

УДК: 635.21: 631.526

Изучение устойчивости коллекционных сортов картофеля к вирусным болезням в лесостепи Украины

Бондус Р. А., Таран О. П., Мищенко Л. Т., Павлик С. А.

Изучено 630 сортообразцов картофеля на устойчивость к основным вирусным заболеваниям в Лесостепи Украины. Установлено, что визуальная оценка заболеваний усложняется в связи с неспецифичностью некоторых симптомов вирусных болезней. С использованием иммунологических и электронно-микроскопических методов были идентифицированы возбудители вирусных инфекций — *M*-вирус картофеля и *Y*-вирус картофеля. Выделены сортообразцы, устойчивые к скручиванию листьев картофеля, полосчатой и морщинистой мозаике.

Ключевые слова: картофель, вирусные болезни, вирусы, вирусная инфекция, почвенно-климатические условия, визуальная диагностика, электронная микроскопия, ИФА

Study of the stability of collection of potato varieties to virus diseases in the forest-steppe of Ukraine

Bondus R. A., Taran O. P., Mishhenko L. T., Pavlik S. A.

Studied 630 potato varieties for resistance to the major viral diseases in the forest-steppe of Ukraine. Established that the visual assessment of diseases complicated by nonspecific symptoms of some viral diseases. Using immunological and electron microscopic methods were identified pathogens of viral infections — *Potato virus M* and *Potato virus Y*. Highlighted accessions resistant to potato leaf roll, leafdrop streak and wrinkled mosaic.

Keywords: potato virus diseases, viruses, viral infection, soil and climatic conditions, visual diagnostics, electron microscopy, ELISA

Введение

Актуальность изучения вирусных заболеваний растений обусловлена тем исключительным влиянием, которое испытывают живые организмы во

взаимодействии с этими патогенами. Вирусы, подчиняя себе репликационную систему клетки, изменяют метаболизм растения и наносят ощутимые потери для растений, которые культивируются человеком, но с другой стороны, способствуют эволюции видов в природе. Положение вирусов в систематике до сих пор вызывает споры, но несомненно, что их исследование имеет важнейшее значение для понимания жизнедеятельности всех живых организмов. В этой связи, открытие более ста лет назад Д. И. Ивановским болезнетворного начала с неизвестными ранее свойствами послужило толчком к развитию новых отраслей естествознания и хозяйственной деятельности, в частности семеноводства важных сельскохозяйственных культур.

Среди культур, которым вирусные инфекции наносят значительные убытки, картофель занимает особое место, поскольку патогены передаются вместе с посадочным материалом, и таким образом, длительное время циркулируют в агроэкосистемах, вызывая высокие потери урожая — до 15—70 % [5]. Важнейшим вопросом для культивирования картофеля является контроль вирусных инфекций, поэтому поиск источников устойчивости к вирусам — актуальная задача для селекции. Успешная борьба с вирусными болезнями картофеля возможна лишь в результате применения системы мероприятий, первостепенная роль в ней принадлежит селекции и семеноводству [4]. Использование естественной устойчивости к патогенам — это идеальное решение проблемы защиты растений и экологически безопасный для окружающей среды метод выращивания сельскохозяйственных культур. Изучение и установление свойств вирусов способствует созданию сортов, устойчивых к этим патогенам. Установлено, что у вида *S. tuberosum*, *ssp andigena*, который входит в родословную многих современных сортов, устойчивость к PVY контролируют два гена: Ry_{adg} , который отвечает за крайнюю устойчивость растений картофеля, и Ny_{adg} , контролирующей реакцию сверхчувствительности [12, 15]. Сверхчувствительность и крайнюю устойчивость к X-вирусу картофеля контролирует ген Nx_{chc} , интродуцированный в современные сорта картофеля от дикого вида *S. chacoense* Bitt. [14, 17].

До открытия, сделанного Д. И. Ивановским, вирусные заболевания картофеля — курчавость, волнистость и морщинистость листьев, рассматривали только как проявление "вырождения" или старения растений, поскольку доступными методами невозможно было выявить патоген, вызывающий эти заболевания. Распространение и вредоносность вирусных болезней картофеля в различных климатических зонах изучается с начала 20-х годов. До конца 50-х годов прошлого века было установлено, что их вредоносность возрастает по направлению от северных к южным и юго-восточным районам возделывания культуры, т.е. климатических зон с прохладным климатом и достаточным увлажнением к зонам высоких летних температур и недостаточного или

нерегулярного выпадения осадков [9]. Глобальные изменения климата, которые влияют на рост и развитие растений, выдвигают проблему комплексной устойчивости сортов к неблагоприятным условиям.

Таким образом, исследования устойчивости сортов картофеля к вирусным заболеваниям с учетом зоны возделывания, поиск источников устойчивости растений картофеля, как к биотическим, так и абиотическим факторам, а также изучение свойств вирусов, поражающих картофель в определенной почвенно-климатической зоне перспективны для работ по созданию сортов картофеля с комплексной устойчивостью к неблагоприятным факторам.

Цель исследования

Целью исследования было установление и идентификация вирусов, вызывающих заболевания картофеля в зоне Лесостепи Украины, а также изучение коллекции сортов картофеля и выделение для дальнейшего использования в селекционной работе сортообразцов, устойчивых к вирусным заболеваниям.

Материалы и методы

Исследования проводилось в Устимовской опытной станции растениеводства Института растениеводства им. В. Я. Юрьева Национальной академии аграрных наук Украины и в Национальном университете имени Тараса Шевченко на протяжении 2012—2013 гг.

Объектом для изучения были сорта картофеля коллекции Устимовской опытной станции растениеводства в количестве 630 образцов из 32 стран ближнего и дальнего зарубежья. За биологическим статусом коллекция представлена сортами (*cultivar*). Изучение коллекционного материала проводилось на природном инфекционном фоне в соответствии с общепринятыми методиками в картофелеводстве [3, 6—8]. Устойчивость сортов оценивали по 9-ти бальной шкале устойчивости: 1 — min, 9 — max проявление признака.

Гидротермический коэффициент для оценки условий вегетации рассчитывали по [10]. Классификации зон увлажнения, согласно Г.Т. Селянинову, влажная — 1, 6—1, 3; слабо засушливая — 1, 3—1, 0; засушливая — 1, 0—0, 7; очень засушливая — 0, 7—0, 4; сухая — < 0, 4. Характеристика климатических условий в годы исследований установлена на основании данных метеопоста Устимовской опытной станции растениеводства.

Сорта, которые в ходе полевой визуальной оценки были выделены как устойчивые к вирусным заболеваниям, тестировали на содержание латентной вирусной инфекции. Выделение вирусов и очистку вирусных препаратов, установление физических, иммунологических и молекулярно-биологических свойств вирусов, а также электронно-микроскопические исследования проводили в лаборатории экологии вирусов и диагностики вирусных заболеваний ННЦ «Институт биологии» Национального университета им. Тараса Шевченко.

Морфологию вирусных частиц изучали методом электронной микроскопии. Негативное контрастирование очищенных вирусных препаратов проводили 2, 0 % раствором фосфорновольфрамовой кислоты на протяжении 2-х минут [1]. Препараты исследовали при помощи электронных микроскопов JEM 1230 (JEOL, Япония) и EM-125 (Сумы, Украина).

Идентификацию вирусов проводили твердофазным иммуноферментным анализом (сендвич-вариант) с использованием коммерческих тест-систем фирмы LOEWE, Германия. Результаты реакции регистрировали ридером Termo Labsystems Opsis MR (США) из программным обеспечением Dynex Revelation Quicklink при длине волн 405/630 нм. Достоверными принимали значения, которые превышали отрицательный контроль в три раза [13]. Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета анализа Microsoft Excel. В таблице приведены усредненные данные оптической плотности (О.П.) трех аналитических повторностей исследуемых образцов.

Результаты и их обсуждение

Фенотипическим проявлением вирусной инфекции являются вирусные болезни растений. Характер развития и распространение вирусных болезней картофеля определяются биологическими и генетическими особенностями сортов. Визуальная диагностика, при которой учитывается присутствие на растениях локальных и системных симптомов — самый простой и дешевый метод изучения вирусных заболеваний, однако зависимость степени выраженности симптомов от генотипа растения, штамма возбудителя и условий эксперимента снижает его надежность [2]. В связи с этим, как существенное дополнение к визуальной диагностике сортов, был использован широкий спектр вирусологических методов для идентификации вирусов.

Исходя из того, что опытная станция расположена в центральной части Левобережной Украины на границе между Лесостепной и Степной зонами в юго-восточной части Полтавской области, влияние на интенсивность проявления вирусных болезней имеют метеорологические условия. Характеристика климати-

ческих условий в годы исследований приведена на основании данных метеопоста Устимовской опытной станции растениеводства.

С целью определения влияния внешних условий на характер развития и распространение вирусных болезней был произведен расчет гидротермического коэффициента (ГТК) за вегетационный период 2011—2013 гг. (таблица 1)

Таблица 1 — Гидротермический коэффициент вегетационного периода картофеля, 2011—2013 гг.

Годы	Месяцы			
	май	июнь	июль	август
2011	0,4	3,0	2,4	0,2
2012	0,7	0,3	1,1	0,4
2013	0,3	0,3	0,6	0,6

Согласно данным таблицы 1, засушливые условия окружающей среды преобладали в зоне южной части Лесостепи Украины, что создало благоприятный фон для развития вирусных болезней, за исключением 2011 года (июнь, июль). Соответственно, в эти месяцы наблюдалось избыточное количество осадков. В июне отмечено 195,5 мм осадков при среднем многолетнем показателе — 57,0 мм. Среднемесячная температура воздуха составляла +21,8°C при среднем многолетнем значении +19,5°C. В первой декаде июля 2011 г. выпало 155,3 мм осадков при среднем многолетнем значении 72,0 мм.

Установлено, что наиболее распространенными и вредоносными заболеваниями в данной природно-климатической зоне являются:

— вирусное скручивание листьев (возбудитель болезни вирус *L. Potato leaf roll virus*, ВСЛК);

— морщинистая мозаика (возбудитель болезни *Potato virus Y* в разных комбинациях с вирусами *Potato virus X*, *Potato virus S*, *Potato virus A*, *Potato virus M*, реже встречается моноинфекция PVY);

— полосчатая мозаика (возбудитель болезни — *Potato virus Y*), известно, что созданные в последние годы сорта имеют лишь относительную или полевую устойчивость к вирусу скручивания листьев, возбудитель болезни;

— вирус скручивания листьев картофеля (PLRV). Генетическая природа такой устойчивости обусловлена полигенным комплексом, что дает возможность повысить резистентность картофеля против болезни путем получения трансгрессий. Последовательным скрещиванием трех-четырех устойчивых форм можно получить потомство с высокой устойчивостью против вируса скручивания листьев. Также показано, что устойчивость к PLRV бывает двух типов: устойчивость против инфекции, передаваемой вирофорными тлями

и устойчивость против размножения и аккумуляции вируса в тканях растения. Последняя контролируется геном *PLRV.1.*, последовательность которого имеет много общего с геном *N* табака, который контролирует устойчивость к вирусу табачной мозаики (ВТМ) [17].

Симптомы болезни зависят от штамма, сорта, внешних условий, но в основном однотипные: листья пораженных растений становятся хрупкими, огрубевшими, скручиваются вдоль средней жилки, симптомы заболевания проявляются преимущественно на нижних листьях, верхние иногда остаются без симптомов поражения (рисунок 1).



Рисунок 1 — Симптомы вирусного скручивания листьев на растениях картофеля, сорт Катюша (Украина), 2012 г.

Отличие в симптомах обусловлено первичной или вторичной вирусной инфекцией. Отмечено, что прорастание инфицированных клубней задерживалось и наблюдалось образование нитевидных проростков.

Интенсивному развитию полосчатой мозаики, как показали результаты наших исследований, способствует недостаточное обеспечение растений влагой на фоне высоких температур. В период умеренной влажной погоды заболевание встречалось реже. Основным симптомом поражения полосчатой мозаикой был некроз тканей листьев и стеблей. Болезнь проявлялась сначала на молодых растениях в виде мозаики, а позже (в период бутонизации) — темным некрозом вдоль жилок с нижней стороны листа, на черешках, иногда на стеблях растений (рисунок 2).



Рисунок 2 — Симптомы полосчатой мозаики на картофеле, сорт Билина (Украина), 2013 г.

Черешки у пораженных растений становились хрупкими, усыхали, но не отпадали длительное время. Отмирание начиналось с нижних листьев. Пораженные растения отставали в росте, иногда погибали еще до начала цветения. Нами отмечалось, что полосчатая мозаика часто совмещалась с морщинистой мозаикой. Y- вирус картофеля в сочетании с другими вирусами картофеля, такими, как АВК, ХВК, СВК, МВК, вызывает вредоносные заболевания, которые иногда приводят к значительной потере урожая (до 70 %)[5]. Возбудитель полосчатой мозаики Y-вирус картофеля (PVY) распространен во всех районах выращивания картофеля. Эффект совместного действия патогенов во многом зависит от комбинации вирусов и сортовых особенностей картофеля.

При изучении устойчивости к морщинистой мозаике установлено, что симптомы заболевания проявлялись в начале вегетации. Пораженные растения отставали в росте и развитии. На поверхности листовой пластинки между жилками наблюдались вздутия, вследствие чего листья становились морщинистыми. Верхушка и края листовой пластинки закручивались к низу (рисунок 3).



Рисунок 3 — Симптомы морщинистой мозаики на растениях картофеля, сорт Ramos (Нидерланды), 2012 г.

У многих растений наблюдалось значительное уменьшение размеров пластинки листа. Со временем эти признаки усиливались и становились доминирующими. В отдельных случаях на поверхности листьев наблюдались мелкие некротические пятна, вследствие чего листья как будто покрыты ржавчиной. Наблюдалось резкое нарушение роста и развития растений. Цветение растений часто отсутствовало. Черешки листьев становились хрупкими, листья усыхали, но не опадали. Со временем на растениях наблюдалось постепенное отмирание почти всех листьев.

При первичном заражении в год посадки заболевание развивалось медленно. Сначала отмечалась крапчатость или мозаика на верхних листьях, которые со временем деформировались. Часто на них отмечался некроз. При позднем заражении признаки заболевания в первый год совсем не фиксировались и выявлялись лишь в последующей репродукции.

Во время исследований было установлено, что визуальная оценка заболеваний может усложняться из-за неспецифичности некоторых симптомов вирусных болезней, которые имеют сходство с симптомами грибных или бактериальных заболеваний. Характерные симптомы, напоминающие вирусные заболевания, могут вызываться экологическими условиями, минеральной недостаточностью почвы или влиянием на растения химических реагентов. В частности, симптомы морщинистости и мозаики проявляются при негативном влиянии повышенных доз гербицидов. Очень часто сходные симптомы проявляются при сочетании нескольких негативных факторов окружающей среды.

В связи с этим в Лаборатории экологии вирусов и диагностики вирусных заболеваний НИЦ «Институт биологии» Киевского национального университета имени Тараса Шевченко были проведены исследования с использованием современных вирусологических методов. Методом иммуноферментного анализа в растениях с симптомами вирусных заболеваний выявили наличие антигенов вирусов, преимущественно МВК и УВК, а также ВСЛК и СВК (таблица 2).

Таблица 2 — Содержание антигенов вирусов в бессимптомных растениях картофеля и в растениях с симптомами вирусных заболеваний некоторых сортов картофеля, О.П.

Сорта/образцы	Данные визуальной диагностики	ВСЛК	МВК	УВК	СВК
Катюша	Скручивание листьев	2, 065	0, 039	0, 040	0, 038
Билина	Плосчатая мозаика	0, 043	0, 034	0, 922	0, 036
Ramos	Морщинистая мозаика	0, 045	0, 702	0, 812	0, 348
Fausta	Морщинистая мозаика	0, 042	1, 015	0, 969	0, 036
Roslau	Морщинистая мозаика	0, 048	0, 975	1, 114	0, 038
Galina	Без симптомов	0, 049	0, 037	0, 041	0, 035
Bintje	Без симптомов	0, 046	0, 039	0, 041	0, 040
Позитивный контроль	-	2, 065	1, 815	1, 152	1, 510
Негативный контроль	-	0, 044	0, 032	0, 038	0, 036

В бессимптомных растениях сортов Galina и Bintje антигенов вирусов не выявлено, поскольку данные оптической плотности не превышали негативный контроль. В растениях сорта Катюша с симптомами скручивания листьев выявили высокое содержание антигенов ВСЛК, оптическая плотность образцов превышала негативный контроль в 46, 9 раз. Также антигены УВК и МВК выявили в растениях с симптомами морщинистой мозаики (сорта Ramos, Fausta и др.). В растениях сорта Билина, на которых при визуальной диагностике были выявлены симптомы полосчатой мозаики, выявлены антигены УВК.

Результаты обнаружения вирусов в растениях картофеля подтвердились с помощью электронной микроскопии (рисунки 4, 5).



Рисунок 4 — Электронограмма вирусов MBK и YBK, выявленных в листьях картофеля, сорт *Fausta* (Германия), микроскоп ЭМ-125

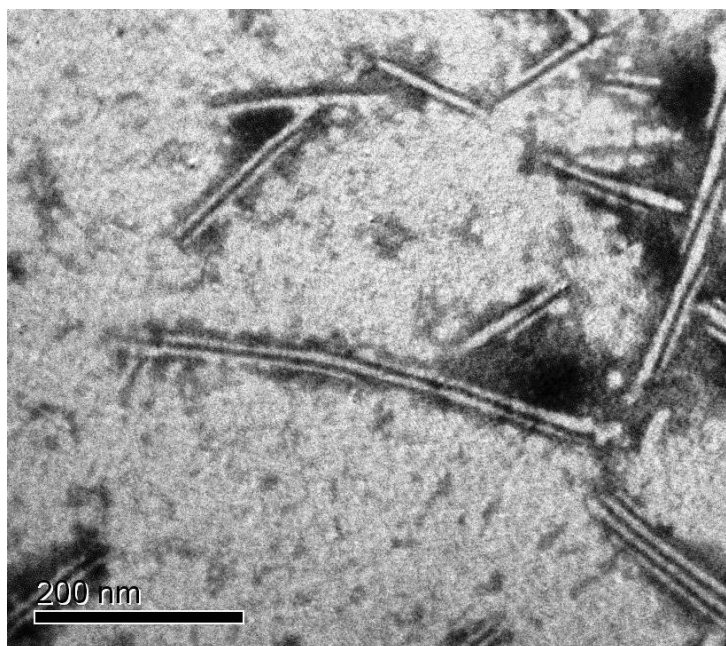


Рисунок 5 — Электронограмма вирусов YBK и MBK, выявленных в листьях картофеля, сорт *Roslau* (Германия), микроскоп JEM-1230 с приставкой

Вирусные частицы YBK нитевидные, модальная длина составляет 750 нм [18], по другим данным — 730x11 нм [11]. Вирус существует в виде комплекса штаммов, которые вызывают широкое разнообразие симптомов на листьях и клубнях картофеля, что приводит к снижению урожая и потере качества

клубней. Y — вирус картофеля обладает способностью быстро развиваться при накоплении в популяциях мутаций и рекомбинации между штаммами, приспособляясь к новым сортам картофеля в различных условиях среды [15]. Для МВК характерны частицы с длиной 650 нм и шириной 12 нм. Вирус также имеет много штаммов, которые отличаются вирулентностью и могут существовать длительное время в виде латентной инфекции.

На основании проведенных нами в 2011—2013 гг. исследований были выделены сортообразцы картофеля, устойчивые к вирусным заболеваниям (таблица 3).

Таблица 3 — Сорта картофеля устойчивые к основным вирусным заболеваниям в Лесостепи Украины, 2011—2013 гг.

Вирусное заболевание	Сорт	Страна-оригинатор
Скручивание листьев картофеля	Кристал	Россия
	Ada	Польша
	Bzura	Германия
	Sprint	Германия
	Aguila	Германия
	Roxy	Германия
	Shwalbe	Германия
	Tempora	Германия
	Turbella	Германия
	Apta	Германия
	Kardula	Германия
	Iskra	Чехия
	Galina	Чехия
	Jaerla	Нидерланды
	Sante	Нидерланды
	Grata	Нидерланды
	Kardinal	Нидерланды
	Bintije	Нидерланды
	Ostara	Нидерланды
	Debora	Нидерланды
Resy	Нидерланды	
Полосчатая мозаика	Пакупс	Украина
	Ada	Польша
	Sprint	Германия
	Apta	Германия
	Agwila	Германия
	Augusta	Германия
	Carla	Германия
	Eros	Германия
	Grata	Германия
	Lori	Германия

	Luna	Германия
	Oda	Германия
	Ponta	Германия
	Shwalbem	Германия
	Feldeslohn	Германия
	Desiree	Нидерланды
	Ostara	Нидерланды
	Radoza	Нидерланды
	Saturna	Нидерланды
	Electre	Бельгия
	Maritta	Франция
Морщинистая мозаика	Kardula	Германия
	Pamir	Германия
	Iskra	Чехия
	Galina	Чехия
	Magura	Румыния
	Igor	Югославия
	Marijke	Нидерланды
	Desiree	Нидерланды
	Ostara	Нидерланды
	Debora	Нидерланды
	Radosa	Нидерланды
Resy	Нидерланды	

Таким образом, на основании комплексной оценки с использованием вирусологических методов были выделены несколько сортов, устойчивых к полосчатой и морщинистой мозаикам: Desiree и Radoza. Сорта Iskra и Galina проявили устойчивость к скручиванию листьев и морщинистой мозаике, а растения сорта Ostara проявили устойчивость к трем вирусным болезням. Остальные сортообразцы проявили устойчивость только к одному из заболеваний.

Выводы

В результате проведенных исследований было установлено, что симптомы вирусных заболеваний на сортах картофеля максимально проявлялись в разные периоды вегетации: морщинистая мозаика легко диагностировалась в первой половине вегетации (до цветения); вирусное скручивание листьев и полосчатая мозаика — во второй половине вегетации. Широкий спектр современных лабораторных методов подтвердил наличие вирусов в инфицированных растениях.

В результате изучения выделены сорта картофеля, которые рекомендуются для дальнейшего их включения в селекционный процесс: устойчивые к вирусу

скручивания листьев картофеля — Кристал (Россия); Ada, Vzura (Польша); Sprint, Aguila, Roxy, Shwalbe, Tempora, Turbella, Apta, Kardula (Германия); Iskra, Galina (Чехия); Jaerla, Sante, Grata, Kardinal, Bintij, Ostara, Debora, Resy (Нидерланды); устойчивые к вирусу морщинистой мозаики — Kardula, Pamir (Германия); Iskra, Galina (Чехия); Magura (Румыния); Igor (Югославия); Marijke, Desiree, Ostara, Debora, Radosa, Resy (Нидерланды) и полосчатой мозаике — Ракурс (Украина); Ada (Польша); Sprint, Apta, Agwila, Augusta, Carla, Eros, Grata, Lori, Luna, Oda, Ponta, Shwalbe, Feldeslohn (Германия); Desiree, Ostara, Radoza, Saturna (Нидерланды); Electre (Бельгия); Maritta (Франция).

Исходя из выше изложенного и полученных нами результатов по изучению образцов картофеля на наличие вирусных заболеваний, необходимо обеспечить контроль вирусов, а также усилить работы по селекции сортов картофеля на комплексную устойчивость к вирусам.

Для эффективной борьбы с вирусными болезнями необходимо знать природу возбудителя и его биологические свойства. Поэтому при выявлении симптомов заболевания необходимо применять широкий спектр вирусологических методов, а именно: электронно-микроскопические, физические, иммунохимические, молекулярно-биологические. Изучение свойств выявленных нами вирусов и путей их передачи даст возможность в полной мере определить ареал их циркулирования, разработать экономически-обоснованные рекомендации по размещению и ведению семеноводства, что будет способствовать повышению урожайности картофеля.

Литература

1. Вірусні інфекції картоплі та їх перебіг за умов модельованої мікрогравітації/ Л.Т. Міщенко, В.П. Поліщук, О.П. Таран, О.І. Гордейчик.— К.: Фітосоціоцентр, 2011. — 144 с.
2. Гавриленко Т. А., Рогозина Е. В. Антонова О.Ю.Создание устойчивых к вирусам растений картофеля на основе традиционных подходов и методов биотехнологии// Идентифицированный генофонд растений и селекция.— Санкт-Петербург, 2005. — С.644—662.
3. Изучение и поддержание образцов мировой коллекции картофеля.— Ленинград, 1986. — 23 с.
4. Камераз А.Я. Предпосылки селекции картофеля на устойчивость к вирусным болезням / С.Н.Вирусные болезни с.-х. растений и меры борьбы с ними /Тр. V Всесоюзного совещания по вирусным болезням растений. — К.: — Наукова думка, 1966. — С. 161—170.
5. Картофель. Возделывание, уборка, хранение /под. ред. Д.Шпаар. — Мн.: ЧУП «Орех». — 2004. — 465 с

6. Международный классификатор СЭВ видов картофеля секции *Tuberaium* (Dun.) Buk. Рода *Solanum* L. — Ленинград, 1984. — 43 с.
7. Методические рекомендации по проведению исследований с картофелем. — К.: УНИИСХ, 1983. — 216 с.
8. Методичні рекомендації щодо проведення досліджень з картоплею. — Немішаєве: ІК, 2002. — 183 с.
9. Чигрин А.В. Вирусное скручивание листьев и усообразность к нему образцов картофеля на юге Лесостепной зоны России и Украины // Исходный материал для селекции культурных растений / Биол. ВИР. — 1994. — Вып. 233. — с. 43—45.
10. Чирков Ю.И. Основы агрометеорологии / Чирков Ю.И. — Л.: Гидрометеиздат, 1988. — 247 с.
11. Brunt A.A. Potiviruses/Virus and Virus-like Diseases of Potatoes and Production of Seed-Potatoes (eds. G.Loebenshtein)/ Klumer Academic Publisher, 2001. — P.77—87.
12. Celebi-Toprak F., Slack S.A. Jahn M.M. A new gene *Ny_{tblr}* for hypersensitivity to Potato virus Y from *Solanum tuberosum* maps to chromosome IV // Theor. Appl. Genet. — 2002. — №104.— P. 669—674.
13. Clark M.F. Characteristic of the detection of plant viruses / M.F. Clark, A.M. Adams // J. of Gen. Virology. — 1977. — Vol. 34, № 2. — P. 475—483.
14. Cockerham G. Genetical studies on resistance to potato viruses X and Y// Heredity.— 1970.— V. 25. — P. 309—348.
15. Jones R.A.C. Strain group-specific and virus-specific hypersensitive reactions to infection with potyvirus in potato cultivars//Ann. Appl. Biol. — 1990. — V.117. — P 93—105.
16. Karasev A.V., Gray S.M. Continuous and Emerging Challenges of Potato virus Y in Potato//Annual Review of Phytopathology. —2013. —V. 51. — P. 571—586.
17. Marczewski W., Flis B., Syller J., Schafer-Pregl R., Gebhardt C. A major QTL for resistance to Potato leafroll virus (PLRV) is located in a resistance hotspot on potato chromosome XI and is tightly linked to N-gene-like markers// Mol. Plant-Microbe Interact.— 2001.—V.12.— P. 1420—1425.
18. Virus taxonomy. Ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses // eds. A.M.Q. King, M.J. Adams, E.B. Carstens, E.J. Lefkowitz: Elsevier, 2012. — 1327 p.

Literature

1. Virusni infekcii kartopli ta ix perebig za umov model'ovanoï mikrogravitacii/ L.T. Mishhenko, V.P. Polishhuk, O.P. Taran, O.I. Gordejchik.— К.: Фитосоциентр, 2011. — 144 s.

2. Gavrilenko T. A., Rogozina E. V. Antonova O.Yu. Sozdanie ustojchivyx k virusam rastenij kartofelya na osnove tradicionnyx podxodov i metodov biotexnologii // Identificirovannyj genofond rastenij i selekciya. — Sankt-Peterburg, 2005. — S. 644—662.
3. Izuchenie i podderzhanie obrazcov mirovoj kollekcii kartofelya. — Leningrad, 1986. — 23 s.
4. Kameraz A. Ya. Predposylki selekcii kartofelya na ustojchivost' k virusnym boleznjam // Virusnye bolezni s.-x. rastenij i mery bor'by s nimi / Tr. V Vsesoyuznogo soveshchaniya po virusnym boleznjam rastenij. — K.: — Naukova dumka, 1966. — S. 161-170. pod red. Moskovec S.N.
5. Kartofel'. Vozdelyvanie, uborka, xranenie / pod. red. D. Shpaar. — Mn.: ChUP «Orex». — 2004. — 465 s
6. Mezhdunarodnyj klassifikator SE'V vidov kartofelya sekcii Tuberarium (Dun.) Buk. Roda Solanum L. — Leningrad, 1984. — 43 s.
7. Metodicheskie rekomendacii po provedeniyu issledovanij s kartofelem. — K.: UNIISX, 1983. — 216 s.
8. Metodichni rekomendacii shhodo provedennya doslidzhen' z kartopleyu. — Nemishaev: IK, 2002. — 183 s.
9. Chigrin A.V. Virusnoe skruchivanie list'ev i usojchivost' k nemu obrazcov kartofelya na yuge Lesostepnoj zony Rossii i Ukrainy // Isxodnyj material dlya selekcii kul'turnyx rastenij / Biol. VIR. — 1994. — Vip. 233. — s. 43—45.
10. Chirkov Yu.I. Osnovy agrometeorologii / Chirkov Yu.I. — L.: Gidrometeoizdat, 1988. — 247 s.
11. Brunt A.A. Potiviruses/Virus and Virus-like Diseases of Potatoes and Production of Seed-Potatoes (eds. G. Loebenshtein)/ Klumer Academic Publisher, 2001. — P. 77—87.
12. Celebi-Toprak F., Slack S.A. Jahn M.M. A new gene *Ny_{ibr}* for hypersensitivity to Potato virus Y from *Solanum tuberosum* maps to chromosome IV. Theor. Appl. Genet. 2002.— №104.— P. 669—674.
13. Clark M.F. Characteristic of the detection of plant viruses / M.F. Clark, A.M. Adams // J. of Gen. Virology. — 1977. — Vol. 34, № 2. — P. 475—483.
14. Cockerham G. Genetical studies on resistance to potato viruses X and Y // Heredity.— 1970.— V. 25.—P. 309—348.
15. Jones R.A.C. Strain group-specific and virus-specific hypersensitive reactions to infection with potyvirus in potato cultivars // Ann. Appl. Biol. — 1990. — V. 117.— P 93—105.
16. Karasev A.V., Gray S.M. Continuous and Emerging Challenges of Potato virus Y in Potato // Annual Review of Phytopathology.— 2013.— V. 51.—P. 571—586.
17. Marczewski W., Flis B., Syller J., Schafer-Pregl R., Gebhardt C. A major QTL for resistance to *Potato leafroll virus* (PLRV) is located in a resistance hotspot on

potato chromosome XI and is tightly linked to N-gene-like markers// Mol. Plant-Microbe Interact.— 2001.—V. 12.— P. 1420—1425.

18. Virus taxonomy. Ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses // eds. A.M.Q. King, M.J. Adams, E.B. Carstens, E.J. Lefkowitz: Elsevier, 2012. — 1327 p.