойчивость в этих локальных популяциях и на всей территории Республики Башкортостан носит характер множественной резистентности, формирующейся на фоне высокого уровня устойчивости к фосфорорганическим соединениям. Данные результаты полностью согласуются со сведениями по локальной популяции колорадского жука, наблюдаемой в зоне проведения селекционных работ по картофелю.

Максимальная доля чувствительных к фосфорорганическому инсектициду имаго не превысила 23 % даже в самых чувствительных локальных популяциях. Увеличение доли устойчивых особей в локальных популяциях на территории республики Башкортостан, в первую очередь, означает, что для контроля численности потребуются все более высокие дозы препаратов, но проблема формирования резистентности заключается не только в этом. Ранее показано, что обработка диагностическими

концентрациями инсектицидов приводила в ряде случаев к увеличению жизнеспособности особей (Беньковская, 2008).

Таблица 12 - Смертность имаго колорадского жука в локальных популяциях из различных районов Республики Башкортостан с поправкой на контроль после применения инсектицидов в диагностических концентрациях (учет на 3-и сутки, %, 2008 г.)

Район	Пиримифос-метил	Дельтаметрин	Тиаметоксам	Фипронил	Бенсултап
Аургазинский	0	100	60,0±5,2	75,0±4,0	12,5±2,0
Бирский	15,6±1,6	90,0±5,0	85,5±4,5	100	90,0±5,2
Благоварский	25,3±3,4	37,8±6,9	46,5±4,8	90,1±4,4	21,3±1,5
Буздякский	2,5±0,5	56,9±5,7	65,0±0,5	94,5±0,8	39,2±4,8
Давлекановский	22,0±2,5	100	80,0±1,5	95,5±2,5	100
Дуванский	17,5±3,2	100	90,0±5,5	100	87,5±4,0
Ермекеевский	12,5±2,5	100	85,5±2,7	100	80,5±5,3
Илишевский	15,0±2,0	100	100	100	100
Кармаскалинский	0	85,2±5,7	77,8±5,1	66,7±9,1	83,3±8,1
Калтасинский	0	24,6±2,2	92,5±3,1	94,2±7,8	70,2±5,8
Кигинский	2,5±0,5	37,5±4,3	76,4±1,2	63,5±5,5	79,8±4,2
Кушнаренковский	0	78,3±2,6	88,3±2,7	80,0±1,5	27,5±2,5
Салаватский	0	100	53,0±3,5	95,0±0,9	7,5±0,5
Туймазинский	22,5±2,6	100	100	100	92,5±2,8
Уфимский	5,0±0,5	97,5±1,5	90,0±2,5	97,5±1,5	65,0±1,5
Чишминский	17,6±1,2	100	92,5±3,2	92,5±4,2	97,5±2,2
Янаульский	8,6±3,8	95,5±3,6	46,8±4,6	92,5±1,6	91,5±2,9

Анализ данных 2008 г. показал, что в генеральной выборке на территории Башкортостана применение пиретроидов, неоникотиноидов, фенилпиразолов и нереистоксинов вызывало достоверное уменьшение продолжительности жизни имаго по сравнению с вариантами без обработки инсектицидами (табл. 13). В то же время, отмечено не менее достоверное увеличение максимальной продолжительности жизни особей, перенесших обработку диагностической концентрацией пиримифос-метила.

Учет продолжительности жизни во всех экспериментальных выборках позволил установить, что в части локальных популяций обнаруживаются обработанные имаго, прожившие достоверно дольше, чем имаго из контрольных групп. Показатели продолжительности жизни имаго в 8 выборках, для которых выявлен достоверный стимулирующий эффект

обработок инсектицидами, превышали соответствующие показатели для контрольных групп (табл. 13). Одной из особенностей данных наблюдений оказалось то, что случаи проявления эффекта продления жизни имаго зарегистрированы, в первую очередь, в вариантах с обработкой пиримифос-метилом. В вариантах с другими инсектицидами эти эффекты отмечены в тех же выборках, что и для пиримифос-метила.

Таблица 13 - Максимальная продолжительность жизни имаго *Leptinotarsa decemlineata* Say. для генеральной выборки и выборок с проявлением эффекта гормезиса в лабораторных условиях после обработки диагностическими концентрациями инсектицидов

№ пп	Вариант	Продолжительность жизни, суток	
		Для генеральной выборки	Для выборок с эффектом гормезиса
1	Без обработки (контроль)	31,6±0,43	26,3±1,8
2	Перимифос-метил	33,3±0,57	38,8±2,3
3	Дельтаметрин	20,3±3,1	50,0±0,05
4	Тиометоксам	23,0±2,5	38,0±2,0
5	Фипронил	12,7±2,7	40,0±0,1
6	Бенсултап	28,1±0,9	40,0±0,2

Эффект продления жизни имаго после воздействия диагностической дозы инсектицида выявлен для всего спектра препаратов. «Мишени» действия их различны, поэтому можно предположить, что в генотипах выживших особей вероятно одновременное присутствие нескольких мутаций, ответственных за специфическую устойчивость. Устойчивость к спектру инсектицидов для особей из этих локальных популяций не является адаптивным признаком в отсутствие инсектицидного пресса. Это следует из факта достоверного уменьшения продолжительности жизни имаго в контрольных вариантах с 31,6 суток в генеральной выборке до 26,3 суток в выборках с проявлением эффекта гормезиса на уровне значимости  $\alpha = 0.01$  (табл. 13). Вероятно, специфические мутации, обеспечивающие устойчивость к инсектицидам, уже вошли в генетические комплексы, прошедшие в



истории становления популяции колорадского жука на территории Республики Башкортостан фазу отбора и закрепившиеся в генотипах. Носители генотипов, содержащих эти мутации, могут в значительной степени определять жизнеспособность всей локальной популяции.

Таким образом, есть все основания полагать, что применяемые в производстве картофеля инсектициды независимо от химического класса выступают факторами ускоренной адаптации. Колорадский жук в течение 5-6 сезонов к любому препарату формирует определенный уровень устойчивости, что в значительной мере снижает его биологическую эффективность. Кроме того, особи носители генов устойчивости к инсектицидам за счет включения компенсаторных реакций на генном уровне значительно дольше живут и, следовательно, имеют более высокую вероятность сохранить после себя устойчивое потомство, что, по-видимому, и является причиной высокой приспособленности насекомых к химическим препаратам. Инсектициды, как и другие, физиологически активные вещества, вызывают второй тип реактивности насекомых на воздействие барьеров иммуногенетической системы растений и являются основной причиной возникновения формообразовательных процессов с ярко выраженным характером некогерентной эволюции, темпы которой на 5-6 порядков выше темпов когерентной (Вилкова и др., 2010).

Таким образом, есть все основания полагать, что применение средств химической защиты не позволяет стабилизировать картофельный агроценоз в долгосрочной перспективе. В связи с этим значительную актуальность и практическую значимость приобретает метод контроля численности колорадского жука посредством возделывания генетически устойчивых к насекомым сортов и гибридов картофеля не индуцирующие интенсивные процессы адаптогенеза у насекомых.

#### **ГЛАВА 4. ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ ИНГИБИТОРНОГО БАРЬЕРА КАРТОФЕЛЯ ДЛЯ ГИДРОЛАЗ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА ПРИ ФОРМИРОВАНИИ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К НАСЕКОМОМУ**

На сегодняшний день основным направлением создания генетически модифицированного картофеля с высоким уровнем относительной устойчивости к колорадскому жуку является встраивание в геном генетических конструкций кодирующих синтез различных ингибиторов гидролаз фитофага. Ингибиторный барьер в виде специфических белков, блокирующих активность пищеварительных ферментов насекомого, является важной составной частью защитных механизмов растений. Большинство ингибиторов гидролаз растений активны лишь по отношению к экзогенным ферментам, что позволяет рассматривать их в качестве защитных факторов по отношению к вредителям (Конарев, 1984, 2000, 2017). Установлена прямая коррелятивная зависимость между активностью ингибиторов трипсина и химотрипсина и устойчивостью сорта картофеля к колорадскому жуку (Воронкова, Ермакова, 2015). В то же время, необходимо отметить, что протеолитические ферменты личинок колорадского жука обладают широкой субстратной специфичностью. Растения из семейства пасленовых обладают сниженной, по сравнению с растениями из других семейств, активностью белков-ингибиторов протеиназ личинок колорадского жука (Шпирная и др., 2006).

В условиях современных агробиоценозов постоянно происходит микроэволюционный процесс физиологической и биохимической коадаптации колорадского жука к картофелю и изменение состава популяции фитофага. Для оценки уровня различий по приспособленности к кормовой базе фитофага и оценки перспектив селекционной работы на устойчивость к данному вредителю нами проведено изучение пищевой активности имаго колорадского жука из четырёх удаленно расположенных локальных популяций республики Башкортостан по отношению к различным растениям

(табл. 14). Оказалось, что территориально разделенные локальные популяции вредителя характеризуются высокой пищевой активностью и существенным различием по отношению к различным сортам картофеля (37,7-22,1 мг/сутки на 1 насекомое). Прослеживается четкая тенденция более высокой пищевой активности по отношению к устойчивым сортам, вследствие компенсации плохой усвояемости кормового субстрата из устойчивых сортов. Листья баклажана потребляются немного хуже (30,1-22,1 мг/сутки на 1 насекомое), а листья томатов потребляются плохо (3,4-0 мг/сутки на 1 насекомое).

Таблица 14 - Пищевая активность имаго колорадского жука из нескольких локальных популяций по отношению к различным кормовым растениям (мг/сутки на 1 насекомого)

Источник пищевого субстрата	Пищевая активность локальных популяций			
	Выборка 1	Выборка 2	Выборка 3	Выборка 4
Картофель (Башкирский)	36,9±4.3	32,1±2.2	37,1±6.8	30,6 ±2.0
Картофель (Удача)	30,2±6.3	27,9±0.7	28,2±2.8	22,1 ± 3.5
Картофель (Невский)	28,1±3.0	37,7±3.8	25,4±4.8	23,1 ±5.1
Баклажан (Юбилейный)	25,3±2.1	29,6±4.2	30,1±3.1	22,1±3.9
Томат (Молдавский)	3,1±0.2	0	3,4±0.3	2,9± 0,3

Пищевую специализацию подтверждают данные изучения активности гидролитических ферментов в кишечнике личинок колорадского жука. Так, у контрольных насекомых, не получавших пищу в течение 48 часов, активность исследованных гидролаз выявляется на уровне 16-23 Е/г массы в зависимости от типа фермента, что, по-видимому, соответствует состоянию голодного ожидания. При кормлении личинок насекомого листьями картофеля и баклажана значительно увеличивается уровень активности пищеварительных ферментов – пектиназ и протеиназ (в 1,5-2 раза) по сравнению с уровнем активности у контрольных (голодных) личинок. Активность целлюлолитических и амилолитических ферментов насекомых остается на уровне или ниже состояния голодного ожидания, что в принципе не мешает насекомым активно питаться (табл. 14). Поедание насекомыми листьев томата приводит к полному подавлению активности

амилолитических, целлюлолитических и протеолитических пищеварительных ферментов и частично активности пектиназ, что, по-видимому, и определяет крайне низкую поедаемость листьев томата. В то же время известно, что в ряде регионов страны имеются локальные популяции, хорошо приспособленные к питанию листьями томатов (Иванова, Фасулати, 2016).

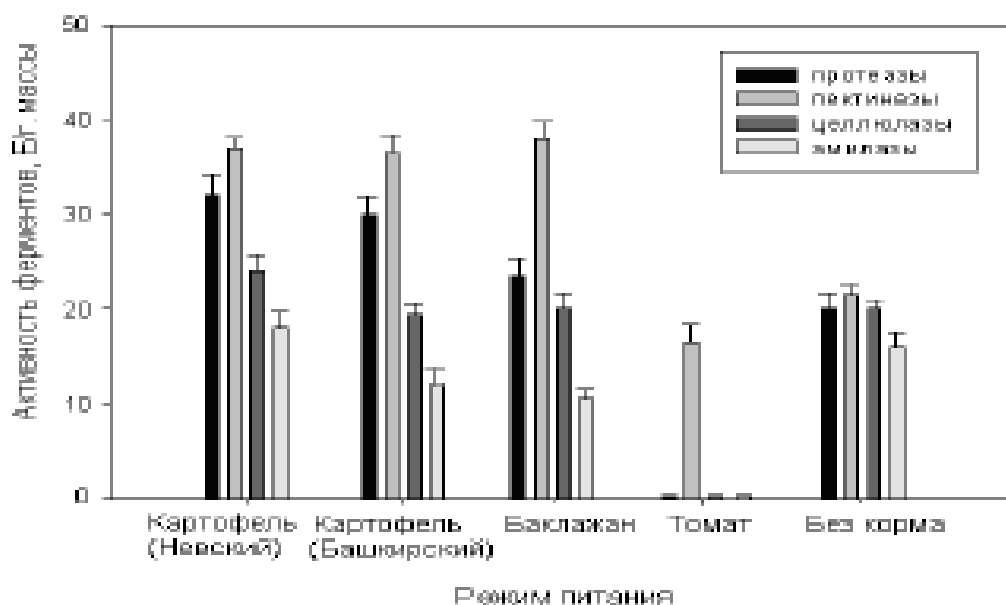


Рис.6. Активность гидролитических ферментов в гомогенатах кишечника личинок колорадского жука в зависимости от питания различными видами пищи и при её отсутствии в последние 48 ч.

Нами установлено, что уровень активности гидролаз личинок вредителя меняется в зависимости от вида пищи, которыми питаются насекомые (рис. 6). Аналогичные данные получены и другими авторами (Overney et al., 1997; Zhu-Salzman et al., 2007; Rasoolizadeh et al., 2018). Результаты электрофореза аффинноочищенных протеиназ личинок колорадского жука показали, что фермент имеет пять молекулярных форм электрофоретических компонентов, и их количество не зависит от типа потребляемого растительного субстрата (рис. 7). Выявленные различия в уровне активности фермента обуславливаются, по-видимому, неодинаковой относительной активностью различных молекулярных форм фермента,

которые насекомое использует для адаптации к растительному субстрату (Rasoolizadeh et al., 2018).

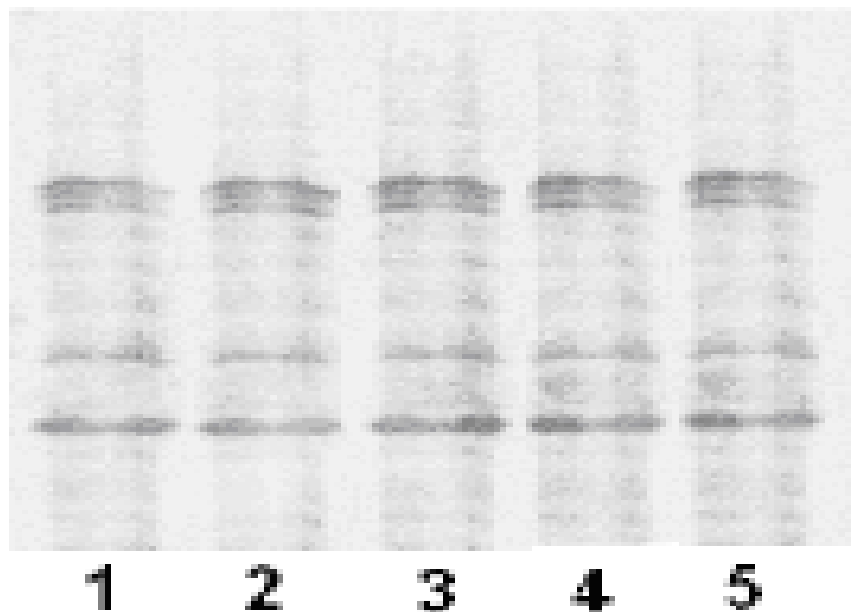


Рис. 7. Разделение афинноочищенных протеиназ личинок колорадского жука методом электрофореза в 10 %-ном SDS-ПААГ при кормлении насекомых листьями различных растений: 1 - без корма; 2 - картофель (сорт Невский); 3 - картофель (сорт Башкирский); 4 - баклажан (сорт Юбилейный); 5 - томат (сорт Молдавский ранний)

Полученные данные позволяют характеризовать популяцию колорадского жука в зоне проведения исследований как относительно однородную и хорошо адаптированную к питанию листьями растений картофеля.

Первая стадия переваривания растительной массы, поедаемой насекомыми, которая происходит в химусе, предполагает разрушение клеточных оболочек растительной ткани и частичную деполимеризацию компонентов пищи. В клеточной стенке микрофибриллы целлюлозы погружены в матрикс из гемицеллюлозы, пектина и небольшого количества структурных белков (Медведев, 2012). Важное значение для инициации процесса гидролитического расщепления пищи имеют ферменты, разрушающие материал клеточных стенок растений – целлюлазы и пектиназы. У колорадского жука целлюлолитический комплекс ферментов представлен 8-ю белковыми компонентами с молекулярной массой 30-50 кДа

(Цветков и др., 2012). Уровень активности этих ферментов является важным фактором агрессивности патогенов грибного и бактериального происхождения (Agunachalam et al., 2010; Van den Brink et al., 2011). Нами предположено, что высокая ингибиторная активность растительных тканей для целлюлаз насекомого может служить показателем их устойчивости к фитофагу. В связи с этим, изучен уровень активности ингибиторов этих ферментов из листьев картофеля различных по устойчивости к вредителю сортов картофеля. Установлено, что в листьях картофеля отмечается активность ингибиторов, подавляющих действие целлюлолитических и пектинолитических ферментов (табл. 15). При этом её уровень значительно различается в зависимости от сорта. Экстракты листьев гибрида 4281-7 (сорт Бурновский) обладают наибольшей антицеллюлазной активностью. При этом данный сорт наиболее устойчив к повреждению вредителем. В то же время на другом среднеустойчивом сорте Удача активности свободных ингибиторов целлюлаз в листьях не было выявлено, но при этом антицеллюлазная активность у этого сорта обнаружена лишь после прогревания экстрактов.

Таблица 15 - Активность ингибиторов целлюлаз и пектиназ (ИЕ/г сырой массы) в листьях различных сортов картофеля (имаго *Leptinotarsa decemlineata*)

Сорт	Ингибиторы целлюлаз		Ингибиторы пектиназ	
	1	2	1	2
Невский	4,6 ± 0,9 (3,9%)	20,1±0,7 (17,0%)	14,9±0,8 (19,0%)	14,9±0,8 (19,0%)
Луговской	2,8±0,6 (2,4%)	19,7±0,8 (16,6%)	21,8±0,5 (27,8%)	14,9±0,8 (19,0%)
Удача	0	5,5±0,8 (4,2%)	14,9±0,6 (19,0%)	14,9±0,6 (19,0%)
Бурновский (4281-7)	5,6±0,5 (4,7%)	27,1±0,6 (23,1%)	11,4±0,6 (14,4%)	14,9±0,8 (19,0%)

Примечание: 1 - экстракт без прогревания; 2 - экстракт после прогревания при 60°C, 10 мин. В процентах выражена доля подавления активности фермента

Сорта картофеля Невский и Луговской, неустойчивые в полевых условиях к повреждению вредителем, имели показатели активности

ингибирования целлюлаз выше, чем у устойчивого сорта Удача. Аналогично этому, неустойчивые сорта Невский и Луговской имели значительно большую или равную активность ингибиторов пектиназ, чем это было выявлено у устойчивых сортов. Отсутствие строгой корреляции между устойчивостью к колорадскому жуку и активностью ингибиторов ферментов, расщепляющих основной материал цитоскелета растительной ткани целлюлозы возможно лишь в случае, если этот фактор не является критически важным для питания вредителя и пищевая масса, попадающая в среднюю кишку насекомого, имеет степень фрагментации растительной ткани, приемлемую для последующего переваривания. Кроме того, нами обнаружено, что ингибиторы целлюлозолитических ферментов в растительных тканях находятся в составе термолабильных комплексов с компонентами клетки и их активность многократно возрастает при прогревании растительных экстрактов. Этот ингибиторный барьер имеет большой потенциал использования при создании сортов с толстой клеточной оболочкой и реализацией процесса высвобождения ингибиторов целлюлаз и пектиназ из термолабильных комплексов при запуске механизма защитного ответа.

Исследования ингибиторной активности в экстрактах листьев картофеля в отношении липаз и протеиназ позволило установить прямую зависимость между устойчивостью сортов к повреждению имаго колорадского жука и уровнем их активности (табл. 16). У неустойчивых сортов Невский и Луговской ингибирование активности липазы оказалось на уровне 4-9 %, протеиназ – 23-39 %, а у среднеустойчивого сорта Удача – 20 и 16,7 %. У сорта с высокой устойчивостью Башкирский и гибридов 4292, 4281 отмечено ингибирование активности липаз от 12 до 77 %, протеиназ – от 33,8 до 44,4 % соответственно.

Ингибирование активности липаз и протеиназ однозначно приводит к замедлению белкового и жирового обмена, который у насекомых проходит исключительно интенсивно.

Таблица 16 -Активность ингибиторов гидролитических ферментов имаго *L. Decemlineata* в листьях различных сортов картофеля (начальная активность липаз 9,6 Е/ г, протеиназ – 170 Е/г сырой массы)

Сорта и гибриды картофеля	Липазы		Протеиназы		Потери продуктивности от повреждения ботвы вредителем, %
	ИЕ/г сырой массы	% ингибирования	ИЕ/г сырой массы	% ингибирования	
Невский	0,4±0,1	4	39,5±0,5	23,2	25,4
Луговской	0,9±0,1	9,4	66,2±0,8	39,0	20,5
Удача	1,9±0,1	20	28,5±0,7	16,7	9,3
Башкирский	6.2±0,2	64	75,6±0,4	44,4	8,9
4281(Пересвет х Аусония)	1,2±0,2	12	72,3±0,9	42,5	7,7
4292 (81.1.36 х Зарво)	7,4±0,3	77	57,5±0,8	33,8	4,8

ИЕ/г – ингибиторных единиц на грамм сырой растительной массы

Снижение эффективности функционирования желудочно-кишечного тракта нарушает синхронизацию процессов роста и развития личинок вредителя, что приводит к значительному снижению выживаемости при их питании на пищевых субстратах с высокой активностью ингибиторов (табл. 17). Так, на устойчивых сортах Башкирский, Удача и гибриде 4292-149 наблюдается многократное увеличение смертности личинок на преимагинальной стадии. Высокая смертность личинок при питании пищевым субстратам наряду с высокой ингибиторной активностью отмечена и в отношении других насекомых вредителей (Kessler, Baldwin, 2002; Zhu-Salzman et al., 2004; Kempema et al., 2007; Zhou, et al., 2015). Необходимо отметить, что сорт Невский в значительной степени повреждается колорадским жуком (потери урожая 25,4 %), но при этом личинки колорадского жука также имеют высокую смертность в конце четвертого возраста развития (28,8 % выживаемости). Вследствие этого, питание личинок на этом сорте приводит к значительному снижению жизнеспособности вредителя, но уже после нанесения значительной потери ботвы растениям картофеля.



Для оценки потерь урожая от вредителя, изучаемые сорта и гибриды возделывались на фоне инсектицидной обработки и без неё. Установлено, что потери урожая клубней картофеля от повреждения колорадским жуком на устойчивых сортах Башкирский, Удача и гибридах 4281, 4292 были в 2-5 раз ниже, чем на неустойчивых сортах Невский и Луговской. Исходя из полученных данных, наиболее вероятно, что устойчивыми к повреждению колорадским жуком являются генотипы картофеля, листья которых сильно ингибируют активность липаз и протеиназ. Полученные нами данные согласуются с результатами других исследователей (Воронкова, 2014).

Таблица 17 - Плодовитость имаго и выживаемость на протяжении онтогенеза колорадского жука на растениях картофеля.

Сорта и гибриды	Плодовитость самок		Отрождение яиц, %	Выживаемость личинок до 4 возраста, % к отложенным яйцам
	Количество яиц/ самку, шт	количество яиц в кладке, шт		
Луговской	109	23.5	82.2	82,2
Невский	134	29.8	65.5	28,8
Удача	110	24.6	43.7	22,6
Башкирский	204	27.2	13.1	4,0
4292-149	141	33	31.6	15,4

К подобному же выводу пришли исследователи и при создании генетически модифицированных растений картофеля. Трансгенные растения картофеля сорта Бинтье со встроенным геном ингибитора цистеиновых протеиназ из риса ОС-1 обуславливали повышение смертности вредителя на личиночной стадии развития до 50 % по сравнению с нетрансформированными растениями. В то же время отмечается, что защитный ингибиторный барьер преодолевается повышенной секрецией целевых ферментов и значительным повышением анаболизма, так как выжившие личинки были значительно крупнее контрольных (Benchekroun A. et al. 1995; Lecardonnell et al., 1999; Franco et. al, 2002). В этой связи исследователи рекомендуют проводить поиск наиболее эффективных

ингибиторов для борьбы с конкретными насекомыми среди растений, не являющихся их естественными хозяевами. При этом существенно, чтобы действующие ингибиторы принадлежали к другому структурному семейству белков, нежели ингибиторы растения хозяина (Mosolov, Valueva, 2008). Однако при данном подходе ряд авторов рассматривают встроенные чужеродные белки как ксенобиотики, которые вызывают ускорение микроэволюционных процессов внутри популяции колорадского жука и появление новых форм, способных преодолеть данный тип устойчивости (Конарев, 2017).

Кормление личинок листьями картофеля с повышенным содержанием ингибитора конкретной пищеварительной протеиназы стимулирует синтез в кишечнике насекомых других ферментов, неспецифичных к данному ингибитору (Brunelle et al., 2004). В то же время необходимо отметить, что в ранний период развития личинки колорадского жука имеют не столь совершенный пищеварительный аппарат. Коэффициент Швертфегера, отражающий степень усвоения корма, в течение развития личинок увеличивается по мере их роста от 1,09 до 4,5 (Ушатинская, 1981). Поэтому логично предположить, что высокая активность ингибиторов гидролитических ферментов насекомых в растительных тканях будет критична для жизнеспособности личинок на начальных стадиях развития. В связи с этим, индукция накопления ингибиторов гидролаз колорадского жука к моменту отрождения личинок до критического для потомства вредителя уровня может стать решающим фактором реализации эффективности данного защитного барьера.

При действии на растения картофеля различных неблагоприятных факторов, значительно повышается уровень активности ингибиторов, подавляющих активность гидролаз насекомых и микроорганизмов (Шпирная, 2006). Причем, ингибиторная активность повышалась и в частях растений, не контактировавших с физическим и химическим фактором. Модификация активности ингибиторов гидролаз в тканях является, по-видимому, частью

неспецифических реакций растений в ответ на действие стрессовых факторов биотического и абиотического характера. Об этом свидетельствует и то обстоятельство, что накопление ингибиторов протеиназ в тканях происходит одновременно с увеличением содержания других защитных соединений (фитоалексинов, лектинов, лигнинов). Накопление этих соединений в растительном организме индуцируется одними и теми же элиситорами, в роли которых могут выступать углеводсодержащие фрагменты клеточных стенок растений и грибов, а также некоторые фитогормоны (Walker-Simmons et al., 1984; Albercheim et al., 1992; Тарчевский, 2001). Эта способность растительных белков подавлять активность чужеродных ферментов является следствием сопряженной эволюции растений и гетеротрофных организмов.

Изменение активности ингибиторов гидролаз в растительных тканях является одним из перспективных механизмов повышения их устойчивости. В последние годы установлено, что метилжасмоновая кислота играет ключевую роль в запуске защитных механизмов растений при нападении насекомых-вредителей. Кроме того, на модели арабидопсис (*Arabidopsis thaliana*) – яйца капустной белянки (*Pieris brassicae*) установлено, что откладка яиц насекомого вызывает индукцию комплекса защитных реакций растения от вредителя (Little, et al., 2007). В связи с этим нами поставлен опыт по выяснению вовлеченности модификации ингибиторной активности в комплекс защитных реакций картофеля от колорадского жука.

При этом установлено, что обработка растений картофеля метилжасмоновой кислотой и откладка яиц колорадским жуком изменяет уровень активности ингибиторов протеиназ (табл. 18). Так, через 6 часов после обработки отмечается повышение активности ингибиторов трипсина из листьев картофеля как при обработке метилжасмонатом, так и при наличии кладки яиц насекомого на 25 % и 31 % соответственно по сравнению с контролем. По истечении 12 часов ингибиторная активность снижалась у обработанных метилжасмонатом растений примерно на 15 %.

Через 48 часов активность ингибиторов трипсина также снижается у растений с нанесенной кладкой яиц на 15%.

Таблица 18 - Активность ингибиторов трипсина в листьях картофеля, обработанных метилжасмоновой кислотой или после откладки яиц колорадским жуком

Время после обработки, ч	Варианты обработки	Активность ингибиторов в мИЕ/мл экстракта
6	контроль	3,93±0,41
	метилжасмонат	4,93±0,44*
	кладка яиц	5,18±0,25*
12	контроль	5,16±0,42
	метилжасмонат	5,26±0,38
	кладка яиц	4,4±0,41
24	контроль	4,31±0,24
	метилжасмонат	4,51±0,43
	кладка яиц	4,37±0,42
48	контроль	5,63±0,4
	метилжасмонат	5,83±0,27
	кладка яиц	4,02±0,43*

\*  $p \leq 0,05$

Как видно, наибольшее увеличение ингибиторной активности при воздействии экзогенного метилжасмоната наблюдается через 6 часов после обработки. Кладка яиц колорадского жука вызывала сначала повышение, а потом снижение активности ингибиторов трипсина по сравнению с контролем. Полученные данные согласуются со сведениями о том, что в листьях картофеля активирование генов ингибиторов протеиназ происходит с участием жасмонатного сигнального пути (Lawrence et al., 2008). Таким образом, обработка листьев картофеля метилжасмонатом и размещение кладок колорадского жука являются факторами активации механизма ингибиторного барьера, который необходимо разумно использовать.

Исследования взаимосвязи уровня активности ингибиторов протеиназ и заселенности растений картофеля показывают, насколько личинки колорадского жука приспособлены к питанию листьями картофеля (табл. 19). Гибриды 4270, 4273, 4292, созданные на основе скрещивания устойчивых

сортов и имеющие достаточно высокий уровень активности ингибиторов протеиназ личинок колорадского жука, теряли устойчивость, по всей видимости, из-за адаптации пищеварительной системы насекомого к кормовому субстрату. В этой связи наглядно видно, что сочетание ингибиторного барьера с некрогенетическим, имеющиеся у сорта Башкирский и гибрида 4281-7 (сорт Бурновский), позволяет многократно снижать как численность наиболее вредоносных личинок 3-4 возраста, так и потерю листовой поверхности.

Таблица 19 - Показатели уровня активности ингибиторов протеиназ и заселенности колорадским жуком листьев сортов картофеля с различной устойчивостью

Сорта, гибриды	Активность ингибиторов протеиназ личинок колорадского жука, ИЕ/г массы	Количество экземпляров на 1 растение			Потеря листовой поверхности на момент уборки, %
		Имаго	Кладки	Личинки III-IV возраста	
Невский	39±0,3	9,4±1,0	7,5±1,8	24,2±2,6	21
Луговской	65±0,3	3,5±0,9	3,3±1,7	8,7±1,5	5
Удача	31±0,2	10,8±1,2	8,5±2,9	25,8±2,7	11
Башкирский	75±0,4	1,9±0,8	2,4±0,6	4,8±1,6	3
Гибрид 4281-7	72±0,3	1,4±0,2	1,3±0,3	3,5±1,4	0
Гибрид 4270	29±0,3	8,1±1,7	7,5±1,8	16,7±1,8	10
Гибрид 4292	60±0,4	7,2±2,6	5,6±1,5	14,9±1,6	20
Гибрид 4273	36±0,3	7,8±1,7	7,7±1,8	18,9 ±2,1	19

Примечание. Полевые эксперименты проводились в условиях Бирского НП Башкирского НИИСХ. В таблице приведены средние значения в расчете на 1 растение из выборки, состоящей из 20 растений

Таким образом, на основе проведенных нами исследований, можно сделать заключение, что наиболее перспективным подходом при вовлечении генов, кодирующих синтез и накопление в тканях ингибиторов протеаз и липаз, будет их встраивание в генные комплексы, кодирующие СВЧ - реакцию листовой ткани на кладки колорадского жука. Локальное

кратковременное накопление ингибиторов липопротеиназного комплекса в зоне отрождения потомства вредителя имеет наибольший депрессирующий биологический эффект для выживаемости личинок 1-2 возраста и не вызывает ускорения микроэволюционных процессов внутри популяции колорадского жука и появление новых форм, способных преодолеть данный тип устойчивости. Создание подобных генетических конструкций, скорее всего, будет перспективным методом контроля численности колорадского жука в ближайшем будущем.

**ГЛАВА 5. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ОБОСНОВАНИЕ  
ЗАВИСИМОСТИ ПОВРЕЖДАЕМОСТИ БОТВЫ КАРТОФЕЛЯ  
КОЛОРАДСКИМ ЖУКОМ ОТ СТЕПЕНИ РАЗВИТИЯ  
СВЕРХЧУВСТВИТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИИ НА КЛАДКИ ЯИЦ  
ВРЕДИТЕЛЯ**

Перечисленные в главе 1 барьеры иммуногенетической устойчивости картофеля к колорадскому жуку в определённой степени снижают потери урожая от фитофага, но не позволяют полностью снять проблему контроля численности вредителя на посадках культуры. Селекция картофеля на устойчивость к колорадскому жуку осложняется ещё и тем, что это насекомое является изменчивым, полиморфным в генетическом и адаптивном отношении, пластичным видом. Полиморфизм данного вредителя проявляется в вариабельности пищевых адаптаций, как его географических популяций, так и внутри популяционных форм, включая их способность преодолевать те или иные механизмы устойчивости многообразия кормовых растений. Разработанные на сегодняшний момент методики селекционного отбора на устойчивость картофеля к колорадскому жуку позволяют проводить оценку гибридного материала в основном на стадии окончания селекционного процесса (Вилкова с соавт., 1987; Шапиро, 1993; Яшина, Шпаков, 1994; Иванова, Фасулати, 2015). Кроме этого, имеются также патентованные способы оценки устойчивости картофеля к колорадскому жуку на основе биохимических показателей. Использование этих показателей для отбора генотипов с факторами устойчивости к вредителю требует лабораторной оценки селекционного материала, что осложняет оценку материала в силу объективных обстоятельств.

На сегодняшний день практически единственным из фенотипических признаков, указывающих на уровень устойчивости генотипа картофеля к колорадскому жуку, является степень повреждения ботвы вредителем. К сожалению, данный показатель можно объективно оценить только, когда

имеется достаточно большое количество самих растений. Объективно оценить устойчивость к колорадскому жуку единичное растение в питомнике одноклубневок или 5-10 растений в питомниках 1-2 года практически невозможно. Младшие селекционные питомники картофеля выращиваются на фоне химической защиты инсектицидами, поэтому наиболее устойчивые генотипы с небольшой или средней продуктивностью неизбежно подлежат браковке.

Для оценки уровня устойчивости гибридов картофеля необходим фенотипический признак, по которому возможна массовая оценка селекционного материала по устойчивости к колорадскому жуку на ранних стадиях селекционного процесса. Ранее в работе Л.Т. Шпакова (1993) отмечено, что относительно устойчивые сорта реагировали образованием некрозов на листьях под кладками яиц вредителя, что отсутствовало у неустойчивых сортов. В работе Н.Ф. Балбышева и Д.Х. Лоренцена (1997) отмечена перспективность использования гиперчувствительного ответа на кладки колорадского жука как защитного барьера растений, который снижает выживаемость эмбрионов насекомого в яйцах до момента отрождения потомства на листьях картофеля. На сложных межвидовых гибридах картофеля зафиксирована гибель части яиц в кладке насекомого вследствие развития некроза листовой ткани и падения яиц на почву (Balbyshev, Lorenzen, 1997). В связи с этим для оценки возможности использования данной фенотипической реакции для усовершенствования методики отбора устойчивых к фитофагу генотипов, нами проведено сравнительное изучение взаимосвязи различного уровня развития СВЧ-реакции сортообразцов картофеля на кладки вредителя с устойчивостью к колорадскому жуку.

Опыты закладывали в Предуральской климатической зоне на территории Бирского научного подразделения Башкирского НИИСХ согласно принятой методике. Метеорологические условия в зоне проведения исследований за все годы наблюдений складывались в рамках климатической нормы.



Результаты полевых опытов приводятся в таблицах 20, 21 и 22, из которых можно заключить, что вредоносность колорадского жука ежегодно была высокой. При уничтожении вредителем ботвы картофеля на фоне без применения обработки инсектицидом имело место снижение продуктивности культуры в зависимости от сортовых особенностей в пределах от 4 до 92 %. Отмечена тенденция увеличения потерь от вредителя в более тёплых погодных условиях (2016 и 2017 гг.), по сравнению с более прохладными условиями (2019 г.). Наряду с этим необходимо отметить, что в более прохладных погодных условиях отмечена тенденция большей степени устойчивости сортообразцов в баллах по сравнению с более теплыми условиями. Зависимость вредоносности насекомых-вредителей, в том числе, и колорадского жука, от внешнего температурного фона является общебиологической закономерностью (Ушатинская, 1981).

Анализ взаимосвязи степени устойчивости ботвы в баллах и продуктивности растений различных сортов картофеля показал, что эти показатели тесно связаны только на фоне выращивания без применения инсектицидов для контроля численности вредителя. Так, коэффициент корреляции между устойчивостью в баллах и уровнем продуктивности растений на фоне свободного развития вредителя составил в 2016 году 0,763, 2017 – 0,779 и в 2019 – 0,804, то есть взаимосвязь между этими показателями сильная. При выращивании сортов картофеля на фоне контроля численности колорадского жука продуктивность растений практически не зависела от уровня устойчивости к фитофагу (коэффициент корреляции по годам в пределах 0,066-0,348). Предположительно, так и должно быть: в условиях бесконтрольного развития фитофага уровень устойчивости культуры выступает лимитирующим фактором уровня продуктивности, что подтверждается сильной связью между ними.

Таблица 20 - Влияние уровня естественной устойчивости растений картофеля к повреждению ботвы на сохранность урожая (Бирское научное подразделение, 2016 г.)

№	Сорта	Разви- тие СВЧ - реакци и, балл *	Устойчи- вость ботвы на момент развития личинок 4 возраста, балл	Продуктивность 1 растения, г/ куст		Сниже-ние урожай- ности, %	Рейтинг по устойчи вости к сниже- нию урожая
				на фоне защитных мероприят ий	на фоне без защитных мероприят ий		
1	Гибрид 53	4,0	5,5	477	424	11,2	1
2	Фреска	3,5	5,1	410	362	11,6	2
3	Сафо	1,0	6,8	205	173	15,6	5
4	Белоснежка	1,5	6,5	387	313	19,0	6
5	Кондор	2,5	5,5	351	280	20,0	7
6	Удача	2,7	4,5	595	469	21,1	8
7	Колетте	3,5	4,7	446	329	26,3	10
8	Ресурс	0	5,8	356	257	27,7	11
9	Галактика	2,1	4,8	414	298	27,9	12
10	Свитанок киевский	2,3	4,8	158	114	28,0	13
11	Горняк	1,5	4,5	486	344	29,2	14
12	Институтский	1,5	4,6	387	271	30,1	15
13	Скарб	1,0	4,5	560	362	35,4	16
14	Жигулевский	1,2	4,0	291	184	36,6	17
15	Фрегат	1,2	3,5	262	163	37,7	18
16	Лига	1,0	3,1	371	222	40,1	19
17	Накра	0	3,5	342	200	41,4	20
18	Аллегро	1,25	3,5	332	181	45,5	21
19	Диско	0	3,0	295	148	49,8	22
20	Никулинский	0	4,5	521	254	51,2	23
21	Амалия	0	2,1	382	181	52,6	24
22	Гранат	1	2,5	448	185	58,8	25
23	Сентябрь	0	2,4	420	168	60,1	26
24	Невский	1	2,3	197	66	66,6	27
25	Весна	0	2,5	384	116	69,9	28
26	Луговской	0	2,4	379	111	70,7	29
27	Розалинд	0	2,4	255	71	72,2	30
28	Жуковский	0	2,8	373	87	76,6	31
29	Рая	0	1,5	375	79	78,9	32
30	Роксана	0	1,9	310	63	79,8	33
31	Наяда	0	1,5	405	81	80,1	34
32	Андро	0	2,0	340	58	82,8	35
33	Кр. горка	0	2,3	417	56	86,6	36
34	Ранняя роза	0	2,3	314	35	89,0	37
35	Бронницкий	0	2,1	459	45	90,1	38
36	Антошка	0	1,2	337	26	92,2	38
37	Садовый	0	1,5	310	22	93,0	40

Таблица 21 - Влияние уровня естественной устойчивости растений картофеля к повреждению ботвы на сохранность урожая (Бирское научное подразделение, 2017 г.)

№ пп	Сорта	Развитие СВЧ-реакции, балл *	Устойчивость ботвы на момент развития личинок 4 возраста, балл	Продуктивность 1 растения, г/куст		Снижение урожайности, %	Рейтинг по устойчивости к снижению урожая
				на фоне защитных мероприятий	на фоне без защитных мероприятий		
1	Фреска	2,5	7,1	327	297	9,1	1
2	Кондор	3,0	6,5	205	183	10,5	2
3	Ресурс	0	7,0	277	243	12,2	3
4	Удача	2,75	5,4	547	476	12,9	4
5	Сафо	1,2	4,4	229	198	13,6	5
6	Гибрид 53	3,0	7,5	666	570	14,4	6
7	Лига	1,5	6,1	191	161	15,9	7
8	Лазарь	3,0	5,4	329	276	16,1	8
9	Аллегро	1,25	5,5	297	187	36,9	9
10	Институтский	0,5	4,8	440	262	40,4	10
11	Амароза	2,75	4,7	335	184	45,2	11
12	Жигулевский	0,25	4,0	417	228	45,3	12
13	Скарб	1	3,5	291	147	49,5	13
14	Диско	0	3,1	294	146	50,4	14
15	Рая	0	2,5	422	187	55,6	15
16	Наяда	1,5	1,5	369	123	66,8	16
17	Роксана	1	2,5	267	81	69,6	17
18	Весна	0	2,4	273	81	70,2	18
19	Луговской	0	2,5	350	97	72,3	19
20	Антошка	0	2,2	264	65	75,5	20
21	Сентябрь	0	2,8	511	120	76,6	21
22	Невский	2	2,0	474	103	78,2	22
23	Ранняя роза	0	2,5	154	32	78,9	23
24	Садовый	0	2,0	355	68	80,8	24
25	Андро	1	2,4	239	35	85,5	25
26	Амалия	0	2,1	416	42	89,9	26
27	Бронницкий	0	1,1	427	34	92,1	27

Анализ 3-летних полевых данных по степени развития СВЧ-реакции листьев картофеля на кладки колорадского жука позволяет подтвердить ранее высказанное предположение о том, что при более теплом температурном фоне угнетается процесс образования некрозов (Шпаков, 1993). Так, СВЧ-реакция листовой пластинки картофеля на кладку яиц насекомого в самом теплом 2016 году наблюдалась у 52 % сортов с

максимальным баллом развития 4,3, в более умеренном 2017 году у 63 % сортов с максимальным баллом развития 3,9, а в самом прохладном 2019 году у 74 % сортов с максимальным баллом развития 4,5. Влияние температурного фактора на развитие СВЧ-реакции листьев картофеля на кладки яиц колорадского жука, по всей видимости, обусловлено биохимическими особенностями этой реакции, причины которой ещё предстоит исследовать.

Анализ корреляционной зависимости между развитием СВЧ-реакции на кладки яиц колорадского жука, степенью устойчивости ботвы к вредителю и снижением продуктивности различных сортов картофеля указывает на её достаточно высокий уровень. Так, корреляционная зависимость между степенью развития СВЧ-реакции на кладки яиц колорадского жука и уровнем устойчивости ботвы картофеля, которая показывает долю сохранившейся биомассы ботвы после того, как личинки покинули растения, составила в 2016 году 0,671, в 2017 году – 0,631, в 2019 году – 0,568. Значения коэффициентов корреляции соответствуют зависимости средней степени между двумя этими признаками. Это вполне объясняется тем, что в существующем наборе сортов имеются также и другие иммуногенетические барьеры устойчивости (Вилкова и др., 2004). Аналогичная связь наблюдается между развитием СВЧ-реакции на кладки яиц колорадского жука и снижением продуктивности различных сортов картофеля. Отрицательный коэффициент корреляции между этими факторами составил в 2016 году – 0,763, 2017 г. – 0,646, 2019 г. – 0,571.

Наглядным доказательством тесной связи СВЧ-реакции листьев картофеля на кладки колорадского жука и уровнем устойчивости сортов картофеля к вредителю является то, что сорта, имеющие высокий уровень рейтинга по устойчивости к потере продуктивности в большинстве случаев, обладают этим защитным барьером, а у сортов замыкающих этот рейтинг он отсутствует.

Таблица 22 - Влияние уровня естественной устойчивости растений картофеля к повреждению ботвы на сохранность урожая (Бирское научное подразделение, 2019 г.)

№ п п	Сорта	Разви- тие СВЧ- реакци и, балл	Устойчи- вость ботвы на момент развития личинки 4 возраста, балл	Продуктивность 1 растения, г/ куст		Сниже- ние урожай -ности, %	Рейтинг по устойчи вости к снижени ю урожая
				на фоне защитных мероприятий	на фоне без защитных мероприятий		
1	Фреска	4,5	7,1	791,0	758,0	4,2	1
2	Кондор	4,25	6,5	511,1	488,9	4,3	2
3	Зумба	1,75	6,8	633,0	602,0	4,9	3
4	Танго	1	6,8	668,0	625,0	6,4	4
5	Колетте	3	7,5	871,0	813,0	6,7	5
6	Сафо	3,5	6,9	533,0	478,0	10,3	6
7	Ресурс	0	8,0	673,0	595,0	11,6	7
8	Удача	0,75	5	715,0	623,0	12,9	8
9	Фрегат	1	6,5	802,0	695,0	13,3	9
10	Лига	1	7,1	733,3	612,2	16,5	10
11	Лазарь	4,25	6,4	690,0	575,0	16,7	11
12	Галактика	1,75	7,8	709,0	577,0	18,6	12
13	Белоснежка	4,25	6,5	944,4	743,3	21,3	13
14	Гибрид 53	3,5	7,5	728,0	570,0	21,7	14
15	Жигулевский	0,25	4,2	997,5	770,0	22,8	15
16	Свитанок киевский	0,25	8	817,0	615,6	24,7	16
17	Накра	0	5,5	863,0	648,0	24,9	17
18	Диско	1	4	744,0	534,0	28,2	18
19	Гибрид 21	3,5	8	774,0	555,0	28,3	19
20	Горняк	0,25	7	861,0	613,0	28,8	20
21	Аллегро	1,25	7,5	843,8	590,9	30,0	21
22	Институтский	0,5	4,1	833,0	557,0	33,1	22
23	Гибрид 13	2,5	7,5	801,0	542,0	32,3	23
24	Скарб	1	6,5	738,9	482,0	34,8	24
25	Мадейра	2	6,5	950,0	594,0	37,5	25
26	Амароза	2,75	7	1194,4	742,7	37,8	26
27	Никулинский	2	7,5	1111,1	642,2	42,2	27
28	Весна	0	5	844,0	476,0	43,6	28
29	Луговской	0	4	767,0	430,0	43,9	29
30	Розалинд	0	4	583,3	319,0	45,3	30
31	Амалия	0	2,1	499,1	255,0	48,9	31
32	Гранат	1	6,5	690,0	343,0	50,3	32
33	Сентябрь	0	4	836,7	411,1	50,9	33
34	Саньява	0,75	4,8	747,3	367,0	50,9	34
35	Нандина	1	6,5	599,0	289,1	51,7	35
36	Ранняя роза	0	3	519,0	247,8	52,3	36
37	Рая	0	3,5	613,3	280,0	54,3	37

38	Роксана	1	2,5	509,1	225,0	55,8	38
39	Регги	0	4	943,0	372,0	60,6	39
40	Наяда	1,5	1,5	594,0	223,0	62,5	40
41	Зекура	2	4,9	820,0	295,8	63,9	41
42	Бронницкий	0	1	503,3	159,1	68,4	42
43	Андро	1,5	2,5	794,0	206,0	74,1	43
44	Антошка	1	2	585,0	148,0	74,7	44
45	Садовый	0	1,5	718,0	172,7	75,9	45
46	Кр. горка	0	2,5	778,0	138,0	82,3	46
47	Ред фэнтези	0	1	655,0	50,0	92,4	47

\*0 баллов – отсутствие ГО

1 балл – выпирание листовой пластинки в месте прикрепления кладки

2 балла – развитие некроза на 25 % площади занимаемой кладкой

3 балла – развитие некроза на 50 % площади занимаемой кладкой

4 балла – развитие некроза на 100 % площади занимаемой кладкой

5 баллов – прободение листовой пластинки в месте прикрепления кладки

Исходя из полученных нами данных, сделано заключение, что при целенаправленном отборе генотипов с хорошо выраженной СВЧ-реакцией листьев картофеля на кладки колорадского жука и высоким уровнем продуктивности вполне реально создание качественно новых сортов картофеля. Использование для оценки селекционного материала способности листьев картофеля эффективно отторгать кладки колорадского жука посредством выраженной СВЧ-реакцией на них позволяет значительно повысить эффективность отбора генотипов с относительно высокой устойчивостью к данному вредителю.

## **ГЛАВА 6. РЕЗУЛЬТАТИВНОСТЬ СЕЛЕКЦИИ КАРТОФЕЛЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К КОЛОРАДСКОМУ ЖУКУ НА ОСНОВЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО ПРИЗНАКА СВЧ-РЕАКЦИИ НА КЛАДКИ ЯИЦ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА**

### **6.1. Результаты селекционного отбора в гибридных популяциях**

Селекционная работа над созданием сортов картофеля устойчивых к колорадскому жуку в Башкирском НИИСХ началась практически сразу после появления в 1978 году вредителя на данной территории. Однако из-за отсутствия методов отбора устойчивых форм оценка проводилась визуально по степени повреждения ботвы вредителем. В качестве критерия отбора использовали способность гибридов картофеля формировать высокий урожай на фоне однократной инсектицидной обработки фосфорорганическими или пиретроидными препаратами. В результате этой работы в 80-90-е годы созданы и переданы на государственное испытание сорта картофеля Аксу (Берлихинген х Агра) (1984), Ашкадар (Катадин х Агрономический) (1991), Ашкадар 2 (Надежда х Катюша) (1994). Эти сорта картофеля оказались более устойчивыми к повреждению колорадским жуком, чем районированный на тот период сортимент культуры. Относительная устойчивость к повреждению ботвы этих сортов колорадским жуком находилась на уровне 2-3 баллов, что обуславливалось факторами горизонтальной устойчивости генотипов. В полевых условиях стандартные сорта без обработки инсектицидами повреждались полностью, а на новых сортах сохранялось 20-30 % листовой поверхности. Анализ происхождения этих сортов показывает, что генетических источников устойчивости к вредителю в их родословных не выявлено и поэтому не следовало ожидать от них высокого уровня относительной устойчивости картофеля к колорадскому жуку. Для контроля численности колорадского жука в тот период было вполне достаточно проведения однократной защитной обработкой инсектицидом. При своевременном опрыскивании инсектицидом растений

этих сортов картофеля существенных потерь урожая от повреждений насекомыми не отмечалось.

В последующие годы, в связи с повсеместным появлением локальных популяций колорадского жука, высокоустойчивых к применяемым инсектицидам, ситуация кардинально изменилась. Для контроля численности вредителя возникла необходимость проводить многократные обработки посадок картофеля и значительно увеличивать дозы применения химических средств защиты растений. В этой ситуации значительно возросли потери урожая от повреждения посадок картофеля колорадским жуком. В связи с этим возникла необходимость дальнейшего совершенствования селекционного процесса и создания, значительно более устойчивых к колорадскому жуку, сортов картофеля на новой генетической основе.

В рамках научного сотрудничества с ВНИИКХ и ЮжУрал НИИПОК, начиная с 2000 г. для гибридизации подбирали родительские формы с относительно высоким уровнем устойчивости к колорадскому жуку. В 2004 г. были получены гибридные популяции с участием сортов Зарево, Фреско и Пересвет, несущих гены устойчивости к колорадскому жуку, фитофторозу в сочетании с другими хозяйственно-ценными признаками. В результате включения в гибридизацию новых генетических источников значительно увеличился выход генотипов с высоким уровнем относительной устойчивости к повреждению колорадским жуком. Так, в питомнике гибридов первого года в 2004 году в гибридной популяции Удача x Зарево отобрано 25 % гибридов, Космос x Зарево – 38 %, Спиридон x Зарево – 34 %, Пересвет x Аусония – 55 % (табл. 23). Из 1644 гибридов в данном питомнике отобрано 529 генотипов, то есть 32 % от общего количества. Отобранные гибриды характеризовались высокой продуктивностью, устойчивостью к фитофторозу на уровне 7-8 баллов, к колорадскому жуку – 4-7 баллов. Средняя продуктивность гибридов составляла от 483 до 710 г/куст, а у отдельных генотипов превышала 900 г/куст. Основными причинами браковки гибридов по хозяйственно-ценным признакам в комбинациях Удача



х Зарево, Космос х Зарево, Спиридон х Зарево, в основном, являлось глубокое расположение глазков и подверженность клубней к израстанию. Израстание клубней картофеля происходит в период роста клубней в результате смены сухой и жаркой погоды на период с понижением температуры воздуха до 8-10°C и выпадением обильных осадков. Частые смены характера погоды являются особенностью климата Предуральской лесостепи. Приспособленность к динамичной смене характера погоды выступает в данном регионе как критически важное условие для возделывания сорта. Большая часть полученных гибридов во всех комбинациях скрещивания имела среднепоздний и поздний срок созревания и выбыла из селекционного процесса. Срок созревания в условиях региона является важной характеристикой для возделывания сорта. Среднепоздние и поздние сорта вызревают к моменту начала поздней осени с обильными дождями и отсутствием достаточного количества тепла. В этих условиях урожай, как правило, остаётся под снегом.

Отобранный гибридный материал наряду с устойчивостью к болезням и колорадскому жуку имел достаточно высокий уровень проявления количественных хозяйственно-ценных признаков, таких как урожайность и крахмалистость. По результатам оценки в трех гибридных популяциях выделены образцы с высоким уровнем проявления хозяйственно-ценных признаков: Удача х Зарево выделен 1 образец, 95-4-46 х Радуга – 2 образца, Пересвет х Аусония – 3 образца. Отобранный материал имел практически идеальную округло-овальную форму клубней, с белой или розовой окраской кожуры, поверхностным расположением глазков. По выделенным образцам продолжена селекционная работа. В гибридных популяциях от скрещивания Рая х Космос, 95-4-46 х Радуга, 94-16-23 х Пикадор, 2097-15 х Жора, 89-99-12 х Космос не обнаружены генотипы с высоким уровнем относительной устойчивости к повреждению растений колорадским жуком.

Таблица 23-Результаты отбора гибридов 1-го года по урожайности, устойчивости к фитофторозу и колорадскому жуку (Бирское НП Башкирского НИИСХ, 2004 г.)

Селекционный номер	Происхождение	Изучено гибридов, шт.	Средняя продуктивность, г/куст ( $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ )	Пределы варьирования (min-max)	Отобрано гибридов					
					Всего		В том числе:			
					шт.	%	С продуктивностью $\geq 600$ г куст	Устойчивых к фитофторозу (7-8 баллов)	Устойчивых к колорадскому жуку (6-8баллов)	С комплексом хозяйственно полезных признаков
03-1	Удача х Зарево*	220	483±20,6	243-912	55	25,0	20	25	9	1
03-2	Ван-Гог х Фреско*	220	650±31,1	345-954	65	29,5	53	12	0	0
03-3	Космос х Зарево*	220	700±25,0	490-900	85	38,6	50	24	11	0
03-04	Спиридон х Зарево*	180	407±13,0	288-840	61	33,9	17	20	24	0
03-06	Рая х Космос*	220	520±15,5	450-760	42	19,1	27	15	0	0
03-07	95-4-46 х Радуга*	80	335±21,0	235-680	12	15	7	3	0	2
03-08	94-16-23 х Пикадор*	80	557±30,4	375-880	21	26,3	16	5	0	0
03-09	2097-15 х Жора*	120	569±18,1	480-750	27	22,5	25	2	0	0
03-10	89-99-12 х Космос*	24	788±19,8	650-954	7	29,2	7	0	0	0
03-11 (4281)	Пересвет х Аусония**	280	710±35,2	480-960	154	55,0	49	67	35	3
	Всего	1644			529	32,2	277	173	79	6

\*гибриды ЮжУрал НИИПОК, \*\*гибриды ВНИИКХ

Селекционные испытания в питомнике гибридов 2 года, проведенные в 2005 году, показали, что из 529 гибридов отобрано 142 генотипа раннего, среднераннего и среднеспелого срока созревания. Среди отобранных образцов 87 генотипов имели высокий уровень относительной устойчивости ботвы к фитофторозу на уровне 7-8 баллов и 36 форм обладали устойчивостью к повреждению ботвы картофеля колорадским жуком на уровне 6-7 баллов (табл. 24). Оценка устойчивости гибридов в полевых условиях проводилась методом визуального учета потери ботвы от жизнедеятельности фитофага.

Наибольшее количество образцов отобрано из гибридной популяции от скрещивания Пересвет x Аусония – 44 генотипа. Данная гибридная популяция отличалась высоким выходом генотипов с хорошей формой клубня, компактным расположением гнезда, основная часть отобранных гибридов имела урожайность более 600 грамм на куст. В данной гибридной популяции у 24 генотипов выявлен уровень относительной устойчивости к повреждению колорадским жуком в 6-7 баллов.

В гибридных популяциях Удача x Зарево, Космос x Зарево, Спиридон x Зарево также отмечен большой выход отобранного материала (соответственно 21,8, 15,3, 37,7 %). Данные гибридные популяции отличаются большим количеством генотипов с компактным расположением гнезда, хорошей формой клубня с преимущественно поверхностным расположением глазков. Большинство отобранных генотипов имеют уровень устойчивости к поражению фитофторозом на уровне 7-8 баллов. В то же время необходимо отметить, что у части отобранных в предыдущем году генотипов значительно снижается уровень их относительной устойчивости к повреждению колорадским жуком. Так, если в гибридной популяции Удача x Зарево в 2004 году было 9 генотипов с относительной устойчивостью к повреждению колорадским жуком на уровне 6-8 баллов, то в 2005 году только 2 генотипа имели данный уровень устойчивости. В гибридных популяциях Космос x Зарево, Спиридон x Зарево в 2004 году было 11 и 24

устойчивых генотипов соответственно, а в 2005 году их осталось соответственно 2 и 8. То есть относительно высоко устойчивых генотипов в процессе размножения стало значительно меньше, что свидетельствует о преодолении фитофагом барьеров устойчивости картофеля.

Таблица 24-Результаты отбора гибридов 2-го года по комплексу хозяйственно-ценных признаков  
(Бирское НП Башкирского НИИСХ, 2005 г.)

Селекционный номер	Происхождение	Высажено гибридов, шт.	Отобрано гибридов							
			Всего		Среди них:					
			шт.	%	По форме клубня	По компактности гнезда	С урожайностью $\geq 600$ г/куст	Устойчивы к фитофторозу (7-8 баллов)	Устойчивы к колорадскому жуку (6-8 баллов)	С комплексом хозяйственно-ценных признаков
03-1	Удача х Зарево	55	12	21,8	6	8	12	12	2	2
03-2	Ван-Гог х Фреско	65	15	23,0	4	15	10	15	0	1
03-3	Космос х Зарево	85	13	15,3	10	13	9	10	2	1
03-04	Спиридон х Зарево	61	23	37,7	21	20	18	15	8	0
03-06	Рая х Космос	42	16	38,1	15	12	11	11	0	0
03-07	95-4-46 х Радуга	12	8	66,7	8	7	8	0	0	2
03-08	94-16-23 х Пикадор	21	11	52,4	9	8	5	0	0	1
03-09	2097-15 х Жора	27	0	0	0	0	0	0	0	0
03-10	89-99-12 х Космос		0	0	0	0	0	0	0	0
03-11 (4281)	Пересвет х Аусония	54	44	28,6	21	20	32	24	24	6
Всего		529	142	26,8	94	103	105	87	36	13

В гибридных популяциях, полученных от скрещивания родительских форм Рая x Космос, 95-4-46 x Радуга, 94-16-23 x Пикадор, Ван-Гог x Фреско, 2097-15 x Жора и 89-99-12 x Космос, не обнаружено генотипов с относительно высокой устойчивостью к повреждению ботвы колорадским жуком. Данные гибридные популяции не являются перспективными для отбора устойчивых к повреждению колорадским жуком генотипов.

При проведении селекционного отбора в 2006 году среди гибридов предварительного испытания выделено 20 перспективных генотипов, сочетающих комплекс хозяйственно-ценных признаков с высоким уровнем устойчивости к фитофторозу и повреждению ботвы колорадским жуком (табл. 25). Причём, устойчивость к колорадскому жуку отмечена у 8 гибридов, полученных от скрещивания Пересвет x Аусония, и по одному гибриду от скрещивания Спиридон x Зарево, Удача x Зарево, Космос x Зарево. Выделенные перспективные гибриды имели урожайность более 600 г/куст, клубни устойчивы к израстанию и образованию дуплистости. В данном питомнике гибриды были оценены по вкусовым качествам вареного картофеля. Большая часть гибридов (60%), созданных с участием сорта Зарево, забракована из-за присутствия в варёном картофеле горького послевкусия, напоминающего вкус незрелых помидор. При этом, в гибридной популяции Пересвет x Аусония большая часть гибридов забракована из-за присутствия горьковатого привкуса в сочетании с относительно грубой консистенцией вареной мякоти и присутствия в ней прожилок. В то же время отобранные для дальнейшей работы генотипы отличались отсутствием отрицательных кулинарных качеств.

Перспективные гибриды прошли оценку на стационаре ВНИИКХ на устойчивость к раку картофеля и золотистой картофельной нематоды согласно протоколу селекционного процесса.

Анализ многолетних наблюдений свидетельствует о том, в гибридных популяциях в процессе размножения селекционного материала наблюдается

Таблица 25-Оценка гибридов предварительного испытания по комплексу хозяйственно-ценных признаков  
(Бирское НП Башкирского НИИСХ, 2006 г.)

Селекционный номер	Происхождение	Высажено гибридов, шт.	Отобрано гибридов							
			Всего		Среди них:					
			шт.	%.	Устойчивых к вторичному израстанию клубней	Устойчивых к дуплистости крупных клубней	С урожайностью ≥600г/куст	Устойчивы к фитофторозу (7-8 баллов)	Устойчивы к колорадскому жуку (6-8 баллов)	С комплексом хозяйственно - ценных признаков
03-1	Удача х Зарево	12	3	25	3	2	3	1	1	2
03-2	Ван-Гог х Фреско	15	0	0	0	0	0	0	0	0
03-3	Космос х Зарево	13	3	23	3	3	3	2	1	2
03-04	Спиридон х Зарево	23	4	17	4	2	4	2	1	2
03-06	Рая х Космос	16	0	0	0	0	0	0	0	0
03-07	95-4-46 х Радуга	8	0	0	0	0	0	0	0	0
03-08	94-16-23 х Пикадор	11	2	18	2	2	2	0	0	1
03-11 (4281)	Пересвет х Аусония	44	8	18	8	3	8	8	8	3
Всего		142	20	14,1	20	12	20	13	11	9

устойчивая тенденция снижения количества генотипов, обладающих относительной устойчивостью к повреждению ботвы картофеля колорадским жуком на уровне 6-8 баллов. Установлено, что в гибридных популяциях Спиридон х Зарево, Удача х Зарево, Космос х Зарево и Пересвет х Аусония в питомниках 2 года, представленных 3-5 растениями, у большого количества гибридов наблюдается полное отсутствие как заселения растений вредителем, так и повреждение их ботвы личинками жука. Однако, в последующем после дальнейшего отбора среди этих гибридов и их размножения, фитофаг приспособляется и преодолевает хотя и не полностью, устойчивость растений. Установлено, что сорта-димиссоиды Пересвет и Зарево, использованные при создании гибридных популяций, имели уровень устойчивости листьев к повреждению личинками насекомых на уровне 4,48 и 4,28 балла соответственно (по 9-бальной шкале). Относительная устойчивость сортов картофеля к колорадскому жуку связана, по мнению авторов, с повышенным в 3-4 раза содержанием в листьях гликоалколоида – томатина. Отмечаемый нами процесс преодоления устойчивости картофеля к фитофагу при размножении селекционного материала в питомниках, по-видимому, объясняется с формированием локальной популяции насекомых, способной переваривать гликоалколоид томатин. Физиологически активные вещества – гликоалколоиды томатин, соланин, чакоин вызывают второй тип реактивности насекомых на воздействие барьеров иммуногенетической системы растений и вызывают формообразовательные процессы с ярко выраженным характером некогерентной эволюции, темпы которой на 5-6 порядков выше темпов когерентной (Вилкова и др., 2010). Таким образом, при создании генотипов устойчивых к колорадскому жуку отбор на повышенное содержание в листьях гликоалколоидов эффективен только при сочетании с другими факторами устойчивости. Иммуногенетический барьер, основанный на повышенном содержании в тканях гликоалколоидов, как свидетельствуют



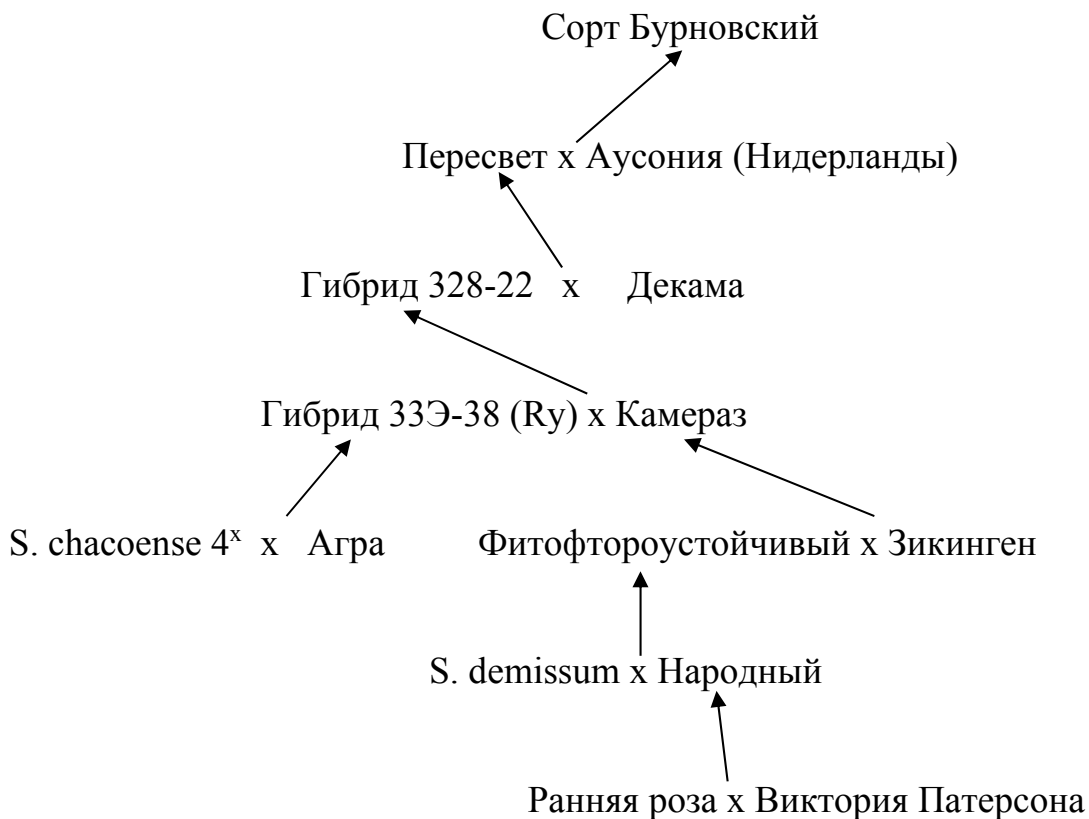
полученные нами данные, преодолевается колорадским жуком в течение селекционного цикла (8-10 лет).

В гибридной популяции, полученной от скрещивания сортов Пересвет x Аусония, в течение всего селекционного цикла отмечено наибольшее количество генотипов с относительно высоким уровнем устойчивости к повреждению растений картофеля колорадским жуком. Сохранение высокого уровня относительной устойчивости к повреждению растений картофеля колорадским жуком в течение нескольких лет возможно только в случае, если локальная популяция фитофага не способна преодолеть защитный барьер. По-видимому, относительная устойчивость генотипов к повреждению колорадским жуком в данной гибридной популяции обусловлена не только высоким содержанием гликоалколоидов в вегетативных частях растений. Скорее всего, высокий уровень относительной устойчивости генотипов и его стабильность во времени определяется наличием нескольких факторов устойчивости, одним из которых является СВЧ-реакция листьев картофеля на кладки яиц колорадского жука. В гибридной популяции Пересвет x Аусония у устойчивых к фитофагу генотипов имеется СВЧ-реакция листьев картофеля на кладки яиц колорадского жука, что подтверждает наши предположения.

В результате селекционной работы из гибридной популяции Пересвет x Аусония выделены генотипы, сочетающие в себе комплекс хозяйственно-ценных признаков с относительной устойчивостью ботвы растений к поражению фитофторозом и повреждению колорадским жуком. По результатам конкурсного сортоиспытания в 2007-2009 гг. гибрид 4281-7 (Пересвет x Аусония) передан на государственное сортоиспытание под названием Бурновский. В 2014 году данный сорт был включен в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию по 9 (Уральскому) региону. В среднем за три года конкурсного сортоиспытания урожайность нового сорта составила 248 ц/га, что существенно превышало уровень стандартного сорта (табл. 26). Содержание крахмала в клубнях нового сорта

составило 14,9 %, товарность клубней 94 %. Устойчивость ботвы к фитофторозу на уровне 5,5 балла, устойчивость к повреждению ботвы колорадским жуком на уровне 6,5 балла. По результатам выращивания картофеля в условиях жесточайшей засухи 2010 года сорт картофеля Бурновский оказался единственным сортом, сформировавшим товарный урожай картофеля без полива. В настоящее время сорт широко распространён на приусадебных участках населения в Уральском федеральном округе.

**Происхождение сорт картофеля Бурновский.** Сорт выведен на основе скрещивания сортов Пересвет и Аусония в рамках научного сотрудничества с Всероссийским НИИ картофельного хозяйства. На основе доступной информации составлено генеологическое происхождение гибридной популяции с селекционным номером 4281, из которой в процессе селекционного отбора выделен сорт Бурновский.



Таким образом, сорт картофеля Бурновский является результатом скрещивания сортов, полученных с использованием диких видов картофеля *S. chacoense*, *S. demissum* и культурного вида *S. tuberosum*.

Таблица 26 - Характеристика гибридов конкурсного сортоиспытания (Бирское НП Башкирского НИИСХ, 2007-2009 гг.)

Селекционный номер	Происхождение	Урожайность по годам, г/куст				Среднее содержание крахмала, %	Средняя товарность клубней, %	Устойчивость ботвы, балл	
		2007	2008	2009	Средн. за 3 года			Фитофторозу	Колорадскому жуку
03-1-22	Удача х Зарево	710	425	445	527	12,6	89,3	7,5	4,5
03-1-31	Удача х Зарево	700	605	479	595	12,3	97,0	7,2	4,6
03-3-57	Космос х Зарево	600	635	512	582	11,9	93,9	7,4	4,1
03-3-66	Космос х Зарево	670	495	527	564	12,0	94,1	6,9	3,9
03-04-12	Спиридон х Зарево	590	506	448	515	15,6	97,9	5,4	3,3
03-04-19	Спиридон х Зарево	595	490	489	525	15,9	94,8	5,4	4,1
03-08-12	94-16-23 х Пикадор	600	510	235	448	13,1	88,5	4,1	1,2
<b>03-11 -7 (4281-7)</b>	<b>Пересвет х Аусония*</b>	<b>650</b>	<b>620</b>	<b>592</b>	<b>621</b>	<b>14,9</b>	<b>94,0</b>	<b>5,5</b>	<b>6,5</b>
03-11-12	Пересвет х Аусония	633	600	563	599	14,2	89,3	5,4	6,8
03-11-12	Пересвет х Аусония	615	590	552	586	14,6	94,3	5,8	6,6
	Ст. Невский	452	496	390	446	12,3	92,6	2,5	1,5
	Ст. Луговской	498	510	473	494	14,1	97,5	3,0	2,5
	Ст. Удача	540	580	514	545	14,1	95,2	4,0	4,0
	НСР <sub>0,05%</sub>	37,4	76,4	66,0					

\*гибрид 4281-7 передан на государственное сортоиспытание в 2010 году под названием Бурновский

**Характеристика сорта картофеля Бурновский.** Сорт столового назначения, относится к среднеспелой группе. Клубни округло-овальной формы, выровненные, среднего размера, устойчивые к механическим повреждениям; количество клубней 8-12 шт., лежкость хорошая (рис. 8). Урожайность сорта высокая, содержание крахмала в клубнях 12-14 %. Сорт обладает высокими потребительскими качествами, развариваемость клубней умеренная, мякоть после термической обработки не темнеет, вкус хороший. Клубни сорта рекомендуется употреблять в пищу в период с января по конец мая.

Развитие ботвы после посадки интенсивное, всходы быстрые, ровные, растения характеризуются продолжительным ростом. Сорт устойчив к раку, золотистой картофельной цистообразующей нематоды, фитофторозу по ботве и клубням, слабо поражается паршой и ризоктониозом, слабовосприимчив к сухой и кольцевой гнилям. Сорт обладает относительной устойчивостью к повреждению ботвы колорадским жуком на уровне 6,5 баллов. Одним из иммуногенетических барьеров устойчивости сорта картофеля Бурновский к фитофагу является СВЧ-реакция на кладки колорадского жука, что позволяет растениям значительно ограничить колонизацию растений фитофагами.

**Морфологические признаки растений сорта Бурновский.** Куст прямостоячий, высокий, промежуточного типа (рис. 9). Стебли немногочисленные, толстые, частично окрашенные антоцианом, облиственность хорошая, листья интенсивно зеленой окраски, средней величины, умеренно рассеченные. Боковые доли листьев средние, верхушечный лист среднего размера, волнистость края отсутствует. Глянцевость верхней поверхности листа высокая, жилкование среднее, молодые листочки антоциановой окраски. Цветение средней интенсивности, продолжительное. Соцветие средней величины, компактное, венчик средней величины, белой окраски (рис. 10). Ягодообразование редкое. Клубни белые,

овально-округлые, кожура гладкая, глазки средние. Световой росток большой, яйцевидной формы, средне опушенный, основание слабо окрашено антоцианом. Ценность сорта: раннее и продолжительное клубнеобразование, жаро- и засухо- устойчивость, слабо повреждается колорадским жуком. Сорт обладает СВЧ-реакцией листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука (рис. 11).



Рисунок 8. Клубни сорта картофеля Бурновский



Рисунок 9. Растения сорта картофеля Бурновский в момент начала цветения



Рисунок 10. Цветок и листья сорта картофеля Бурновский.



Рисунок 11. Развитие СВЧ-реакции листовой пластинки сорта Бурновский в ответ на кладку яиц

Начиная с 2010 года, гибридные популяции создавались на основе исходного материала с высокой продуктивностью, устойчивостью к вирусам и фитофторозу по ботве и клубням и обязательно относительной устойчивостью ботвы картофеля к повреждению колорадским жуком. При селекционном отборе учитывалось наличие признака СВЧ-реакции листьев гибридов картофеля на кладки яиц колорадского жука.

В результате изменения подхода уже в 2013 г. в питомнике гибридов второго года во всех гибридных популяциях выделены генотипы устойчивые к повреждению ботвы колорадским жуком. В частности, в питомнике гибридов второго года в 2013 году испытано 1867 гибридов, из которых для дальнейшей селекционной работы выделено 220 генотипов (отбор 11,8 %). Из них больше половины генотипов 117 шт. оказались высокоурожайными, 89 шт. проявили себя как высокоустойчивы к поражению фитофторозом по ботве на уровне 7-8 баллов, а 36 гибридов обладали комплексом хозяйственно-ценных признаков (табл. 27).

Основными причинами браковки селекционного материала в данном питомнике являлись позднее формирование урожая, низкорослость ботвы растений, некомпактное расположение клубней в гнезде, недостатки формы клубней. В питомнике отобрано 28 генотипов устойчивых к повреждению ботвы колорадским жуком на уровне 6-8 баллов (табл.25). Генотипы, устойчивые к повреждению ботвы колорадским жуком, отобранные из гибридных комбинаций Пересвет x Аусония, Пересвет x Карлена, Башкирский x Аусония, Русский сувенир x 88.34/14, Никулинский x Аврора, 81.1.36 x Зарево, Никулинский x 92.7.26, Никулинский x Карлена и Башкирский x Латона, обладали СВЧ-реакцией листовой пластинки на кладки колорадского жука. Кроме того, генотипы, отобранные из гибридных популяций, Сьерра x 93.14-99, 591m - 62 x Дубрава и Скороплодный x Аусония так же имели относительную устойчивость к повреждению растений картофеля колорадским жуком. Однако, у выделенных генотипов не отмечалась СВЧ-реакция на кладки яиц колорадского жука, что, по-

видимому, предполагает наличие у них иных иммунных барьеров устойчивости к фитофагу, не связанных с реакцией сверхчувствительности.

Необходимо отметить, что отобранный селекционный материал представлен образцами с ранним, среднеранним и среднеспелым сроком созревания. Отобранные образцы с устойчивостью к фитофторозу и повреждению ботвы колорадским жуком характеризовались несовпадением сроков развития уязвимых фаз растений с развитием фитофтороза и колорадского жука. Растения отобранных гибридов картофеля к моменту массового отрождения личинок (к 1 июля) в основном, отцветали и ботва их грубела, что ухудшало её перевариваемость. В момент появления признаков фитофтороза в 1-ой декаде августа у отобранных генотипов отмечено начало естественного увядания листьев. Таким образом, в результате селекционного отбора для дальнейшей работы сохранены генотипы, обладающие ростовым защитным барьером к поражению фитофторозом и колорадским жуком.

Несмотря на ограничение периода вегетации ранними сроками созревания, снижающих потенциально возможную продуктивность растений, отдельные образцы в гибридных популяциях формировали высокий урожай клубней в расчете на одно растение: Никулинский x 92.7.26 – 1100 г/куст, 591m-62 x Дубрава – 1120 г/куст, Башкирский x Латона – 1330 г/куст, Башкирский x Аусония – 1320 г/куст, Пересвет x Аусония – 1010 г/куст. Необходимо отметить, что всё-таки большая часть гибридов в гибридных популяциях показала сравнительно невысокие уровни продуктивности растений. Основная причина данной ситуации объясняется, в первую очередь, реакцией растений на особенности полевых условий вегетационного периода. Растения картофеля после появления всходов начинают интенсивно наращивать вегетативную массу. Однако, в этот период устанавливается высокий уровень дневных температур, что приводит к угнетению растений, завяданию ботвы и, как следствие, формированию небольшого урожая клубней.



Таблица 27-Результаты отбора гибридов в 1-го года по устойчивости к колорадскому жуку, фитофторозу и продуктивности (Бирское НП Башкирского НИИСХ, 2013 г.)

Селекционный номер	Происхождение	Изучено гибридов, шт.	Средняя продуктивность, г/куст ( $\bar{X} \pm S\bar{x}$ )	Пределы варьирования г/куст (min-max)	Отобрано гибридов					
					Всего		В том числе:			
					шт.	%	С продуктивностью $\geq 600$ г куст	Устойчивых к фитофторозу (7-8 баллов)	Устойчивых к колорадскому жуку (6-8баллов)	С комплексом хозяйственно полезных признаков
4402	Никулинский х 92.7.26	230	278±13,5	158-1100	21	9,1	6	14	1	4
4407	Русский сувенир х 88.34/14	130	317±16,4	288-840	34	26,1	22	12	4	8
4411	Никулинский х Аврора	140	240±14,4	130-770	24	17,1	10	12	2	6
4397	Сьерра х 93.14-99	335	291±11,0	193-690	15	4,4	5	10	2	4
4409	591m -62 х Дубрава	335	220±9,5	331-1120	20	5,9	13	7	2	3
4479	Башкирский х Латона	49	272±12,1	328-1330	10	20,4	4	5	1	2
4494	Башкирский х Аусония	275	251±10,8	345-1320	13	4,7	10	3	1	2
4280	Скороплодный х Аусония	203	589±20,8	354-980	57	28,1	51	6	1	3
4270	Пересвет х Карлена	73	217±12,2	110-710	7	9,5	2	1	4	1
4273	Никулинский х Карлена	23	433±15,4	350-770	7	30,4	1	3	3	1
4292	Гибрид 81.1.36 х Зарево	43	367±13,5	180-840	7	16,2	3	4	4	1
4281	Пересвет х Аусония	31	222±11,1	190-1010	5	16,1	2	0	3	1
	Всего	1867			220	11,8	117	89	28	36

Идентификация в гибридных популяциях высокоурожайных образцов свидетельствует о том, что неблагоприятные факторы внешней среды могут успешно преодолеваются частью потомства за счет рекомбинативной изменчивости, возникающей при интрогрессивной гибридизации. Проведенная предварительная оценка свидетельствует о потенциале изменчивости в гибридных популяциях и позволяет прогнозировать появление в потомстве высоко адаптированных к местным климатическим условиям форм, обладающих комплексом хозяйственно-ценных признаков в сочетании с устойчивостью к поражению ботвы фитофторозом и повреждению колорадским жуком.

Проведенный в следующем (2014) году селекционный отбор позволил выделить среди 220 образцов, относящихся к 12 гибридным комбинациям скрещивания 38 генотипов с оптимальным сочетанием хозяйственно-ценных признаков и устойчивостью к болезням и вредителю. Отобранные генотипы формировали круглые и округло-овальные клубни, с компактным расположением гнезда. Основная часть выделенного гибридного материала (22 генотипа) формировала урожайность больше 600 г на куст (табл. 28). Относительная устойчивость к повреждению фитофторозом на уровне 6-8 баллов выявлена у 13 генотипов, а 17 гибридов оказались относительно устойчивыми на уровне 6-8 баллов к повреждению ботвы картофеля колорадским жуком. Необходимо отметить, что сочетание комплекса хозяйственно-ценных признаков с высоким уровнем устойчивости к фитофторозу и колорадскому жуку выявлено только у 10 генотипов. Причем выявлено по одному такому образцу в каждой из 10 гибридных комбинаций: Никулинский x 92.7.26, Русский сувенир x 88.34/14, Никулинский x Аврора, Сьерра x 93.14-99, 591m-62 x Дубрава, Башкирский x Аусония, Пересвет x Карлена, Никулинский x Карлена, Гибрид 81.1.36 x Зарево, Пересвет x Аусония.

Таблица 28-Результаты отбора гибридов в 2-го года по комплексу хозяйственно-ценных признаков  
(Бирское НП Башкирского НИИСХ, 2014 г.)

Селекционный номер	Происхождение	Высажено гибридов, шт.	Отобрано гибридов							
			Всего		Среди них:					
			шт.	%	По форме клубня	По компактности гнезда	С урожайностью ≥600г/куст	Устойчивы к фитофторозу (7-8 баллов)	Устойчивы к колорадскому жуку (6-8 баллов)	С комплексом хозяйственно- ценных признаков
4402	Никулинский х 92.7.26	21	4	19,0	4	4	3	2	1	1
4407	Русский сувенир х 88.34/14	34	5	14,7	5	5	2	0	1	1
4411	Никулинский х Аврора	24	6	25,0	6	6	3	4	1	1
4397	Сьерра х 93.14-99	15	4	26,7	4	4	4	2	1	1
4409	591m -62 х Дубрава	20	4	20,0	4	4	2	2	1	1
4479	Башкирский х Латона	10	0	0	0	0	0	0	1	0
4494	Башкирский х Аусония	13	6	46,1	6	6	2	0	1	2
4280	Скороплодный х Аусония	57	0	0	0	0	0	0	1	0
4270	Пересвет х Карлена	7	2	28,6	2	2	1	1	2	1
4273	Никулинский х Карлена	7	2	28,6	2	2	1	1	2	1
4292	Гибрид 81.1.36 х Зарево	7	1	14,3	1	1	1	1	2	1
4281	Пересвет х Аусония	5	4	80,0	4	4	3	0	3	1
	Всего	220	38	17,1	38	38	22	13	17	11

Количественные хозяйственно-ценные признаки, в том числе устойчивость к болезням и вредителям, наследуются полигенно, вследствие чего ожидаемое появление оптимального их сочетания очень незначительное. Поэтому в данном питомнике количество отобранных образцов для дальнейшей селекционной проработки составил 17,1 % и только 4,5 % из них в большой степени соответствовали требуемым параметрам.

В питомнике предварительного испытания в результате отбора гибридов по комплексу хозяйственно-ценных признаков, устойчивости к фитофторозу и повреждению колорадским жуком из 38 образцов выделено 14 генотипов (табл. 29). При этом среди 12 генотипов, относительно устойчивых к повреждению колорадским жуком, отобрано только 7 генотипов, сочетающих устойчивость с комплексом хозяйственно-ценных признаков. По результатам оценки относительной устойчивости гибридов картофеля к повреждению колорадским жуком в данном питомнике подтверждается наблюдаемая многолетняя тенденция к существенному уменьшению количества генотипов с высоким баллом устойчивости к фитофагу. Это вполне соответствует имеющимся теоретическим представлениям об основных иммуногенетических механизмах устойчивости растений к фитофагам (Вилкова, 1980; Вилкова, 2015).

После всесторонней оценки 14 перспективных гибридов в питомниках основного и конкурсного сортоиспытания проведенной в 2016-18 гг. установлено, что относительная устойчивость к повреждению колорадским жуком у половины перспективных гибридов снизилась до 2-4 балла как у стандартных сортов. Так, у гибрида Никулинский х 92.7.26 её уровень составил только 3 балла, Русский сувенир х 88.34/14 – 3,6 балла, Никулинский х Аврора – 3,8-4,1 балла, 591m -62 х Дубрава – 2,0-2,3 балла. В то же время у гибридов, полученных от скрещивания сортов Башкирский х Аусония, Пересвет х Карлена, Пересвет х Аусония, уровень относительной устойчивости сохранился выше 4 баллов (табл. 28).

Таблица 29-Результаты отбора гибридов предварительного испытания по комплексу хозяйственно-ценных признаков (Бирское НП Башкирского НИИСХ, 2015 г.)

Селекционный номер	Происхождение	Высажено гибридов, шт.	Отобрано гибридов							
			Всего		Среди них:					
			шт.	%.	Устойчивых к вторичному израстанию клубней	Устойчивых к дуплистости крупных клубней	С урожайностью $\geq 600$ г/куст	Устойчивы к фитофторозу (7-8 баллов)	Устойчивы к колорадскому жуку (6-8 баллов)	С комплексом хозяйственно-ценных признаков
4402	Никулинский х 92.7.26	4	1	25	1	1	1	1	1	1
4407	Русский сувенир х 88.34/14	5	1	20	1	1	1	0	1	1
4411	Никулинский х Аврора	6	3	50	3	3	1	3	1	1
4397	Сьерра х 93.14-99	4	0	0	0	0	0	0	1	0
4409	591m -62 х Дубрава	4	3	75	3	3	2	2	1	1
4494	Башкирский х Аусония	6	1	16,7	1	1	1	0	1	1
4270	Пересвет х Карлена	2	2	100	2	2	2	1	2	1
4273	Никулинский х Карлена	2	0	0	0	0	0	0	1	0
4292	Гибрид 81.1.36 х Зареве	1	0	0	0	0	0	0	1	0
4281	Пересвет х Аусония	4	3	75	3	3	2	0	2	1
	Итого	38	14	36,8	14	14	10	8	12	7

Наблюдаемое снижение устойчивости гибридов картофеля в процессе многолетнего селекционного отбора объясняется, вероятно, известной способностью колорадского жука к коадаптации к сортам картофеля и изменением состава популяции фитофага в условиях современных агробиоценозов, который происходит за счет постоянного микроэволюционного процесса. Для преодоления защитного барьера растительных тканей картофеля, основанного на высоком содержании гликоалколоидов за счет повышения активности гидролаз колорадского жука, отмечается гиперфункция и гипертрофия наиболее активно участвующих в его пищеварении отделов пищеварительного тракта. Важной особенностью развития компенсаторных процессов является сочетание гипертрофии и гиперплазии с преобладанием одной из них. Компенсаторная гипертрофия, сопровождаемая гиперфункцией пищеварительных желез, позволяет насекомому в большинстве случаев переварить пищевой субстрат и обеспечить себя энергетическими и пластическими метаболитами.

Анализ результатов многолетнего цикла селекционной работы позволяет предположить, что устойчивость листьев картофеля к повреждению колорадским жуком в гибридных популяциях от скрещиваний сортов Пересвет x Аусония, Пересвет x Карлена и Башкирский x Аусония, обуславливается пирамидированием нескольких типов генов устойчивости. При этом часть генов устойчивости преодолевается фитофагом, а часть продолжает эффективно функционировать. Гены, кодирующие СВЧ-реакцию листовой пластинки на кладку яиц колорадского жука, по-видимому, играют в этом комплексе одну из важнейших ролей. Необходимо отметить, что у перспективных гибридов Пересвет x Аусония, Пересвет x Карлена и Башкирский x Аусония, выделенных нами еще в 2013 году, в течение всего периода селекционной оценки сохранилось фенотипическое проявление СВЧ-реакция листовой пластинки на кладку яиц колорадского жука. Полученные результаты позволяют заключить, что сохранение относительно высокого уровня устойчивости к повреждению колорадским жуком у выделенных

гибридов тесно связано с СВЧ-реакцией листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука. Данный тип защитного барьера в первую очередь значительно снижает заселенность растений личинками вредителя. Этот феномен прослеживается у всех выделенных перспективных гибридов. Наибольший уровень относительной устойчивости к повреждению растений колорадским жуком на уровне 7,5 баллов отмечен у гибрида 4281-80 (Пересвет х Аусония). По результатам конкурсного сортоиспытания, проведенного в 2016-2018 гг., этот гибрид в 2019 году передан на Государственное сортоиспытание по 9 (Уральскому) региону под названием Солдатик (табл. 30).

Сорт картофеля Солдатик создан на основе скрещивания сортов Пересвет и Аусония, аналогично сорту Бурновский.

За три года конкурсного сортоиспытания (2016-2018 гг.) урожайность сорта картофеля Солдатик составила в среднем 26,5 т/га при товарности 92,9% и содержании крахмала 15,3%, что превышает показатели стандартного сорта Луговской на 11,1 т/га, 2 % и 1 % соответственно.

#### **Характеристика сорта картофеля Солдатик**

Сорт столового назначения, среднеспелый. Клубни округлой формы, выровненные, среднего размера, устойчивые к механическим повреждениям. Количество клубней 8-12 шт, лежкость хорошая (рис. 10). Урожайность сорта высокая, содержание крахмала в клубнях 15,0-15,4 %. Сорт обладает высокими потребительскими качествами: умеренной развариваемостью клубней, нетемнеющей мякотью после термической обработки, хорошим и отличным вкусом. Клубни рекомендуется употреблять в пищу в период с февраля по конец июня.

Таблица 30-Характеристика гибридов основного и конкурсного испытания по комплексу хозяйственно полезных признаков (Бирское НП Башкирского НИИСХ, 2016-2018 гг.)

Селекционный номер	Происхождение	Урожайность, г/куст				Товарность, %	Содержание крахмала, %	Устойчивость, балл			
		2016г	2017г	2018г	среднее			К фитофторозу		Парше обыкновенной	Колорадскому жуку
								ботвы	клубней		
4402-97	Никулинский х 92.7.26	240	525	363	376	92,3	13,0	6,5	6,9	5,2	3,0
4407-24	Русский сувенир х 88.34/14	593	651	285	510	89,0	13,1	7,1	7,5	4,2	3,6
4411-25	Никулинский х Аврора	309	702	203	405	92,2	14,2	6,5	7,0	4,1	4,1
4411-8	Никулинский х Аврора	355	714	230	433	88,3	14,1	6,4	7,0	4,1	4,0
4411-14	Никулинский х Аврора	313	726	288	442	83,3	14,0	6,6	7,2	4,6	3,8
4409-20	591m -62 х Дубрава	362	725	363	483	88,9	14,7	7,8	7,9	4,4	2,3
4409-69	591m -62 х Дубрава	333	715	710	586	92,5	14,2	7,9	7,9	4,5	2,2
4409-14	591m -62 х Дубрава	530	750	500	594	88,9	13,6	7,0	7,8	4,6	2,0
4494-83	Башкирский х Аусония	367	746	488	533	94,9	14,1	5,2	5,2	4,9	5,7
4270-125	Пересвет х Карлена	397	661	223	427	83,7	14,0	6,2	6,6	5,6	4,5
4270-92	Пересвет х Карлена	299	505	310	371	92,2	14,2	6,0	6,6	5,2	4,1
4281-20	Пересвет х Аусония	487	738	660	628	92,4	15,6	5,1	6,0	5,0	7,0
<b>4281-80*</b>	<b>Пересвет х Аусония</b>	<b>500</b>	<b>763</b>	<b>725</b>	<b>663</b>	<b>92,9</b>	<b>15,3</b>	<b>6,9</b>	<b>6,2</b>	<b>5,9</b>	<b>7,5</b>
4281-15	Пересвет х Аусония	208	333	350	297	85,9	14,9	7,7	7,9	5,2	4,5
	Ст. Невский	299	475	378	384	94,6	12,5	2,5	3,5	2,2	1,5
	Ст. Луговской	367	375	293	345	90,5	14,3	3,0	5,5	2,8	2,5
	Ст. Удача	397	548	323	422	92,3	14,0	4,0	6,8	5,5	4,0
	НСР <sub>0,05%</sub>	53,6	43,1	109,2							

\*Гибрид 4281-80 (Пересвет х Аусония) передан на государственное сортоиспытание в 2019 году под названием Солдатик.



Развитие растений после посадки происходит интенсивно, всходы дружные, ровные, растения характеризуются продолжительным ростом (рис. 11, 13). Сорт устойчив к раку, золотистой картофельной цистообразующей нематоды, фитофторозу по ботве и клубням. Слабо поражается паршой и ризоктониозом, слабо восприимчив к сухой и кольцевой гнилям. Сорт обладает относительной устойчивостью к повреждению ботвы колорадским жуком на уровне 6,5 баллов. Одним из иммуногенитических барьеров устойчивости сорта картофеля Солдатик к фитофагу является СВЧ-реакция на кладки колорадского жука, что позволяет растениям значительно ограничить колонизацию растений фитофагами (рис. 14).

**Морфологические признаки растений сорта Солдатик.** Куст прямостоячий, высокий, промежуточного типа. Образует от 3 до 5 стеблей, стебли толстые, частично окрашенные антоцианом. Облиственность хорошая, листья интенсивно зеленой окраски, средней величины, умеренно рассеченные (рис. 12). Боковые доли листьев средние, верхушечный лист среднего размера, волнистость края отсутствует (рис. 14). Глянцевость верхней поверхности листа средняя, жилкование среднее, молодые листочки со слабой антоциановой окраской. Цветение средней интенсивности, продолжительное, Соцветие средней величины, компактное, венчик средней величины, белой окраски со слабым фиолетовым оттенком (рис. 13). Ягодообразование редкое. Клубни белые, округлые, кожура гладкая, глазки средние. Световой росток большой, яйцевидной формы, средне опушенный, основание слабо окрашено антоцианом. Ценность сорта: раннее и продолжительное клубнеобразование, длительный период хранения, жаро- и засухоустойчив, слабо повреждается колорадским жуком. Имеет СВЧ-реакцию на кладки яиц колорадского жука (рис. 16).

Сорт отзывчив на проращивание и ранние сроки посадки. Рекомендуемая густота посадки 35-42 тыс. шт. на га, с междурядьем 75 см. Хорошо переносит засуху и сезонные перепады среднесуточных температур и

условий увлажнення. Сорт отзывчив на внесення мінеральних і органічних добрив.



Рисунок 12. Клубни сорту картофеля Солдатик (зовнішній вид і клубень в разрізі)



Рисунок 13. Куст і соцвітє картофеля сорту Солдатик



Рисунок 14. Листья растений картофеля сорта Солдатик



Рисунок 15. Демонстрационная посадка сорта Солдатик



Рисунок 16. СВЧ-реакция на кладку колорадского жука листовой пластинки сорта картофеля Солдатик

Экспериментальные исследования с культурой картофеля в течение более 20 лет и анализ развития личинок фитофага на растениях различных гибридных популяций показали, что наличие некротического защитного барьера у растений на кладки фитофага, выступает как один из факторов длительного сохранения относительной устойчивости к колорадскому жуку. Проведённый учет в различных гибридных популяциях показал, что высокий уровень относительной устойчивости растений к фитофагу, сохраняющийся в течение нескольких лет, практически всегда коррелирует с наличием СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука. Отсутствие проявления СВЧ-реакции в различных гибридных популяциях приводит к утрате первоначально наблюдаемого высокого уровня относительной устойчивости к повреждению фитофагом в течение цикла селекционного отбора (8-10 лет).

Изучение проявления СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука у селекционных гибридов 2 года, проведенное в 2013 году показало, что не во всех гибридных популяциях проявляется реакция сверхчувствительности (табл. 31). Обследование проводили путем осмотра нижней стороны листовой поверхности 5 растений каждого генотипа через каждые 2-3 дня. Для осмотра использовали увеличительное зеркало,

прикрепленное на шток длиной 70 см. Обследование проводили с момента нахождения первых кладок в течение 3-х недель. Длительность периода наблюдений обуславливалась тем, что в данном питомнике заселение растений в силу пищевых предпочтений насекомого происходило крайне неравномерно.

Так, при осмотре всех 335 растений, представленных в данном питомнике в гибридных популяциях, Сьерра х 93.14-99 и 591m – 62 х Дубрава не обнаружено фенотипическое проявление СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука (табл. 31). В процессе ежегодного селекционного отбора относительно устойчивых к повреждению колорадским жуком генотипов из гибридной популяции 591m – 62 х Дубрава в питомнике конкурсного сортоиспытания выделенные генотипы отличались так же уровнем относительной устойчивости в 2-2,3 балла, как и неустойчивые стандартные сорта. Относительно образцов из гибридной популяции Сьерра х 93.14-99 следует подчеркнуть, что они были выбракованы ещё до конкурсного сортоиспытания из-за низкой относительной устойчивости к фитофагу.

В гибридной популяции Никулинский х 92.7.26 из 230 оцененных образцов только у 18 отмечено фенотипическое проявление СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука на уровне 1-2 баллов; Русский сувенир х 88.34/14 – из 130 образцов только у 52, а в популяции Никулинский х Аврора – из 140 образцов только у 56 на таком же уровне, у 8 гибридов на уровне 3 баллов и только у 1 образца на уровне 4 баллов. В конкурсном испытании у генотипов, выделенных из гибридной популяции Никулинский х 92.7.26, уровень относительной устойчивости к фитофагу составил 3 балла, Русский сувенир х 88.34/14 – 3,6 балла, а Никулинский х Аврора – 3,8-4,1 баллов. Отсюда следует, что фенотипическое проявление СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука на уровне 1-2 баллов не позволяет осуществить успешный отбор генотипов

оптимально сочетающихся комплекс хозяйственно-ценных признаков с высоким уровнем относительной устойчивости к повреждению фитофагом.

В гибридных популяциях Пересвет х Аусония, Пересвет х Карлена и Башкирский х Аусония выявлено большее количество образцов с фенотипическим проявлением СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука. При этом отмечается увеличение числа образцов с интенсивным процессом развития некроза на уровне 3-5 баллов. Так, средняя интенсивность развития некроза в результате СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука составила в потомстве гибридных популяций Пересвет х Аусония, Пересвет х Карлена и Башкирский х Аусония 1,13, 0,57 и 0,91 балла соответственно, что значительно выше, чем в других гибридных популяциях. Вследствие относительно высокой встречаемости генотипов с интенсивным развитием СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука увеличивается вероятность его сочетания с оптимальным уровнем хозяйственно-ценных признаков. Следует отметить, что проявление признака СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука в большинстве изученных гибридных популяций обнаружено у меньшей части потомства, следовательно, наследование этого признака происходит по рецессивному типу. Причем отклонение от соотношения 3:1, характерное для классического менделевского наследования рецессивных генов, скорее всего, происходит по причине потери части генотипов в питомнике сеянцев из-за отсутствия клубнеобразования, в том числе и вследствие позднеспелости.

С другой стороны, установлено значительное различие степени фенотипического проявления реакции сверхчувствительности на кладки яиц насекомого среди гибридов одного происхождения. Так, в гибридных популяциях Пересвет х Аусония проявление СВЧ-реакции на уровне 4-5 баллов обнаружен у 8,69 % гибридов, Пересвет х Карлена – 0,36 %, Башкирский х Аусония – 2,04 %, а Никулинский х Аврора – 0,71 % от общего числа гибридов в популяции, изученных в питомнике. Установлено, что

наибольший уровень относительной устойчивости к фитофагу обнаружен у генотипов с проявлением реакции сверхчувствительности на кладки насекомого на уровне 4-5 баллов, то есть при образовании на месте кладки сплошного некроза или в случае мацерации и распада листовой пластинки. Сильное развитие СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука неблагоприятно сказывается на эмбриональном и раннем постэмбриональном развитии потомства колорадского жука и, как следствие, существенно снижается плотность заселения личинками вредителя растений. В результате отмечено значительное снижение потери листовой поверхности. Следует отметить, что количество генотипов с хорошо выраженной СВЧ-реакцией незначительно. Из 1793 гибридов, оцененных в питомнике, обнаружено лишь 4 генотипа с развитием СВЧ-реакции до уровня 4 баллов и только у одного генотипа до уровня 5 баллов.

На основе многолетних наблюдений установлено, что при селекционном отборе в гибридных популяциях генотипов с относительно высоким уровнем устойчивости к повреждению ботвы колорадским жуком необходимо выделять образцы с крайней степенью проявления СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц вредителя. Интенсивное развитие некротической реакции на месте прикрепления кладки яиц фитофага практически всегда коррелирует с высоким уровнем относительной устойчивости к колорадскому жуку. Однако необходимо подчеркнуть, что фенотипическая оценка проявления данной реакции методом визуального осмотра весьма трудоемкая и требует многократного повторения процедуры. Более того, оценка уровня фенотипического проявления СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц вредителя должна производиться одновременно по всем гибридным популяциям, что снижает объективность оценки степени его развития в баллах. При этом важно отметить, что для успешного использования данного метода оценки необходимо создать доноры признака СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц вредителя, хорошо передающих его потомству в процессе гибридизации.

Многолетний опыт использования в селекционном отборе картофеля на относительно высокий уровень устойчивости к повреждению колорадским жуком фенотипического признака СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки вредителя показал принципиальную эффективность данного подхода. На основе этой методологии были выведены сорта картофеля со стабильным в течение времени использования относительно высоким уровнем устойчивости к фитофагу. В тоже время необходимо подчеркнуть, что в свете изложенных выше причин данный метод требовал дальнейшего совершенствования для удобства использования и повышения его информативности. Что в дальнейшем было нами и сделано.



Таблица 31 – Проявление реакции сверхчувствительности листовой пластинки у гибридов картофеля 2 года на 5-е сутки после откладки яиц самками колорадского жука (Бирское НП Башкирского НИИСХ, 2013 г.)

Селекционный номер	Происхождение	Изучено гибридов, шт.	Распределение гибридов по проявлению реакции сверхчувствительности, балл						Средняя потомства, балл	% гибридов с баллом 4 и 5
			0	1	2	3	4	5		
4402	Никулинский х 92.7.26	230	212	10	8	0	0	0	0,11	0
4407	Русский сувенир х 88.34/14	130	78	45	7	0	0	0	0,45	0
4411	Никулинский х Аврора	140	65	38	18	8	1	0	0,60	0,71
4397	Сьерра х 93.14-99	335	0	0	0	0	0	0	0	0
4409	591m -62 х Дубрава	335	0	0	0	0	0	0	0	0
4494	Башкирский х Аусония	49	22	15	7	4	1	0	0,91	2,04
4270	Пересвет х Карлена	275	156	88	26	4	1	0	0,57	0,36
4273	Никулинский х Карлена	203	144	48	9	2	0	0	0,35	0
4292	Гибрид 81.1.36 х Зарево	73	53	11	5	4	0	0	0,41	0
4281	Пересвет х Аусония	23	10	6	4	1	1	1	1,13	8,69

## **6.2. Механизм развития СВЧ-реакции листовой пластинки картофеля на кладки яиц колорадского жука**

Реакция листьев растений картофеля на кладки колорадского жука образованием некроза листовой ткани, несомненно, является эволюционным приспособлением на потенциальную угрозу агрессии фитофага в ближайшем будущем и соответствует принципу опережающего отражения действительности в регуляции онтогенеза высших растений. Важным обстоятельством является ещё и то, что эту особенность взаимоотношений между картофелем и его вредителем можно оценить при простом осмотре растений, что даёт селекционеру доступный фенотипический признак для отбора устойчивых к фитофагу генотипов. Для выяснения механизма развития процесса СВЧ-реакции листовой пластинки картофеля на кладки яиц колорадского жука, данный феномен подробнее изучен на различных по чувствительности сортах картофеля. При этом исходили из предположения о том, что запуск СВЧ-реакции листовой пластинки картофеля, возможно, связан с индуцированием фитоиммунитета определенными сигнальными молекулами (элиситорами) – химическими соединениями биогенной и абиогенной природы.

Элиситоры, согласно современной теории иммунитета, запускают каскад защитных реакций, результатом которых является транскрипция генов защиты растения и синтез защитных соединений. Биогенными элиситорами защитных реакций растений могут быть химические соединения, входящие в состав секрета яйцекладущих самок или находящиеся на поверхности хориона откладываемых яиц (Tooker, De Moraes, 2005; Tooker et al., 2007; Reymond, 2013). Предполагается, что данные соединения играют ведущую роль в активации защитных реакций растений при откладке яиц насекомыми, в развитии реакции сверхчувствительности листьев картофеля на кладки колорадского жука у картофеля и общей устойчивости ботвы к фитофагу (Balbyshev, Lorenzen, 1997). Яйца колорадского жука крепятся к листовой

пластинке секретом желез, выделяющимся самкой одновременно с откладкой яиц (Рис. 17. г I). Желеобразная масса, удерживающая яйца на поверхности листовой пластинки, по-видимому, содержит в себе вещества-элиситоры, которые могут инициировать защитную реакцию растения. На основе этих теоретических предположений в качестве элиситора активации защитных реакций растений использовали смыв, произведенный 40 % спиртовым раствором с поверхности кладки насекомого. Для получения смыва вырезали кусочки листовой ткани с прикрепленными на них кладками яиц колорадского жука и помещали в 40 % раствор этилового спирта, после чего встряхивали. После того, как яйца под действием спиртового раствора отклеивались от листьев, раствор отфильтровывали от яиц и растительных остатков. Полученный таким образом спиртовой раствор содержал смесь спирто - и водорастворимых соединений, находящихся на поверхности хориона отложенных яиц не идентифицированной природы.

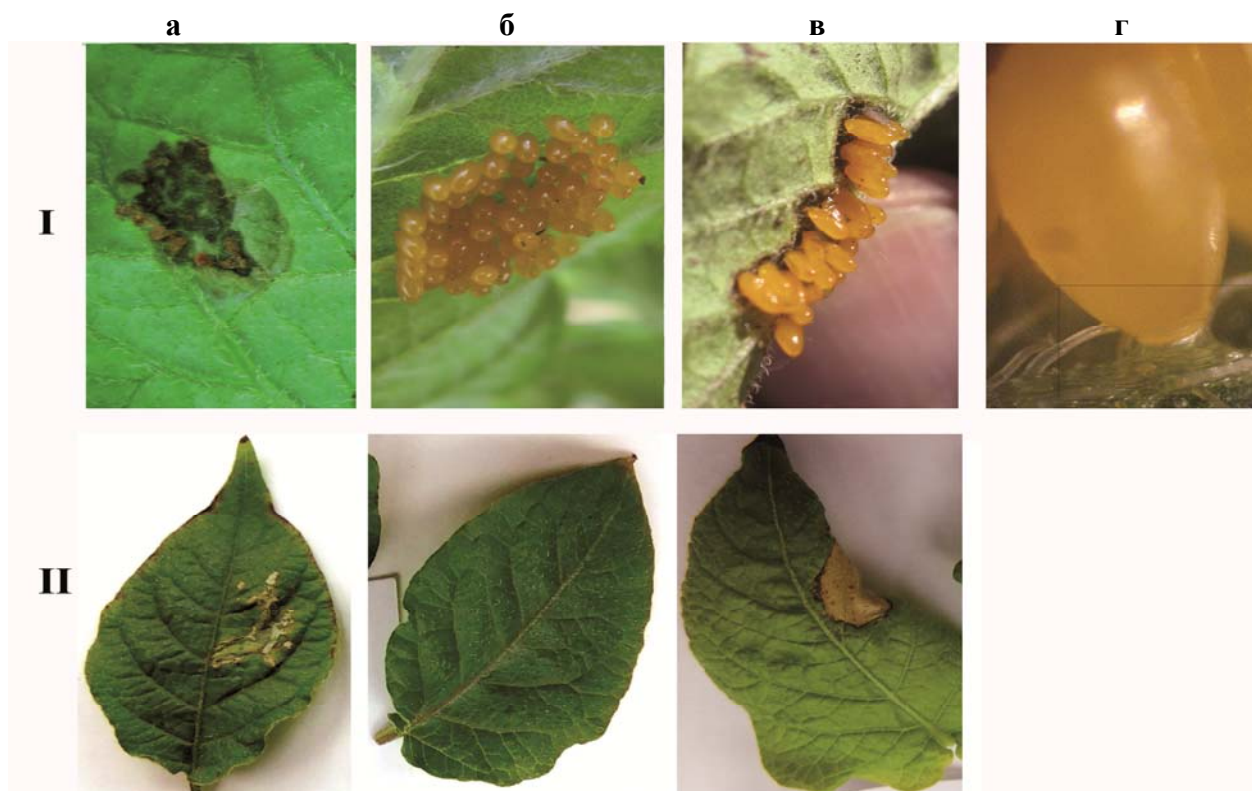


Рис.17 Засыхание листовой пластинки через 7 дней после откладывания яиц (I) и нанесения смыва с кладок (II): а – сорт Башкирский; б – сорт Ранняя роза; в – сорт Удача; г – место прикрепления яйца колорадского жуку к листовой пластинке

Эксперимент был поставлен с использованием трёх сортов: сорта Ранняя роза не чувствительного к кладкам насекомого и сортов Башкирский и Удача реагирующих на кладку насекомых образованием локального некроза листовой пластинки. При нанесении на листья картофеля 5-10 мкл спиртового смыва с поверхности кладки яиц колорадского жука сортов Башкирский и Удача на 2-3 день фиксировалось четкое образование некротического пятна (рис 17, а II, в II), а обработка листьев картофеля сорта Ранняя роза не вызывала характерных изменений тканей (рис 17, б II). В полевых условиях при кладке яиц колорадского жука на листья сорта Ранняя роза подобной реакции не отмечено (рис. 17, б I). У сорта Удача образование некротического пятна на месте прикрепления яиц насекомого на листья наблюдалось на 3-5 день, а на сорте Башкирский – на 2-3 день после кладки яиц (рис. 17, а I, в I). Таким образом, спиртовой смыв с поверхности яиц содержит элиситоры защитных реакций растений и может использоваться как фактор иммитации присутствия кладок насекомого на листьях.

При изучении инициации элиситорами, ассоциированными с яйцами колорадского жука, механизма развития СВЧ - реакции в листьях картофеля, выявленно различное фенотипическое проявление её изменчивости на разных сортах картофеля, что, по всей видимости, связано с различием в образовании и метаболизме активных форм кислорода.

Реакция сверхчувствительности, проявляющаяся в виде некроза листовой ткани, локализованного в месте контакта со смывом, вероятно, является результатом распознавания клеточными рецепторами элиситоров, что инициирует конвергентные сигнальные каскады, которые в конечном итоге приводят к синтезу активных форм кислорода (АФК) и, впоследствии, к усилению экспрессии защитных генов (Fürstenberg-Hägg et al., 2013). В наших опытах установлено, что нанесение смыва на листья растений картофеля устойчивых сортов Башкирский и Удача кардинально изменяло синтез АФК. Так, в контрольном варианте (обработка 40 % этанолом) на обоих сортах, судя по интенсивности окраски листьев, содержание перекиси

водорода и супероксид аниона находилось на невысоком фоновом уровне и локализовалась в отдельных клетках, преимущественно устьичных и клетках основания листового волоска по всей поверхности пластинки (рис. 18 а, б). В то же время у сорта Ранняя роза отсутствовала реакция сверхчувствительности в ответ на воздействие веществ, содержащихся в смыве, поэтому обработка нижней поверхности листовой пластинки данного сорта не вызвала накопления ни перекиси водорода, ни супероксид аниона.

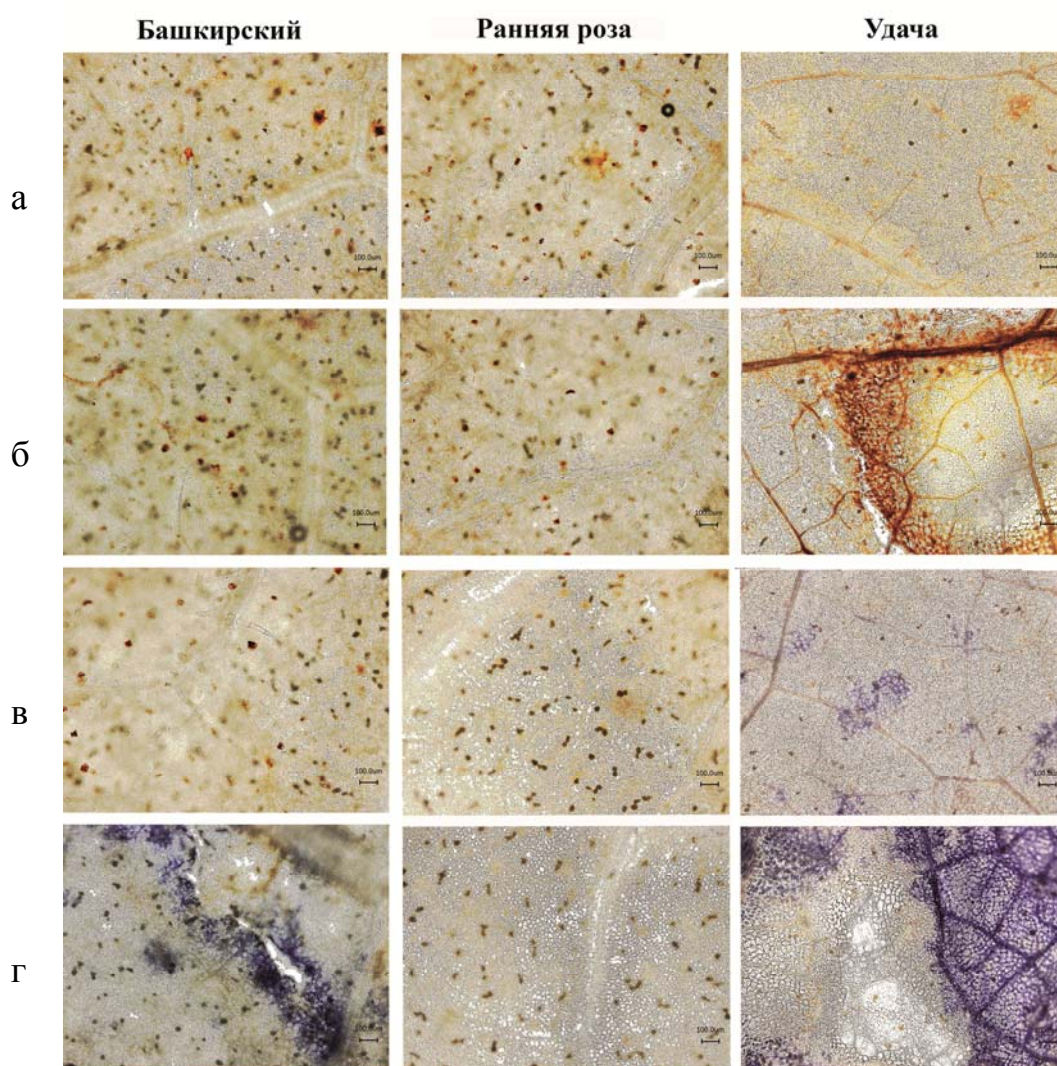


Рисунок 18. Локализация активных форм кислорода *in situ* в листовой ткани различных сортов картофеля: а – распределение перекиси водорода в листьях, обработанных 40 % этанолом (контроль); б – распределение перекиси водорода в листьях обработанных спиртовым (40 %) смывом с кладок насекомого; в – распределение супероксид аниона в контрольных листьях; г – распределение супероксид аниона в листьях, обработанных спиртовым смывом с кладок насекомого

Обработка поверхности листовой пластинки сортов Удача и Башкирский препаратом вызвала значительное повышение уровня содержания супероксид аниона, а у сорта Удача отмечен также и значительный подъем содержания перекиси водорода. Развитие реакции сверхчувствительности на сортах Удача и Башкирский происходит, по-видимому, в результате локального разрушения клеток проводящих сосудов и мезофилла в месте нанесения смыва под действием повышенных концентраций перекиси водорода и супероксид аниона. Эти участки на фотографиях видны как лишенные окраски, истонченные области, вокруг которых концентрируются активные формы кислорода (рис. 18 б, г). Локализация повышенной концентрации перекиси водорода и супероксид аниона происходит в клетках сосудистых пучков и прилегающих к ним тканей, что, по-видимому, приводит к синтезу каллозы и закупорке сосудов. Это вполне согласуется с объяснением, предложенным исследователями на картофеле (Balbyshev et al., 1997) и *Arabidopsis thaliana* (Little et al., 2007).

Развитие сверхчувствительной реакции к элиситорам, содержащихся на поверхности кладок колорадского жука, проявляется только у устойчивых к вредителю сортов, что позволяет предположить участие этих триггеров в запуске не только реакции синтеза АФК, но и других защитных механизмов. Для проверки данного предположения нами проведено изменение экспрессии защитных генов картофеля (*Pin*, *Pr 6*, *St Lox*, *Cu SOD*) в эксперименте, где воздействие кладок яиц колорадского жука смоделировано нанесением смыва с кладок на нижнюю поверхность листьев гибрида картофеля № 53 чувствительного к кладкам яиц вредителя (рис.19). Данный гибрид получен от самоопыления сорта Башкирский и примечателен тем, что на месте кладки яиц колорадского жука реагирует образованием некроза с полным распадом листовой ткани. Установлено, что при обработке в листовой ткани наблюдается значительное (2,2 раза) повышение экспрессии гена *Pin* через 1 час после нанесения смыва, что частично подтвердило наше предположение. Отсутствие активации экспрессии других защитных генов (*Pr 6*, *St Lox*, *Cu*

*SOD*), возможно, происходит значительно позднее временного отрезка данного эксперимента. Исходя из этого, реакция сверхчувствительности на кладки яиц колорадского жука, с большой долей вероятности, может свидетельствовать о параллельной активации комплекса других защитных механизмов растения.

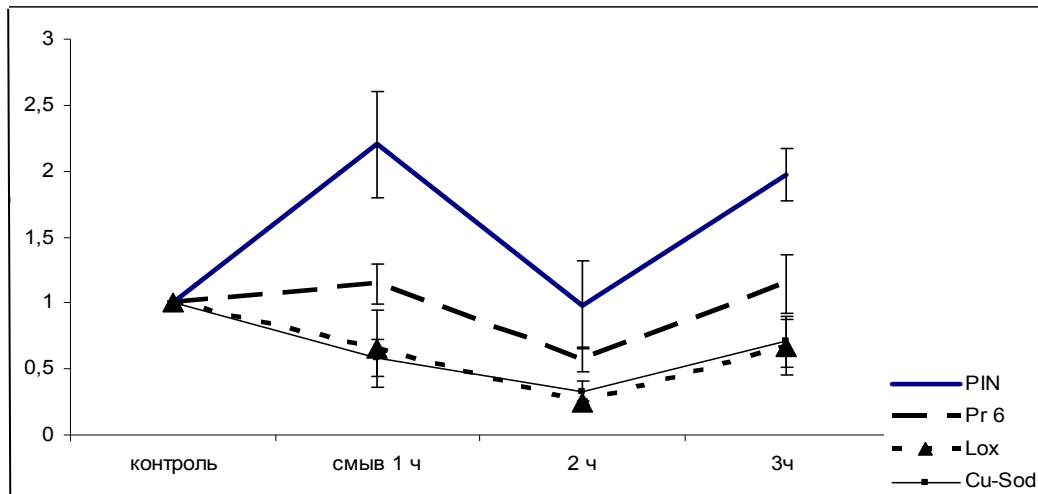


Рисунок 19. Изменение экспрессии защитных генов под влиянием смыва с кладок колорадского жука (по оси ординат показана кратность отношения к контролю содержания мРНК, референсный ген *Erf*).

Таким образом, установлено, что реакция сверхчувствительности листовой пластинки растений картофеля на кладки яиц колорадского жука происходит в результате выработки активных форм кислорода в ответ на попадание на поверхность листьев спирторастворимого фактора с поверхности яиц насекомого. Местная некротическая реакция развивается, по-видимому, в результате повышенной концентрации перекиси водорода и супероксид аниона, приводящих к синтезу каллозы и закупорки проводящих сосудов прилегающих к ним тканей. Наряду с этим, происходит значительное повышение экспрессии защитного гена *Pin* системного иммунитета. Полученные нами данные о комплексном реагировании растений на угрозу нападения фитофага согласуются с результатами, полученными другими исследователями (Tooker et al., 2007; Little, et al., 2007; Reymond, 2013).

Способность реагировать на элиситоры защитных реакций растений, выделенных с поверхности кладок колорадского жука, может служить диагностическим признаком устойчивости гибридов картофеля к вредителю в процессе селекционного испытания. Использование спиртового смыва с кладок насекомого для иммитации присутствия яиц вредителя на листьях позволяет стандартизировать проведение в полевых условиях оценки селекционного материала по данному признаку и исключить из процесса зависимость от особенности жизнедеятельности и пищевых предпочтений колорадского жука. Важным фактором для отбора является получение качественного ответа – проявление, либо отсутствие реакции сверхчувствительности, что значительно облегчает оценку в полевых условиях.



### **6. 3. Фенотипическое разнообразие проявления СВЧ-реакции листьев растений на кладки колорадского жука в гибридном потомстве картофеля**

Развитие сверхчувствительной реакции листьев картофеля на кладки колорадского жука в условиях Предуральской лесостепной зоны впервые обнаружено и изучено на сорте картофеля Башкирский, у которого СВЧ-реакция на кладки насекомого развивается быстро. Причем на 2-3 день некрозу подвергается вся площадь листовой ткани под местом прикрепления кладки и к моменту отрождения личинок из яиц (на 6-7 сутки) она полностью высыхает. При этом сквозных прободений листовой ткани не наблюдается, но несмотря на это, определенная часть яиц из кладки всё же падает на поверхность почвы. Данный защитный механизм сорта способствовал сокращению заселенности растений личинками вредного насекомого в 3-4 раза вследствие высокой эмбриональной и ранней постэмбриональной смертности, и снижению потерь урожая в два и более раз. В связи с высокой биологической эффективностью данного барьера устойчивости к фитофагу, в 2017 году проведено изучение фенотипического разнообразия проявления реакции сверхчувствительности листьев растений на кладки колорадского жука в гибридном потомстве картофеля. Наследование признака сверхчувствительной реакции листьев растений на кладки колорадского жука изучено с использованием потомства от самоопыления сорта картофеля Башкирский, а также в гибридных комбинациях Башкирский x Аврора и Башкирский x Дубрава (табл. 32). Заселение растений и кладка яиц на листьях происходило естественным образом, а в момент массового отрождения личинок зафиксировали фактическую степень развития некроза листовой ткани, расположенной под кладкой яиц насекомого. Полученные данные свидетельствуют о том, что развитие реакции сверхчувствительности в виде сплошного некроза листовой пластинки под кладкой яиц

Таблица 32 - Наследование сверхчувствительной реакции листовой пластинки на кладки колорадского жука в гибридных популяциях с участием сорта Башкирский и потомства от самоопыления (Бирское НП Башкирского НИИСХ, 2017 г.)

Селекционный номер	Гибридные популяции и потомство от самоопыления	Изучено гибридов, шт.	Распределение гибридов по баллам проявления реакции сверхчувствительности на 5 сутки после кладки яиц											
			0 баллов		1 балл		2 балла		3 балла		4 балла		5 баллов	
			шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
16-23	Башкирский х Дубрава	80	51	63,75	14	17,5	9	11,25	5	6,25	1	1,25	0	0
16-20	Башкирский х Аврора	57	38	66,7	10	17,5	5	8,8	3	5,3	1	1,8	0	0
	Самоопыление сорта Башкирский	107	77	72,0	17	15,9	4	3,7	4	3,7	3	2,8	2	1,9

или её прободения наблюдалось лишь у отдельных образцов гибридных популяций и потомства от самоопыления (табл. 31). Так, в потомстве от самоопыления сорта Башкирский 72 % генотипов не реагировали на кладку яиц вредителя, а в гибридных популяциях Башкирский х Аврора и Башкирский х Дубрава значительно больше половины генотипов не проявляли СВЧ-реакции на кладки фитофага (рис.20). При этом у одной трети потомства фенотипическое проявление признака имело различную степень: от выпирания тканей листовой пластинки в месте прикрепления кладки с образованием некрозов на отдельных участках – до развития некроза на всей площади листа, занимаемого кладкой и полном разрушении тканей с образованием отверстия в месте прикрепления кладки (рис. 21-25). Следует отметить, что, в основном СВЧ-реакция проявляется на уровне 1-3 баллов и лишь у единичных образцов фенотипическое проявление СВЧ-реакции листовой пластинки на кладки яиц колорадского жука составляло 4-5 баллов.

Полученные результаты позволяют заключить, что у генотипов от самоопыления сорта Башкирский и в гибридных популяциях Башкирский х Аврора и Башкирский х Дубрава при наследовании данного признака происходит значительное расщепление по фенотипу. При этом СВЧ-реакция на кладки колорадского жука проявлялась в потомстве в виде непрерывного вариационного ряда изменчивости, что, по-видимому, обусловлено способностью растений реагировать на кладки жука образованием некроза ткани листа, контролируемой серией полигенов с аддитивным эффектом.

Фенотипическое проявление СВЧ-реакции листовой пластинки образцов картофеля на кладки яиц самки колорадского жука можно условно подразделить по степени развития некроза на шесть типов (в баллах):

– отсутствие сверхчувствительной реакции на кладки яиц самки колорадского жука 0 баллов (рис.20);

- выпирание листовой пластинки в месте прикрепления кладки и отдельные участки с некрозами непосредственно под местом прикрепления яйца к листовой пластинке 1 балл (рис. 21);
- развитие некроза на 25 % площади занимаемой кладкой 2 балла (рис.22);
- развитие некроза на 50 % площади занимаемой кладкой 3 балла (рис.23);
- развитие некроза на 100 % площади занимаемой кладкой баз разрушения листовой пластинки 4 балла (рис. 24);
- полное разрушение тканей листовой пластинки и прободение листовой пластинки с образованием отверстия в месте прикрепления кладки 5 баллов (рис.25).

Установлено, что наибольшее негативное действие на потомство вредителя проявляется при уровне развития СВЧ-реакции 4-5 баллов. При образовании некроза или полном разрушении листовой пластинки на всей площади прикрепления кладки яиц происходит прямая гибель всего потомства насекомого или его значительной части. Снижение уровня реализации репродуктивного потенциала колорадского жука значительно снижает заселенность растений личинками насекомого и его вредоносность. Однако, необходимо отметить, что развитие СВЧ-реакции на кладки насекомого на уровне 4-5 баллов у селекционных гибридов встречается достаточно редко. Так, в потомстве от самоопыления сорта Башкирский обнаружено не более 4,7 % гибридов с развитием СВЧ-реакции на уровне 4-5 баллов, а в гибридных популяциях Башкирский х Аврора и Башкирский х Дубрава только 1,8 и 1,25 % гибридов.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что гены, обуславливающие проявление СВЧ-реакции на кладки яиц колорадского жука, изученных генотипов находятся в гетерозиготном



Рисунок 20. Отсутствие реакции сверхчувствительности на кладки яиц самки колорадского жука



Рисунок 21. Выпирание листовой пластинки и отдельные участки с некрозами непосредственно под местом прикрепления яйца к листовой пластинке



Рисунок 22. Развитие некроза на 25 % площади листовой пластинки занимаемой кладкой



Рисунок 23. Развитие некроза на 50 % площади листовой пластинки, занимаемой кладкой



Рисунок 24. Развитие некроза на всей площади листовой пластинки, занимаемой кладкой и падение части яиц на почву



Рисунок 25. Прободение листовой пластинки в месте прикрепления кладки

состоянии и поэтому признак подвержен значительному расщеплению в гибридном потомстве. Данное предположение полностью подтверждается многолетними наблюдениями, проведенными в питомнике гибридов 2 года в 2013-2017 гг. Установлено, что доля генотипов в гибридных популяциях с реакцией сверхчувствительности листьев картофеля на кладки колорадского жука составляла от 6,3 до 16,5 % от всего обследованного потомства (табл. 33). При этом, безусловно, частота встречаемости гибридов с данным типом защитной реакции зависила от их генотипических особенностей, а интенсивность проявления СВЧ-реакции на кладки яиц колорадского жука очень редко превышала 3 балла. Это связано, прежде всего, с тем, что в первые два года отбор гибридов производился в основном по таким хозяйственно-ценным признакам, как сроки созревания, форма, окраска и внешний вид клубней, компактность гнезда и продуктивность. Однако данные признаки наследуются независимо от некрогенетического защитного барьера и поэтому в потомстве чаще встречаются гибриды со средней степенью его проявления. Для целенаправленной селекции сортов картофеля с выраженной реакцией сверхчувствительности на кладки колорадского жука вплоть до полного лизиса листовой пластинки в месте прикрепления яиц вредителя необходимо проводить целенаправленный селекционный отбор уже в младших питомниках в период вегетации (фаза бутонизации-цветения) генотипов с выраженной степенью сверхчувствительной реакции на кладки насекомого (4-5 баллов).

Таблица 33 - Частота встречаемости генотипов с реакцией сверхчувствительности листьев картофеля на кладки колорадского жука среди гибридов 2 года (2013-2017 гг.)

Годы наблюдений	Количество гибридных популяций, шт.	Отобрано гибридов, шт.	Отобрано гибридов с СВЧ-реакции на кладки насекомого	
			всего	% к общему числу отобранных гибридов
2013	12	220	14	6,3
2014	12	166	12	7,2
2015	12	226	23	10,1
2016	12	145	13	8,9
2017	12	133	22	16,5

При этом следует отметить, что зачастую в силу биологических особенностей самки колорадского жука не склонны посещать генетически разнокачественные гибриды ввиду наличия более доступных сортообразцов или кормовых растений. Данная особенность пищевого поведения вредителя сильно осложняет процесс оценки реактивности листовой ткани картофеля на кладки яиц фитофага. Самки колорадского жука, в конечном счете, откладывают яйца на всех растениях данного питомника, но этот процесс значительно растянут во времени. В этой связи, фиксируемые фенотипические реакции генотипов значительно искажаются вследствие старения ботвы и начала её увядания. Полученные на основе визуальной оценки в течении двух-трех недель данные даже в пределах одной гибридной популяции трудно ранжировать по степени проявления СВЧ-реакции, поэтому возникла необходимость разработать доступный метод выявления чувствительных к кладке насекомых генотипов картофеля для одномоментной экспресс-оценки всех образцов в конкретной гибридной популяции.



#### **6.4. Воспроизводимость СВЧ-реакции листьев растений на кладки яиц колорадского жука в полевых условиях при использовании смывов с яиц насекомого**

Согласно результатам исследований, проведение в питомнике гибридов 2 года оценки относительной устойчивости генотипов к повреждению колорадском жуком является наиболее оптимальным моментом выявления перспективных образцов, поскольку в данном питомнике генотипы представлены в основном 4-8 растениями. Однако в силу биологических особенностей насекомое не склонно посещать генетически разнокачественные гибриды ввиду наличия более доступного источника пищи. Поэтому, период заселения фитофагом растений питомника гибридов 2 года и кладка яиц сильно растянуты во времени, что значительно осложняет проведение наблюдений, а фиксируемые фенотипические реакции генотипов значительно искажаются вследствие возможных изменений ботвы. В этой связи нами изучена возможность использования 40 %-го спиртового раствора смыва с поверхности кладок яиц колорадского жука для имитации их размещения на листовых пластинках.

Для проверки воспроизводимости в полевых условиях СВЧ-реакции листьев картофеля при их обработке смывом с яиц насекомого закладывали опыт с использованием 48 различных сортов картофеля (табл. 34). Растения свободно заселялись колорадским жуком, который питался листьями и откладывал на них яйца. Параллельно на неповрежденные насекомыми листья растений одномоментно на 5 листочках каждого сорта нанесли по 5 мкл 40 %-го спиртового раствора смыва с поверхности кладок яиц колорадского жука. Обработанные листочки помечали для последующего осмотра.

Таблица 34 - Воспроизводимость реакции сверхчувствительности листьев различных сортов картофеля на кладки самок колорадского жука при использовании смыва с яиц для имитации яйцекладки (Бирское НП Башкирского НИИСХ, 2019 г.)

№ пп	Сорта	Развитие СВЧ- реакции на кладки насекомого, балл *	Развитие СВЧ-реакции на обработку листьев смывом с яиц, средний балл после обработки				Устойчивость ботвы, балл
			1 сут	2 сут	5 сут	7 сут	
1	Фреско	4,5	1	3,5	4,0	4,0	7,1
2	Кондор	4,25	0	0,5	3,25	3,25	6,5
3	Зумба	1,75	0	0	1,25	1,25	6,8
4	Танго	1	0	0,25	1	1	6,8
5	Колетте	3	0	1,75	2	2	7,5
6	Башкирский	1	1	1	1	1	7,5
7	Сафо	3,5	0,75	2,25	2,25	2,5	6,9
8	Ресурс	0	0	0	0	0	8,0
9	Удача	0,75	0	0	0,5	0,75	5
10	Фрегат	1	1	1	1	1	6,5
11	Лига	1	0	1	1	1	7,1
12	Лазарь	4,25	1	3	4,0	4,0	6,4
13	Галактика	1,75	0	0	1	1	7,8
14	Белоснежка	4,25	1	2	3,25	4,0	6,5
15	Гибрид 53	3,5	3	3,5	3,5	3,5	7,5
16	Жигулевский	0,25	0	0	0	0,25	4,2
17	Свитанок киевский	0,25	0	0	0,25	0,25	8
18	Накра	0	0	0	0	0	5,5
19	Диско	1	0	0	0	1	4
20	Гибрид 21	3,5	1	1,3	2,5	2,5	8
21	Горняк	0,25	0	0	0,25	0,25	7
22	Аллегро	1,25	0	1,25	1,25	1,25	7,5
23	Институтский	0,5	0	0	0,5	0,5	4,1
24	Гибрид 13	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	7,5
25	Скарб	1	0	0,75	0,75	0,75	6,5
26	Мадейра	2	0,5	1	1	1	6,5
27	Амароза	2,75	0	0,75	1,75	1,75	7
28	Никулинский	2	0	0	0,5	2	7,5
29	Весна	0	0	0	0	0	5
30	Луговской	0	0	0	0	0	4
31	Розалинд	0	0	0	0	0	4
32	Амалия	0	0	0	0	1	2,1
33	Гранат	1	0	0,25	1	1	6,5
34	Сентябрь	0	0	0	0	0	4
35	Саньява	0,75	0	0,25	0,5	0,75	4,8
36	Нандина	1	0	0,75	0,75	1	6,5
37	Ранняя роза	0	0	0	0	0	3
38	Рая	0	0	0	0	0	3,5

39	Роксана	1	0	0,5	0,5	1	2,5
40	Регги	0	0	0	0	0	4
41	Наяда	1,5	0	1	1	1,5	1,5
42	Зекура	2	0,5	0,5	2	2	4,9
43	Бронницкий	0	0	0	0	0	1
44	Андро	1,5	0	0,75	1,5	1,5	2,5
45	Антошка	1	0	0,5	0,5	1	2
46	Садовый	0	0	0	0	0	1,5
47	Кр. горка	0	0	0	0	0	2,5
48	Ред фэнтази	0	0	0	0	0	1

\*описание приведено в тексте

Оценку в баллах фенотипического проявления СВЧ-реакции листовой пластинки различных сортов на кладку яиц колорадского жука проводили сразу после отрождения личинок. Развитие СВЧ-реакции после обработки листьев 40 %-ным спиртовым раствором смыва с поверхности яиц регистрировали на 1, 2, 3, 5 и 7 сутки после нанесения.

Анализируя полученные данные, можно заключить, что при использовании для имитации яйцекладки обработку листовой пластинки смывом с яиц колорадского жука у 47 сортов из 48 совпало с сортовой реакцией на кладку. При этом установлено, что у 38 сортов из 48 интенсивность развития реакции при имитации кладки насекомого нанесением препарата совпадала с уровнем фенотипического проявления СВЧ-реакции на настоящие кладки фитофага. Развитие СВЧ - реакции на листьях чувствительных сортов при нанесении на них препарата со спиртовым смывом с яиц колорадского жука протекало менее интенсивно, чем реакция непосредственно на настоящие кладки. Это вполне объясняется тем, что при проведении смыва спиртовым раствором с поверхности яиц в раствор переходят не все эффекторы, вызывающие СВЧ - реакцию листьев картофеля на кладки яиц насекомого. Так, при сравнении СВЧ - реакции на кладки колорадского жука листовой пластинки сорта картофеля Солдатик (рис. 16) с СВЧ-реакцией листовой пластинки того же сорта в ответ на имитацию размещения яиц колорадского жука посредством нанесения препарата (рис. 26) выявлены определенные различия. Однако, факт наличия

СВЧ-реакции либо на кладки самих яиц насекомого, либо на вещества, содержащиеся в спиртовом смыве с поверхности яиц, у листьев очевиден.



Рисунок 26. СВЧ-реакция листовой пластинки на сорта картофеля Солдатик в ответ на имитацию размещения яиц колорадского жука посредством нанесения 5 мкл смыва 40 % спиртовым раствором с поверхности кладок

Статистический анализ зависимости между уровнем развития СВЧ-реакции на настоящие кладки насекомого и уровнем относительной устойчивости сортов подтвердили наличие положительной корреляционной связи средней степени с коэффициентом 0,513. При использовании для имитации откладки яиц 40%-го спиртового раствора со смывом с кладок яиц насекомого между уровнем развития СВЧ-реакции и уровнем относительной устойчивости сортов также установлена положительная корреляционная связь средней степени (коэффициент 0,451). Таким образом, полученные данные позволяют утверждать, что использование для имитации факта кладки яиц 40 %-го спиртового раствора с эффекторами СВЧ - реакции демонстрирует приемлемые результаты и может использоваться при оценке селекционного материала.

### 6.5. Методика отбора гибридов по признаку СВЧ-реакции на кладки колорадского жука

Методически данный способ наиболее оптимально использовать в два этапа. На первом этапе в питомнике сеянцев после получения растений из ботанических семян гибридных популяций на случайно выбранных 4-5 растениях наносят препарат 40 %-го спиртового раствора смыва с поверхности яиц кладки колорадского жука. Обработанные листья помечают маркерным карандашом и через 2-3 суток осматривают растения (рис. 27). Наличие хотя бы одного растения с признаком СВЧ-реакции свидетельствует о высокой вероятности присутствия генов устойчивости и перспективности дальнейшего поиска в данной популяции образцов устойчивых к повреждению растений картофеля колорадским жуком.



Рисунок 27. СВЧ-реакция листовой пластинки на нанесение 40 %-го спиртового раствора смыва с поверхности кладок яиц колорадского жука.

Отсутствие СВЧ-реакции на обработку препаратом среди случайно выбранных растений с высокой долей вероятности свидетельствует об утрате в процессе гибридизации при создании исходного материала генных комплексов кодирующих некрогенетический защитный барьер, и поиск генотипов с данным защитным механизмом в этой гибридной популяции малоперспективен.

На втором этапе проводится индивидуальная оценка генотипов в питомнике гибридов второго года среди перспективных гибридных популяций, выделенных на первом этапе. Для этого в фазу бутонизации – начала цветения на лист одного растения каждого гибрида для имитации кладки насекомого наносится по 5 мкл 40 %-го спиртового раствора со смывом с поверхности яиц колорадского жука. Лист помечается маркерным карандашом для последующей идентификации. Через 2-3 дня проводят регистрацию наличия СВЧ-реакции, а также степень её развития в баллах. Все образцы с проявлением реакции отмечают посредством реперного колышка окого с выделенного генотипа. Генотипы с СВЧ-реакцией на уровне 4-5 баллов отмечают окрашенным в красный цвет репером. Уборку урожая отобранных генотипов проводят, упаковывая в мешочек вместе с клубнями реперный колышек. Таким образом, по результатам проведения оценки в питомнике гибридов 2 года проводится ранжирование образцов по их устойчивости к повреждению колорадским жуком для дальнейшего использования этих данных при комплексной оценке перспективного селекционного материала.

Воспроизводимость реакции сверхчувствительности листьев картофеля на кладки яиц колорадского жука в полевых условиях при использовании смывов с кладки яиц насекомого позволяет провести визуализацию наличия устойчивости растений к вредителю, облегчить оценку и отбор устойчивых генотипов, что, в конечном счете, значительно повышает результативность селекционного процесса.

На данный способ определения чувствительных к кладкам колорадского жука гибридов картофеля получен патент на изобретение.

## **ГЛАВА 7. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ ТЕХНОЛОГИИ УСКОРЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НОВЫХ СОРТОВ В УСЛОВИЯХ ГИДРОПОННОЙ КУЛЬТУРЫ И ВЫРАЩИВАНИЯ ОРИГИНАЛЬНОГО СЕМЕННОГО МАТЕРИАЛА КАРТОФЕЛЯ**

### **7.1. Особенности технологии получения мини-клубней в условиях гидропонной культуры**

Для повышения эффективности производства высококачественного семенного материала в условиях ограниченных трудовых и финансовых ресурсов и рационального использования особенностей почвенно-климатических условий, в Башкирском НИИСХ проведено усовершенствование технологии ускоренного размножения оздоровленных растений устойчивых к колорадскому жуку сортов картофеля для получения мини-клубней в гидропонной культуре. Технология усовершенствована на основе известного способа круглогодичного выращивания растений в изолированном помещении при искусственном освещении в водной культуре (Бентли, 1965).

Принципиальным её отличием от технологии выращивания мини-клубней в пробирочной культуре является возможность регуляции роста и развития растений путем изменения фотопериода и состава питательного раствора. Повышенная влажность воздуха, доступ кислорода и легкоусвояемых элементов минерального питания в питательном растворе, окружающим корни и образующиеся клубни, определяют высокую скорость роста и развития растений, что позволяет в течение 56-60 дней с момента высадки рассады сформировать урожай мини-клубней (рис. 28). Основной задачей при выращивании мини-клубней картофеля в гидропонной культуре является получение оздоровленного клубневого материала, который можно высадить в условия открытого грунта. Использование мини-клубней для выращивания первого клубневого полевого поколения оригинального

семенного материала становится возможным без сооружения теплиц или тоннельных укрытий. Для защиты от повторного вирусного заражения необходимо использовать особенности природного ландшафта, позволяющие размещать питомник на участке пространственно изолированных от других посадок культуры лесонасаждениями или водоемами.

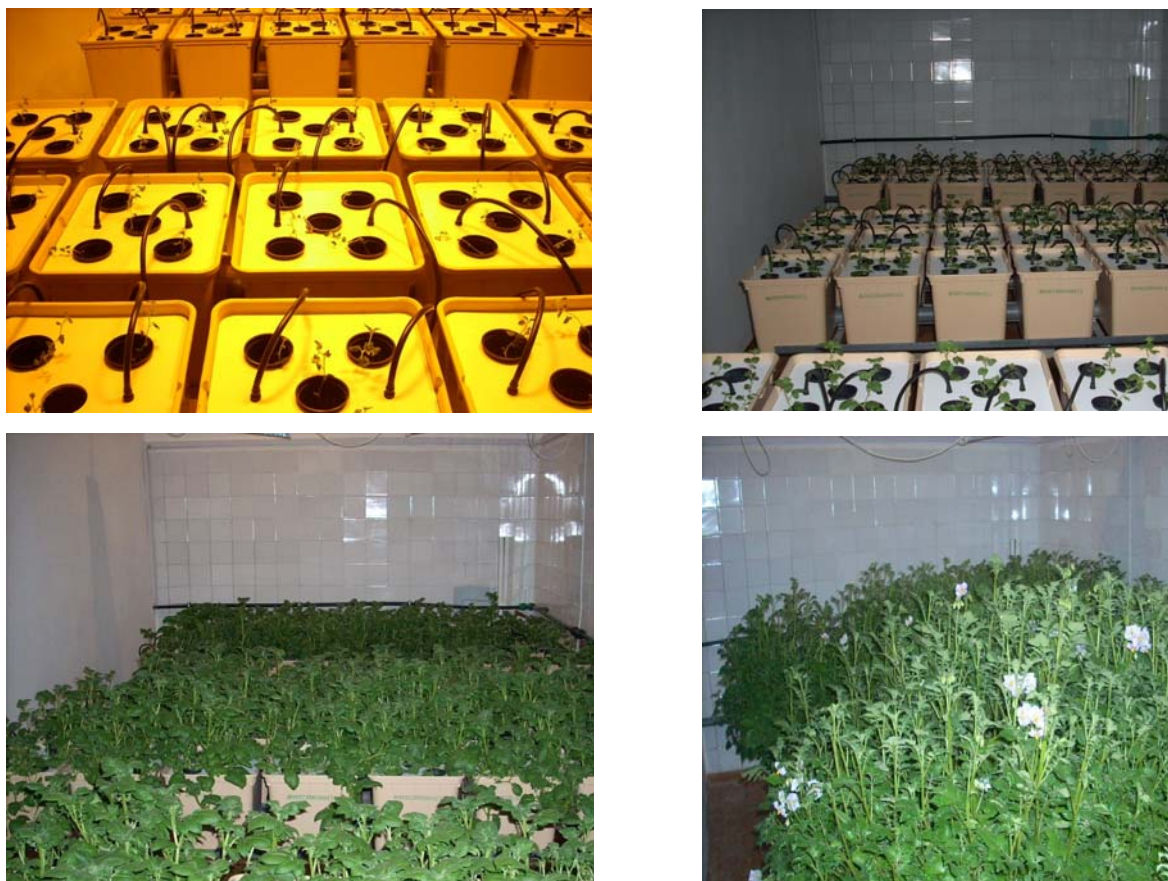


Рисунок 28. Основные этапы выращивания оздоровленных мини-клубней из пробирочных растений в гидропонной культуре (с момента высадки рассады до цветения растений)

Усовершенствованная технология производства мини-клубней картофеля включает три этапа культивирования. На первом этапе обеспечивается образование корневой системы у зеленых черенков (рис. 29).

При этом следует отметить, что если в технологии микроразмножения *in vitro* процесс воспроизводства разработан детально в отношении этапов черенкования растений при достижении высоты пробирки, то в технологии размножения *in vivo* в гидропонной культуре конкретные рекомендации об оптимальных сроках нарезки зеленых черенков по срокам развития



материнского растения в научной литературе не встречаются. Вместе с тем образование корней у зеленых черенков является критическим фактором их жизнеспособности, поэтому и исследование этого процесса имеет особую актуальность для функционирования технологии безсубстратного размножения картофеля.



Рисунок 29. Зелёные черенки с образовавшейся корневой системой

В качестве исходного материала для размножения использовали сертифицированные меристемные растения сорта картофеля Башкирский, полученные из генобанка (*in vitro*) ВНИИКХ. Многократное использование для возобновления цикла культивирования меристемных растений в условиях зональной лаборатории микрклонального размножения ограничено 2-3 пассажами, поэтому обновление исходного меристемного материала проводится только раз в год, а в остальное время для размножения используются зелёные черенки.

Первые три срока среза зеленых черенков проводили соответственно через 15, 25 и 27 суток культивирования при длинном дне: 16 ч – свет и 8 ч – темноты. К концу этого периода растения находились в фазе бутонизации – начала цветения. С 27-х суток культивирования режим освещения изменяли на короткий день: 12 ч – свет и 12 ч – темноты. При этом режиме освещения черенки нарезали на 3, 5, 7, 9, 11, 13 и 15-е сутки культивирования. Половину

нарезанных черенков помещали в сосуды с чистой водопроводной водой, вторую половину помещали в раствор калиевой соли индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) в концентрации 1 мг/л на 12 часов, затем промывали водой и в дальнейшем также содержали в чистой водопроводной воде. Растения помещали на световую площадку с фотопериодом 16 ч света и 8 ч темноты. Подсчет количества корешков проводили на 15-е сутки после срезки зеленых черенков.

Установлено, что зеленые черенки, срезанные с растения при длинном дне, характеризуются высокой способностью к корнеобразованию. Суммарная длина образовавшихся корней первого порядка составила от 6 до 21 см в расчете на каждый черенок. При этом этот показатель сохранялся еще в течении 5-ти дней после перехода освещения материнских растений на короткодневный фотопериод 12 ч: 12 ч (рис. 30). После 7 циклов культивирования материнских растений на коротком дне способность к формированию корневой системы у срезанных зеленых черенков критически падает (образуются единичные корни у 10-15 % зеленых черенков) и остается на этом уровне до конца периода наблюдения.

Обработка ИУК зеленых черенков картофеля значительно стимулирует процесс образования корневой системы. При культивировании растений на длинном дне суммарная длина корневой системы зеленых черенков, обработанных ИУК, превышает за счет стимулирующего действия препарата контрольные значения в 3-11 раз. При переводе растений на короткодневный фотопериод стимулирующий эффект ИУК постепенно снижается и к 11-м суткам полностью прекращается.

При этом отмечено, что для успешного корнеобразования зеленые черенки необходимо срезать с растений, культивируемых при длинном дне (16 ч: 8 ч). При культивировании материнских растений в условиях короткого дня (12 ч: 12 ч) через 7 суток отмечается потеря способности зеленых черенков к корнеобразованию. После 11 суток культивирования

растений в этих условиях теряется также и чувствительность растительной ткани зеленых черенков к стимулирующему действию ИУК.

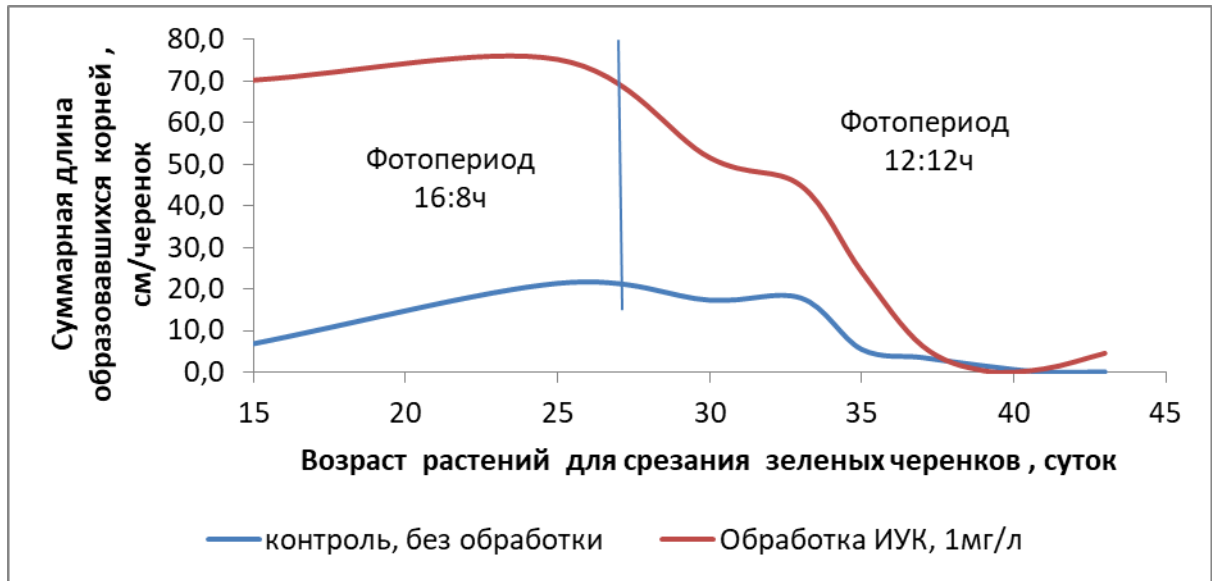


Рисунок 30. Влияние фотопериода и обработки раствором калиевой соли индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) в концентрации 1 мг/л ИУК на суммарную длину образовавшихся корней у зеленых черенков картофеля сорта Башкирский

Вопросы размножения методом зеленых черенков хорошо изучены на древесных растениях (Турецкая, 1975). Камбий, флоэма и перицикл обладают наибольшей способностью к корнеобразованию, которая объясняется рядом внутренних факторов, контролирующих инициацию корней, различиями в балансе эндогенных ауксинов, кофакторов (изохлорогеновая и хлорогеновая кислоты) и питательных веществ (Турецкая, Гуськов, 1979). Кроме того, согласно существующим представлениям для формирования корневого зачатка необходим индольно-фенольный комплекс – ризокалин, образующийся в растительных тканях (Haissing, 1974). Считается, что ризокалин продуцируется в листьях и вместе с ауксином перемещается к месту корнеобразования. В наших опытах высокая способность зеленых черенков к инициации адвентивных корней при культивировании материнских растений в условиях длинного дня, возможно, связана с высоким содержанием комплекса гормональных факторов в их растущих частях черенка: верхушках и листовых пазухах.

Наблюдаемое полное прекращение корнеобразования через 7 суток после уменьшения длительности светового периода и потеря чувствительности растительной ткани зеленых черенков к стимулирующему действию ИУК в процессе ризогенеза через 11 суток при выращивании материнских растений в условиях короткого дня, вероятно, объясняется процессом разрушения индольно-фенольного комплекса ризокалина. Снижение эффективности стимулирующего действия ИУК, возможно, происходит из-за быстрого ее окисления ИУК-оксидазой (Пузина и др., 2000). При этом следует отметить, что наличие определенного скрытого периода действия короткого дня на ризогенез вполне согласуется с существованием механизма фотопериодической индукции клубнеобразования коротким днем, продолжительностью не менее 6 циклов (Ewing, Wareing, 1978). В течение этого периода происходит перестройка метаболизма растений к клубнеобразованию, что соответствует принципу опережающего отражения действительности в регуляции онтогенеза высших растений, который предполагает наличие у них аналогов афферентного синтеза на основе комплекса химических и физических воздействий (Черезов, 2007). Классическим примером опережающего отражения действительности является фотопериодическая реакция растений (Тараканов, 2007). Более того, результаты исследований, проведенных на других видах растений, также подтверждают прямую зависимость степени укореняемости зеленых черенков от фаз вегетации (Хайлова, Денисов, 2012). Отсюда, вполне обосновано, что для получения зеленых черенков картофеля с высокой способностью к инициации корневой системы материнские растения необходимо культивировать на длинно дневном фотопериоде: 16 ч – свет и 8 ч – темноты.

Техника получения зеленых черенков заключается в следующем: с растений картофеля, растущих в гидропонной культуре, срезают главные и пазушные побеги. Черенок должен быть длиной 8-12 см, иметь верхушку роста и не менее двух боковых листьев. Черенки необходимо срезать до фазы

начала цветения в условиях длинного дня, в противном случае в пазухах листьев начинает формироваться «сидячий» клубень, что сильно замедляет рост черенков и образование корневой системы. После нарезки черенков с растений их сразу помещают в чистый сосуд с водой. При этих манипуляциях нельзя допускать разрыва жидкости в сосудистых пучках черенков, в противном случае черенки вянут и в последующем плохо приживаются и развиваются.

Проведенное изучение влияния длины дня и действия регуляторов роста на корнеобразование у зелёных черенков картофеля показало, что критически важным в этом процессе является соотношение продолжительности светлого и темного периодов. Так, при освещении зелёных черенков в условиях длинного дня (18 ч:6 ч) на 15-е сутки в контрольном варианте образуется в среднем 4,7 корешков на черенок со средней длиной 14,6 мм, что в принципе достаточно для пересадки в гидропонику (табл. 35). Применение для стимуляции корнеобразования раствора ИУК 1мг/л увеличивает количество образовавшихся корешков в 3 раза, среднюю их длину в 4 раза, а среднюю площадь поверхности корней более, чем в 10 раз по сравнению с контролем.

Напротив, при культивировании зелёных черенков в условиях короткого дня (12 ч свет: 12 ч темнота) на 15-е сутки в контрольном варианте в среднем образуется 1,3 корешка при средней длине 1,05 мм. Применение в условиях короткого дня регулятора роста корней ИУК не изменило негативного воздействия на корнеобразование у черенков. Необходимо отметить, что обработка другим регулятором роста – кинетином (1 мг/л), блокирует образование корневой системы, как на длинном, так и на коротком дне. Поэтому, для успешного развития корневой системы на зелёных черенках необходимо их культивирование в условиях длинного дня, а для усиления процесса корнеобразования – обрабатывать в растворе ИУК (1мг/л).

Таблица 35 - Влияние регуляторов роста и длины дня на образование корней у зеленых черенков картофеля сорта Башкирский

№. п.п.	Вариант	Показатели			
		Количество корней, шт.	Средняя длина корня, мм	Средняя площадь корневой поверхности	
				мм <sup>2</sup>	в % к контролю
Экспозиция на длинном дне (18 ч: 6 ч), учет на 15-е сутки					
1	Контроль	4,7±2,8	14,6±7,6	215,6	100
2	Обработка ИУК, 1 мг/л*	13,5±1,8	52,0±12,4	2205,3	1023,0
3	Обработка кенетином, 1 мг/л*	0	0	0,0	0
Экспозиция на коротком дне (12 ч: 12 ч), учет на 15-е сутки					
4	Контроль	1,3±2,1	1,05±1,7	4,3	100
5	Обработка ИУК, 1 мг/л*	5,5±4,8	5,5±4,8	95,0	2216,1
6	Обработка кенетином, 1 мг/л*	0	0	0,0	0

\* Экспозиция зелёных черенков в растворе регуляторов роста 12 часов

В обобщенном виде первый этап культивирования зеленых черенков выглядит следующим образом: черенки нарезают партиями по 20-30 шт., промывают под проточной водой, формируют букеты по 10-15 шт. и помещают на 12 часов в емкости с раствором калиевой соли индолил-3-уксусной кислоты (1мг/л ИУК). По окончании экспозиции в растворе стимулятора ёмкости с черенками промывают проточной водой не менее 4-5 раз. После этого в ёмкости доливают чистую водопроводную воду и помещают в зону с освещенностью не менее 5000 люкс. Культивацию зеленых черенков проводят в течение 10-15 суток с периодом освещения 16-18 ч в сутки. Смену воды в сосудах с черенками производят дважды в течение суток. На 7-е сутки на черенках начинают образовываться первые корешки. На 10-11-е сутки у зеленых черенков формируется корневая система, достаточная для пересадки в зону подращивания (рис. 21). На этой стадии проводят выбраковку черенков, не образовавших корней или с

корневой системой явно аномального вида, как правило, не более 1-2 % от общего количества черенков.



Рисунок 31. Высадка черенков в зону подращивания. Слева – зелёные черенки с корнями, справа – пробирочные растения

Следующим этапом культивирования является подращивание зеленых черенков до рассады высотой 35-45 см (рис. 31). Черенки с хорошо развитой корневой системой высаживают во вторую зону, где происходит их доращивание. Она представляет собой лоток размером 1x2 м, в которой помещают 300-400 зеленых черенков. Длительность суточного освещения в данной зоне 16-18 часов. При высадке во вторую зону зеленые черенки с хорошо сформировавшейся корневой системой укладывают корнями под светонепроницаемую пленку. На лоток подают питательный раствор насосом (производительностью не менее 5 л/мин) в течение 30 минут с перерывом в 30 минут. В период отсутствия подачи раствора на лотке должна оставаться жидкость, удерживаемая только силой поверхностного натяжения. Застой раствора приводит к ухудшению питания корней кислородом, угнетению роста корневых волосков и даже их загниванию. Продолжительность культивирования во второй зоне составляет 20 суток. На этой стадии

проводится выбраковка черенков, имеющих явную задержку роста, в среднем не более 3 % от общего их количества.

Завершающим этапом является выращивание растений для получения мини-клубней, которое происходит на комплексе вегетационных сооружений для гидропонной культуры общей площадью 20 м<sup>2</sup>, состоящих из трех последовательно заполняемых растениями участков. На каждый участок рабочей площадью 6,5 м<sup>2</sup> размещают 300-350 шт. рассады картофеля высотой не менее 35-45 см с хорошо развитой корневой системой (рис. 32). Участки для снижения напряженности работ заполняются последовательно с интервалом в 20 суток. Каждый участок имеет систему автономного освещения и подачи питательного раствора.

Культивирование растений на заключительном этапе – самый сложный момент в выращивании мини-клубней в гидропонной культуре. Общая продолжительность культивирования составляет не более 60 суток, в течение которых растения формируют хорошую вегетативную массу, затем прекращают свой рост, образуют сначала столоны, а затем и клубни. Экспериментальные исследования показали, что, если не обеспечить указанную последовательность прохождения фаз роста и развития растений, продуктивность снижается в 10 и более раз. В частности, при попытке ограничить нарастание вегетативной массы в начальный период и сразу уменьшить длину дня, чтобы растения быстрее перешли к началу образования столонов и клубней, то они останавливают рост и формируют незначительный урожай. Если рост вегетативной массы не ограничивать, то рост и развитие растений сильно затягивается, в какой-то момент главный стебель в силу таксономических особенностей культуры начинает отмирать, что также негативно влияет на урожай.





Рисунок 32. Посадка подрощенных черенков в лотки для получения мини-клубней

Оптимальный график роста и развития растений в данной зоне регулируется изменением режима освещенности и состава питательного раствора. В частности, график режима освещения включает три этапа. В начальный период сразу после высадки рассады длительностью не более 15 суток продолжительность освещения должна быть не менее 18 часов. К концу этого периода растения должны набрать вегетативную массу не менее 250-300 г/растение, иметь хорошую корневую систему светлого цвета. В середине этого периода растения подвергают очередной срезке зеленых черенков для возобновления следующего цикла размножения.

Во второй период (с 16 по 21-24-е сутки) проводят плавное ежедневное уменьшение суточной освещенности примерно на 1-1,5 часа в день. К концу этого периода длительность суточного освещения должна составлять не более 12 часов. При увеличении продолжительности этого переходного периода растения могут вступить в фазу интенсивного цветения, что нежелательно, поскольку это также затягивает процесс клубнеобразования.

Наиболее ответственным является начало третьего периода культивирования, в течение которого необходимо добиться инициации образования столонов, формирования и роста клубней. Следует иметь в виду, что любое, даже очень кратковременное нарушение режима темной фазы

фотопериода приводит к задержке инициации образования столонов. Продолжительность культивирования растений в третий период составляет 35-39 суток. При развитии растений на коротком дне на 15-18-е сутки культивирования должны массово появиться столоны. После появления столонов и начала формирования клубней наблюдается засыхание нижнего яруса листьев. В конце периода для стимуляции клубнеобразования можно сократить световую фазу дня до 6-8 часов, это усиливает отмирание ботвы и стимулирует дополнительный отток пластических веществ из ботвы в клубни (рис. 33).



Рисунок 33. Мини-клубни картофеля сорта Башкирский, полученные в гидропонной культуре

Регуляция состава минерального питания является важным фактором управления ростом и развитием картофеля в условиях гидропонной культуры. Отсутствие факторов естественной регуляции развития, таких как сезонное изменение спектрального состава солнечной инсоляции, суточные колебания температурного фона и изменение сезонной активности почвенной сапрофитной микрофлоры серьезно нарушают как минеральное питание, так и связанные с фотопериодом нормы физиологических реакций растительного организма. Специфика гидропонной культуры картофеля состоит в том, что практически весь спектр минеральных элементов питания находится в растворенном в воде состоянии и фактически доступен корневой системе, поэтому растения склонны к образованию мощной вегетативной

массы.

При разработке вариантов состава питательного раствора, составляемых первоначально на основе справочных данных, зачастую наблюдался бурный вегетативный рост и затягивание прохождения фаз онтогенеза растений, что несколько ухудшало конечный результат. Впоследствии удалось подобрать серийно выпускаемый состав смеси растворимых минеральных удобрений, широко используемый в стране для производства овощей. Изучение линейки растворимых удобрений «Novalon» для выращивания оздоровленных мини-клубней картофеля в гидропонной культуре, показало её большую эффективность по сравнению с классическими рецептами питательного раствора. На основе проведенных исследований рекомендуется для выращивания картофеля в гидропонной культуре использование по этапам развития следующие формы и эффективные концентрации растворимых удобрений «Novalon».

Для зоны подращивания зеленых черенков и в первый период культивирования растений в гидропонной культуре необходимо использовать марку растворимых удобрений «Novalon» 19-19-19+МЭ. Удобрения вводят в питательный раствор до показания удельной электрической проводимости раствора 1,0-1,2 миллисменсов и кислотности рН раствора 6,9-7,4. Замеры концентрации проводят ежедневно и при её понижении добавляют удобрения. Кислотность рабочего раствора контролируют по прибору ежедневно и в случае необходимости корректируют добавлением фосфорной кислоты или едкого калия. Данная форма удобрений обеспечивает интенсивный вегетативный рост, как верхней части растений, так и корневой системы.

В период снижения продолжительности суточного освещения добавляют растворимые удобрения марки 03-07-37+МЭ до показания удельной электрической проводимости раствора 1,0-1,2 миллисменсов и рН раствора 6,9-7,4. Эта форма удобрений, содержащая мало азота, фосфора и много калия позволяет затормозить темпы роста растений, значительно

укрепить клеточную стенку. Ботва растений после непродолжительного периода роста на этом растворе становится более грубой.

В заключительный период культивирования при формировании столонов и клубней в рабочий раствор добавляется растворимое минеральное удобрение «Novalon» марка 15-5-30+МЭ до показания удельной электрической проводимости раствора 1,1-1,4 миллисименсов и рН раствора 6,0-7,1.

Применение растворимого удобрения «Novalon» для культивирования растений на гидропонной установке обеспечивает достоверное увеличение показателей продуктивности картофеля и выхода оздоровленных мини-клубней (табл.36). Так, урожай клубней увеличивается достоверно на 11,4 % по количеству и на 12,5 % по массе в расчете на одно растение. При этом наблюдается изменение фракционного состава структуры урожая клубней. Применение растворимого минерального удобрения «Novalon» трех различных составов в зависимости по фазам развития значительно увеличивает (на 8,4 %) количественную долю фракции клубней массой 11-30 г и фракции клубней массой более 31 г (2,8 %). Полученные клубни хорошо сформированы и пригодны к посадке в условиях полевого питомника. Увеличение в урожае доли фракций клубней большего размера закладывает потенциально более высокие коэффициенты размножения исходного посадочного материала в дальнейшем в полевых условиях, как в весовом, так и в количественном отношении. Проведенный анализ соотношения массы образовавшихся клубней к общей биологической массе растения показывает, что при выращивании картофеля на гидропонной установке с использованием трех различных составов растворимого удобрения «Novalon» удастся избежать затягивания фаз развития, значительно ограничить вегетативный рост и направить продукты ассимиляции на формирование клубней. Так, доля массы клубней в общей биологической массе растения составляет в контрольном варианте 24,5 %, а в опытном варианте 35,9 %.

Таблица 36 - Эффективность удобрения «Novalon» при выращивании оздоровленных мини-клубней картофеля сорта Башкирский на гидропонной установке

Показатель	Варианты опыта	
	Контрольная смесь удобрений ( $X \pm S\bar{x}$ )	Растворимое удобрение «Novalon» ( $X \pm S\bar{x}$ )
Урожай клубней г/1 куст.	83,3±4,55	104,5±6,12
Урожай клубней шт./куст.	8,5±1,12	9,7±1,22
Доля фракции клубней до 10 г по количеству, %	64,3±3,44	53,1±3,56
Доля фракции клубней до 11-30 г по количеству, %	33,9±4,12	42,3±3,01
Доля фракции клубней более 31 г по количеству, в %	1,8±0,66	4,6±0,94
Доля массы клубней в биологическом урожае растений, %	24,5± 3,22	35,1±4,01

По стоимости растворимые удобрения «Novalon» значительно дешевле смесей, составляемых из химически чистых реагентов, что приводит к уменьшению затрат на производство. Увеличение общего сбора клубней и снижение издержек на производство способствовало снижению конечной себестоимости производства мини-клубней. Полученные результаты позволяют рекомендовать использование линейки растворимых минеральных удобрений «Novalon» для выращивания мини-клубней картофеля в условиях гидропонной культуры.

## 7.2. Сравнительная оценка различных схем посадки оздоровленных миниклубней картофеля

Полученные в условиях гидропонной культуры мини-клубни картофеля высаживали в полевом питомнике, пространственно удаленном от посадок картофеля более чем на 500 м и защищенном, с одной стороны, водной поверхностью, а с трёх других сторон, лесным массивом. При изучении эффективности различных схем посадки мини-клубней картофеля установлено, что максимальная продуктивность и коэффициент размножения

клубней отмечены в варианте посадки по схеме 75x40 см (табл. 37). Так, коэффициент размножения в среднем за 3 года наблюдений составил 1:5,9-10,5. При этом наблюдаемое уменьшение, как уровня продуктивности, так и коэффициента размножения растений картофеля при выращивании из более мелких мини-клубней, объясняется замедленным темпом развития растений в начальный период вегетации. Отсюда следует, что, с увеличением массы посадочного мини-клубня, независимо от схемы посадки, увеличивается как показатель продуктивности, так и коэффициент размножения.

Таблица 37 - Влияние схем посадки миниклубней картофеля сорта Башкирский на коэффициент размножения (2015-2017 гг.)

	Вариант опыта		Урожай с 1 куста, г				Коэффициент размножения			
	Масса клубня, г	Схема посадки	2015	2016	2017	Среднее за 3 года	2015	2016	2017	Среднее за 3 года
1	До 10 г	75x10 см	308	330	396	344,7	5,2	5,8	5,1	5,4
2		75x20 см	329	376	376	360,3	5,4	5,8	5,3	5,5
3		75x30 см	387	401	431	406,3	5,6	6,2	5,5	5,8
4		75x40 см	482	498	488	489,3	5,6	6,6	5,5	5,9
5	10-30 г	75x10 см	402	360	380	380,7	6,7	6,6	5,2	6,2
6		75x20 см	435	475	575	495,0	8	8,4	7,8	8,1
7		75x30 см	504	629	629	587,3	8,5	8,7	8,2	8,5
8		75x40 см	589	696	710	665,0	9,1	8,9	8,5	8,8
9	более 30 г	75x10 см	561	390	520	490,3	9,5	7	7,1	7,9
10		75x20 см	781	674	674	709,7	9,7	7,8	7,8	8,4
11		75x30 см	789	728	728	748,3	10,1	8,9	9,1	9,4
12		75x40 см	829	794	894	839,0	10,3	10,1	11	10,5

Анализ фракционного состава по массе и среднему размеру клубней показывает, что при увеличении площади питания наблюдается общая тенденция повышения доли фракции крупных клубней более 90 г и уменьшения доли фракции клубней меньше 10 г (табл. 38). В дальнейшем, при посадке на следующий год клубней этих фракции требуется применение ручного труда и кроме того, такие клубни значительно хуже хранятся, так как сильнее травмируются при уборке. В связи с этим для обеспечения максимального выхода клубней размером 10-90 г, мини-клубни разных фракций необходимо высаживать с разной площадью питания. Для фракции

миниклубней мельче 10 г оптимальной является схема 75x40 см, массой 10-30 г – 75x20-30 см, а массой более 30 г – 75x10-20 см.

Таблица 38 - Влияние схем посадки мини-клубней картофеля на распределение урожая клубней по массе и фракционному составу (2015-2017 гг.)

	Вариант опыта		Средняя масса вес 1 клубня, г				Доля фракции по массе в среднем за 3 года, %			
	Масса клубня, г	Схема посадки	2015	2016	2017	Среднее за 3 года	крупнее 90 г	50-90 г	10-50 г	меньше 10 г
1	До 10 г	75x10 см	59,2	56,9	77,6	64,6	-	20,6	67,3	12,1
2		75x20 см	60,9	64,8	70,9	65,6	-	21,3	68,6	10,1
3		75x30 см	69,1	64,7	78,4	70,7	-	23,1	68,5	8,4
4		75x40 см	86,1	75,5	88,7	83,4	-	25,2	68,6	6,2
5	10-30 г	75x10 см	60,0	54,5	73,1	62,5	-	22,1	72,8	5,1
6		75x20 см	54,4	56,5	73,7	61,5	2,8	25,8	67,2	4,2
7		75x30 см	59,3	72,3	76,7	69,4	3,5	26,4	66,9	3,2
8		75x40 см	64,7	78,2	83,5	75,5	6,5	28,5	61,6	3,4
9	более 30 г	75x10 см	59,1	55,7	73,2	62,7	-	22,6	70,9	6,5
10		75x20 см	80,5	86,4	86,4	84,4	5,2	26,8	62,2	5,8
11		75x30 см	78,1	81,8	80,0	80,0	12,9	29,4	54,5	3,2
12		75x40 см	80,5	78,6	81,3	80,1	15,2	35,2	46,6	3,0

На основании полученных данных можно констатировать, что загущение при посадке клубней картофеля всех фракций ведет к снижению, как весового коэффициента размножения, так и клубневой массы урожая. Фактор загущения, по всей видимости, ведет к повышению конкуренции между растениями картофеля за свет и минерального питания, что и приводит к ограничению уровня продуктивности. При этом отчетливо проявляется тенденция усиления конкуренции с возрастанием массы посадочного клубня вследствие того, что из крупного клубня быстрее формируется растение.

Для оптимизации схемы посадки оздоровленных мини-клубней картофеля, необходим баланс между оптимальным коэффициентом размножения и приемлемым фракционным составом получаемого в первом полевом поколении урожая клубней.

### **7.3. Влияние предпосадочной обработки оздоровленных мини-клубней биопрепаратами из эндофитных бактерий на сохранность клубней первого полевого поколения в период хранения**

На основе многолетних наблюдений отмечено, что в первый год возделывания мини-клубней в полевом питомнике в условиях открытого грунта происходит заражение оздоровленного материала грибной и особенно бактериальной сапрофитной микрофлорой от 1,2 до 2,5 %, а в отдельные жаркие годы до 5 % клубней нового урожая. При этом после переборки и удаления больных клубней нарастание дальнейшей инфекции прекращается. Исходя из этого, выдвинуто предположение о том, что это происходит в результате удаления эндофитной микрофлоры в процессе манипуляций по оздоровлению и ускоренному размножению растений в стерильных условиях. Наличие в межклеточном пространстве комплекса эндофитной микробиоты является естественным состоянием растений картофеля. При её отсутствии возделывание оздоровленных мини-клубней в полевом агробиоценозе приводит, вероятно, к проникновению в растения и их колонизацию аборигенной микрофлорой почвы. Данный процесс, вследствие неполной совместимости с организмом картофеля, возможно, вызывает наблюдаемые факты загнивания клубневого материала.

Для проверки данной рабочей гипотезы, оздоровленные мини-клубни предварительно за 1 месяц до посадки обрабатывали биопрепаратами эндофитных бактерий фитоспорин-М и его аналогами с целью заселения межклеточного пространства микрофлорой. Установлено, что при обработке перед посадкой мини-клубней биопрепаратами Фитоспорин-М, М1, П10 в опытах в течение трёх лет (2018-2020 гг.), наблюдалось снижение доли отхода при хранении выращенного в полевых условиях первого клубневого поколения. Так, в контроле через 2 месяца хранения при инспекционной переборке урожая отход загнивших клубней ежегодно составлял от 0,4 до 1 %, а в опытных вариантах отхода выявлен только в отдельные годы и его



было значительно меньше (табл. 39). Полученные результаты свидетельствуют о том, что обработка биопрепаратами эндофитных бактерий в определенной мере блокирует процесс проникновения в оздоровленные мини-клубни естественной аборигенной микрофлоры в первом полевом поколении. В тоже время необходимо отметить, что биологическая эффективность биопрепаратов на основе эндофитных бактерий в значительной мере зависит от погодных условий вегетационного периода. Для получения стабильного высокого защитного эффекта данных биопрепаратов необходимо дополнительно проработать регламент их применения.

Таблица 39 - Влияние предпосадочной обработки оздоровленных мини-клубней картофеля сорта Башкирский биопрепаратом эндофитных бактерий «фитоспорин-М» и его аналогами на потери клубней от порчи в период хранения (2018-2020 гг.)

Вариант	Доля клубней с признаками заболеваний						В среднем за 3 года, в % от контроля
	2018 год		2019 год		2020год		
	отход по весу, %	в % от контроля	отход по весу, %	в % от контроля	отход по весу, %	в % от контроля	
Контроль	1,0	–	0,4	–	0,5	–	–
Фитоспорин М	0	0	0	0	0,3	60,0	20,0
Препарат М 1	0,4	60,0	0	0	0,0	0	20,0
Препарат ПС10	0	0	0,2	50,0	0,0	0	17,0
НСР 0,05%	0,082		0,019		0,091		

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о перспективности использования приёма предпосадочной обработки оздоровленных мини-клубней, полученных на гидропонной установке, препаратами эндофитных бактерий для защиты их от нежелательной микрофлоры.

## ГЛАВА 8. ЭКОНОМИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПРОИЗВОДСТВА СОРТА КАРТОФЕЛЯ УСТОЙЧИВОГО К КОЛОРАДСКОМУ ЖУКУ

На площади 2 га в 2015 г. проведена оценка экономической эффективности внедрения сорта картофеля Бурновский в условиях производства в хозяйстве КФХ «АГЛИ» Чишминского района Республики Башкортостан. Стандартом для сравнения был сорт картофеля Эволюшенс. При возделывании сорта картофеля Бурновский, относительно устойчивого к повреждению колорадским жуком, была применена только однократная обработка посадок картофеля половинной дозой инсектицида «Регент» в фазу полного цветения картофеля. При возделывании стандартного сорта Эволюшенс для защиты картофеля от вредителя была применена обработка дна борозды комплексным препаратом «Престиж» и в последующем обработка ботвы в фазу полного цветения рекомендованной дозой препарата «Регент» (табл. 40).

Таблица 40-Экономическая эффективность в расчете на 1 га, КФХ «Агли» Чишминского района Республики Башкортостан, 2015 г.

Наименование показателя	Сорта картофеля	
	Бурновский	Эволюшенс
Урожайность, т/га	31,1	30,4
Цена реализации 1т картофеля, руб./т	7500	7500
Себестоимость 1т картофеля, руб./т	4362,9	4579,0
Выручка продукции, руб./га	233250,0	228000
Производственные затраты, руб./га	135687,3	140574,8
Условный чистый доход, руб./га	97562,7	87425,2
Уровень рентабельности, %	71,9	62,2

По сорту картофеля Бурновский себестоимость составила 4,36 руб./т. при рентабельности 71,9 %. По сорту Эволюшенс себестоимость составила 4,58 руб./т. при рентабельности 62,2 %.

Нами обосновано экономическое преимущество возделывания устойчивого к повреждению колорадским жуком сорта картофеля Бурновский. Сорт Бурновский обеспечивает экономический эффект 4887,5 руб./га. Более высокая экономическая эффективность возделывания картофеля сорта Бурновский обусловлена сокращением затрат на применение инсектицидов.

Сорт, как один из основных элементов технологии позволяет совершенствовать всю систему сельскохозяйственного производства и повышать его рентабельность. Возделывание устойчивых сортов позволяет также без применения дополнительных затрат существенно улучшать экологическую обстановку агроценоза и повысить биологическую безопасность конечного продукта.

На этапе реализации нового сорта основное значение имеет быстрое размножение исходного оздоровленного посадочного материала. Разработанная нами технология картофеля в условиях водной культуры позволяет в несколько раз увеличить скорость размножения и получить оздоровленные миниклубни картофеля пригодные для высадки на участок открытого грунта, пространственно изолированного от других посадок культуры.

В 2007 году в Государственный Реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в производстве по Уральскому региону, был включен новый сорт картофеля Башкирский. В 2008-2009 гг. произведен отбор наиболее типичных и здоровых кустов, клубни которых в дальнейшем были переданы для оздоровления в лабораторию ВНИИКХ. В 2010 году нами от ВНИИКХ были получены 300 пробирочных оздоровленных растений нового сорта. С данных растений и было начато семеноводство нового сорта картофеля Башкирский. Ускоренное размножение оздоровленного материала нового сорта было проведено с использованием технологии культивирования растений в условиях водной среды. Для организации первичного семеноводства по данному сорту за счет внедрения данной технологии нами

удалось стабильно получать по 10-12 тыс. штук исходных оздоровленных мини-клубней ежегодно (табл. 41).

На основе использования оригинального посадочного материала мини-клубней, полученных на гидропонной установке, было развернуто семеноводство картофеля по сорту Башкирский по 4-летней схеме. Ежегодный объём производства элиты составляла 60-70 т семенного материала. Применение данной технологии позволило, в условиях ограниченных ресурсов лаборатории, производить достаточное количество исходного оздоровленного оригинального материала нового сорта картофеля и создать условия для внедрения его в производство.

Таблица 41- Производство мини-клубней сорта Башкирский в Башкирском НИИСХ в 2010-2018 гг.

	Годы вегетации								
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Количество мини-клубней, тыс. шт.	10	10	12	12	12	12	12	12	5

#### Полученные результаты

**Сорт картофеля Бурновский** выведен на основе скрещивания сортов Пересвет и Аусония в рамках научного сотрудничества с Всероссийским НИИ картофельного хозяйства включен в Государственный Реестр допущенных к использованию по Уральскому региону в 2014 году.

**Сорт картофеля Солдатик** создан на основе скрещивания сортов Пересвет и Аусония, аналогично сорту Бурновский. Сорт столового назначения. Срок созревания – среднеспелый. Сорт передан на государственное испытание в 2019 году.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В зоне Предуральной лесостепи на посадках картофеля численность личинок вредителя ежегодно превышает порог экономической вредности в зависимости от выращиваемого сорта в 2-20 раз. Высокая численность вредителя в расчете на 1 растение, наряду с практически полным заселением всех растений, обуславливает необходимость ежегодного проведения защитных мероприятий по контролю численности фитофага.

2. Установлено, что применяемые в производстве картофеля инсектициды независимо от химического класса выступают факторами ускоренной адаптации. Колорадский жук в течение 5-6 сезонов формирует определенный уровень устойчивости к любому препарату, что в значительной мере снижает его биологическую эффективность. Особи, носители генов устойчивости к инсектицидам за счет включения компенсаторных реакций на генном уровне, активизируют жизнедеятельность и, следовательно, с большей вероятностью сохраняет устойчивое потомство, что, по-видимому, и является причиной высокой приспособленности насекомых к химическим препаратам.

3. Селекционный отбор в направлении создания генотипов картофеля вызывающих высокую смертность личинок колорадского жука в период эмбрионального и раннего постэмбрионального развития, которая в равной мере действует на всё потомство и не вызывает ускорения микроэволюционных процессов, возможен только на основе реакции сверхчувствительности листовой пластинки на кладки яиц фитофага.

4. Выявлена средняя корреляционная связь между степенью развития СВЧ - реакции на кладки яиц колорадского жука и уровнем устойчивости ботвы к вредителю, а также снижением продуктивности различных сортов картофеля. Так, коэффициент корреляции между степенью развития СВЧ - реакции составил в 2016 г. - 0,671, 2017г. – 0,631 в 2019г. – 0,568, что вполне объясняется тем, что существующий набор сортов различается по уровню иммуногенетического барьера устойчивости.

5. Обнаружено значительное колебание степени развития реакции сверхчувствительности листьев растений картофеля на кладки яиц насекомого не только среди различных гибридных популяций, но и гибридов одной комбинации скрещивания. Наиболее устойчивыми к фитофагу оказались гибридные популяции с проявлением реакции сверхчувствительности на кладки насекомого на уровне 4-5 баллов, с образованием сплошного некроза и распада листовой пластинки. Причем в популяции Пересвет x Аусония уровень проявления СВЧ реакции на уровне 4-5 баллов обнаружен у 8,69% гибридов, Пересвет x Карлена - 0,36%, Башкирский x Аусония - 2,04%, Никулинский x Аврора – 0,71%.

6. Признак СВЧ - реакции листовой пластинки на кладку яиц насекомого в гибридном потомстве различается степенью фенотипического проявления: от полного отсутствия реакции – до развития некроза на площади листа, занимаемого кладкой и сквозного прободения листовой пластинки. В потомстве от самоопыления сорта Башкирский, было обнаружено не более 4,7% гибридов с развитием СВЧ - реакции на уровне 4-5 баллов, а в потомстве от скрещивания сортов Башкирский x Аврора и Башкирский x Дубрава только у 1,8 и 1,25 % гибридов. При этом среди достаточно значительной части гибридного потомства СВЧ реакция отмечается на уровне 1-3 баллов, и тем самым представляет непрерывный вариационный ряд изменчивости. Это, по-видимому, обусловлено тем, что способность растений реагировать на кладки жука подобным образом контролируется серией полигенов с аддитивным эффектом.

7. Установлено, что реакция сверхчувствительности листовой пластинки растений картофеля на кладки яиц колорадского жука является следствием выработки активных форм кислорода в ответ на попадание на поверхность листьев спирторастворимого фактора с поверхности яиц насекомого. Местная некротическая реакция развивается в результате повышенной концентрации перекиси водорода и супероксид аниона, приводящих к синтезу каллозы и закупорки проводящих сосудов прилегающих к ним

тканей. Наряду с этим происходит значительное повышение экспрессии защитного гена *Pin* системного иммунитета, что позволяет стандартизировать проведение в полевых условиях отбор перспективных гибридов на устойчивость к колорадскому жуку.

8. При проверке возможности использования спиртового раствора со смывом биологически активных факторов с поверхности яиц колорадского жука посредством обработки листовой пластинки картофеля для имитации яйцекладки установлено, что при этом реакция в 49 случаях из 50 совпадала с сортовой реакцией на кладку. В 40 из 50 случаев интенсивность развития реакции при имитации совпадала с уровнем реакции сверхчувствительности непосредственно на сами яйца насекомого. При этом развитие реакции сверхчувствительности на поражаемых сортах при применении смыва с кладок колорадского жука протекало менее интенсивно, чем реакция на кладки. Высокая воспроизводимость результатов, полученных в полевых условиях, позволяет использовать способ имитации кладок насекомого для оценки и проведения отбора гибридов на самых ранних этапах селекционного процесса, как фактором для отбора является качественный ответ – проявление, либо отсутствие реакции сверхчувствительности.

9. При проведении биохимического анализа активности ингибиторов ферментов желудочно-кишечного тракта колорадского жука выявлено, что при высоком уровне активности ингибиторов липаз и протеиназ, который наблюдается на устойчивых сортах, происходит замедление белкового и жирового обмена у личинок колорадского жука, которое коррелирует с многократным увеличением смертности личинок на преимагинальной стадии.

10. Отсутствие тесной корреляции между устойчивостью к колорадскому жуку и активностью ингибиторов ферментов, расщепляющих основной материал цитоскелета растительной ткани целлюлозы, свидетельствует, что ингибиторы целлюлолитических ферментов в растительных тканях находятся в составе термолабильных комплексов с

компонентами клетки и их потенциальная активность может многократно возрастать при их высвобождении. Этот ингибиторный барьер представляет большой потенциал для использования в селекции сортов с утолщенной клеточной оболочкой и реализацией процесса высвобождения ингибиторов целлюлаз и пектиназ из термолабильных комплексов при запуске механизма защитной реакции.

11. При изучении влияния модификации ингибиторной активности в комплексе защитных реакций картофеля от колорадского жука установлено, что как обработка листьев метилжасмоновой кислотой, так и размещение кладки насекомого способствуют увеличению ингибиторной активности через 6 часов после обработки. Причем, кладка яиц колорадского жука вызывала сначала повышение, а потом снижение активности ингибиторов трипсина по сравнению с контролем. Это подтверждает, что обработка листьев картофеля метилжасмонатом и размещение кладок колорадского жука являются факторами активации механизма ингибиторного барьера и, возможно, в определенной степени взаимосвязаны.

12. В 2014 году по результатам успешного Госиспытания сорт картофеля Бурновский, полученный от скрещивания Пересвет x Аусония, включен в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию по 9 (Уральскому) региону. Урожайность нового сорта за годы сортоиспытания был на уровне 24,8 т/га, содержание крахмала - 14,9%, товарность клубней - 94%, устойчивость к фитофторозу по ботве на уровне 5,5 балла, а устойчивость к повреждению ботвы колорадским жуком - на уровне 6,5 балла.

13. По результатам конкурсного сортоиспытания в 2016-2018 гг. гибрид 4281-80 (Пересвет x Аусония) передан в 2019 году на Госиспытание по 9 (Уральскому) региону под названием «Солдатик» и характеризуется наибольшим уровнем устойчивости к повреждению колорадским жуком (7,5 баллов) в сочетании с комплексом хозяйственно-ценных признаков.



14. Для повышения эффективности производства высококачественного семенного материала в условиях ограниченных трудовых и финансовых ресурсов, а также особенностей почвенно-климатических условий усовершенствована технология ускоренного размножения оздоровленного исходного материала устойчивых к колорадскому жуку сортов картофеля на основе получения мини клубней в гидропонной культуре под контролем от повторного вирусного заражения. Технология позволяет получать до 100 мини клубней с одного оздоровленного микрорастения.

15. При выращивании первого полевого поколения в условиях открытого грунта максимальная продуктивность и коэффициент размножения выявлен в варианте с посадкой стандартной фракции семян мини клубней по схеме 75x40 см. Коэффициент размножения в среднем за 3 года исследований составил, при посадке по данной схеме 1:5,9 - 10,5. При этом наблюдаемое снижение уровня продуктивности коэффициента размножения растений картофеля при выращивании из более мелких мини клубней связан с задержкой темпов роста и развития растений в начальный период вегетации.

16. Предпосадочная обработка оздоровленных мини-клубней биопрепаратами D-26 (Фитоспорин), M1, П10, П104 (аналоги Фитоспорина) в рекомендованных дозах способствовала снижению проявления симптомов инфицирования выращиваемого в полевых условиях первого полевого поколения, что вероятно объясняется блокировкой проникновения в оздоровленные мини клубни естественной аборигенной микрофлоры.

## **РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ ПРАКТИЧЕСКОЙ СЕЛЕКЦИИ, УСКОРЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ И ПРОИЗВОДСТВА ОРИГИНАЛЬНОГО ЗДОРОВОГО МАТЕРИАЛА КАРТОФЕЛЯ**

1. Для повышения эффективности селекционного процесса на устойчивость к колорадскому жуку в качестве компонентов гибридизации необходимо использовать родительские формы, имеющие разные типы устойчивости к фитофагу, что обеспечивает увеличение частоты встречаемости в гибридном потомстве генотипов, сочетающие в себе разные гены устойчивости и их защитного потенциала от повреждения фитофагами.

2. В селекции сортов картофеля устойчивых к колорадскому жуку с комплексом хозяйственно-ценных признаков необходимо проводить отбор генотипов с СВЧ-реакцией на кладки колорадского жука. Для унифицирования условий отбора и повышения его результативности предлагается нанесение на листовую пластинку спиртового смыва с яиц насекомого для имитации кладки яиц насекомого. Отбор устойчивых к фитофагу гибридов проводится по степени развития некротического процесса.

3. Вовлечение в селекционный процесс генотипов, содержащих высокий уровень активности ингибиторов гидролитических ферментов желудочно-кишечного тракта колорадского жука, необходимо связывать с включением в гибридизацию нескольких других факторов устойчивости к фитофагу.

4. Для ускоренного размножения оригинального оздоровленного материала рекомендуется использовать технологию выращивания мини клубней в условиях водной культуры. Полученный оздоровленный материал перед высадкой в поле необходимо обработать биопрепаратами с эндофитными бактериями.

5. Для выращивания в условиях Предуральской лесостепной зоны товарного картофеля с минимальным уровнем использования инсектицидов

или без их применения на приусадебных участках необходимо использовать относительно устойчивые к колорадскому жуку новые сорта картофеля Башкирский, Бурновский и Солдатик. При этом значительно снижаются объёмы использования инсектицидов для контроля численности вредителя и экономия затрат за счёт сокращения применения ядохимикатов составляет 4887, 5 руб. на 1 га.

**СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Абросимова С.Б. Совершенствование методов селекции картофеля на устойчивость к золотистой цистообразующей нематодe (*Globodera rostochiensis* (Woll.): дис. ... кандидата с.-х. наук. - М.- 2014. - 156 с.
2. Алексеева А.Н., Елохин А.П. Влияние генетически модифицированных продуктов на здоровье человека // Евразийский союз ученых. - 2016. - № 26-1 (5). - С. 133-137
3. Альсмик П.И., Амбросов П.Л., Вечер А.С., Гончарик М.Н., Мокроносов А.Т. Физиология картофеля. М.: Колос, 1979. - 272 с.
4. Амирханов Д.В. Биолого-токсикологическое обоснование совершенствования химической защиты картофеля от колорадского жука на Южном Урале //Автор. докторской диссертации. – 1995. – С. 48.
5. Амирханов Д. В., Леонтьева Т. Л., Черникова О. П. Использование пиретроидов для борьбы с колорадским жуком //Агрохимия. – 1990. – №. 6. – С. 91-97.
6. Амирханов Д.В. Биолого-токсикологическое обоснование совершенствования химической защиты картофеля от колорадского жука на Южном Урале: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1995. 48 с.
7. Амирханов Д.В., Беньковская Г.В. Оценка эффективности ингибиторов синтеза хитина в полевых условиях на примере колорадского жука // Агрохимия. 1993. № 5. С. 84–89.
8. Амирханов Д.В., Абрамова Т.Л., Беньковская Г.В. Экологические аспекты применения новых классов инсектицидов для борьбы с колорадским жуком// Экологические аспекты гомеостаза в биоценозе. Уфа. 1986. С. 140-149.
9. Аникина И. Н., Хутинаев О. С., Султумбаева А. К. Аэропоника как фактор повышения коэффициента размножения меристемного картофеля //European science. – 2017. – №. 6 (28). -С. 40-44.
10. Анисимов Б.В. Фитосанитарные зоны и их роль в безвирусном семеноводстве картофеля //Защита и карантин растений. – 2014. – №. 11. С.

14-19.

11. Анисимов Б. В., Чугунов В. С. Инновационная схема оригинального семеноводства картофеля. / Ж. Картофель и овощи. - 2014.-№ 6.- С. 28-29.

12. Анисимов Б.В. Элитное семеноводство картофеля: обеспечение качества в процессе производства. Ситуация в России и международный опыт // Вопросы картофелеводства: Мат. науч.-практ. конф. «Научное обеспечение картофелеводства России: состояние, проблемы». Москва, 8-10 окт. 2001. М., 2001. С.19-35.

13. Анисимов Б.В., Симаков Е.А., Жевора С.В., Овэс Е.В., Зебрин С.Н., Зейрук В.Н., Митюшкин А.В., Усков А.И., Юрлова С.М., Журавлев А.А., Хутинаев О.С., Блинков Е.Г., Логинов С.И., Чугунов В.С./ Семеноводство картофеля: современные технологии, нормативное регулирование, проверка качества. – Чебоксары. - 2017. – 36 с.

14. Анисимов Б.В., Смолеговец Д.В., Смолеговец В.М., Гурьев А.В. Инновации в системе клонального микроразмножения картофеля // Картофель и овощи. 2008. № 4. С. 26-27.

15. Анисимов Б.В., Смолеговец Д.В., Шатилова О.Н. Рекомендации по технологии выращивания *in vitro* микроклубней и их использования в процессе оригинального семеноводства (рекомендации) / Россельхозакадемия, ВНИИКХ. М. 2009. 21с.

16. Антонова Т.С. Селекция подсолнечника на иммунитет к заразице и другим патогенам. - Основные итоги научно-исследовательской работы по масличным культурам (к 100-летию ВНИИМК). - Краснодар. -2012.- С. 49-97.

17. Антощенко Ф. Е. Оценка и подбор исходных форм при селекции сортов картофеля универсального назначения с комплексной устойчивостью к болезням и вредителям. // Автореферат дис... к. с.-х. наук. Брянск. – 2006. 36с.

18. Антощенко Ф.Е. Оценка и подбор исходных форм при селекции сортов картофеля универсального назначения в комплексной устойчивости к

болезням и вредителям: дис. канд. с.-х. наук.-Брянск, 2006.- 133 с.

19. Асякин Б. П. Устойчивость моркови к основным вредителям //XV Съезд Русского энтомологического общества. – 2017. – С. 33-35.

20. Асякин Б.П. Иммуногенетические барьеры устойчивости капусты к основным вредителям. Современные тенденции в селекции и семеноводстве овощных культур. Традиции и перспективы. II Международная научно-практическая конференция. Материалы докладов, сообщений. - 2010.- Т.1. С.73-80.

21. Бентли М. Промышленная гидропоника. М. «Колос». 1965. 376 с.

22. Беньковская Г. В. Феногенетический полиморфизм колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say и его чувствительность к инсектицидам на территории Башкортостана //Агрохимия. – 2004. – №. 12. – С. 23-28.

23. Беньковская Г. В. Стресс-реакция как механизм реализации адаптивного потенциала особей и популяций насекомых // дисс. доктор. биол. наук. - Уфа, 2008. - ИБГ УНЦ РАН. – 358 с.

24. Беньковская Г. В. Эколого-физиологические характеристики и полиморфизм имаго колорадского жука на территории Башкортостана //Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. – 2009. – Т. 8. – №. 3 (58).

25. Беньковская Г. В., Леонтьева Т. Л., Удалов М. Б. Резистентность колорадского жука к инсектицидам на Южном Урале //Агрохимия. – 2008. – №. 8. – С. 55-59.

26. Беньковская Г.В. Биологическое обоснование применения ингибиторов синтеза хитина для контроля численности колорадского жука в Предуралье Башкирии. Дис. ... кандидата биологических наук / ВНИИ защиты растений. Ленинград, 1990. - 130с.

27. Беньковская Г.В., Удалов М.Б., Никоноров Ю.М. Эффекты горьмезиса в локальных популяциях *Leptinotarsa decemlineata* Say. на территории Башкортостана // Мат-лы X Всерос. популяционного семинара “Современное состояние и пути развития популяционной биологии” (г.

Ижевск, 17–22 ноября 2008 г.). Ижевск: КнигоГрад, 2008. С. 29–32.

28. Беньковская Г.В., Удалов М.Б., Поскряков А.В., Николенко А.Г. Феногенетический полиморфизм колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say. и его чувствительность к инсектицидам на территории Башкирии // Агрехимия. 2004. № 12. С. 23–28.

29. Беньковская Г.В., Удалов М.Б., Хуснутдинова Э.К. Генетическая основа и фенотипические проявления резистентности колорадского жука к фосфорорганическим инсектицидам // Генетика. 2008. Т. 44. № 5. С. 638–644.

30. Бентли М. Промышленная гидропоника. М. «Колос». 1965. 376 с.

31. Бречко Е.В. Оптимизация применения инсектицидов в защите картофеля от колорадского жука // Защита и карантин растений. - 2012. № 4. С.33-37.

32. Будин К.З. Генетические основы селекции картофеля. Л. "Агропромиздат", 1986, 192 с.

33. Будин К.З. Генетические основы создания доноров картофеля. СПб. 1997. 38с.

34. Букасов С. М. Система видов картофеля секции *Tuberaium* (Dum.) Buk. рода *Solanum* L. //Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. – 1971. – Т. 46. – №. 1. – С. 3-44.

35. Буринская Н.В., Вилкова Н.А., Иващенко Л.С., Фасулати С.Р., Патент №2150824 «Способ определения устойчивости картофеля к колорадскому жуку»

36. Буров В.Н. Методы испытаний гормональных препаратов (регуляторов роста, развития и размножения насекомых). Л.: ВАСХНИЛ, ВИЗР, 1983. 34 с.

37. Буров, В.Н., Петрова, М.О., Селицкая, О.Г., Степанычева, Е.А., Черменская, Т.Д., Шамшев, И.В. Индуцированная устойчивость растений к фитофагам. - М. – 2012. - 181с.

38. Валуева Т. А., Мосолов В. В. Роль ингибиторов протеолитических ферментов в защите растений //Успехи биологической химии. – 2002. – Т. 42.

– С. 193-216.

39. Вилкова Н.А., Фасулати С.Р. Изменчивость и адаптивная микроэволюция насекомых фитофагов в агробиоценозах в связи с иммуногенетическими свойствами кормовых растений // Труды Русского энтомологического общества. 2001. Т.72. С.107- 128.

40. Вилкова Н.А., Конарев Ал. В. Современные проблемы иммунитета растений к вредителям. - Вестник защиты растений. - С.Пб. -2010.- №3. С.3-15.

41. Вилкова Н. А. Иммунитет растений к вредителям и его связь с пищевой специализацией насекомых-фитофагов / Чтения памяти Н. А. Холодковского. – Л.: Наука, 1979. – Т. 31. –С. 68–103.

42. Вилкова Н. А., Нефедова Л. И. Иммунитет семенных растений и его биоценотические функции в агробиоценозах //Евразийский союз ученых. – 2015. – №. 12-1. – С. 13-17.

43. Вилкова Н. А., Нефедова Л. И., Фролов А. Н. Иммунитет семенных растений и его фитосанитарное значение в агроэкосистемах //Защита и карантин растений. – 2015. – №. 8. С.3-8.

44. Вилкова Н.А. Новые аспекты изучения антибиоза растений для вредителей // Итоги исследов. По устойчив, растений к вредителям. – Познань: Коорд. Центр СЭВ, 1978. – с.17-26.

45. Вилкова Н.А. Физиологические основы теории устойчивости растений к вредителям // автореф. докт. дисс. -Л., 1980, -48с.

46. Вилкова Н.А., Конарев Ал.В. Современные проблемы иммунитета растений к вредителям. //Вестник защиты растений №3, 2010, С. 3-17.

47. Вилкова Н.А., Нефедова Л.И., Асякин Б.Л., Фасулати С.Р., Конарев Ал. В., Юсупов Т.М. Научно обоснованные параметры конструирования устойчивых к вредителям сортов сельскохозяйственных культур. СПб, ВИЗР, 2004, 76 с.

48. Вилкова Н.А., Нефедова Л.И., Асякин Б.П., Конарев Ал.В., Верещагина А.Б., Иванова О.В., Раздобурдин В.А., Фасулати С.Р., Юсупов



Т.М. Принципы и методы выявления источников групповой и комплексной устойчивости основных с/х культур к вредным организмам. – СПб.: ВИЗР, 2009. – 72 с.

49. Вилкова Н.А., Нефедова Л.И., Асякин Б.П., Фасулати С.Р., Конарев А.В., Юсупов Т.М. Научно обоснованные параметры конструирования устойчивых к вредителям сортов сельскохозяйственных культур.- Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений РАСХН.- Методические указания.- 2004.-С.Пб. С. 76.

50. Вилкова, Н.А., Шапиро И.Д., Шустер М.М. Методические рекомендации по оценке устойчивости картофеля к колорадскому жуку/. -М.: ВАСХНИИЛ, ВИЗР, 1987.-31 с.

51. Вилкова, Н.А., Шапиро И.Д., Шустер М.М. Методические рекомендации по оценке устойчивости картофеля к колорадскому жуку.-М.: ВАСХНИИЛ, ВИЗР, 1987.-31 с.

52. Волгарев С. А., Иванова Г. П., Сухорученко Г. И. Положение с тлями-переносчиками вирусных заболеваний картофеля в северо-западном регионе РФ //Вестник защиты растений. СПб. – 2016. – №. 4. – С. 90.

53. Воронкова М. В. Исследование активности ингибиторов протеиназ в листьях картофеля //Защита и карантин растений. – 2014. – №. 10.-С.45-46.

54. Воронкова М. В. Исследования состава запасных и вторичных метаболитов картофеля в связи с устойчивостью к колорадскому жуку. Автореферат. дис... к. с.-х. наук. Орел. – 2009. 25с.

55. Воронкова М. В., Ермакова Л. А. Биохимические исследования сортов картофеля, различающиеся устойчивостью к колорадскому жуку //Ученые записки Орловского государственного университета. Серия: Естественные, технические и медицинские науки. – 2015. – №. 4. – С. 221-223.

56. Воронкова М.В., Павловская Н.Е. Диагностика устойчивости сортов картофеля к колорадскому жуку // Защита и карантин растений. 2008. № 6. С. 39-40.

57. Галеев Р. Р. Особенности семеноводства картофеля на безвирусной основе в лесостепи Западной Сибири // Вестник АГАУ. 2010. №2. С. – 9-13.

58. Глез В.М., Черкашин В.И. Колорадский жук. - Защита и карантин растений. - 2002. № 5. С. 28.

59. Глуховцев В.В., Кукушкина Л.А, Михайлов А.А. Опыт селекции яровой пшеницы на устойчивость к хлебному пилильщику // Селекция и семеноводство, 2001.- №4. С. 17-18.

60. Гнутова Р. В., Можаяева К. А. Вирусные и виroidные болезни картофеля на Дальнем Востоке и методы их диагностики в семеноводстве //Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2010. – №. 2. С. 35-43.

61. Гордеев О. В., Соколова А. В., Гордеев В. О. Усовершенствованная гидропонная установка для производства мини-клубней картофеля из растений *in vitro* //Технические науки–агропромышленному комплексу России. - Челябинск. - 2017. – С. 68.

62. Гулина И.В. Создание трансгенных растений картофеля, экспрессирующих модифицированный ген дельта – эндотоксина из *Bacillus Thuringiensis var. Tenebrionis*// автореферат дис. ... кандидата биологических наук. - Москва. - 1994.-24с.

63. Гусева О. Г. Выживаемость колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в летний период в условиях Ленинградской области //Вестник защиты растений. – 2004. – №. 3. – С. 25-32.

64. Джорданенго Ф., Венсана Ш., Алёхин А. Насекомые вредители картофеля. Мировые перспективы биологии и управления.М.-2018.-608с.

65. Долженко В.И. Совершенствование ассортимента инсектицидов и технологий их применения для защиты картофеля от вредителей // Агрехимия. 2009. № 4. С.43–54.

66. Долженко В.И., Сухорученко Г.И., Танский В.И., Буров В.Н., Буркова Л.А., Васильев С.В., Митрофанов В.Б., Лысов А.К. Методические указания

67. Дорошков А.В., Афонников Д.А. Опушение листа у картофеля *Solanum tuberosum*: морфология, функциональная роль и методы исследования. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(1):46-53. DOI 10.18699/VJ18.327

68. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.

69. Дунаевский Я.Е., Элпидина Е.Н., Винокуров К.С., Белозерский М.А. Ингибиторы протеаз: использование для повышения устойчивости растений к патогенам и вредителям //Молекулярная биология. – 2005. – Т. 39. – №. 4. – С. 702-708.

70. Задорин А. С. Сухачева М.В., Кузнецов Б.Б., Скрыбин К. Идентификация уникального трансформационного события у картофеля сорта Елизавета плюс, устойчивого к колорадскому жуку //Биотехнология. – 2008. – №. 3. – С. 34.

71. Замалиева Ф. Ф. Биологическое обоснование защиты от заражения вирусами оздоровленного семенного картофеля в Республике Татарстан: дис. д-ра с.-х. наук – Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений Российской академии сельскохозяйственных наук, 2009.- С. 308.

72. Замотаев А.И., Воловик А.С., Зейрук В.Н., Глез В.М. Комплексная система защиты картофеля // Защита растений. 1987 №9. С. 46-48.

73. Захаренко В. А. Итоги работы Отделения защиты растений РАСХН в 2008 г //Защита и карантин растений. – 2009. – №. 2. С. 58-62.

74. Захаренко В. А. Проблема резистентности вредных организмов к пестицидам-мировая проблема //Вестник защиты растений. – 2001. – Т. 1. – С. 3-17.

75. Захарченко В.А., Ченкин А.Ф., Чикунов А.И. Расчет экономических порогов вредоносности // Защита растений, 1986, № 6, с. 12.

76. Зейрук В. Н. Колорадский жук //Защита и карантин растений. – 2001 – № 5 – С. 47.

77. Зотеева Н. М. Виды рода *Solanum* L. секции *Petota* Dumort. как источники обогащения генофонда культурного картофеля. // автореферат дис. ... д-ра биол. наук., С.Пб. – 2005. 40с.

78. Зотеева Н. М., Хжановска М., Евстратова Л.П., Фасулати С.Р., Юсупов Т.М. Устойчивость образцов диких видов картофеля к болезням и вредителям //Каталог мировой коллекции ВИР, вып. №. 761. С.Пб. ВИР 2004. 88с.

79. Ибрагимов Р. И. Белковые ингибиторы протеолитических ферментов и их роль в формировании гомеостатических реакций у растений: автореферат дис. ... доктора биологических наук: 03.00.04. - Уфа, 1999. - 41 с.

80. Ибрагимов Р.И., Хабибуллин С.И., Ахметов Р.Р. Способ определения активности протеолитических ферментов. Патент на изобретение № 2175134– 2001г.

81. Ибрагимов Р.И., Яруллина Л.Г., Ахметов Р.Р. Активность свободных и связанных ингибиторов протеиназ в проростках пшеницы при поражении корневой гнилью//Сельскохозяйственная биология. -2000.-№3.- С.89-92. Иванова О. В., Фасулати С. Р. Принципы и методы отбора устойчивых к колорадскому жуку форм картофеля и овощных пасленовых культур //Защита и карантин растений. – 2016. – №. 10. – С. 12-16.

82. Иванова О. В., Фасулати С. Р. Принципы и методы отбора устойчивых к колорадскому жуку форм картофеля и овощных пасленовых культур //Защита и карантин растений. – 2016. – №. 10. – С. 12-16.

83. Иванова О. В., Фасулати С. Р. Устойчивость картофеля к колорадскому жуку и специфика ее структуры у сортов различных групп спелости //Защита и карантин растений. – 2015. – №. 6.- С. 40-43.

84. Иванова О. В., Фасулати С. Р. Устойчивость овощных пасленовых культур к колорадскому жуку *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) //Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам. – 2016. – С. 65-65.

85. Иванова О.В., Фасулати С.Р. Устойчивость картофеля к

колорадскому жуку и специфика ее структуры у сортов различных групп спелости // Защита и карантин растений. 2015. №6. –С. 40-43.

86. Игнатов А.Н., Панычева Ю.С., Воронина М.В., Васильев Д.М., Джалилов Ф.С.-У. Динамика видового состава патогенов картофеля в европейской части РФ // Картофель и овощи. 2019 №9. С. 28-32.

87. Иродова Ф.Н., Курилов В.И.// Защита растений, Минск. -1976, № 9, с. 51.

88. Калиева Л.Т. Система защиты картофеля от колорадского жука в условиях Западно-Казахстанской области. - Автореф. диссертации, канд.с.-х. наук. - Саратов. - 2013.- 22 с.

89. Калинина К. В., Николаева З. В. Устойчивость некоторых сортов картофеля к колорадскому жуку //Агро XXI. – 2007. – №. 1-3. – С. 11-12.

90. Капусткин Д. В. Биологические особенности колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) в Северо-Западном регионе России. - Дисс. канд. биол. наук. - 143 с.

91. Карпун Н. Н., Янушевская Э. Б., Михайлова Е. В. Механизмы формирования неспецифического индуцированного иммунитета у растений при биогенном стрессе //Сельскохозяйственная биология. – 2015. – №. 5.- С.540-549.

92. Кахаров К.Х. Биологические особенности колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*, Say) и меры борьбы с ним в условиях Таджикистана. - Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук. - Санкт-Петербург, 2008.- 39 с.

93. Киль В.И., Головатенко Н.А., Крутенко Д.В. Резистентность вредителей к трансгенному картофелю и другим Вt-защищенным культурам//Агрехимия. - 2004.- № 7.- С. 77-91.

94. Киру С. Д., Костина Л. И., Рогозина Е. В. Изучение генетических ресурсов картофеля на московском отделении ВИР и их значение для селекции //Плодоводство и ягодоводство России. – 2010. – Т. 23. – №. 1. – С. 58-68.

95. Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. Филогения, морфология, физиология, экология, адаптация, естественные враги / Отв. ред. тома проф. Р. С. Ушатинская. — М.: Наука, 1981. — 376 с.

96. Конарев А. В. Молекулярные аспекты иммунитета растений и их коэволюции с насекомыми // Биосфера. — 2017. — Т. 9. — №. 1. — С. 79-99.

97. Конарев А.В. Изменчивость ингибиторов трипсиноподобных протеиназ у пшеницы и родственных ей злаков в связи с устойчивостью к зерновым вредителям. // С.-х биология. — Л., 1987. — С.17-24.

98. Конарев А.В. Ингибиторы протеиназ и устойчивость картофеля к колорадскому жуку // Современные системы защиты и новые направления в повышении устойчивости картофеля к колорадскому жуку. Серия Генетическая инженерия и экология. 2000. Т. 1. С. 35-40.

99. Конарев Ал.В., Вилкова Н.А. Ингибиторы ферментов и иммунитет // Защ. Растений. — 1984. - №40. — С.17-19.

100. Конарев Ал.В. Системы ингибиторов гидролаз у злаков организация, функции и эволюционная изменчивость // Автореф. дисс. докт. биол. наук. - М.: 1992.-38 с.

101. Конарев Ал.В., Вилкова Н.А. Ингибиторы ферментов и иммунитет // Защита растений. -1984.- № 10.- С. 17-19.

102. Коршунов А.В., Анисимов Б.В. Семеноводство картофеля, контроль качества и сертификации / Россельхозакадемия. - ВНИИКХ. - М.- 2003.- 291 с.

103. Кукушкина Л. А. Селекция яровой пшеницы на устойчивость к хлебному пилильщику в лесостепи Среднего Поволжья: дисс. канд. с.-х. наук — Пензенский государственный аграрный университет, 2002. 173с.1

104. Петров Г.И. Результаты селекционной работы с озимой пшеницей на устойчивость к стеблевым пилильщикам. Сб.науч.тр. Ставропольского НИИСХ. - Ставрополь: Вып.21.- 1975.- С.26-35.

105. Кучумов А.П., Ефременко В.П. Выведение нематодоустойчивых сортов и семеноводство картофеля в ФРГ. — М., 1965. — С.1–98.

106. Ларченко К.И. Питание и диапауза колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в зависимости от температуры // Колорадский жук и меры борьбы с ним. – М.: АН СССР, 1958, с. 81–92.

107. Леонова И.Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, интрогрессии и пирамидирования генов // Вавиловский журнал генетики и селекции. - 2013.-Т. 17.- № 2.- С. 314-325.

108. Леонтьева Т. Л., Беньковская Г. В., Николенко А. Г. Потеря эффективности пиретроидов против колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say. в Башкортостане // Современное состояние проблемы резистентности вредителей, возбудителей болезней и сорняков к пестицидам в России и сопредельных странах на рубеже XXI века. – 2000. – С. 33-34.

109. Лепехов С.Б. Зарубежный опыт селекции пшеницы на устойчивость к хлебному пилильщику // Актуальные проблемы АПК Сибири: итоги и перспективы. - Сборник научных работ (к 65-летию Алтайского НИИ сельского хозяйства). Барнаул, 2015.- С. 192-200.

110. Лиманцева Л. А. Золотистая картофельная нематода *Globodera rostochiensis* в Северо-Западном регионе РФ: состав популяции, источники и доноры устойчивости: дис. ... кандидата биол. наук. - Санкт-Петербург. - 2010. - 102 с.

111. Малько А.М., Николаев Ю.Н., Макарова В.С., Кудрявцева В.Ю., Симаков Е.А., Анисимов Б.В., Юрлова С.М., Усков А.И., Овэс Е.В., Зейрук В.Н., Чугунов В.С., Митюшкин А.В., Журавлев А.А., Хутинаев О.С. Технологический процесс производства оригинального, элитного и репродукционного семенного картофеля: Методические рекомендации. М.: ФГБУ «Россельхозцентр», ГНУ ВНИИКХ Россельхозакадемии, 2011. 32 с.

112. Малюга А. А., Чуликова Н. С., Омельченко Н. А., Енина Н. Н. Устойчивость сортов картофеля к колорадскому жуку в лесостепи Приобья // Защита и карантин растений-. 2013.- №12.- С.17-19.

113. Маркелова Т. С. Использование диких видов и сородичей

пшеницы для интрогрессии генов устойчивости к болезням //Агро XXI. – 2007. – №. 4-6. – С. 16-18.

114. Мартиросян Ю.Ц. Аэропонные технологии в первичном семеноводстве картофеля – преимущества и перспективы // Картофелеводство: Материалы научн.-практ. конф. «Методы биотехнологии в селекции и семеноводстве». М.: ВНИИКХ имени А.Г. Лорха, 2014. С. 175-179.

115. Мартиросян Ю.Ц., Кособрухов А.А., Мартиросян В.В. Аэропонные технологии в безвирусном семеноводстве - преимущества и перспективы // Достижения науки и техники АПК. 2016, т. 30, № 10, с. 47-51.

116. Мартиросян Ю.Ц. Аэропонные технологии в первичном семеноводстве картофеля –перспективы и преимущества. Картофелеводство. Сборник научных трудов. 2014, с.75-77.

117. Маслова А. А. Ушаков, А. А., Старцев, В. И., Бондарева, Л. Л.- Селекция капустных культур на устойчивость к вредителям //Овощи России. – 2011. – №. 3. – С. 38-42.

118. Мацишина Н. В. К вопросу устойчивости сортов картофеля традиционной селекции к колорадскому жуку *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 (Coleoptera, Chrysomelidae) в условиях муссонного климата Приморского края //Овощи России. – 2015. – №. 2. – С. 80-83.

119. Мацишина Н. В. Развитие колорадского жука в зависимости от температуры и фотопериода //Защита и карантин растений. – 2014. – №. 11.- С.49-50.

120. Мацишина Н.В. К биологии колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 (Coleoptera, Chrysomelidae) на юге Дальнего Востока России // Евразийский энтомологический журнал, 2011. – Т. 10. – Вып. 3. – С. 330-336.

121. Медведев С. С. Физиология растений. – СПб. - 2012.- 512с.

122. Методика испытаний регуляторов роста и развития растений в открытом и защищенном грунте. Под ред. Казакова В. и др. М.- Издательство



ТСХА. -1990.-55 с.

123. Мигранов М.Г. Пиретройды: Отечественные аналоги и их токсикология. Уфа: Принт, 1994. 101с.

124. Мигранов М.Г., Беньковская Г.В. Колорадский жук в условиях Предуралья Башкирии. - В книге: Научные основы охраны природы Урала и проблемы экологического мониторинга в соответствии с решениями 26-го съезда КПСС. - Тезисы докладов. 1985. С. 37.

125. Милёхин А.В., Рубцов С.Л., Бакунов А.Л., Дмитриева Н.Н., Вовчук О.А. Перспективы использования биотехнологических установок в безвирусном семеноводстве картофеля в Среднем Поволжье //Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2014. – Т. 16. – №. 5-3.

126. Милёхин А.В., Рубцов С.Л., Бакунов А.Л., Дмитриева Н.Н., Вовчук О.А. Перспективы использования биотехнологических установок в безвирусном семеноводстве картофеля в среднем Поволжье // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. - 2014.-т. 16.- №5(3). - С. 1184-1191.

127. Молякко А. А. Марухленко, А. В., Еренкова, Л. А., Борисова, Н. П., Белоус, Н. М., Ториков, В. Е. Устойчивость картофеля к колорадскому жуку //Вестник Брянской государственной сельскохозяйственной академии. – 2019. – №. 5 (75).

128. Молякко А. А., Антощенко Ф. Е. Селекция на устойчивость к колорадскому жуку //Вестник Брянской государственной сельскохозяйственной академии. – 2012. – №. 2. С. 26-28.

129. Молякко А.А., Антощенко Ф.Е. Результаты оценки устойчивости картофеля к колорадскому жуку // Актуальные проблемы экологии на рубеже третьего тысячелетия и пути их решения: сб. науч. тр. Брянск, 1999. С. 477-478.

130. Молякко А.А., Антощенко Ф.Е. Результаты оценки устойчивости картофеля к колорадскому жуку // Актуальные проблемы экологии на рубеже

третьего тысячелетия и пути их решения: сб. науч. тр. Брянск, 1999. С. 477-478.

131. Молявко, А. А., Марухленко, А. В., Еренкова, Л. А., Борисова, Н. П., Белоус, Н. М., Ториков, В. Е. Устойчивость картофеля к колорадскому жуку // Вестник Брянской государственной сельскохозяйственной академии. – 2019. – №. 5 (75).

132. Мясникова М. Г. Создание исходного материала яровой твердой пшеницы для селекции сортов с выполненной соломиной: дисс. канд. с.-х. наук. – Безенчук. - 2006.-133с.

133. Новожилов К.В., Смирнова А.А., Савченко К.Н., Сухорученко Г.И., Толстова Ю.С. Методические указания по испытанию инсектицидов, акарицидов и моллюскоцидов в растениеводстве. М.: Госагропром СССР, 1986. 280 с.

134. Нуриддинов Я. А., Ярова, Э. Т., Мальчихина, О. Г., Тоболова, Г. В., Колошина, К. А. Продуктивность меристемного картофеля в искусственных средах аэропных и гидропных установок // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2019. – №. 6 (80).- С.102-106.

135. Овэс Е.В., Колесова О.С., Фенина Н.А. Выращивание *in vitro* микроклубней с применением контейнерной технологии // Современная индустрия картофеля: состояние и перспективы развития: Материалы VI межрегиональной научно-практической конференции. Чебоксары. - 2014.- С. 111-115.

136. Овэс Е.В., Колесова О.С., Фенина Н.А. Выращивание *in vitro* микроклубней с применением контейнерной технологии // Современная индустрия картофеля: состояние и перспективы развития: Материалы VI межрегиональной научно-практической конференции. Чебоксары, 2014. С. 111 115.

137. Павлюшин В. А. Сухорученко Г. И., Фасулати С. Р., Вилкова Н. А. Колорадский жук: распространение, экологическая пластичность,

вредоносность, методы контроля / В. А. Павлюшин, //Защита и карантин растений. – 2009. –№ 3. – С. 90–100.

138. Павлюшин В.А., Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Нефедова Л.И./ Вестник защиты растений 4(90) – 2016, с. 5–18

139. Павлюшин, В. А., Вилкова, Н. А., Сухорученко, Г. И., Нефедова, Л. И. Формирование агроэкосистем и становление сообществ вредных видов биотрофов //Вестник защиты растений. – 2016. – Т. 88. – №. 2. – С. 5-15.

140. Панычева Ю.С., Васильев Д.М., Супрунова Т.П., Сахарова А.Н., Игнатов А.Н. Динамика поражения сортов картофеля вирусом Y в полевых условиях // Картофель и овощи. 2019 №5. С. 25-29.

141. по регистрационным испытаниям инсектицидов, акарицидов, моллюскоцидов и родентицидов в сельском хозяйстве. СПб., 2004. 363 с.

142. Покровский А.А. Роль биохимии в развитии наука о питании / М., 1974. – 125 с.

143. Прищепенко Е. А., Замалиева Ф. Ф. Защита семенных посадок картофеля от заражения Y-вирусом картофеля //Защита и карантин растений. – 2013. – №. 8. С. 44-46.

144. Прогноз появления и распространения вредителей и болезней сельско-хозяйственных культур в Башкирской АССР в 1978 году и меры борьбы с ними.- Уфа.-1978. 94с.

145. Прогноз появления и распространения вредителей и болезней сельскохозяйственных культур в Башкирской АССР в 1978 году и меры борьбы с ними. 1978 / под ред. Л. А. Савилова. Уфа: Башкирское книжное издательство. 94 с.

146. Пузина Т.И., Кириллова И.Г., Якушкина Н.И. Динамика индолилуксусной кислоты в органах картофеля на разных этапах онтогенеза и ее роль в регуляции роста клубня // Изд-во Вестник Академии наук. Серия биологическая. 2000. № 2. С.170 - 177.

147. Рогозина Е. В. Дикие клубненозные виды рода *Solanum* L. и перспективы их использования в селекции картофеля на устойчивость к

патогенам //Автореферат дисс... докт. биол. наук., Санкт-Петербург. – 2012.- 299с.

148. Рогозина Е. В. Южноамериканские дикорастущие виды картофеля: особенности онтогенеза и перспективы использования в селекции //Сельскохозяйственная биология. – 2005. – Т. 5. – С. 33-41.

149. Рогозина Е. В., Мироненко, Н. В., Афанасенко, О. С., Мацухито, Ю. Широко распространенные и потенциально опасные для российского агропроизводства возбудители вирусных болезней картофеля //Вестник защиты растений. – 2016. – №. 4. – С. 24-33.

150. Рогозина Е. В., Хавкин Э. Е. Межвидовые гибриды картофеля как доноры долговременной устойчивости к патогенам // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21. – №. 1. – С. 30-41.

151. Рогозина Е.В. Молекулярно-генетические взаимодействия в системе «Патоген-хозяин» при фитофторозе картофеля и современные стратегии селекции (обзор) // Сельхозбиология- 2011.- №5. – С.17-30.

152. Рогозина Е.В., Бирюкова В.А., Симаков Е.А., Жарова В.А., Чалая Н.А., Кузнецова М.А., Рогожин А.Н., Бекетова М.П., Фаина О.А., Хавкин Э.Е. Межвидовые гибриды как родительские формы для упреждающей селекции картофеля на устойчивость к болезням и вредителям // Достижения науки и техники АПК. - 2018.- №1.- С. 26-31.

153. Рославцева С.А., Михина Н.Г. О реистентности колорадского жука к инсектицидам // Защита и карантин растений, 2001, № 6, с. 27–28.

154. Румянцев С.М. Микробы, эволюция, иммунитет/ Л.-1984. – 170 с.

155. Рябова Н. В., Заушинцена А. В. Сортовые различия картофеля по антиксенозу к колорадскому жуку (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Вестник КрасГАУ. 2010. №7. С. 63-67.

156. Рябченко Н. А., Никитин Н. И. Влияние пищевого фактора на микроэволюцию колорадского жука //Biosystems Diversity. – 2006. – Т. 1. – №. 14. – С. 165-171.

157. Рябченко Н. А., Никитин Н. И. Микроэволюционные процессы в

популяции колорадского жука. // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Матер. II Междунар. конф. – Д.: ДНУ, 2003. – С. 156–158.

158. Салина Е. А. Технологии геномного моделирования и редактирования для решения задач селекции растений // Достижения науки и техники АПК. – 2016. – Т. 30. – №. 9.- С. 9-14.

159. Санин В.А. Колорадский жук. М.: Колос, 1976. 112 с.

160. Свидерская С. М. Моделирование влияния агрометеорологических условий на формирование и продуктивности картофеля и развитие популяции колорадского жука в ровенской области // Український гідрометеорологічний журнал. – 2011. – №. 8. – С. 98-105.

161. Северин С.Е., Соловьева Г.А. Практикум по биохимии. –М., Изд-во МГУ.- 1989.- 508 с.

162. Семчук Н.Н., Шишов А.Д., Сердюк А.С., Симаков Е.А., Митюшкин А.В., Овэс Е.В. Модульная технология ускоренного размножения новых перспективных сортов картофеля. // Вестник Новгородского государственного университета. - 2012.-№ 67.-С. 86-90.

163. Симаков Е. А., Анисимов Б. В. Картофелеводство в условиях меняющейся экономики России // Картофель и овощи. – 2007. – №. 8. – С. 2-3.

164. Симаков Е. А., Складорова Н.П., Яшина И.М. Методические указания по технологии селекции картофеля. М.- 2006.- 70 с.

165. Симаков Е.А. Перспективные направления использования методов биотехнологии в селекционно-генетических исследованиях по картофелю. В сборнике: Методы биотехнологии в селекции и семеноводстве картофеля Материалы международной научно-практической конференции. Сборник научных трудов. Сер. "Картофелеводство" 2014. С. 16-24.

166. Симаков Е.А., Анисимов Б. В., Филиппова Г.И., Стратегия развития селекции и семеноводства картофеля на период до 2020 года. // «Картофель и овощи». - №8.- 2010.- С. 2-5.

167. Симаков Е.А., Глез В.М., Мананков В.В., Журавлев А.А.,

Ильичева А.А., Писаренко Э.К. Методы оценки сортообразцов картофеля на устойчивость к золотистой картофельной нематоде в лабораторных испытаниях // М.: Достижения науки и техники АПК, 2006а. – 20 с.

168. Симаков, Е.А. Петухов С.Н., Мусин С.М., Морозова Н.Н., Трофимов Р.Н., Дементьева З.А. Методические указания по использованию дигаплоидов, диких и примитивных диплоидных видов в селекции картофеля /– М.: Достижения науки и техники АПК, 2006б. – 19 с.

169. Склярова Н.П., Логинов И.Я. Селекция картофеля на устойчивость к картофельной нематоде. // Науч. тр. НИИКХ: Селекция картофеля на иммунитет и защита от болезней и вредителей. – М.- 1986. – С. 24–35.

170. Слобожанина Е. А. Особенности развития колорадского жука в Зауралье за последние 5 лет //Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2007. – №. 3. – С. 23-26.

171. Смолеговец Д.В. Особенности выращивания *in vivo* микроклубней и их использование в оригинальном семеноводстве картофеля. Автореф... дисс... на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / ВНИИКХ. - Москва. - 2008.- 25с.

172. Соколянская М. П., Амирханов Д. В. Пути преодоления резистентности насекомых к инсектицидам //Вестник Башкирского государственного аграрного университета. – 2006. – №. 2. – С. 7-12.

173. Сташина Е. В., Гаврилов Н. А., Шабанов П. Д. Нейроповеденческие эффекты холинергических веществ в пренатальном периоде //Обзоры по клинической фармакологии и лекарственной терапии. – 2017. – Т. 15. – №. 3. С. 5-21.

174. Сухорученко Г. И., Долженко В. И., Новожилов К. В. Методы оценки действия инсектицидов на членистоногих //Вестник защиты растений. – 2006. – №. 3. – С. 3-12.

175. Сухорученко Г.И. Положение с резистентностью вредных видов в растениеводстве России в начале XXI века // Материалы 22-го

Всероссийского съезда по защите растений. – Санкт-Петербург, 2005, с. 61–66.

176. Сухорученко Г.И., Васильева Т.И., Иванова Г.П., Иванов С.Г., Зверев А.А. Положение с резистентностью колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) к инсектицидам в разных зонах картофелеводства России // Вестн. защиты растений. 2010. № 3. С. 30–38.

177. Сухорученко Г.И., Долженко В.И., Васильева Т.И., Иванов С.Г., Зверев А.А. Проблема резистентности колорадского жука к современным инсектицидам // Современные системы защиты и новые направления в повышении устойчивости картофеля к колорадскому жуку. М.: Наука, 2000. С. 93–99.

178. Сухорученко Г.И., Васильева Т.И., Иванова Г.П., Иванов С.Г., Зверев А.А. Положение с резистентностью колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) к инсектицидам в разных зонах картофелеводства России // Вестник защиты растений. – 2010. – Т. 3. – С. 30–38.

179. Сухорученко Г.И., Зильберминц И.В., Кузьмичев А.А. Определение резистентности вредителей сельскохозяйственных культур и зоофагов к пестицидам. – М.: ВАСХНИЛ, 1990, 79 с.

180. Булатов В.В., Хохоев Т.Х., Дикий В.В. и др. Проблема малых и сверхмалых доз в токсикологии. Фундаментальные и прикладные аспекты // Журн. Рос. хим. об-ва им. Д.И. Менделеева. 2002. Т. XLVI. № 6. С. 58–62.

181. Тараканов И. Г. Фоторегуляция в адаптивных стратегиях овощных растений: автореф. дис. на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук: специальность 03.00.12 «Физиология и биохимия растений»//РГАУ - МСХА им. К. А. Тимирязева. - Москва: 2007. -, 40 с.

182. Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе. 2001. Казань. Фэн (Наука). 448 с.

183. Терентьева Е. В., Ткаченко О. В. Аэропонный способ получения мини-клубней картофеля // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной

академии. – 2017. – №. 1.-С. 75-84.

184. Трофимец Л.Н., Анисимов Б.В., Меличенко Г.И. Развитие безвирусного семеноводства картофеля // Селекция и семеноводство. 1990. №4. С.44-49.

185. Трофимец Л.Н., Бойко В.В., Зейрук Т.В., Анисимов Б.В., Князева В.П. и др. Биотехнологические методы получения и оценки оздоровленного картофеля (рекомендации) / М.-Агропромиздат. - 1988. -34 с.

186. Турецкая Р.Х. Эндогенные факторы корнеобразования растений // Биология развития растений. – М. 1975. – С. 126-145.

187. Турецкая Р.Х., Гуськов А.В. Роль ауксинов, их кофакторов и ингибиторов в ризогенезе // Метаболизм и механизм действия фитогормонов. – Иркутск, 1979. – С. 21-27.

188. Турумтаева Г. Б., Камалетдинова Р. Н., Цветков В. О., Шпирная И. А., Ибрагимов Р. И. Исследование возрастной динамики активности амилаз *Leptinotarsa decemlineata* методом зимографии // Молодой ученый. — 2015. — №9.2. — С. 76-77.

189. Удалов М. Б. Структура популяции колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say на Южном Урале: Дис.... канд. биол. наук.-Уфа, 2006.-165 с. – 2006.

190. Удалов М. Б., Беньковская Г. В. Популяционная генетика колорадского жука: от генотипа до фенотипа //Вавилов. журн. генет. и селекции. – 2011. – Т. 15. – №. 1. – С. 156-172.

191. Удалов М. Б., Беньковская Г. В. Популяционная генетика колорадского жука: от генотипа до фенотипа //Вавилов. журн. генет. и селекции. – 2011. – Т. 15. – №. 1. – С. 156-172.

192. Удалов М. Б., Беньковская Г. В., Хуснутдинова Э. К. Структура популяции колорадского жука на Южном Урале //Экология. – 2010. – №. 2. – С. 126-133.

193. Удалов М.Б., Беньковская Г.В., Хуснутдинова Э.К. Структура популяции колорадского жука на Южном Урале. - Экология. 2010. № 2. С.



126-133.

194. Ушатинская Р. С. Колорадский картофельный жук. Филогения, морфология, физиология, экология, адаптация, естественные враги. – 1981.- 375 с.

195. Ушатинская Р. С. Многообразие форм физиологического покоя у колорадского жука как одна из причин расширения его ареала //Экология и физиология диапаузы колорадского жука. —М.: Наука. – 1966. – С. 5-21.

196. Ушатинская Р.С. (ред). Колорадский картофельный жук. Филогения, морфология, физиология, экология, адаптация, естественные враги. М.: Наука. 1981.377 с.

197. Фадина О.А., Бекетова М.П., Соколова Е.А., Кузнецова М.А., Сметанина Т.И., Рогозина Е.В., Хавкин Э.Е. Упреждающая селекция: использование молекулярных маркеров при создании доноров устойчивости картофеля (*Solanum tuberosum* L.) к фитофторозу на основе сложных межвидовых гибридов //Сельхозбиология. - 2017.- №1.- С. 84-94.

198. Фасулати С. Р. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в Европейской части СССР //Экология. – 1985. – Т. 6. – С. 50-56.

199. Фасулати С. Р., Иванова О. В. Устойчивые сорта как основа интегрированной защиты картофеля от колорадского жука и их отбор в полевых условиях //Защита картофеля. – 2015. – №. 2. – С. 32-35.

200. Фасулати С. Р., Лиманцева Л. А., Иванова О. В., Рогозина Е. В. Комплексная устойчивость картофеля к колорадскому жуку, картофельной коровке и золотистой картофельной нематоде // Защита и карантин растений. -2011.- №10. – С. 14-17.

201. Фасулати С. Р., Лиманцева Л.А., Иванова О.В., Комплексная устойчивость картофеля к колорадскому жуку, картофельной коровке и золотистой картофельной нематоде //Защита и карантин растений. – 2011. – №. 10.-С. 14-17.

202. Фасулати С.Р, Вилкова Н.А., Иващенко Л.С. Видовые и

внутриродовые особенности пищевых связей колорадского жука с растениями семейства Solanaceae II Коммуникация насекомых. Материалы международного симпозиума. Харьков. 1994. С.109- 112.

203. Фасулати С.Р. *Leptinotarsa decemlineata* Say - Колорадский жук. Агроэкологический атлас России и сопредельных государств. 2017. [www.Agroatlas.ru](http://www.Agroatlas.ru).

204. Фасулати С.Р. Внутривидовая структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say и популяционно-биологические аспекты устойчивости к нему сортов картофеля. - Автореф. дисс... канд.биол. наук. Л., ВИЗР, 1987. -20с.

205. Фасулати С.Р. Изучение адаптивной изменчивости вредителей для экологизации систем защиты растений на примере колорадского жука // Информ. бюл. ВПРС МОББ. СПб, 2007. С. 246–250.

206. Фасулати С.Р., Иванова О.В. Изменчивость биологических показателей развития колорадского жука при оценке устойчивости паслёновых культур к вредителю в различных экологических условиях// Вестник защиты растений. 2018.-№ 3.- (97). - С. 43-48.

207. Фасулати С.Р. Микроэволюционные аспекты воздействия сортов картофеля на структуру популяций колорадского жука // Труды ВИЗР. Л. 1988. С. 71-84

208. Фасулати С.Р. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в Европейской части СССР // Экология. 1985. № 6. С. 50-56.

209. Фасулати С.Р. Территориальное расселение колорадского жука в северных районах картофелеводства. // Экологические аспекты интенсификации сельскохозяйственного производства. Материалы международной научно-практической конференции. Пенза. 2002. С. 205-207.

210. Фирсов И. П., Бойко Ю. П., Старовойтова О. А. Использование биоконтейнеров в оригинальном семеноводстве картофеля //Вестник Федерального государственного образовательного учреждения высшего

профессионального образования «Московский государственный агроинженерный университет им. ВП Горячкина». – 2009. – №. 4.-С.13-15.

211. Франк Р. И., Кищенко В. И. Биопрепараты в современном земледелии //Защита и карантин растений. – 2008. – №. 4.- С. 30-32.

212. Фролов А.Н. Кукурузный мотылек. Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам: методическое пособие. – М.- Россельхозакадемия. - 2008 – С. 282-305.

213. Хавкин Э. Е., Рогозина Е. В., Кузнецова М. А. Создание уникальных селекционных доноров на основе межвидовых гибридов картофеля путем пирамидирования генов устойчивости к фитофторозу под контролем ДНК-маркеров // Достижения науки и техники АПК. - 2018. -№7.- С. 21-25.

214. Хайлова О.В., Денисов Н.И. Влияние сроков черенкования на укореняемость зеленых черенков древесных растений. Научные ведомости, Серия Естественные науки. 2012. № 9 (128). Выпуск 19, С.40-54.

215. Халилова А.З. Идентификация сесквитерпенов, выделяемых колорадским жуком *Leptinotarsa decemlineata* Say и листьями картофеля *Solanum tuberosum* L.// авторефф. дисс. канд. хим. наук.- Уфа.-1999.-25с.

216. Хмелинская Т. В., Буренин В. И. Адаптивный потенциал генресурсов моркови //Овощи России. – 2018. – №. 6. – С. 8-12.

217. Хутинаев О.С., Старовойтов В.И., Старовойтова О.А., Манохина А.А., Шабанов Ш. Э., Колесова О.С. Выращивание миниклубней картофеля и топинамбура в условиях водно-воздушной культуры с использованием искусственного освещения //Вестник Федерального государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Московский государственный агроинженерный университет им. ВП Горячкина». – 2018. – №. 4 (86). -С. 7-14.

218. Хутинаев О. С., Юрлова С. М., Анисимов Б. В. Особенности гидропонного выращивания мини и микро-клубней на установках КД-10 и «Минивит». Картофелеводство. // Сб. научных трудов. Всероссийского НИИ

картоф. хоз-ва. М. – 2012. – С. 125-131.

219. Хутинаев О.С., Анисимов Б.В., Юрлова С.М. Гидропонное выращивание мини- и микроклубней с применением различного спектра освещения // Материалы V научн.-практ. конф. «Состояние и перспективы инновационного развития современной индустрии картофеля». Чебоксары. 2013. С. 92-96.

220. Хутинаев О.С., Анисимов Б.В., Юрлова С.М., Мелешин А.А. Мини-клубни методом аэрогидропоники // Картофель и овощи. 2016. № 11. С. 12-14.

221. Хутинаев О.С., Старовойтов В.И., Шабанов Н.Э. Аэрогидропонный способ выращивания миниклубней картофеля и топинамбура в условиях искусственного освещения // Картофелеводство: Материалы Международной научно-практической конференции. М.: ВНИИКХ имени А.Г. Лорха, 2017. С. 259-268.

222. Хутинаев О.С., Юрлова С.М., Анисимов Б.В. Влияние режимов освещения на продуктивность и энергозатраты при выращивании мини-клубней в гидропонной культуре // Современная индустрия картофеля: Материалы VI межрегиональной научн.-практ. конф. Чебоксары. 2014. С. 116-118.

223. Цветков В.О. Гидролитические ферменты и их белковые ингибиторы как компоненты взаимодействия картофеля с колорадским жуком. Авто-реф. дисс. канд. биол. наук. - Уфа. - 2011. - 25с.

224. Цветков, В. О., Шпирная, И. А., Валиахметова, К. И., Ибрагимов, Р. И. Выделение и характеристика целлюлолитических ферментов колорадского жука // Актуальная биотехнология. – 2012. – №. 4. – С. 16-22.

225. Чемерис А.В., Чемерис Д.А., Баймиев А.Х., Князев А.В., Кулуев Б.Р., Максимов И.В. Борьба с ГМО как неолысенковщина // Биомика. - 2015. - Т. 7. - № 1 (12). - С. 1-39.

226. Черезов С.Н., Алексеева А.В., Шишкина Л.В. Динамика основных обменных процессов в онтогенезе растений

картофеля//Сельхозбиология. -2007. – №1. – С.78-81.

227. Шаманин А. А. Корелина, В. А., Попова, Л. А., Берим, М. Н. Изучение видового состава тлей-переносчиков вирусов на посадках картофеля в Архангельской области //Вестник защиты растений. – 2017. – Т. 94. – №. 4. – С. 63-68.

228. Шапиро И.Д., Вилкова Н.А., Фасулати С.Р., Иващенко Л.С. Методические рекомендации по изучению и оценке форм картофеля на устойчивость к колорадскому жуку. – М.: РАСХН, ВИЗР, 1993, 47 с.

229. Шевченко Н.Д., Шпирная И.А., Салыхова А.Ф., Цветков В.О., Марданшин И.С., Ибрагимов Р.И.//Активность ингибиторов целлюлаз, пектиназ в клубнях и листьях картофеля. - Вестник Оренбургского Государственного Университета, - 2009.-№6.-С. 431-433.

230. Шмонин С.А. Выделение исходного материала, гибридов и сортов картофеля по устойчивости к колорадскому жуку: автореф. дис. канд. с-х. наук / Л., 1968.- 25с.

231. Шпаков Л. Т. Подбор и оценка гибридов-беккроссов межвидового происхождения для селекции картофеля на устойчивость к колорадскому жуку // Дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1993. 177 с.

232. Шпаков Л.Т. Подбор и оценка гибридов-беккроссов межвидового происхождения для селекции картофеля на устойчивость к колорадскому жуку: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М.: ВНИИКХ, 1993. 24 с.

233. Шпирная И. А. Гидролитические ферменты и их ингибиторы как компоненты системы" насекомое-фитофаг-растение". – Автореф. канд. био. наук. - Уфа. - 2006.- 25с.

234. Шпирная И. А., Ибрагимов Р. И., Умаров И. А. Подавление активности гидролитических ферментов личинок колорадского жука растительными белками //Вестник Башкирского университета. – 2006. – Т. 11. – №. 3. С. 49-52.

235. Штерншис М. В., Цветкова В. П., Томилова О. Г. Применение биопрепаратов для защиты картофеля от основных вредителей и болезней в

Западной. Рекомендации/ Новосибир. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск, 2012 – 28 с.

236. Юсупов Т.М. Факторы устойчивости картофеля к картофельной моли (*Phthorimaea operculella* Zell.) автореферат дис. ... кандидата биологических наук /. Санкт-Петербург, Пушкин, 2006.- 25с.

237. Юсупов Т.М. Факторы устойчивости картофеля к картофельной моли (*Phthorimaea operculella* Zell.) автореферат дис. ... кандидата биологических наук /. Санкт-Петербург, Пушкин, 2006.- 25с.

238. Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высшая школа. 1987. 303 с.

239. Яковлев Б.В. Колорадский жук // Гос. инсп. по карантину с.-х. вредит. МСХ СССР. Рига, 1960. 152 с.

240. Ясюкевич, В. В., Попова, Е. Н., Гельвер, Е. С., Ривкин, Л. Е. Влияние климатического фактора на формирование ареала колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say)//Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 2007. – Т. 21. – С. 348-379.

241. Яшина И. М. Генетические и методические аспекты традиционной селекции картофеля на устойчивость к колорадскому жуку // Современные системы защиты и новые направления в повышении устойчивости картофеля к колорадскому жуку. - М. Наука, 2000.- С.102–107.

242. Яшина И. М., Симаков Е. А., Морозова Н. Н. и др. Доноры и генетические источники для использования в селекционном процессе картофеля. Каталог. М., 2010.

243. Яшина И. М., Склярова Н. П., Симаков Е. А. Результаты использования генетических источников из коллекции ВИР в селекции картофеля на устойчивость к болезням и вредителям // Тр. По прикл. бот., ген. и сел. 2007. Т. 163. С. 157–162.

244. Яшина И. М., Шпаков Л. Т. Методические указания, по массовой оценке, селекционного материала картофеля на устойчивость к колорадскому жуку. - М.: ВНИИКХ, 1994.- 42 с.

245. Яшина И.М., Шпаков Л.Т. Методические указания, по массовой оценке, селекционного материала картофеля на устойчивость к колорадскому жуку. - М.- 1994.- 42с.
246. A Jongsma M., Beekwilder J. Co-evolution of insect proteases and plant protease inhibitors //Current protein and peptide Science. – 2011. – V. 12. – №. 5. – С. 437-447.
247. Akbar, S. M. D., Jaba, J., Regode, V., Kumar, G. S., Sharma, H. C. Plant Protease Inhibitors and their Interactions with Insect Gut Proteinases //The Biology of Plant-Insect Interactions. – CRC Press, 2018. – С. 1-47.
248. Alter J.A., Grafius E.J., Whalon M.E., Feeding behavior of Cry IIIA-resistant and susceptible Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae on *Bacillus thuringiensis tenebrionis*-transgenic Cry IIIA-treated and untreated potato foliage// J. Econ. Entomol. 89: 311-317.
249. Albersheim P., Darvill, A., Augur, C., Cheong, J. J., Eberhard, S., Hahn, M. G., O'Neill, M. A. Oligosaccharins: oligosaccharide regulatory molecules //Accounts of Chemical Research. – 1992. – Т. 25. – №. 2. – С. 77-83.
250. Alyokhin A. Colorado potato beetle management on potatoes: current challenges and future prospects //Fruit, vegetable and cereal science and biotechnology. – 2009. – Т. 3. – №. 1. – С. 10-19.
251. Alyokhin, A.; Vincent, C.; Giordanengo, P. Insect Pests of Potato: Global Perspectives on Biology and Management, 1st ed.; Academic Press: Oxford, UK, 2013; p. 613.
252. Arunachalam C., Asha S. Pectinolytic enzyme – a review of new studies // Adv. Biotech. J. Online. 2010. V. 9. P. 1–5.
253. Balbyshev N. F., Lorenzen J. H. Hypersensitivity and egg drop: a novel mechanism of host plant resistance to Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) //Journal of economic entomology. – 1997. – Т. 90. – №. 2. – С. 652-657.
254. Bateman K.S., James M.N. Plant protein proteinase inhibitors: structure and mechanism of inhibition// Current protein and peptide Science. -

2011.-V12.-№5.-P.340-347.

255. Benchekroun A., Michaud D., Nguyenn Quoc B., Overney S., Desjardins Y., Yelle S. Synthesis of active oryzacystatin I in transgenic potato plants //Plant cell reports. – 1995. – T. 14. – №. 9. – C. 585-588.

256. Benkovskaya G.V., Udalov M.B.: Colorado Potato Beetle Investigations in the South Urals 2011. C. 1-54.

257. Bernays E. A. Insect-Plant Interactions (1990): Volume III. – 2017.- 72p.

258. Bittner N., Trauer-Kizilelma U. & Hilker M. Early plant defence against insect attack: involvement of reactive oxygen species in plant responses to insect egg deposition. Planta// 2017.-245.- C. 993–1007.

259. Bongers W. Aspects of host-plant relationship of the Colorado beetle. – Veenman, 1970. – №. 70-10. – 77c.

260. Brunelle F., NguyennQuoc B., Cloutier C., Michaud D. // Protein hydrolysis by Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, digestive proteases: the catalytic role of cathepsin D //Archives of Insect Biochemistry and Physiology: Published in Collaboration with the Entomological Society of America. – 1999. – T. 42. – №. 1. – C. 88-98.

261. Casagrande R. A. The Colorado potato beetle: 125 years of mismanagement //Bulletin of the Entomological Society of America. – 2014. – T. 33. – №. 3. – C. 142-150.

262. Cooper S. G., Douches D. S., Grafius E. J. Combining genetic engineering and traditional breeding to provide elevated resistance in potatoes to Colorado potato beetle //Entomologia experimentalis et applicata. – 2004. – T. 112. – №. 1. – C. 37-46.

263. Cooper S.G., Douches D.S., Grafius E.J. Insecticidal activity of avidin combined with genetically engineered and traditional host plant resistance against Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae//Journal of Economic Entomology. -2006.-Vol.99. - N 2.-P. 527-536.

264. Crossley M. S., Schoville S. D., Haagenson D. M., Jansky S. H. et al.



Plant Resistance to Colorado Potato Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in Diploid F2 Families Derived from Crosses Between Cultivated and Wild Potato // Journal of Economic Entomology, Volume 111, Issue 4, 3 August 2018, P. 1875–1884.

265. Dangle J., Jones J. Plant pathogens and integrated defense responses to infection. *Nature*, 2001, 411: 826-833.

266. Dickens J. C. Orientation of Colorado potato beetle to natural and synthetic blends of volatiles emitted by potato plants // *Agricultural and forest entomology*. – 2000. – T. 2. – №. 3. – C. 167-172.

267. Elmer E. Ewing, Philip F. Wareing Shoot, Stolon, and Tuber Formation on Potato (*Solanum tuberosum* L.) Cuttings in Response to Photoperiod // *Plant Physiol.*, 1978, v.61, P.348-353.

268. Ferro D. N., Alyokhin A. V., Tobin D. B. Reproductive status and flight activity of the overwintered Colorado potato beetle // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 1999. – T. 91. – №. 3. – C. 443-448.

269. Ferro D. N., Morzuch B. J., Margolies D. Crop loss assessment of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) on potatoes in western Massachusetts // *Journal of Economic Entomology*. – 1983. – T. 76. – №. 2. – C. 349-356.

270. Fisher D. G., Deahl K. L., Rainforth M. V. Horizontal resistance in *Solanum tuberosum* to Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // *American journal of potato research*. – 2002. – T. 79. – №. 4. – C. 281-293.

271. Fisher M.H. Recent advances in avermectin research // *Pure Appl. Chem.* 1990. V. 62. № 7. P. 1231–1240.

272. Weber D. Colorado beetle: pest on the move // *Pesticide outlook*. – 2003. – T. 14. – №. 6. – C. 256-259.

273. Flor H. H. Current status of the gene-for-gene concept // *Annual review of phytopathology*. – 1971. – T. 9. – №. 1. – C. 275-296.

274. Franco O.L., Rigden D.J., Melo F.R., Grossi-de-Sá M.F. Plant  $\alpha$ -amylase inhibitors and their interaction with insect  $\alpha$ -amylases. *Eur J Biochem.* - 2002.-V.-269.-P. 397-412.

275. Fürstenberg-Hägg J., Zagrobelny M., Bak S. Plant Defense against Insect Herbivores. *Int. J. Mol. Sci.* 2013. 14(5): 10242–10297. doi: 10.3390/ijms140510242
276. Garza, R., Vera, J., Cardona, C., Barcenas, N., Singh, S. P. Hypersensitive response of beans to *Apion godmani* (Coleoptera: Curculionidae) // *Journal of economic entomology*. – 2001. – T. 94. – №. 4. – C. 958-962.
277. Gatehouse A. M. R. et al. Concanavalin A inhibits development of tomato moth (*Lacanobia oleracea*) and peach-potato aphid (*Myzus persicae*) when expressed in transgenic potato plants // *Molecular Breeding*. – 1999. – T. 5. – №. 2. – C. 153-165.
278. Geuss, D., Stelzer, S., Lortzing, T., Steppuhn, A. *Solanum dulcamara*'s response to eggs of an insect herbivore comprises ovicidal hydrogen peroxide production // *Plant, cell & environment*. – 2017. – T. 40. – №. 11. – C. 2663-2677.
279. Green T. R., Ryan C. A. Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves: a possible defense mechanism against insects // *Science*. – 1972. – T. 175. – №. 4023. – C. 776-777.
280. Griese E., Dicke M., Hilker M., Fatouros N. Plant response to butterfly eggs: inducibility, severity and success of egg-killing leaf necrosis depends on plant genotype and egg clustering. *Scientific reports*, 2017, 7:7316. 12 pp.
281. Grosse-Holz F. M., van der Hoorn R. A. L. Juggling jobs: roles and mechanisms of multifunctional protease inhibitors in plants // *New Phytologist*. – 2016. – T. 210. – №. 3. – C. 794-807.
282. Grossi-de-Sa MF, Pelegrini PB, Vasconcelos IM, Carlini CR, Silva MS. Entomotoxic plant proteins: potential molecules to develop genetically modified plants resistant to insect-pests // *Plant Toxins*. – 2017. – C. 415-447.
283. Harborne J. B. *Introduction to ecological biochemistry*. – Academic press, 2014.- 243p.
284. Hare J.D. Ecology and management of the Colorado potato beetle // *Ann. Rev. Entomol. Palo Alto*, 1990. V. 35. P. 81–100.

285. Horgan FG, Quiring DT, Lagnaoui A, Pelletier Y (2009) Trade-off between foliage and tuber resistance to *Phthorimaea operculella* in two wild potatoes. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 131, 130-137

286. Horgan FG, Quiring DT, Lagnaoui A, Salas AR, Pelletier Y (2007) Periderm- and cortex-based resistance to tuber-feeding *Phthorimaea operculella* in two wild potato species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 125, 249-258.

287. Haissing B.E. Influences of auxins and auxin synergists on adventitious root primordium initiation and development // *New Zealand J. Forest Sci.* 1974. – Vol. 4. – №3. – P. 311-323.

288. Hsiao T. H., Fraenkel G. Selection and specificity of the Colorado Potato Beetle for Solanaceous and Nonsolanaceous plants. *Ann.Ent. Soc. Amer.*, 1968.-61(2): P. 493-503.

289. Ibragimov, R. I., Tsvetkov, V. O., Shpirnaya, I. A., Mardanshin, I. S., Ben-kovskaya, G. V., Yarullina, L. G. Inhibitors of Proteinases and Necrotic Reactions in the Potato Leaves Reduce the Reproductive Potential of the Colorado Potato Beetle // *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences.* – 2015. – T. 6. – №. 6. – C. 703-708.

290. Ibragimov, R. I., Tsvetkov, V. O., Shpirnaya, I. A., Mardanshin, I. S., Ben-kovskaya, G. V., Yarullina, L. G. Inhibitors of Proteinases and Necrotic Reactions in the Potato Leaves Reduce the Reproductive Potential of the Colorado Potato Beetle // *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences.* – 2015. – T. 6. – №. 6. – C. 703-708.

291. James, Clive. *Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2014.* ISAAA Brief No. 49. ISAAA: Ithaca, NY.

292. Jacques R.L., E. J. Brill. *The Potato Beetles*, 1988, Leiden, 144 p.

293. Kalazich J. C., Plaisted R. L. Association between trichome characters and agronomic traits in *Solanum tuberosum* (L.) XS. *berthaultii* (hawkes) hybrids // *American Potato Journal.* – 1991. – T. 68. – №. 12. – C. 833-847.

294. Kalazich J. C., Plaisted R. L. Association between trichome characters and agronomic traits in *Solanum tuberosum* (L.) XS. *berthaultii* (hawkes) hybrids

//American Potato Journal. – 1991. – T. 68. – №. 12. – C. 833-847.

295. Kempema LA, Cui X, Holzer FM, Walling LL // Plant Physiol., 2007. 143: 849–865.

296. Kessler A., Baldwin I. T. Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis //Annual review of plant biology. – 2002. – T. 53. – №. 1. – C. 299-328.

297. Kim Chan-Woo, Song Chang-Khil, Park Jung-Sik, Mun Hyun-Ki, Kang Young-Kil, Kang Bong-Kyoon. Growth and Yield of Potatoes with Different Mini-tubers in Wick-based Hydroponics // Korean Journal of Horticultural Science and Technology. 2009.V. 27(3). P. 399-403.

298. Klun J.A., Tipton C.L., Brindley T.A. 2,4-Dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one (DIMBOA), an active agent in the resistance of maize to the European corn borer // J. Econ. Entomol. 1967. V. 60, N 6. P. 1529-1533.

299. Kumar H. Resistance in rice against Brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) and White backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Horvath) (Homoptera: Delphacidae): Role of new sources of resistance, BPH populations and screening methodology. J. Biol. Ser. // 2018.- 2(1): 001-026.

300. Lauenstein, G. Sech gegen Nematoden / G. Lauenstein // Landwirtsch. - Bl. Weser-Ems, 1998. – Jg.145. – N 7. – S. 17–19.

301. Lawrence S. D. Novak, N. G., Ju, C. J. T., Cooke, J. E. Potato, *Solanum tuberosum*, defense against Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say): microarray gene expression profiling of potato by Colorado potato beetle regurgitant treatment of wounded leaves //Journal of chemical ecology. – 2008. – T. 34. – №. 8. – C. 1013-1025.

302. Lecardonnel A., Chauvin L., Jouanin L., Beaujean A., Prevost G., Sangwann Norreel B. Effects of rice cystatin I expression in transgenic potato on Colorado potato beetle larvae //Plant Science. – 1999. – T. 140. – №. 1. – C. 71-79.

303. Little D., Gouhier-Darimont C., Bruessow F., Reymond P. Oviposition by pierid butterflies' triggers defense responses in *Arabidopsis* //Plant Physiology. – 2007. – T. 143. – №. 2. – C. 784-800.

304. Lorenzen J. H., Balbyshev N. F., Lafta A. M., Casper H., Xin Tian, Sagredo B. Resistant potato selections contain leptine and inhibit development of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) //Journal of Economic Entomology. – 2001. – T. 94. – №. 5. – C. 1260-1267.
305. Mansouri S. M., Fathi S. A. A., Nouri-Ganbalani, G., Razmjou, J., Naseri, B., Rondon, S. I. Screening of Iranian potato germplasm for resistance to the potato tuberworm *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae) //American journal of potato research. – 2013. – T. 90. – №. 6. – C. 533-540.
306. Mateus-Rodriguez J.R., de Haan S., Andrade-Piedra J.L., Maldonado L., Hareau G., Barker I., Chuquillanqui C., Otazъ V., Frisancho R., Bastos C., Pereira A.S., Medeiros C.A., Montesdeoca F., Benitez J. Technical and Economic Analysis of Aeroponics and other Systems for Potato Mini-Tuber Production in Latin America // American Journal of Potato Research. 2013. V. 90(4). P. 357-368.
307. Michaud D., Nguyen Quoc BY., Yelle S. // FEBS Lett. 1993. V. 331. № 1– 2. P. 173–176.
308. Morrill W. L. Gabor, J. W., Hockett, E. A., Kushnak, G. D. Wheat stem sawfly (Hymenoptera: Cephidae) resistance in winter wheat //Journal of Economic Entomology. – 1992. – T. 85. – №. 5. – C. 2008-2011.
309. Mosolov V. V., Valueva T. A. Proteinase inhibitors in plant biotechnology: a review //Applied Biochemistry and Microbiology. – 2008. – T. 44. – №. 3. – C. 233-240.
310. Mohamed A., Doucher D. S. Pett W., Grafius E., Coombs J., Liswidowati L., Li W. Madkour M.A. Evaluation of potato tuber moth (Lipidoptera: Gelechiidae) resistance in tuber of Bt-Cry5 transgenic potato lines// J. Econ. Entomol. 93: 472-476.
311. Novillo C., Castañera P., Ortego F. Characterization and distribution of chymotrypsin-like and other digestive proteases in Colorado potato beetle larvae //Archives of Insect Biochemistry and Physiology: Published in Collaboration with the Entomological Society of America. – 1997. – T. 36. – №. 3. – C. 181-201.
312. Overney S, Fawe A, Yelle S, Michaud D. Dietrelated plasticity of the

digestive proteolytic system in larvae of the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // *Insect Biochemistry and Physiology*, 1997, V. 36, № 4. P. 241–250.

313. Pelletier Y., Dutheil J. Behavioural responses of the Colorado potato beetle to trichomes and leaf surface chemicals of *Solanum tarijense* // *Entomologia experimentalis et applicata*. – 2006. – T. 120. – №. 2. – C. 125-130.

314. Pelletier Y., Horgan F. G., Pompon J. Potato resistance to insects // *Am J Pl Sci Biotec*. – 2011. – T. 5. – C. 37-51.

315. Petzold-Maxwell J., Wong S., Arellano C. Gould F. Host plant direct defence against eggs of its specialist herbivore, *Heliothis subflexa*. *Ecological Entomology*// 2011.- 36.- P. 700–708.

316. Potter K., Davidowitz G., Woods H. A. Insect eggs protected from high temperatures by limited homeothermy of plant leaves // *Journal of Experimental Biology*. – 2009. – T. 212. – №. 21. – P. 3448-3454.

317. Rasoolizadeh A., Goulet, M. C., Guay, J. F., Cloutier, C., Michaud, D. Population-associated heterogeneity of the digestive Cys protease complement in Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* // *Journal of insect physiology*. – 2018. – T. 106. – C. 125-133.

318. Rasoolizadeh A., Goulet, M. C., Guay, J. F., Cloutier, C., Michaud, D. Population-associated heterogeneity of the digestive Cys protease complement in Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* // *Journal of insect physiology*. – 2018. – T. 106. – C. 125-133.

319. Reymond P. Perception, signaling and molecular basis of oviposition-mediated plant responses// *Planta*.-2013.- T. 238.-C. 247–258.

320. Rondon S. I., Gao Y. The Journey of the Potato Tuberworm Around the World // *Moths-Pests of Potato, Maize and Sugar Beet*. – IntechOpen, 2018.

321. Ross H., Über die Vererbung der Resistenz gegen den Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.) in Kreuzungen von *Solanum famatinae* Bitt. et Wittm. mit *S. tuberosum* L. und mit *S. chacoense* Bitt. // *Der Züchter*. – 1962. – Bd. 32, N 14. – S. 200–212.

322. Seino Y., Suzuki Y., Sogawa K. An ovicidal substance produced by rice plants in response to oviposition by the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* (Horvath) (Homoptera: Delphacidae) // *Applied Entomology and Zoology*. – 1996. – T. 31. – №. 4. – C. 467-473.
323. Sagredo, B., Lafta, A., Casper, H., Lorenzen, J. Mapping of genes associated with leptine content of tetraploid potato // *Theoretical and applied genetics*. – 2006. – T. 114. – №. 1. – C. 131.
324. Shafi A, Dogra V, Gill T, Singh Ahuja P, Sreenivasulu Y. Simultaneous Over-Expression of PaSOD and RaAPX in Transgenic *Arabidopsis thaliana* Confers Cold Stress Tolerance through Increase in Vascular Lignifications. *PLOS ONE*, 2014, DOI: 10.1371/journal.pone.0110302.
325. Shapiro A. M., DeVay J. E. Hypersensitivity reaction of *Brassica nigra* L. (Cruciferae) kills eggs of *Pieris* butterflies (Lepidoptera: Pieridae) // *Oecologia*. – 1987. – T. 71. – №. 4. – C. 631-632.
326. Simon-Delso N. et al. Systemic insecticides (neonicotinoids and fipronil): trends, uses, mode of action and metabolites // *Environmental Science and Pollution Research*. – 2015. – T. 22. – №. 1. – C. 5-34.
327. Sorokan A.V., Burhanova G.F., Maksimov I.V. Anionic peroxidase-mediated oxidative burst is required for jasmonic acid-dependent *Solanum tuberosum* L. defense against *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary. // *Plant Pathology*. - 2018.- T. 67.- C. 349-357.
328. Srp J., Nussbaumerova M., Horn M., Mares M., Digestive proteolysis in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*: Activity-based profiling and imaging of a multi-peptidase network // *Insect biochemistry and molecular biology*. – 2016. – T. 78. – C. 1-11.
329. Stelter, H. Weitere Beobachtungen über den Befall der Bastarde von CPC 1673 und CPC 1685 durch eine Herkunft vom Tup B des Kartoffelnematoden 123 (*Heterodera rostochiensis* Woll.) // *Nematologica*. – 1963. – Vol. 9, N 1. – P. 80–83.
330. Sztangret-Wisniewska, J. Breeding of potato for resistance to potato

cyst nematode *Globodera rostochiensis* Woll. and *Globodera pallida* Stone // *Biul.Inst.Hodowli Aklimat.Rosl.* – 2007. – N 243. – P. 179–190.

331. Tauber M. J., Tauber C. A. Prolonged dormancy in *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae): a ten-year field study with implications for crop rotation // *Environmental Entomology*. – 2002. – T. 31. – №. 3. – C. 499-504.

332. Thie N. M. R., Houseman J. G. Identification of cathepsin B, D and H in the larval midgut of Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Insect Biochemistry*. – 1990. – T. 20. – №. 3. – C. 313-318.

333. Thompson A. L. et al. Dakota diamond: An exceptionally high yielding, cold chipping potato cultivar with long-term storage potential // *American Journal of Potato Research*. – 2008. – T. 85. – №. 3. – C. 171.

334. Thornton M. The rise and fall of NewLeaf potatoes // *NABC Report*. – 2003. – T. 15. – C. 235-243

335. Tierno R., Carrasco A., Ritter E., de Galarreta J.I.R. Differential Growth Response and Minituber Production of Three Potato Cultivars Under Aeroponics and Greenhouse Bed Culture // *American Journal of Potato Research*. 2014. 91(4). P. 346-353.

336. Trung N. P., Fitches E., Gatehouse J. A. A fusion protein containing a lepidopteran-specific toxin from the South Indian red scorpion (*Mesobuthus tamulus*) and snowdrop lectin shows oral toxicity to target insects // *BMC biotechnology*. – 2006. – T. 6. – №. 1. – C. 18.

337. Tooker J. F., De Moraes C. M. Jasmonate, salicylate, and benzoate in insect eggs // *Journal of chemical ecology*. – 2007. – T. 33. – №. 2. – C. 331.

338. Tooker J.F., De Moraes C.M. Jasmonate in lepidopteran eggs and neonates // *J. Chem. Ecol.* - 2005. - T. 31: 2753–2759.

339. Van den Brink J., de Vries R. Fungal enzyme sets for plant polysaccharide degradation // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2011. V. 91. P. 1477–1492.



340. Vinder, J. Ergebnisse von Informationsuntersuchungen der Resistenz von Kartoffelwildlingen gegen Kartoffelnematoden // Ved. Prace vyzk. Ust. Bramborarskeho. – Havl. Brod, 1970. – S. 37–44.

341. Vleeshouwers V.G., Van Dooijeweert W., Govers F. e.a. The hypersensitive response is associated with host and nonhost resistance to *Phytophthora infestans*. *Planta*, 2000, 210: 853-864.

342. Walker Simmons M., Ryan C.A. Proteinase inhibitor synthesis in tomato leaves. Induction by chitosan oligomers and chemically modified chitosan and chitin // *Plant Physiol.* - 1984.- V. 76.-№ 3. - P. 787-790.

343. Zehnder G., Speese III J. Assessment of color response and flight activity of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae) using window flight traps // *Environmental Entomology.* – 1987. – T. 16. – №. 5. – C. 1199-1202.

344. Zhou S. Lou, Y. R., Tzin, V., Jander, G. Alteration of plant primary metabolism in response to insect herbivory // *Plant physiology.* – 2015. – T. 169. – №. 3. – C. 1488-1498.

345. Zhu-Salzman K, Zeng R. Molecular mechanisms of insect adaptation to plant defense: Lessons learned from a Bruchid beetle // *Insect Science*, 2008, V. 15, № 6. P. 477–481.

346. Zhu-Salzman K. Salzman RA, Ahn JE, Koiwa H. Transcriptional regulation of sorghum defense determinants against a phloem-feeding aphid // *Plant physiology.* – 2004. – T. 134. – №. 1. – C. 420-431.

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА						
Культура	картофель					
Фактор А	обработка инсектицидом					
Год исследований	2007					
Градация факторов	8					
Исследуемый показатель	урожайность	г/куст				
Количество повторностей	4					
Варианты	Повторности				Сумма по вариантам	Среднее значение
	1	2	3	4		
Башкирский, без защиты	544	574	520	510	2148	537
Башкирский, инсектицид	605	610	582	571	2368	592
Удача, без защиты	554	568	558	562	2242	561
Удача, инсектицид	660	665	610	620	2555	639
Луговской, без защиты	280	305	344	360	1289	322
Луговской, инсектицид	582	603	588	585	2358	590
Невский, без защиты	355	360	352	371	1438	360
Невский, инсектицид	581	575	566	560	2282	571
Сумма по повторностям	4161	4260	4120	4139	$\Sigma x=16680$	
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	F <sub>05</sub>	Достоверность
Общая	384400,0	31				
Повторностей	1455,3	3				
Вариантов	373792,5	7	53398,9	122,5	2,49	Достоверно
Остаток	9152,3	21	435,8			
Ошибка разности средней	14,8	г/куст				
НСР <sub>0,05%</sub>	46,9	г/куст				

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА						
Культура	картофель					
Фактор А	обработка инсектицидом					
Год исследований	2008					
Градация факторов	8					
Исследуемый показатель	урожайность	г/куст				
Количество повторностей	4					
Варианты	Повторности				Сумма по вариантам	Среднее значение
	1	2	3	4		
Башкирский, без защиты	522	534	512	502	2070	517
Башкирский, инсектицид	590	581	574	564	2309	577
Удача, без защиты	520	510	531	542	2103	523
Удача, инсектицид	613	610	590	608	2421	605
Луговской, без защиты	275	258	243	240	1016	254
Луговской, инсектицид	588	560	543	581	2272	568
Невский, без защиты	245	240	210	195	890	223
Невский, инсектицид	550	512	524	550	2136	534
Сумма по повторностям	3903	3805	3727	3782	$\Sigma x = 15217$	
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	F <sub>05</sub>	Достоверность
Общая	632782,0	31				
Повторностей	2026,8	3				
Вариантов	626107,7	7	89444,0	404,2	2,49	Достоверно
Остаток	4647,4	21	221,3			
Ошибка разности средней	10,5	г/куст				
НСР <sub>0,05%</sub>	33,5	г/куст				

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА						
Культура	картофель					
Фактор А	обработка инсектицидом					
Год исследований	2009					
Градация факторов	8					
Исследуемый показатель	урожайность	г/куст				
Количество повторностей	4					
Варианты	Повторности				Сумма по вариантам	Среднее значение
	1	2	3	4		
Башкирский, без защиты	670	634	608	536	2448	612
Башкирский, инсектицид	751	645	665	606	2667	667
Удача, без защиты	620	610	651	694	2575	644
Удача, инсектицид	734	784	690	688	2896	724
Луговской, без защиты	320	358	343	366	1387	347
Луговской, инсектицид	716	690	743	642	2791	698
Невский, без защиты	408	385	400	265	1458	365
Невский, инсектицид	630	604	628	578	2440	613
Сумма по повторностям	4849	4710	4728	4375	$\Sigma x = 18662$	
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	F <sub>05</sub>	Достоверность
Общая	648886,9	31				
Повторностей	15493,6	3				
Вариантов	595516,9	7	85073,8	47,2	2,49	Достоверно
Остаток	37876,4	21	1803,6			
Ошибка разности средней	30,0	г/куст				
НСР <sub>0,05%</sub>	95,5	г/куст				

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА						
Культура	картофель сорт Башкирский					
Фактор А	обработка инсектицидом					
Год исследований	2011					
Градация факторов	8					
Исследуемый показатель	урожайность		ц/га			
Количество повторностей	4					
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение
	1	2	3	4		
Контроль	282	278	283	285	1128	282
Регент	385	412	400	408	1605	401
Актара	330	342	328	341	1341	335
Банкол	388	361	364	374	1487	372
Танрек	305	298	296	290	1189	297
Фитоверм	285	335	312	301	1233	308
Димелин	362	355	339	335	1391	348
Фаскорд	372	318	344	369	1403	351
Битоксибациллин	381	366	335	331	1413	353
Сумма по повторностям	3090	3065	3001	3034	$\Sigma x = 12190$	
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	$F_{05}$	Достоверность
Общая	51914,6	31				
Повторностей	495,2	3				
Вариантов	45262,6	7	6466,1	22,1	2,49	Достоверно
Остаток	6156,8	21	293,2			
Ошибка разности средней	11,3	ц/га				
НСР $_{0,05\%}$	36,0	ц/га				

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА						
Культура	картофель сорт Удача					
Фактор А	обработка инсектицидом					
Год исследований	2011					
Градация факторов	8					
Исследуемый показатель	урожайность		ц/га			
Количество повторностей	4					
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение
	1	2	3	4		
Контроль	240	240	242	248	970	243
Регент	281	286	290	280	1137	284
Актара	272	270	274	275	1091	273
Банкол	310	308	306	311	1235	309
Танрек	255	250	250	259	1014	254
Фитоверм	291	280	280	305	1156	289
Димилин	330	340	330	338	1338	235
Фаскорд	259	260	255	258	1032	258
Битоксибацеллин	280	274	270	275	1099	275
Сумма по повторностям	2518	2508	2497	2549	$\Sigma x = 10072$	
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	$F_{05}$	Достоверность
Общая	27036,2	31				
Повторностей	166,9	3				
Вариантов	26272,2	7	3753,2	132,0	2,49	Достоверно
Остаток	597,1	21	28,4			
Ошибка разности средней	3,5	ц/га				
НСР $_{0,05\%}$	11,2	ц/га				

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА							
Культура	картофель сорт Удача						
Фактор А	обработка инсектицидом						
Год исследований	2012						
Градация факторов	8						
Исследуемый показатель	урожайность		ц/га				
Количество повторностей	4						
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение	
	1	2	3	4			
Контроль	46,6	48,5	44,5	42,8	182,4	45,6	
Регент	71,2	77,9	66,8	69,8	285,7	71,4	
Актара, ботва	72,3	69	66,4	70,5	278,2	69,6	
Актара, клубни	95,1	95,6	94,1	82,3	367,1	91,8	
Банкол	65,9	69,7	77,2	40,1	252,9	63,2	
Фаскорд	79,8	85,3	71,3	88	324,4	81,1	
Битоксибацеллин	82,1	85,3	79,5	69,6	316,5	79,1	
Димилин	60,1	56,6	59,9	54,9	231,5	57,9	
Сумма по повторностям	573,1	587,9	559,7	518	$\Sigma x=2238,7$		
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	F <sub>05</sub>	Достоверность	
Общая	7208,0	31					
Повторностей	339,2	3					
Вариантов	5884,5	7	840,6	17,9	2,49	Достоверно	
Остаток	984,3	21	46,9				
Ошибка разности средней	4,8	ц/га					
НСР 0,05%	15,4	ц/га					

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА						
Культура	картофель сорт Невский					
Фактор А	обработка инсектицидом					
Год исследований	2013					
Градация факторов	6					
Исследуемый показатель	урожайность		ц/га			
Количество повторностей	4					
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение
	1	2	3	4		
Контроль,	34,2	63,6	60,8	74,5	233,1	58,3
Престиж, клубни	132,1	102,6	100,5	125,4	460,6	115,2
Регент	136,5	107,4	115,5	114,5	473,9	118,5
Актара	156,1	123,5	131,3	87,9	498,8	124,7
Ципи	35	51,6	61,7	73,9	222,2	55,6
Битоксибацеллин	86,5	54,9	113,8	133,1	388,3	97,1
Сумма по повторностям	573,1	587,9	559,7	518	$\Sigma x=2276,9$	
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	$F_{05}$	Достоверность
Общая	27773,7	23				
Повторностей	1040,7	3				
Вариантов	18993,7	5	3798,7	7,4	2,90	Достоверно
Остаток	7739,3	15	516,0			
Ошибка разности средней	13,6	ц/га				
НСР 0,05%	43,2	ц/га				



ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА						
Культура	картофель					
Фактор А	сорта					
Год исследований	2007					
Градация факторов	13					
Исследуемый показатель	урожайность		г/куст			
Количество повторностей	4					
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение
	1	2	3	4		
03-1-22	722	708	716	695	2841	710
03-1-31	690	695	704	710	2799	700
03-3-57	590	612	622	575	2399	600
03-3-66	665	681	644	668	2658	670
03-04-12	577	589	618	577	2361	590
03-04-19	585	590	600	604	2379	595
03-08-12	631	589	590	590	2400	600
<b>03-11 -7 (4281-7)</b>	659	670	644	628	2601	650
03-11-12	644	652	612	625	2533	633
03-11-12	620	612	605	623	2460	615
Ст. Невский	432	469	485	421	1807	452
Ст. Луговской	519	501	480	492	1992	498
Ст. Удача	549	538	544	528	2159	540
Сумма по повторностям	7883	7906	7864	7736	$\Sigma x=31389$	
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	F <sub>05</sub>	Достоверность
Общая	275658,1	51				
Повторностей	1337,4	3				
Вариантов	264336,3	12	22028,0	79,4	2,21	Достоверно
Остаток	9984,3	36	277,3			
Ошибка разности средней	11,8	г/куст				
НСР <sub>0,05%</sub>	37,4	г/куст				

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА						
Культура	картофель					
Фактор А	Сорта, гибриды					
Год исследований	2008					
Градация факторов	13					
Исследуемый показатель	урожайность		г/куст			
Количество повторностей	4					
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение
	1	2	3	4		
03-1-22	452	403	412	431	1698	425
03-1-31	608	584	566	662	2420	605
03-3-57	621	635	651	631	2538	635
03-3-66	521	485	497	475	1978	495
03-04-12	498	521	449	554	2022	506
03-04-19	512	500	483	465	1960	490
03-08-12	544	503	498	495	2040	510
<b>03-11 -7 (4281-7)</b>	631	615	608	625	2479	620
03-11-12	587	593	618	603	2401	600
03-11-12	493	598	618	651	2360	590
Ст. Невский	546	501	483	455	1985	496
Ст. Луговской	475	496	557	511	2039	510
Ст. Удача	601	602	574	544	2321	580
Сумма по повторностям	7089	7036	7014	7102	$\Sigma x = 28241$	
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	F <sub>05</sub>	Достоверность
Общая	241944,5	51				
Повторностей	407,4	3				
Вариантов	199882,8	12	16656,9	14,4	2,21	Достоверно
Остаток	41654,3	36	1157,1			
Ошибка разности средней	24,1	г/куст				
НСР 0,05%	76,5	г/куст				

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА							
Культура	картофель						
Фактор А	Сорта, гибриды						
Год исследований	2009						
Градация факторов	13						
Исследуемый показатель	урожайность		г/куст				
Количество повторностей	4						
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение	
	1	2	3	4			
03-1-22	425	469	478	409	1781	445	
03-1-31	508	465	488	455	1916	479	
03-3-57	498	510	521	518	2047	512	
03-3-66	548	551	502	506	2107	527	
03-04-12	485	478	421	406	1790	448	
03-04-19	451	506	512	485	1954	489	
03-08-12	272	210	254	204	940	235	
<b>03-11 -7 (4281-7)</b>	648	601	576	542	2367	592	
03-11-12	586	532	564	571	2253	563	
03-11-12	584	537	512	576	2209	552	
Ст. Невский	365	384	399	410	1558	390	
Ст. Луговской	478	493	442	479	1892	473	
Ст. Удача	498	522	488	549	2057	514	
Сумма по повторностям	6346	6258	6157	6110	$\Sigma x=24871$		
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	F <sub>05</sub>	Достоверность	
Общая	431818,7	51					
Повторностей	2566,8	3					
Вариантов	398274,4	12	33189,5	38,6	2,21	Достоверно	
Остаток	30977,4	36	860,5				
Ошибка разности средней	20,7	г/куст					
НСР <sub>0,05%</sub>	66,0	г/куст					

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА						
Культура	картофель					
Фактор А	Сорта, гибриды					
Год исследований	2016					
Градация факторов	17					
Исследуемый показатель	урожайность		г/куст			
Количество повторностей			4			
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение
	1	2	3	4		
4402-97	254	235	245	225	959	240
4407-24	623	556	578	613	2370	593
4411-25	324	298	293	319	1234	309
4411-8	365	377	321	357	1420	355
4411-14	298	316	263	374	1251	313
4409-20	387	352	344	366	1449	362
4409-69	345	358	305	325	1333	333
4409-14	515	588	510	506	2119	530
4494-83	337	397	356	379	1469	367
4270-125	412	402	368	405	1587	397
4270-92	245	348	315	289	1197	299
4281-20	448	516	524	459	1947	487
4281-80*	485	529	532	454	2000	500
4281-15	228	185	198	219	830	208
Ст. Невский	288	305	308	295	1196	299
Ст. Луговской	387	345	338	397	1467	367
Ст. Удача	413	409	384	382	1588	397
Сумма по повторностям	6354	6516	6182	6364	$\Sigma x = 25416$	
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	F <sub>05</sub>	Достоверность
Общая	717512,2	67				
Повторностей	3289,9	3				
Вариантов	675567,7	16	42223,0	52,4	2,21	Достоверно
Остаток	38654,6	48	805,3			
Ошибка разности средней	16,9	г/куст				
НСР <sub>0,05%</sub>	53,6	г/куст				

Приложение 12

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА

Культура	картофель						
Фактор А	Сорта, гибриды						
Год исследований	2017						
Градация факторов	17						
Исследуемый показатель	урожайность		г/куст				
Количество повторностей			4				
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение	
	1	2	3	4			
4402-97	562	510	502	526	2100	525	
4407-24	631	663	657	654	2605	651	
4411-25	712	722	688	684	2806	702	
4411-8	719	735	701	699	2854	714	
4411-14	732	729	708	735	2904	726	
4409-20	784	721	654	739	2898	725	
4409-69	725	732	694	708	2859	715	
4409-14	798	731	723	748	3000	750	
4494-83	734	764	751	735	2984	746	
4270-125	684	665	643	651	2643	661	
4270-92	485	524	503	509	2021	505	
4281-20	748	721	733	749	2951	738	
4281-80*	773	788	754	738	3053	763	
4281-15	314	328	344	345	1331	333	
Ст. Невский	487	469	455	489	1900	475	
Ст. Луговской	365	389	401	346	1501	375	
Ст. Удача	526	587	564	513	2190	548	
Сумма по повторностям	10779	10778	10475	10568	$\Sigma x=42600$		
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	F <sub>05</sub>	Достоверность	
Общая	4139,6	67					
Повторностей	1225976,9	3					
Вариантов	24964,4	16	76623,6	147,3	2,21	Достоверно	
Остаток	4139,6	48	520,1				
Ошибка разности средней	13,5	г/куст					
НСР 0,05%	43,1	г/куст					

Приложение 13

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА							
Культура	картофель						

Фактор А	Сорта, гибриды						
Год исследований	2018						
Градации факторов	17						
Исследуемый показатель	урожайность		г/куст				
Количество повторностей			4				
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение	
	1	2	3	4			
4402-97	343	398	357	354	1452	363	
4407-24	214	268	318	338	1138	285	
4411-25	154	189	265	203	811	203	
4411-8	188	196	304	233	921	230	
4411-14	235	289	254	375	1153	288	
4409-20	387	354	312	397	1450	363	
4409-69	812	687	654	685	2838	710	
4409-14	458	512	532	498	2000	500	
4494-83	439	489	497	528	1953	488	
4270-125	218	264	209	201	892	223	
4270-92	324	351	287	279	1241	310	
4281-20	625	698	687	631	2641	660	
4281-80*	817	753	705	624	2899	725	
4281-15	375	358	324	342	1399	350	
Ст. Невский	397	364	328	423	1512	378	
Ст. Луговской	268	308	365	231	1172	293	
Ст. Удача	295	296	318	384	1293	323	
Сумма по повторностям	6549	6774	6716	6726	$\Sigma x = 26765$		
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	$F_{05}$	Достоверность	
Общая	1883498,3	67					
Повторностей	1700,2	3					
Вариантов	1768536,5	16	110533,5	46,8	2,21	Достоверно	
Остаток	113261,6	48	2359,6				
Ошибка разности средней	34,3	г/куст					
НСР $_{0,05\%}$	109,2	г/куст					

Приложение 14

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА			
Культура	картофель сорт Башкирский		
Фактор А	биопрепараты на основе		

	эндофитных бактерий						
Год исследований	2018						
Градация факторов	4						
Исследуемый показатель	отход при хранении		% по весу				
Количество повторностей			4				
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение	
	1	2	3	4			
Контроль	0,61	0,95	1,38	1,1	4,04	1	
Фитоспорин М	0	0	0	0	0	0	
Препарат М 1	0,38	0,45	0,42	0,35	1,6	0,4	
Препарат ПС10	0	0	0	0	0	0	
Сумма по повторностям	0,9801	1,96	3,24	2,1025	$\Sigma x=5,64$		
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	F <sub>05</sub>	Достоверность	
Общая	3,046700	15					
Повторностей	0,082550	3					
Вариантов	2,732300	3	0,91077	35,35	3,86	Достоверно	
Остаток	0,231850	9	0,02576				
Ошибка разности средней	0,026	%					
НСР 0,05%	0,082	%					

Приложение 15

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА			
Культура	картофель сорт Башкирский		
Фактор А	биопрепараты на основе эндофитных бактерий		

Год исследований	2019					
Градация факторов	4					
Исследуемый показатель	отход при хранении			% по весу		
Количество повторностей				4		
	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение
Варианты	1	2	3	4		
Контроль	0,39	0,61	0,25	0,34	1,59	0,4
Фитоспорин М	0	0	0	0	0	0
Препарат М 1	0	0	0	0	0	0
Препарат ПС10	0,23	0,19	0,15	0,23	0,8	0,2
Сумма по повторностям	0,62	0,8	0,4	0,57	$\Sigma x=2,39$	
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	$F_{05}$	Достоверность
Общая	0,509694	15				
Повторностей	0,020319	3				
Вариантов	0,435019	3	0,14501	24,0	3,86	Достоверно
Остаток	0,054356	9	0,00604			
Ошибка разности средней	0,006	%				
НСР $_{0,05\%}$	0,019	%				

## Приложение 16

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНОГО ОПЫТА						
Культура	картофель сорт Башкирский					
Фактор А	биопрепараты на основе эндофитных бактерий					
Год	2020					



исследований						
Градация факторов	4					
Исследуемый показатель	отход при хранении		% по весу			
Количество повторностей			4			
Варианты	Урожайность по повторениям				Сумма по вариантам	Среднее значение
	1	2	3	4		
Контроль	0,48	0,53	0,84	0,15	2	0,5
Фитоспорин М	0,52	0,12	0,23	0,33	1,2	0,3
Препарат М 1	0	0	0	0	0	0
Препарат ПС10	0	0	0	0	0	0
Сумма по повторностям	1	0,65	1,07	0,48	$\Sigma x=3,2$	
Дисперсия	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат $S^2$	F факт	F <sub>05</sub>	Достоверность
Общая	1,046000	15				
Повторностей	0,059450	3				
Вариантов	0,720000	3	0,24000	8,10	3,86	Достоверно
Остаток	0,266550	9	0,02962			
Ошибка разности средней	0,030	%				
НСР 0,05%	0,094	%				

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ (19) (11) (13) **RU 2751116 C1**

(51) МПК

A01H 1/04 (2006.01)

ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА  
ПО ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНОЙ СОБСТВЕННОСТИ(12) **ФОРМУЛА ИЗОБРЕТЕНИЯ К ПАТЕНТУ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

(52) СПК

A01H 1/04 (2020.08)

(21)(22) Заявка: **2020122572, 02.07.2020**(24) Дата начала отсчета срока действия патента:  
**02.07.2020**Дата регистрации:  
**08.07.2021**

Приоритет(ы):

(22) Дата подачи заявки: **02.07.2020**(45) Опубликовано: **08.07.2021** Бюл. № 19

Адрес для переписки:

**450075, Респ. Башкортостан, г. Уфа, пр-кт  
Октября, 141, ИНСТИТУТ НЕФТЕХИМИИ  
И КАТАЛИЗА УФИЦ РАН**

(72) Автор(ы):

**Марданшин Ильдар Салимьянович (RU),  
Савченко Римма Гафуровна (RU),  
Сорокань Антонина Вячеславовна (RU),  
Беньковская Галина Васильевна (RU)**

(73) Патентообладатель(и):

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ  
БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ УФИМСКИЙ  
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК (RU)**(56) Список документов, цитированных в отчете о  
поиске: **МАРДАНШИН И.С., СОРОКАНЬ А.В.  
Различия в фенотипическом проявлении  
гиперчувствительного ответа на отложение  
яиц колорадского жука у растений  
картофеля и перспектива его использования  
в селекции культуры. Защита картофеля,  
2018, N 2, с. 1417. RU 2148905 C1, 20.05.2000.  
SU 1731133 A1,  
07.05.1992. RU 2150824 C1, 20.06.2000.**

(54) Способ выявления реакции сверхчувствительности у листьев растений картофеля на кладки яиц колорадского жука для отбора перспективных гибридов и сортов по признаку устойчивости к данным насекомым

(57) Формула изобретения

Способ определения устойчивости картофеля к колорадскому жуку, включающий прямую оценку свойств растения, обуславливающих его устойчивость, отличающийся тем, что на листовую пластинку растения картофеля производится нанесение небольшой капли 20-50 мкл смыва 40%-ным спиртовым раствором с кладки яиц колорадского жука, при этом у устойчивых генотипов развивается реакция сверхчувствительности листовой пластинки в виде некротического пятна.

RU

1 16

2751

RU

RU

2751

1 16

C1

## БУРНОВСКИЙ

Культура: Картофель (*Solanum tuberosum* L.)

Группа: Картофель

Описание: Включен в Госреестр по Уральскому (9) региону. Среднеспелый, столового назначения.

Растение средней высоты до высокого, промежуточного типа, полупрямостоячее. Лист крупный, темно-зеленый. Волнистость края средняя.

Интенсивность антоциановой окраски внутренней стороны венчика средняя. Товарная урожайность 136-239 ц/га, на уровне стандарта Аспия. Максимальная урожайность 243 ц/га, на уровне стандарта (Республика Башкортостан). Клубень овально-округлый с мелкими глазкам. Кожура светло-бежевая. Мякоть кремовая. Масса товарного клубня 95-120 г. Содержание крахмала 14,0-16,5%. Вкус хороший и отличный. Товарность 77-97%. Лежкость 95%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, золотистой картофельной цистообразующей нематоды. По данным оригинатора, устойчив по ботве и клубням к возбудителю фитофтороза, морщинистой и полосчатой мозаике.

Автор(ы): СКЛЯРОВА НАДЕЖДА ПЕТРОВНА, ЖАРОВА ВЕРА АЛЕКСАНДРОВНА,

МАРДАНШИН ИЛЬДАР САЛИМЬЯНОВИЧ, ГУРЬЕВА ТАТЬЯНА ПЕТРОВНА, ШУШКОВА ТАТЬЯНА ПЕТРОВНА

Характеристики: *Направление использования: столовый, Срок созревания (гр.*

*спелости):* средний (среднеспелый), *Тип растения:* устойчив к раку, патотип I и к золотистой картофельной нематоды (R01)

## Допуск:

Номер заявки на допуск: 57395

Заявители: ФГБНУ УФИМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР

РАНФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР КАРТОФЕЛЯ ИМЕНИ А.Г.

ЛОРХА'

Дата регистрации заявки на допуск: 28.11.2011

Год включения в реестр допущенных: 2014

Регион: Уральский

Оригинатор(ы): ФГБНУ УФИМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР РАН

(450054, Г.УФА, ПР.ОКТЯБРЯ, Д.71) ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР

КАРТОФЕЛЯ ИМЕНИ А.Г. ЛОРХА' (140051, МОСКОВСКАЯ ОБЛ., ЛЮБЕРЕЦКИЙ Р-Н, П/О

КРАСКОВО, УЛ. ЛОРХА, 23, ЛИТЕРА 'В')

## БАШКИРСКИЙ

Культура: Картофель (*Solanum tuberosum* L.)

Группа: Картофель

Описание: Включен в Госреестр по Уральскому (9) региону. Раннеспелый, столового назначения.

Растение средней высоты, промежуточного типа, полупрямостоячее. Лист от среднего до большого размера, промежуточный, зеленый. Волнистость края сильная. Венчик крупный, красно-фиолетовый.

Товарная урожайность 149-311 ц/га, на уровне и на 77 ц/га выше стандартов Жуковский ранний и Лидер.

Урожайность на 45-й день после полных всходов (первая копка) 94-187 ц/га, на уровне стандартов Алена и Жуковский ранний, на 55-й день (вторая копка) 168-214 ц/га, на уровне и на

36 ц/га выше стандартов Алена и Лидер. Максимальная урожайность - 374 ц/га, на 92 ц/га выше стандарта Алена (Курганская обл.). Клубень овально-округлый с глазками средней глубины. Кожура гладкая, красная. Мякоть белая. Масса товарного клубня 90-198 г. Содержание крахмала 14,6-19,8%.

Вкус хороший. Товарность 80-99%. Лежкость 95%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, слабо поражен золотистой картофельной цистообразующей нематодой.

Автор(ы): ЯШИНА ИЗОЛЬДА МАКСИМОВНА, СИМАКОВ ЕВГЕНИЙ АЛЕКСЕЕВИЧ,

МАРДАНШИН ИЛЬДАР САЛИМЬЯНОВИЧ, АКАТЬЕВА ЛЮБОВЬ ПАВЛОВНА, ПУСЕНКОВА

ЛЮДМИЛА ИВАНОВНА

Характеристики: *Направление использования:* столовый, *Срок созревания (гр. спелости):* ранний (раннеспелый), *Тип растения:* устойчив к раку, патотип I; восприимчив к золотистой картофельной нематоды (R01)

### Допуск:

Номер заявки на допуск: 34958

Заявители: ФГБУ УФИМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР

РАНФГБУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР КАРТОФЕЛЯ ИМЕНИ А.Г.

ЛОРХА'

Дата регистрации заявки на допуск: 22.12.2000

Год включения в реестр допущенных: 2007

Регион: Уральский

Оригинатор(ы): ФГБУ УФИМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР РАН

(450054, Г.УФА, ПР.ОКТЯБРЯ, Д.71)ФГБУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР

КАРТОФЕЛЯ ИМЕНИ А.Г. ЛОРХА' (140051, МОСКОВСКАЯ ОБЛ., ЛЮБЕРЕЦКИЙ Р-Н, П/О

КРАСКОВО, УЛ. ЛОРХА, 23, ЛИТЕРА 'В')

Утверждаю

Глава КФХ «АГЛИ»

Чишмиского района

Республики Башкортостан



20 16 г.

## Акт

Мы, нижеподписавшиеся, представитель хозяйства КФХ «АГЛИ» Чишмиского района Республики Башкортостан главный агроном Юсупов А.Ш. и представитель Башкирского НИИСХ заведующий лабораторией селекции и семеноводства картофеля Марданшин И.С. составили настоящий о результатах производственного испытания сорта Бурновский на площади 2 га в 2015 году. Стандартом для сравнения был сорт картофеля Эволюшен.

При возделывании сорта картофеля Бурновский, относительно устойчивого к повреждению колорадским жуком, была применена только однократная обработка посадок картофеля половинной дозой инсектицида «Регент» в фазу полного цветения картофеля. При возделывании стандартного сорта Эволюшен для защиты картофеля от вредителя была применена обработка дна борозды комплексным препаратом «Престиж» и в последующем обработка ботвы картофеля в фазу полного цветения рекомендованной дозой препарата «Регент». Экономия затрат на возделывании картофеля сорта Бурновский, возникшая за счёт сокращения объема применения инсектицидов, составила 4887,5 руб. на 1 га.

Главный агроном КФХ «АГЛИ» Чишмиского района РБ  
Юсупов А.Ш.

Заведующий лабораторией селекции и семеноводства картофеля  
Башкирского НИИСХ Марданшин И.С.