

Simulation of natural evolution of *Solanum* L. Sect. *Petota* Dumort. species towards late blight resistance

A.Ad. Podhaietskyi¹, N.V. Kravchenko¹, L.V. Kriuchko¹, S.M. Gorbas¹, A.An. Podhaietskyi²

¹Sumy National Agrarian University

G.Kondratieva St., 160, Sumy, Ukraine, E-mail: podgaje@ukr.net

²Bila Tserkva National Agrarian University

Square Volya, 8, Bila Tserkva, Ukraine, E-mail: Anatolich@bigmir.net

Sumbitted: 23.12.2017. Accepted: 08.02.2018

The article presents the theoretical substantiation and experimental data, confirming the natural evolution of potato species from the standpoint of the stability and effectiveness of genetic control of resistance to late blight. Resistant samples of wild potato species which were differ in the appearance of the trait were used as the initial material for research. Artificial infection of seedlings obtained from self-pollination of potato samples with the race of phytophthora (*Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary) 1-11X, Y, Z (25-30 conidia in the view of the microscope, 120 x), which made it possible to identify various types of resistance to fungus. The evolutionary changes of the species, relating their response to the changing of phytopathological situation in their areas have been experimentally proven. The intraspecific variety of *S. demissum* Lindl and *S. stoloniferum* Schlecht. samples by resistance to phytophthora, which manifested both among I1 and among I2, has been identified. Depending on the evolution of the samples, differences in the genetic control of resistance to the pathogen were found, which was manifested in the frequency of appearance of offspring with high resistance, hypersensitivity, high, medium and low field resistance, as well as complete damage of seedlings. In the species of *S. demissum* the sample was found, in its progeny the seedlings with extremely high resistance to the pathogen were not isolated, but in the case of the UK sample No 27-19 the part of such material was 94.2%. The lower level of genetic control in this species was characterized by the type of supersensitive resistance. Variation in the offspring samples by this type of resistance was observed in the range of 0-78.4%, and the splitting of seedlings with high field stability was even smaller and was within 0-45%. Similar data were obtained for the species of *S. stoloniferum*. A similar type of conjugate evolution of phytophthora resistance in the testing species has been experimentally proved. There were no differences in the manifestation of hypersensitive resistance or they were very insignificant. The maximum differences between species were 4% in the class with the offspring frequency of 81-100%. Based on the results of the phytophthora resistance evaluation of various samples of potato species in I2, it was assumed that under epiphytotic conditions in the area of species growth, samples with effective genetic control of the trait, i.e., with an extremely high degree of resistance, will be evolutionally promising.

Keywords: changeability progeny; type resistance; late blight; generative generation

Моделювання природної еволюції видів роду *Solanum* L. секції *Petota* Dumort. за фітофторостійкістю

А.А. Подгаєцький¹, Н.В. Кравченко¹, Л.В. Крючко¹, С.М. Горбась¹, А.Ан. Подгаєцький²

¹Сумський національний аграрний університет

вул. Г. Кондратьєва, 160, м. Суми, Україна, E-mail: podgaje@ukr.net

²Білоцерківський національний аграрний університет

пл. Волі, 8, м. Біла Церква, Україна, E-mail: Anatolich@bigmir.net

В статті изложены теоретические обоснования и экспериментальное подтверждение естественной эволюции видов картофеля с позиций стабильности, эффективности генетического контроля устойчивости к фитофторозу. Исходным материалом в исследовании использованы образцы диких видов картофеля, отличающиеся между собой по проявлению признака. Проводили искусственное заражение сеянцев от самоопыления образцов видов расой фитофторы (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) 1-11 X, Y, Z с нагрузкой 25-30 конидий в поле зрения микроскопа при увеличении в 120 раз, что позволило выявить различные типы устойчивости против гриба. Экспериментально доказаны эволюционные изменения видов относительно их ответной реакции на сравнительно быстро меняющуюся фитопатологическую ситуацию в ареалах. Выявлено внутривидовое разнообразие образцов видов *S. demissum* Lindl. и *S. stoloniferum* Schlecht по устойчивости к возбудителю фитофтороза, которое проявлялось как среди I₁, так и I₂. В зависимости от эволюции образцов обнаружены различия в генетическом контроле устойчивости к возбудителю болезни, что выразилось в частоте потомства с крайней высокой устойчивостью, сверхчувствительностью, высокой, средней и низкой полевой устойчивостью, а также полным поражением сеянцев. У вида *S. demissum* обнаружен один образец, среди потомства которого не выделены сеянцы с крайней высокой устойчивостью к патогену, однако у образца УК 27-19 часть такого материала составляла 94,2%. Более низким уровнем контроля у вида характеризовалась сверхчувствительная устойчивость. Отмечено варьирование потомства образцов по этому типу резистентности в пределах 0-78,4%, а выщепление сеянцев с высокой полевой устойчивостью было еще меньшим и находилось в пределах 0-45%. Близкие данные получены у вида *S. stoloniferum*. Экспериментально доказан сходный тип сопряженной эволюции фитофтороустойчивости у исследуемых видов. Не выявлены отличия или они оказались очень незначительными относительно проявления сверхчувствительной устойчивости. Максимальные различия между видами составили 4% в классе с частотой потомства в пределах 81-100%. На основании результатов оценки фитофтороустойчивости образцов видов среди I₂ сделано предположение, что в условиях эпифитотии болезни в местах произрастания видов перспективу для последующей эволюции будут иметь образцы с эффективным генетическим контролем признака, т. е. с крайней высокой устойчивостью. Противоположное относилось к образцам с низкой частотой потомства с такой характеристикой.

Ключевые слова: изменчивость потомства; типы фитофтороустойчивости; генеративные поколения

Вступ

Як історичний процес розвитку природи, еволюція живих організмів базується на теорії Ч. Дарвіна (Darvin, 1859). Рушійними силами її є зміна спадковості та природний добір, тобто можливість реалізації генетичної програми в межах норми реакції генотипу та добір тих біологічних форм, які здатні існувати в певних умовах (Dubinin, 1986). Виникнення та прояв нових факторів контролю ознак мало місце в результаті мутагенезу та комбінативної мінливості. Обидва процеси в природі відбуваються досить нечасто, чим пояснюється стабільність розвитку живих організмів, повторюваність відтворення їх у поколіннях.

Адаптаційні можливості кожного організму знаходяться в межах норми реакції генотипу. Водночас, дія окремих або комплексу зовнішніх чинників може виходити за її межі. У таких випадках пристосування організму до зовнішнього середовища відбувається через генетичну мінливість, яка забезпечує існування виду. А тому, мутаційні зміни спадковості – вагомий важіль еволюції. У природі збереження видів може відбуватися в результаті виникнення спонтанних мутацій. За позитивного їх впливу на пристосування організму до умов зовнішнього середовища (корисні мутації) вид з окремими змінами залишається у біоценозі. Нейтральні та шкідливі мутації не мають позитивного впливу на адаптивну здатність організму, що негативно впливає на його збереженість, продуктивну спроможність.

Через бар'єри, що регламентують несхрещуваність генетично відмінних, а іноді і близьких біологічних форм, які в природі зустрічається нерідко в процесі їх сумісного існування, створюються умови для стабілізації видів. Подолання дії цих бар'єрів часто обумовлюється стресовими чинниками (температура, сонячна радіація тощо), які забезпечують нормальний хід запилення та ембріогенез. Саме в таких специфічних умовах можлива гібридизація між організмами, які у звичайних, природних, умовах не схрещуються, або ще частіше – самозапилення. Через відносну нескладність зав'язування ягід від самозапилення в межах зразків, видів, а також можливості близькородинного перехресного запилення відбувається рекомбінація спадкових факторів, яка позитивно впливає на їх еволюцію.

Важливу роль в еволюції відводиться природному добору. Завдяки йому генетично змінені форми виживають або гинуть. Тиск добору слід розглядати як спосіб регуляції поширення певного алеля в генофонді. Саме завдяки цьому формується напрям еволюції видів і поява форм більш пристосованих до існування в екстремальних умовах.

Картопля у біологічному відношенні особлива культура. Крім двох типів розмноження: вегетативного і генеративного та багатьох інших відмінностей від інших сільськогосподарських культур, їй властивий значний генофонд, який згідно різних систем нараховує 112-235 видів (Zotееva, 2005; Gavrilenko, 2016).

Значним також є ареал диких та культурних видів картоплі. Найбільш північний вид – *S. fendleri* A. Grey поширюється до 35° північної широти, а найпівденніший вид *S. infundibuliforme* Phil. – 50° південної широти (Bukasov, 1973). Еволюція видів у різних природно-кліматичних умовах великою мірою обумовила масштабний генофонд культури.

Однією з біологічних особливостей картоплі є пластичність. Це стосується культурних сортів і, особливо, їх диких співродичів. Перші, організовані М.І. Вавіловим, експедиції в Мексику, Гватемалу, в Колумбію на чолі з С.М. Букасовим (Bukasov, 1925, 1926 pp.) і в Перу, Болівію, Чилі під керівництвом С.В. Юзепчука (Yuzepchuk, 1927, 1928 pp.), дозволили виявити значне різноманіття картоплі (Vavilov, 1967). Саме вони дали змогу М.І. Вавілову зробити висновок про специфічний розвиток землеробства Нового Світу, порівняно із Старим Світом, на основі використання дикої флори. Наприклад, туземне населення Мексики вживало в їжу бульби диких видів картоплі, використання яких в Європі ставалося під великий сумнів. Під час експедицій виявлено центри походження виду *S. tuberosum* L. – Чилоанське вогнище (південна частина Чилі та острів Чилое) Андійського осередку. На відміну від перуанських, болівійських, еквадорських видів картоплі, які зав'язують бульби лише в умовах короткого дня, *S. tuberosum* L. здатний утворювати їх в умовах довгого фотоперіоду, що, крім усього іншого, зумовило його поширення в європейській культурі.

У цілому, М.І. Вавілов (1967) виділяв два осередки еволюції картоплі – Північноамериканський і Центральнопівнічноамериканський, включаючи Антилські острови, а також Південноамериканський (перуано-еквадор-болівійський). В останньому виділено два підосередки - чилоанський і бразильсько-парагвайський.

Уперше вчення про осередки походження культурних рослин М.І. Вавілов опублікував у "Трудах по прикладній ботаниці і селекції" в 1926 р. Пізніше він неодноразово повертався до проблеми, уточнюючи і розширюючи її. Наприклад, у роботі "Учение о происхождении культурных растений после Дарвина" (Vavilov, 1940) ним були виділені Центральнопівнічноамериканський осередок із гірським Південноамериканським, Центральнопівнічноамериканським і Вест-індійським вогнищами та Андійський із власне Андійським, Чилоанським, Баготанським вогнищами.

Спираючись на вчення М.І. Вавілова, П.М. Жуковський (Zhukovskiy, 1971) виділяв такі центри походження різноманіття картоплі: Центральнопівнічноамериканський, Південноамериканський і Північноамериканський. За його твердженням у Центральнопівнічноамериканському осередку (генцентр) входять Мексика, Гватемала, Коста-Ріка, Гондурас, Панама. Серед перерахованих країн особливо слід виділити Мексику, яка вважається первинним осередком еволюції бульбоутворення у видів. Саме тут виявлено найбільше різноманіття картоплі, у тому числі і за рівнем плоідності (ди-, три-, тетра-, гексаплоїди).

Незважаючи на те, що найбільш повна відмінність картоплі за плоідністю від ди- до гексаплоїдів має місце в Мексиці, повною мірою в культуру бульбоутворююча картопля увійшла на території Південноамериканського осередку. Це в першу чергу стосувалося тетраплоїдного *S. andigenum* Juz. et Buk. і, особливо, *S. tuberosum*. У цьому осередку еволюціонували також ди- і триплоїдні культурні види: *S. ajanhuiri* Juz. et Buk., *S. goniacalyx* Juz. et Buk., *S. phureja* Juz. et Buk., *S. stenotomum* Juz. et Buk., *S. x chaucha* Juz. et Buk., *S. x juzepczukii* Buk., *S. curtilobum* Juz. et Buk. та деякі інші. У межах Південноамериканського осередку виділявся перуансько-болівійський, де знаходилися як бульбоплоїдні види, так і небульбоплоїдні (серія *Hyperbasarthurum* (Bitt.) Buk.). Вважають (Budyn, 1982), що саме на цій території відбулася еволюція у напрямі перетворення останніх у бульбоплоїдні.

Крім генцентрів, П.М. Жуковський (1971) виділяє мікроцентри походження видів, що особливо стосується поліморфної секції бульбоутворюючої картоплі. Ця проблема ще не до кінця вивчена, але вважається, що види *S. tuberosum*, *S. papita* Rydb., *S. sambucinum* Rydb., *S. clarum* Corr., *S. maglia* Slechtd. і багато інших є ендемічними для певних територій. Доведено, що матеріал із мікроцентрів може бути як гомозиготним, так і гетерозиготним.

Виділення осередків походження і різноманіття видів картоплі має велике наукове і практичне значення. Шляхом визначення філогенетичного зв'язку між ними можна з'ясувати еволюцію культури. Цьому також сприятиме ідентифікація гібридогенних видів, які, як правило, утворювалися за умов накладання ендемічних географічних мікроцентрів. Вивчення ступеня гомологічності геномів видів великою мірою пояснює їх схрещуваність у природних умовах з утворенням гібридогенних видів.

Умови, в яких формувалися види, дуже різноманітні. Їх представники ростуть як на невеликій висоті над рівнем моря, так і в горах з висотою до 5000 м (Gorbatenko, 1990). Еволюція кожного з них відбувалася у специфічних природно-кліматичних та фітопатогенних умовах, що дозволило видам зберігатися, незважаючи на за екстремальний вплив окремих або декількох чинників.

Розвиваючи ідею М.І. Вавілова (Vavilov, 1964) про те, що стійкі до шкідників і збудників хвороб форми найчастіше зустрічаються в осередках їх походження, П.М. Жуковський (Zhukovskiy, 1971) створив теорію спорідненої еволюції рослин-господарів і паразитів, суть якої полягає в тому, що вихідний матеріал для селекції необхідно шукати в місцях сумісного знаходження рослини-господаря і паразита. Осередки походження культурних рослин характеризуються винятковою мінливістю існуючих там видів, їх зразків. Цьому сприяє більш виражене, ніж в інших місцях, перехресне запилення, навіть, у самозапильних форм. Крім того, умови для росту рослин в осередках їх походження сприяють формотворчому процесу і значною мірою прояву гетерозиготності. Ця теорія має надзвичайно велике значення для селекції взагалі і селекції на імунітет, зокрема. Вона дозволяє сконцентрувати пошук стійких форм у мікроцентрах із значним поширенням шкідливих організмів, тобто використовувати природну еволюцію резистентних форм, утворених під патогенним тиском збудників хвороб, поширення шкідників.

Яскравим прикладом спорідненої еволюції видів картоплі і паразита є взаємовідносини за сумісного існування збудника фітофторозу (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) і бульбоутворюючих видів у Мексиці. Саме тут знаходиться центр расоутворення гриба і сприятливі умови для його поширення. Крім цього, вперше статевий спосіб розмноження гриба виявлений саме в Мексиці (Gallegly M. E., 1955). Формотворчий процес диких видів, ареал яких знаходиться в цьому регіоні, сприяв еволюціонуванню стійких форм, пошук яких тут є надзвичайно перспективним. Аналогічним є поширення в Аргентинських Андах картопляної нематоди та еволюції там стійких видів проти неї, зокрема: *S. andigenum*, *S. vernei* Bitt. et Wittm., *S. kurtzianum* Bitt. et Wittm. та інших.

Існує припущення, що осередки є одночасно центрами домінантних ознак, тобто властивості з таким генетичним контролем формуються в генцентрах. Цей теоретичний підхід дозволяє визначати види, перспективні для практичного селекційного використання за будь-якою однією або декількома ознаками.

Причинами видового різноманіття картоплі стали умови їх існування. Тектонічні процеси, які відбувалися в період за 1-3 млн. років на Землі, зумовили розділення континентів, спричинили поширення більшості видів картоплі в гірській місцевості. Зовнішні умови були надзвичайно складними для росту і розвитку рослин: сезонність надходження вологи (як правило, в зимово-весняний період), дуже великі добові зміни температури повітря (від +25-28 °C вдень, до -15 °C вночі), невелика кількість опадів (40-500 мм в рік) (Gorbatenko, 1989). Вони зумовили формування видів картоплі за типом ксерофітів гірського походження. Три основні фактори направляли хід еволюції картоплі: велика кількість світла, особливо ультрафіолетового, різкі зміни температури і вологи та пухкий ґрунт. Природна еволюція видів картоплі відбувалася в напрямках формування генотипів, які б сприяли їх збереженню.

Враховуючи складність виконання експериментальних даних з підтвердження природної еволюції видів картоплі, метою роботи було: на підставі результатів, отриманих за штучного інфікування сіянців від самозапилення двох видів агресивною расою фітофтори, змоделювати проходження спорідненої еволюції їх та збудника фітофторозу. У процесі реалізації мети вирішувалися такі завдання: виявити внутрішнє різноманіття зразків видів *S. demissum* і *S. stoloniferum* стосовно стійкості проти фітофтори; визначити частоту зразків видів з різними типами стійкості; співставити прояви ознаки серед першого і другого генеративних поколінь, порівняти розщеплення за ознакою у одного і того ж зразка. відібраного за стійкістю проти фітофторозу, в умовах Полісся України та Сахалінського опорного пункту Всеросійського інституту фітопатології.

Матеріали та методи

Вихідним матеріалом у дослідженні використані зразки диких мексиканських видів картоплі *S. demissum* Lindl. і *S. stoloniferum* Schlecht. Вони різняться за місцем знаходження, морфологічними ознаками (Budyn et al., 1989). Перший вид розетковидний, має прості непарноперисті листки з 2-3 парами бокових часток округлих за формою. Віночок колесовидний, біля 2 см в діаметрі. Квітконіс дуже короткий – 1-2 см. Ягоди найчастіше слабо яйцевидні. У процесі дозрівання мають приємний аромат, через що використовуються місцевим населенням для приготування варення. Столони довгі. Бульби білі, округло-овальні, які формуються лише на короткому дні та мають поверхневі вічка. Їх часто додають у супи, до м'яса. Поширений майже в усіх штатах Мексики на висоті 2200-3800 м над рівнем моря. Переважно росте на глибоких багатих гумусом суглинкових ґрунтах. Цінний для селекції за стійкістю проти низької температури, засухи, фітофторозу, парші звичайної, кільцевої гнилі.

Рослини виду *S. stoloniferum* середньої висоти з темно-зеленими листками, що мають видовжені частки, які розміщені стосовно стебла під прямим кутом. Квітконіс середньої довжини – до 7 см. Віночок колесовидно-зірчастий. Бульби формує переважно на короткому дні, але може утворювати також на довгому. Столони дуже довгі з антоціановим забарвленням. Одна рослина може зав'язувати до 25 бульб масою до 70 г. Значно поширений в Мексиці. Росте на різних ґрунтах на висоті 1800-3000 м над рівнем моря. Цінний для селекції як джерело стійкості проти фітофторозу (Chashinskiy, 2014), ХВК (Х вірус картоплі), УВК, АВК, раку картоплі, альтернаріозу.

Насіння зразків видів отримане з колекції Федерального дослідницького центру Всеросійського інституту генетичних ресурсів рослин ім. М. І. Вавилова (Санкт-Петербург). Зразки підтримувалися нами в колекції шляхом бульбового репродукування, що сприяло збереженню у них усіх внутрішньолокусних та міжлокусних взаємодій генів та алелів. У рослин збирали ягоди від самозапилення та відділяли з них ботанічне насіння.

Методи дослідження загальноприйняті в картоплярстві, зокрема щодо оцінки стійкості проти фітофторозу (Podgaetskiy, Grytsenko, 1995). Проводили штучне інфікування сіянців у фазі 3-5 справжніх листків інокулюмом гриба (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary). Навантаження раси 1-11X,Y, Z 25-30 конідій у полі зору мікроскопа за збільшення в 120 разів. Інокуляцію рослин, які росли в посівних ящиках, проводили у фазу 3-5 справжніх листків. Інфекцію накопичували, розмножуючи її на скибках бульб у лабораторних умовах. Після інфікування впродовж першої доби створювали оптимальні умови для проникнення гриба: температура повітря +13-16 °C, вологість – близько 90%. У подальшому – 6 діб, температура повітря була в межах +18-20 °C, а вологість – 70-80%. Остаточну оцінку стійкості проводили на 7 день після інокулювання.

Під час обліку відрізняли крайню високу стійкість – відсутність симптомів хвороби, надчутливу стійкість – різні за розміром (максимально до 1 мм) некротичні плями та польову стійкість, залежно від ураженої частини листків.

Співвідношення типів прояву хвороби оцінювали, враховуючи коефіцієнт варіації для якісних показників (Volf, 1966). Величина цього показника та частка потомства без ознак хвороби засвідчували перспективність зразка для подальшої його еволюції за стійкістю проти фітофторозу.

Результати досліджень

Дані з поліморфізму виду *S. demissum* за стійкістю проти фітофторозу наведені в табл. 1. Вони свідчать, що його еволюція стосовно резистентності проти збудника хвороби відбувалася в напрямі накопичення ефективних генів контролю ознаки. Це проявилось в значній частці зразків з крайньою високою стійкістю проти фітофтори. Понад 60% потомства з таким проявом ознаки виявлене в 23% зразків. Максимальним значенням показника характеризувався зразок УК 27-

19, у якого 94,2% потомства від самозапилення мало згаданий прояв ознаки. Водночас, 7 зразків, або 20% від загальної кількості оцінених, характеризувалися часткою матеріалу з крайньою високою стійкістю менше 10%, а в зразка УК 27-34 не виявлено жодного сіянці з такою характеристикою. Тобто, різниця між зразками за часткою потомства з крайньою високою стійкістю становила 94,2%, що свідчить про високу внутрішньовидову мінливість за ознакою. Зважаючи на значне поширення фітофторозу у Мексиці – місця розповсюдження виду, можна зробити висновок про напрям його еволюції – накопичення ефективних генів контролю стійкості проти фітофторозу.

Певне значення для збереження виду у регіоні епіфітотій хвороби мав надчутливий тип стійкості. У процесі його прояву хоча і відбувається інфікування рослин, проте гриб локалізується на невеликій площі некротизованих клітин, які не дозволяють йому поширюватися в рослині (Filiprov et al., 2004). Водночас, згідно системи «ген на ген» (Black et al., 1953), надчутливий тип стійкості повністю захищає рослин-господарів лише з певним генотипом, у яких відсутній ген, що відповідає гену агресивності гриба. Тобто, враховуючи значну мутабільність генів збудника фітофторозу, надчутливий тип стійкості еволюційно менш цінний, порівняно з крайньою високою стійкістю.

Таблиця 1. Поліморфізм прояву типів фітофторостійкості серед зразків виду *S. demissum* (штучне зараження сіянців від самозапилення)

Номер зразка	Оцінено сіянців, шт.	Виділено із стійкістю, %				Уражених, з середньою та низькою польовою, %	V, %
		крайньою високою	надчутливою	високою польовою	всього високо-стійких		
УК 27-1	252	13,1	34,5	0,0	47,6	52,4	86
УК 27-2	897	75,2	21,3	0,7	97,2	2,8	30
УК 27-3	179	60,9	2,8	0,0	63,7	36,3	55
УК 27-5	1288	70,8	18,9	0,1	89,8	10,2	24
УК 27-6	159	44,0	49,1	4,4	97,5	2,5	49
УК 27-8	917	53,5	38,2	6,1	97,8	2,2	51
УК 27-10	571	2,4	15,1	3,9	21,4	78,6	41
УК 27-11	543	70,3	29,1	0,0	99,4	0,6	32
УК 27-12	357	11,5	27,2	6,7	45,4	54,6	78
УК 27-13	1552	9,6	1,9	0,0	11,5	88,5	35
УК 27-14	489	69,1	0,0	0,0	69,1	30,9	92
УК 27-15	1473	75,3	6,3	0,0	81,6	18,4	62
УК 27-17	323	3,1	0,0	0,0	3,1	96,9	34
УК 27-18	2795	26,8	28,2	8,9	63,9	36,1	88
УК 27-19	451	94,2	0,9	0,0	95,1	4,9	22
УК 27-21	483	63,1	25,3	1,7	90,1	9,9	51
УК 27-23	62	9,7	12,9	3,2	25,8	74,2	52
УК 27-24	1743	18,0	68,9	6,1	93,0	7,0	60
УК 27-25	278	21,6	78,4	0,0	100,0	0,0	82
УК 27-26	998	35,3	52,7	6,7	94,7	5,3	64
УК 27-27	313	12,8	67,7	3,2	83,7	16,3	58
УК 27-28	385	3,9	63,4	0,0	67,3	32,7	60
УК 27-29	3050	31,2	51,1	2,3	84,6	15,4	61
УК 27-30	1537	45,5	53,0	0,9	99,4	0,6	24
УК 27-32	220	42,3	11,8	4,5	99,1	0,9	47
УК 27-33	87	41,4	55,2	0,0	96,6	3,4	59
УК 27-34	92	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0
УК 27-35	118	82,2	17,8	0,0	100,0	0,0	76
УК 27-36	120	0,8	16,7	11,7	29,2	70,8	41
УК 27-37	118	39,0	18,7	5,9	63,6	36,4	79
УК 27-38	301	10,9	36,9	2,6	80,4	19,6	47
УК 27-39	673	67,1	21,4	6,4	94,9	5,1	59
УК 27-40	388	67,1	49,0	3,1	99,2	0,8	38
УК 27-41	1484	37,4	57,7	3,3	98,4	1,6	41
УК 27-54	272	16,9	67,3	9,2	93,4	6,6	64
Інші зразки	138	31,2	27,5	7,2	65,9	34,1	
Всього/ середнє	25106	39,5	35,0	3,6	78,1	21,9	

Отримані дані свідчать про значну відмінність між зразками виду за проявом ознаки. Порівняно з крайньою високою стійкістю, середня частка досліджуваного матеріалу із значною відносною кількістю потомства, що мало некротичну реакцію на проникнення інфекції, менша і становила 35%. Крім цього, максимальне значення показника виявилось також порівняно невисоким – 78,4%. Кількість зразків, які характеризувалася низькою (менше 10%) часткою потомства з надчутливою реакцією, сягала 20% і була однаковою з проявом крайньої високої стійкості, проте серед 7-и зразків у першому випадку лише в одного відсутні сіянці з такою характеристикою (УК 27-34), а в останньому – три (крім згаданого ще УК 27-14 і УК 27-17).

Отримані дані підтверджують менше значення в еволюції виду за ознакою надчутливого контролю стійкості проти фітофторозу, порівняно з крайньою високою. Саме це дозволяло існувати виду в умовах значного різноманіття інфекції, яка проявляла мінливість за роками і мала тенденцію до збільшення агресивності.

За винятком двох зразків (УК 27-32 і УК 27-36) у інших дуже малою виявилася частка потомства від самозапилення з високою польовою стійкістю, а в 13 зразків відсутній матеріал з такою характеристикою, хоча для селекційної практики цей тип стійкості важливий (Colon et al., 1995). На нашу думку, це свідчить про незначну роль полігенів, які контролюють прояв ознаки (Kuznetsova et al., 2014), в тому числі в процесі еволюції виду за стійкістю проти фітофторозу. Крім цього, на відміну від двох раніше згаданих типів резистентності, їх ефективність значно менша, бо їх контроль полігенний. Поліморфізм зразків виду за стійкістю проти фітофторозу значний.

Підтвердженням цього може бути величина коефіцієнту варіації прояву ознаки. Враховуючи, що всі сіянці від самозапилення зразка УК 27-34 повністю урадилися збудником хвороби, у нього величина коефіцієнту варіації дорівнює нулю. Цей зразок безперспективний для збереженості виду в умовах епіфітотій хвороби і, ймовірно, найближчим часом буде втрачений. Високим значенням коефіцієнта варіації ознаки характеризувалися інші зразки, хоча ліміти його прояву знаходилися в межах 22-88%. Максимальне значення показника мав зразок УК 27-18. Це обумовлено великою різницею між кількістю потомства з високою польовою стійкістю та іншим її проявом.

Водночас, для успішної еволюції зразків важливо не лише варіювання ознаки, але й частка потомства з крайньою високою стійкістю. У зразків УК 27-2, УК 27-5, УК 27-19 порівняно низьке значення коефіцієнта варіації (в межах 22-30%) супроводжувалося великою часткою потомства з крайньою високою стійкістю. А тому, ці зразки особливо перспективні для еволюції виду за фітофторостійкістю. Незважаючи на вищеплення значної кількості сіянців з крайнім проявом ознаки у зразків УК 27-15, УК 27-35, варіювання за типами стійкості у них високе (62-76%), що свідчить про значну їх дивергенцію за ознакою.

Дещо інше вираження поліморфізму виявлене у виду *S. stoloniferum* (табл. 2). У нього спостерігався нижчий рівень дивергенції стосовно ознаки, порівняно з попереднім. Частку потомства з крайньою високою стійкістю проти фітофтори (більше 60%) мали лише 3 зразки або 9% від загальної кількості оцінених. Крім цього, тільки в одного зразка – УК 82-18 частка потомства із згаданою характеристикою сягала 90%. Порівняно невелика частина зразків (17%) не мали серед потомства сіянців з крайньою високою стійкістю або їх кількість була менше 10%, а в двох зразків не виявлено сіянців із згаданим проявом ознаки.

Близьке спостерігалось за відносною кількістю матеріалу з надчутливою стійкістю. Лише в чотирьох зразків: УК 82-10, УК 82-17, УК 82-24 і УК 82-25 частка потомства з таким проявом резистентності перевищувала 60%, що становило тільки 11% від загальної кількості зразків, залучених у дослідження. Водночас, шість зразків (17%) характеризувалися дуже малою часткою сіянців (до 10%) із надчутливою стійкістю проти фітофтори. У трьох з них потомства від самозапилення з таким проявом резистентності не виявлено. Водночас, середнє значення частки потомства із згаданими типами стійкості дозволяє стверджувати, що в процесі еволюції виду більшу роль відігравали ефективні гени крайньої високої стійкості (частка матеріалу з їх проявом становила 39,5%) а не гени контролю надчутливості проти гриба із часткою потомства 29,3%.

Аналогічно виду *S. demissum* у виду *S. stoloniferum* порівняно низьким проявом серед потомства характеризувалася польова стійкість. Лише в зразка УК 82-49 частка матеріалу з таким вираженням показника становила 27,5%. У п'яти зразків не виявлено сіянців з цим типом стійкості.

Поліморфізм виду *S. stoloniferum* стосовно генетичного контролю стійкості проти фітофтори підтверджувався значною різницею в прояві типів стійкості: частка сіянців з крайньою високою стійкістю серед зразків була в межах 0-90%, надчутливою – 0-83,2%, а високою польовою – 0-27,5%.

Викладене підтверджувалося також високим значенням коефіцієнта варіації. Його величина знаходилися в межах 0-189%. У зразка УК 82-5 усі сіянці віднесені до уражених або з середньою та низькою польовою стійкістю, а тому варіювання за ознакою в нього відсутнє. Протилежне відносилось до зразка УК 82-18, у якого виявлено лише два типи стійкості із значною кількісною відмінністю, а тому величина коефіцієнта варіації у нього дуже висока.

Незважаючи на відмінності між зразками видів за проявом типів резистентності поміж зразків, середні значення в них були однакові або близькі. Не виявлено різниці між видами за середнім проявом крайньої високої стійкості. У обох випадках отримані ідентичні дані – 39,5%. Невелика відмінність мала місце за середнім значенням частки матеріалу з високою польовою стійкістю.

У виду *S. demissum* вона становила 3,6%, а у виду *S. stoloniferum* – 5,3. Більшою виявилася різниця між видами за проявом надчутливої стійкості, відповідно, 35 і 29,3% та уражених, з середньою та низькою польовою стійкістю: 21,9 і 25,9%.

Вважаємо, викладене свідчить про однаковий для регіону еволюційний пресинг від поширення фітофторозу і близької еволюції видів за ознакою.

Таблиця 2. Поліморфізм прояву типів фітофторостійкості серед зразків виду *S. stoloniferum* (штучне зараження сіянців від самоzapилення)

Номер зразка	Оцінено сіянців, шт.	Виділено із стійкістю, %				Уражених, з середньою та низькою польовою, %	V, %
		крайньою високою	надчутливою	високою польовою	всього високостійких		
УК 82-1	2664	30,9	22,7	3,6	57,2	42,8	72
УК 82-3	515	24,9	34,2	1,9	61,0	39,0	63
УК 82-4	333	41,1	45,0	0,3	86,4	13,6	37
УК 82-5	150	0,0	0,0	0,0	0,0	100	0
УК 82-6	4113	26,5	29,6	3,2	59,3	40,7	71
УК 82-7	859	47,7	42,0	2,1	91,8	8,2	54
УК 82-8	364	48,6	19,2	25,6	93,4	6,6	78
УК 82-9	793	7,8	15,5	15,4	38,7	61,3	73
УК 82-10	119	34,9	63,0	0,8	98,7	1,3	29
УК 82-11	552	60,9	0,0	0,0	60,9	39,1	97
УК 82-17	303	10,0	83,1	4,6	98,7	1,3	33
УК 82-18	64	90,0	0,0	0,0	90,0	10,0	189
УК 82-22	3360	52,0	33,1	5,7	90,8	9,2	69
УК 82-23	259	0,8	0,7	0,4	1,9	98,1	9
УК 82-24	384	32,3	64,3	1,3	97,9	2,1	34
УК 82-25	129	25,6	73,6	0,0	99,2	0,8	34
УК 82-26	208	0,0	18,8	6,7	25,5	74,5	63
УК 82-28	812	56,0	24,6	2,2	86,8	13,2	56
УК 82-34	4408	62,7	25,6	6,7	95,0	5,0	64
УК 82-37	131	1,5	0,0	0,0	1,5	98,5	24
УК 82-39	410	29,5	54,4	0,7	84,6	15,4	46
УК 82-40	450	20,0	42,7	1,8	64,5	35,5	61
УК 82-42	214	19,6	12,6	11,7	43,9	56,1	80
УК 82-49	313	16,0	56,5	0,0	72,5	27,5	87
УК 82-50	185	14,6	4,3	63,2	82,1	17,9	65
Інші зразки	35	37,1	42,9	17,1	97,1	2,9	
Всього/середнє	22127	39,5	29,3	5,3	74,1	25,9	

Дані розподілу зразків видів за часткою матеріалу з різним типом стійкості (табл. 3) також можуть бути підтвердженням спорідненої еволюції видів та збудника фітофторозу. Однакові результати між видами за проявом показника виявлені стосовно надчутливої стійкості в класах з часткою матеріалу 0-20 і 41-60%, а також за високою польовою стійкістю у класі 81-100%. Невелика різниця між видами (в 1-3%) мала місце за проявом крайньої високої стійкості з часткою матеріалу 0-20%, надчутливою стійкістю в класах 21-40 і 41-60%, високою польовою в класі 41-60% та середньою, низькою польовою і уражених у класах 41-60 і 61-80%. Порівняно невелика різниця між видами за проявом типів стійкості виявлена в інших варіантах.

Таблиця 3. Частота (%) зразків видів *S. demissum* і *S. stoloniferum* за величиною прояву типів стійкості (штучне зараження сіянців від самоzapилення)

Тип стійкості	Вид	Частота зразків з проявом ознак у межах (%)				
		0-20	21-40	41-60	61-80	81-100
Крайня висока	<i>S. demissum</i>	37	17	17	23	6
	<i>S. stoloniferum</i>	40	28	24	4	4
Надчутлива	<i>S. demissum</i>	40	26	20	14	0
	<i>S. stoloniferum</i>	40	24	24	9	3
Висока польова	<i>S. demissum</i>	69	28	3	0	0
	<i>S. stoloniferum</i>	92	4	0	4	0
Середня, низька польова, уражені	<i>S. demissum</i>	62	14	6	9	9
	<i>S. stoloniferum</i>	48	20	8	8	16

Підтвердженням специфічності еволюції фітофторостійких видів може бути розщеплення за фітофторостійкістю в I₂ зразка УК 27-13 виду *S. demissum* (табл. 4). За даними оцінки сіянців першого року (I₁) зразок безперспективний стосовно

еволюції за фітофторостійкістю. Він характеризувався невисоким проявом контролю крайньої високої резистентності, дещо вищим надчутливого типу стійкості і ще вищим – високої польової. Серед потомства I₂ у жодного сіянця не виявлено вищого вираження крайньої високої стійкості, ніж у вихідної форми, а серед потомства п'яти сіянців не було генотипів з проявом цього типу стійкості. Аналогічне стосувалося контролю надчутливого типу та високої польової стійкості. Тобто, зважаючи на відсутність ефективного контролю резистентності проти фітофтори, дивергенція зразка в цьому відношенні безперспективна. У трьох зразків I₂ відсутнє розщеплення за ознакою, що підтверджується нульовою величиною коефіцієнта варіації. Порівняно низька його величина у зразка УК 27-13с23, серед потомства якого відсутні сіянці з крайньою високою стійкістю, а також одиничні характеризувалися надчутливою та високою польовою. Крім цього, у них відсутній ефективний генетичний контроль ознаки.

Таблиця 4. Прояв фітофторостійкості серед потомства I₁ та I₂ зразка УК 27-13 виду *S. demissum* (штучне зараження сіянців від самозапилення)

Номер зразка	Оцінено сіянців, шт.	Виділено із стійкістю, %				Уражених, з середньою та низькою польовою, %	V, %
		крайньою високою	надчутливою	високою польовою	всього високостійких		
УК 27-13 (I ₁)	527	9,6	1,9	0	11,5	88,5	35
УК 27-13с18, (I ₂)	191	1,1	1,1	1,0	3,2	96,8	13
УК 27-13с24, (I ₂)	196	0,5	0	0	0,5	99,5	14
УК 27-13с25, (I ₂)	49	0	0	0	0	100	0
УК 27-13с27, (I ₂)	122	0	0	0	0	100	0
УК 27-13с23, (I ₂)	103	0	0,5	0,5	1,0	99	8
УК 27-13с52, (I ₂)	78	0	3,4	3,0	6,4	93,6	29
УК 27-13с85, (I ₂)	76	0	0	0	0	100	0
УК 27-13с87, (I ₂)	211	0,5	6,5	2,5	9,5	90,5	20

Дещо про інше свідчать дані розщеплення за стійкістю проти фітофтори I₂ зразка виду *S. demissum* УК 27-18 (табл. 5). Порівняно з низьким генетичним контролем ознаки в зразка УК 27-13 (88,5% потомства характеризувалось низькою стійкістю проти фітофтори), серед потомства від самозапилення (I₁) зразка УК 27-18 виділилася значна частина (близько третини) сіянців із крайньою високою стійкістю проти гриба. Аналогічне стосувалося високої польової стійкості – 37,1%. Тобто, за контролем ознаки зразки значно різнилися.

Як свідчать отримані дані, серед I₂ відбувалася подальша дивергенція зразка за проявом ознаки. Ліміти частки матеріалу з крайньою високою стійкістю були в межах 0-78,4%. Тобто, серед 11 популяцій I₂ зразка у чотирьох вираження крайньої високої стійкості було вищим, ніж у I₁. Водночас, у інших двох популяціях потомства з такою характеристикою не виявлено.

Таблиця 5. Прояв фітофторостійкості серед потомства від самозапилення I₁ та I₂ зразка УК 27-18 виду *S. demissum*

Номер зразка	Оцінено сіянців, шт.	Виділено із стійкістю, %				Уражених, з середньою та низькою польовою, %	V, %
		крайньою високою	надчутливою	високою польовою	всього високостійких		
УК 27-18, (I ₁)	342	33,1	8,5	37,1	78,7	21,3	87
УК 27-18с17, (I ₂)	213	11,3	62,9	1,4	75,6	24,4	50
УК 27-18с26, (I ₂)	49	24,5	65,3	10,2	100,0	0	76
УК 27-18с38, (I ₂)	90	33,4	62,2	4,4	100,0	0	63
УК 27-18с55, (I ₂)	129	59,7	39,5	0	99,2	0,8	37
УК 27-18с61, (I ₂)	308	1,3	9,4	1,3	12,0	88,0	8
УК 27-18с63, (I ₂)	229	62,9	34,1	1,3	98,3	1,7	42
УК 27-18с67, (I ₂)	73	1,0	58,0	0	59,0	41,0	40
УК 27-18с70, (I ₂)	139	0	2,9	0	2,9	97,1	34
УК 27-18с73, (I ₂)	185	7,6	5,9	0	13,5	86,5	47
УК 27-18с79	103	0	0	0	0,0	100	0
УК 27-18с127	127	78,4	21,6	0	100,0	0	82

(штучне зараження сіянців від самозапилення)

Аналогічне стосувалося прояву надчутливої стійкості проти гриба, хоча генетичний контроль за її вираженням був значно вищим, ніж у вихідного зразка. Лише в трьох популяцій частка матеріалу з надчутливою стійкістю виявилася нижчою, порівняно з вихідною формою. Крім цього, за проявом ознаки потомство трьох популяцій: УК 27-18с17, УК 27-18с26 і УК 27-18с38 перевищувало вихідну форму у 7,3-7,7 разу. Отже, в умовах епіфітотії хвороби дивергенція зразка відбуватиметься успішно для його збереження. Цьому сприятиме його високий генетичний потенціал за контролем ознаки, який виявлений у результаті аналізу потомства від I_1 і, особливо, I_2 .

Викладене підтверджується співвідношенням коефіцієнту варіації типів стійкості та часткою потомства з крайньою високою стійкістю. Відсутність фітофторостійких сіянців серед зразка УК 27-18/с79 (величина коефіцієнта варіації «0») свідчить про безперспективність його I_2 та наступних поколінь для відбору резистентного потомства. Порівняно низьке значення коефіцієнту варіації у зразка УК 27-18с61 (8%) супроводжувалося переважаючою кількістю його потомства з низькою стійкістю проти фітофторозу, що також свідчило про подальшу безперспективність його за ознакою. Незважаючи на високі величини коефіцієнту варіації в зразків УК 27-18с26 і УК 27-18с38 та відсутність потомства з низьким контролем ознаки, дозволяє вважати їх перспективними для еволюції зразків, резистентних проти хвороби. Вплив направленості доборів потомства зразків видів картоплі в результаті патогенного тиску досліджували, порівнюючи стійкість проти фітофторозу сіянців одного і того ж зразка УК 82-6 виду *S. stoloniferum* від рослин, що росли в зоні центрального Полісся України (помірна зона поширення фітофторозу) і Сахалінського опорного пункту Інституту фітопатології РФ (зона щорічних епіфітотії хвороби).

Отримані дані (табл. 6) свідчать про нерівноцінність матеріалу за випробування в одному місці (зона центрального Полісся України) після штучного інфікування. Спостерігали різницю між фітофторостійкістю потомством зразка УК 82-6, материнські форми якого вирощувалися в різних фітопатогенних ситуаціях. Відмінність за часткою сіянців від самозапилення з крайньою високою стійкістю, залежно від місця добору вихідної рослини, становила 2,8 разу. Стосовно частки прояву сіянців з надчутливою реакцією різниця сягала 6 разу, а з високою польовою стійкістю – 3,7 разу. Загальна частка високостійкого матеріалу серед потомства зразка, відібраного в умовах Сахалінського опорного пункту, перевищувала частку сіянців від рослин, відібраних в зоні Полісся України, в 5,3 разу.

Таблиця 6. Стійкість проти фітофтори потомства зразка УК 82-6 виду *S. stoloniferum* за відбору насіння від рослин неуражених хворобою в різних еколого-патогенних зонах (штучне зараження сіянців від самозапилення)

Місце виділення вихідного зразка	Оцінено сіянців, шт.	Виділено із стійкістю, %				Уражених, з середньою та низькою польовою, %
		крайньою високою	надчутливою	високою польовою	всього високостійких	
Насіння, одержане із Сахалінського опорного пункту	858	5,3	50,8	2,6	58,7	41,3
Насіння, одержане в зоні центрального Полісся України	626	1,9	8,4	0,7	11,0	89,0

Отримані результати дослідження свідчать, що у відповідь на дію зовнішніх чинників в процесі еволюції, зміни у видів картоплі відбувалися по-різному. Види картоплі з'являлися в природі з часом. Розетковидність габітусу рослин виду *S. demissum* обумовлена поширенням його у гірській місцевості на висоті 2200-3800 м над рівнем моря, де температура повітря вища на поверхні ґрунту у результаті випромінювання тепла і значно нижча зі збільшенням висоти. Ця ознака характерна для видів, сформованих у процесі еволюції значно пізніше (Bukasov, 1971). Її слід розглядати як результат пристосування виду до розміщення у специфічних умовах. Крім цього, виду властива морозостійкість.

Змінювалася також фітопатогенна ситуація. У боротьбі за існування проявлялося протистояння рослин-господарів з їх еволюцією в напрямі створення стійких форм та патогенів, які повинні перебороти цю ознаку. Наприклад, поширення фітофторозу у Європі започатковувалося простими нечисельними расами гриба. Проте, останнім часом для тестування рослин за стійкістю проти гриба недостатнє використання простих рас, а застосовуються дуже складні з генами вірулентності 1.3.4.6.7.10.11 і концентрацію інокулюма 30 000 зооспор/мл. (Zoteeva, Kad, 2016). Враховуючи інтенсивність еволюції патогенності гриба з утворенням рас фітофтори, які у природних умовах весь час ускладнювалися, використовують спеціальні позначення X, Y, Z, що вказує на не повну визначеність присутності в расі генів вірулентності. Саме використання таких рас дозволяє виділити потомство з надчутливим типом стійкості.

Дані поліморфізму зразків видів, які досліджували, свідчать про значну відмінність їх за проявом показника, а також різницю генетичного контролю фітофторостійкості. Вони підтверджують постійну еволюцію видів у цьому відношенні. Адже, наприклад, серед зразків виду *S. demissum* виділялися як з дуже високою часткою (94,2%) потомства, що характеризувалося крайньою високою стійкістю проти гриба – зразок УК 27-19, так і з відсутністю матеріалу з таким проявом ознаки – зразок УК 27-34. У еволюційному відношенні за стійкістю проти збудника хвороби перший з них можна вважати надзвичайно перспективним, а останній з часом не витримає фітопатогенного тиску і буде втрачений назавжди.

По-різному також проявлялися серед потомства типи стійкості: крайня висока, надчутлива і польова з її широким проявом: від повного ураження до високого вираження. Кожен тип контролюється своєю генетичною системою. Лише серед диких видів можна виділити зразки з високо ефективними генами резистентності проти гриба. У цьому випадку

стійкість не залежить від расового складу та навантаження інокулюму, а тому найбільш цінна у еволюційному відношенні.

Нижчою і локальною цінністю характеризуються зразки з надчутливим контролем стійкості. Незважаючи на те, що за прояв ознаки відповідають домінуючі гени, чисельність генів вірулентності гриба і порівняно легкі їх мутаційні зміни, які відбуваються в процесі його еволюції, значною мірою знижують значення цього типу стійкості.

За невеликого фітопатогенного навантаження певну роль відіграють полігени контролю польової стійкості. Максимальна їх ефективність спостерігалася серед матеріалу з високою польовою стійкістю і мінімальна – серед генотипів, сприйнятливих до хвороби. Зважаючи на те, що, за рідким винятком, наприклад, у зразка УК 27-32 виду *S. demissum* та зразка УК 82-50 виду *S. stoloniferum*, де частка потомства з високою польовою стійкістю, відповідно, становила 45,0 і 63,2%, більшість матеріалу характеризувалася середньою, низькою або дуже низькою (повне ураження рослин) стійкістю. А тому, цей тип резистентності не відіграє значної ролі в еволюції за ознакою.

Враховуючи, що в окремих зразків виявлений різний генетичний потенціал стійкості проти гриба, в еволюційному відношенні вони характеризувалися неоднаковою цінністю за ознакою. У природі підтримання видів відбувається як за рахунок вегетативного розмноження, так і генеративного. Останнє відкриває шлях до прискореної еволюції за певними ознаками. В умовах епіфітотії хвороби, безумовно, будуть зберігатися зразки з ефективним генетичним контролем, зокрема крайньої високої стійкості. Серед виду *S. demissum* таким зразком є УК 27-48, серед I_2 якого вищеплювалися форми, що характеризувалися значною (60-80%) часткою сіянців з крайньою високою стійкістю. Протилежне стосувалося зразка УК 27-13, серед I_2 , якого такого прояву ознаки, практично, не було.

Отримані дані дозволили стверджувати про природній добір рослин у результаті зростання патогенного тиску, що відбувалося на генетичному контролі стійкості проти фітофтори. Резистентність потомства вихідних рослин однакового зразка, від яких зібрані ягоди від самозапилення в умовах епіфітотії хвороби (о. Сахалін), виявилася значно вищою, ніж від рослин, що не зазнали значного патогенного тиску (зона Полісся України).

Висновки

У результаті аналізу прояву фітофторостійкості серед потомства численних зразків двох диких видів картоплі: *S. demissum* і *S. stoloniferum* виявлена велика різниця в прояві резистентності проти збудника хвороби надземної частини рослин видів, що можна пояснити значним впливом зовнішніх чинників та фітопатогенного тиску на еволюції видів, що спричинило відмінності за проявом стійкості проти гриба.

Виявлена значна дивергенція видів за типами резистентності проти фітофтори, що проявилася у великій відмінності між зразками обох видів стосовно вищеплення потомства з крайньою високою резистентністю, надчутливою реакцією і високою польовою стійкістю. Висновок підтверджується також відмінностями серед зразків величини коефіцієнта варіації, особливо, в поєднанні з часткою потомства, що характеризувалася крайньою високою стійкістю проти фітофтори.

Експериментально доведені аналогії в спорідненій еволюції фітофторостійких видів та збудника хвороби, що підтверджувалося однаковою або близькою частотою розподілу зразків за типами стійкості в межах певних класів.

Доведена відмінність між потомством I_2 різних за стійкістю зразків I_1 , що підтверджує дивергенцію видів за ознакою впродовж генеративних поколінь.

Значення патогенного тиску на відбір стійкого матеріалу підтвердився часткою потомства зразка УК 82-6 виду *S. stoloniferum*, вихідні рослини якого вирощувалися в різних умовах: зона Полісся України (незначний патогенний тиск) та о. Сахалін, де щорічно спостерігаються епіфітотії хвороби.

References

- Budyn, K.Z. (1982). Evoliutsiya y fylohenyia vydov seksyy Tuberarium (Dun.) Buk. roda Solanum L. Trudy po prykl. bot., hen. y sel, 73(2), 3-14 (in Russian).
- Bukarov, S.M. (1971). Systematyka vydov kartofelia seksyy Tuberarium (Dun.) Buk. roda Solanum L. Trudy po prykl. bot., hen. y sel, 46(1), 3-44 (in Russian).
- Bukarov, S.M. (1973). Systematyka y heohrafiya vydov kartofelia Henetyka kartofelia. Moscow. Nauka (in Russian).
- Colon, L.T., Turkensteen, L.J., Prummel, W., Budding, D.J., Hoogendorn, J. (1995). Durable resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in old potato cultivars. Eur. J. Plant Pathol, 101, 387-397.
- Darwin, C.R. (1859). On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray.
- Dubynyn, N.P. (1986). Obshchaia henetyka Moscow. Nauka (in Russian).
- Filippov, A.V., Gurevich, B.I., Kozlovsky, B.E., Kuznetsova, M.A., Rogozhn, A.N., Spiglazova, S.Yu., Smetanina, T.I., Smirnov, A.N. (2004). A rapid method for evaluation of partial potato resistance to late blight and of aggressiveness of *Phytophthora infestans* isolates originating from different regions. Plant Breeding and Seed Science, 50, 29-41.
- Gallegly, M.E. (1955). Physiologic races of *Phytophthora infestans*; their use in breeding for resistance. Phytopatology, 45, 464-481.

- Havrylenko, T.A. (2016). Yssledovanyia henetycheskoho raznoobrazzia y proyskhozhdennia kulturnikh vydov kartofelia. Sovremennoe sostoianye y retrospektyvnyi analiz. Proceed. Int. Sc. Conf. "Problemy systematyky y selektsyy kartofelia". Saint Petersburg (in Russian).
- Horbatenko, L.E. (1990). Kataloh myrovoi kolleksyy VYR. Yuzhnoamerykanskye vydi kartofelia (Petota Dumort. roda Solanum L.). Lenynhrad, VYR (in Russian).
- Klimat Ukrainy: u mynulomu ... i maibutnomu. (2009). M.I. Kulbida, M.B Barabash (Eds.). Kiev (in Russian).
- Kuznetsova, M.A., Spiglazova, S.Yu., Rogozhin, A.N., Smetanina, T.I., Filippov, A.V. (2014). A new approach to measure potato susceptibility to *Phytophthora infestans* a causal organism of the late blight. PPO-Special Report, 16, 223-232.
- Podhaietskyi, A.A., Hrytsenko, K.P. (1995). Otsinka vykhidnoho henetychnoho ta vykhidnoho selektsiinoho materialu na stiikist proty hrybnykh khvorob. UAAN. Kyiv (in Ukrainian).
- Van der Plank, J.E. (1968). Disease resistanc in pkants. Academic Press, New York and London.
- Vavylov, N.Y. (1926). Tsentry proyskhozhdennia kulturnykh rastenyi. Trudi po prykl. bot., hen. y sel, 26, 3-17 (in Russian).
- Vavylov, N.Y. (1935). Botanyko-geografycheskye osnovi selektsyy. Teoretycheskye osnovi selektsyy rastenyi. Moscow. Leningrad. (in Russian).
- Vavylov, N.Y. (1940). Uchenye o proyskhozhdenny kulturnykh rastenyi posle Darvyna. Sovetskaia nauka, 2, 12-27 (in Russian).
- Vavylov, N.Y. (1964). Ymmunytet rastenyi k ynfektsyonnim zabolevanyiam. Yzbrannie trudi v 5 t. Moscow. Leningrad. (in Russian).
- Vavylov, N.Y. (1967). Yzbrannie proyzvedennia v dvukh tomakh. Leningrad. Nauka (in Russian).
- Volf, V.H. (1966). Statystycheskaia obrabotka opitnykh dannikh. Moscow. Kolos (in Russian).
- Zhukovskiy, P.M. (1971). Kulturnie rastenyia y ykh sorodychy. Moscow. Leningrad. Kolos (in Russian).
- Zoteeva, N., Kad, T. (2016). Hybryd ot skreshchyvaniia klonov s kontrastnoi ustoichyvostiui k fytoftorozu y dvum vyirusam kartofelia. Proceed. Int. Sc. Conf. "Problemy systematyky y selektsyy kartofelia". Saint Petersburg (in Russian).
- Zoteeva, N.M. (2005). Vydi roda Solanum L. sektsyy Petota Dumort. kak ystochnyky obohashchennia henofonda kulturnoho kartofelia. Thesis of Doctoral Dissertation. Saint Petersburg (in Russian).

Citation:

Podhaietskyi, A.Ad., Kravchenko, N.V., Kriuchko, L.V., Gorbas, S.M., Podhaietskyi, A.An. (2018). Simulation of natural evolution of Solanum L. Sect. Petota Dumort species towards late blight resistance. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(1), 324-334.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0. License
