

Публикации ОЭСР по охране окружающей среды, здравоохранению и безопасности  
Серия «Гармонизация регуляторного надзора в области биотехнологии»

№ 8

**Консенсусный документ по биологии картофеля**  
*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*

Директорат по охране окружающей среды  
Организация Экономического Сотрудничества и Развития

Париж 1997

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Рабочая группа ОЭСР по гармонизации надзора регулирования в области биотехнологии на своем первом заседании в июне 1995 г. приняла решение сосредоточить усилия на разработке консенсусных (согласованных) документов, взаимоприемлемых для всех стран-членов ОЭСР. Эти документы содержат информацию, предназначенную для использования в процессе регуляторной оценки определенного продукта. В области биобезопасности растений разрабатываются консенсусные документы по биологии некоторых видов растений и по ряду отдельных свойств.

Настоящий документ, подготовленный Нидерландами (в качестве лидера проекта) в сотрудничестве с Великобританией, посвящен биологии сельскохозяйственной культуры - картофеля *Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*. Документ был переработан после повторного рассмотрения в январе 1997 г. с учетом замечаний, полученных от стран-членов ОЭСР, а также последующих замечаний национальных координаторов.

В рамках совместного проекта с Организацией Объединенных Наций по промышленному развитию (ЮНИДО), посвященного центрам происхождения разнообразия, данный документ был рассмотрен экспертами в ряде стран Южной Америки. Замечания, высказанные этими экспертами, также были учтены в окончательном варианте документа.

На совместном совещании Группы по химическим соединениям и Комитета управления специальной программой по контролю за химическими соединениями было рекомендовано сделать настоящий документ доступным для широкой общественности. Документ публикуется по распоряжению Генерального секретаря ОЭСР.

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Раздел I.</b> Общие сведения.....	04
<b>Раздел II.</b> Таксономический статус.....	04
<b>Раздел III.</b> Центр разнообразия.....	04
<b>Раздел IV.</b> Методы идентификации.....	05
<b>A.</b> Морфология и соматоклональная изменчивость.....	05
<b>B.</b> Молекулярная идентификация.....	05
<b>Раздел V.</b> Генетическая характеристика: геном.....	06
<b>Раздел VI.</b> Биология размножения.....	06
<b>A.</b> Половое размножение.....	06
<b>B.</b> Бесполое размножение.....	07
<b>Раздел VII.</b> Гибриды.....	07
<b>A.</b> Внутривидовые гибриды.....	07
<b>B.</b> Межвидовые гибриды: гибриды в пределах подсекции <i>potatoe</i> (клубнеобразующий картофель).....	07
<b>B.</b> Межвидовые гибриды: гибриды с видами, не входящими в секцию <i>petota</i> .....	09
<b>Раздел VIII.</b> Экология <i>Solanum tuberosum</i> subsp. <i>tuberosum</i> .....	09
<b>A.</b> Выращивание.....	09
<b>B.</b> Растения-самосевы и превращение в сорняки.....	10
<b>Раздел IX.</b> Ссылки.....	10
<b>Приложение I.</b> Пloidность и EBN большинства видов рода <i>Solanum</i> , относящихся к секции <i>petota</i> .....	12
<b>Приложение II.</b> Наиболее часто встречающиеся заболевания <i>Solanum tuberosum</i> subsp. <i>tuberosum</i> и их распространение.....	13

### Раздел I. Общая информация

В настоящем документе рассматривается биология картофеля (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*). В нем содержатся общие сведения о таксономии, морфологии, а также центрах разнообразия вида, которые могут иметь большое значение при оценке рисков (например, информация о биологии размножения, о возможности образования гибридов, об экологии). При рассмотрении внутривидовых и межвидовых гибридов особое внимание уделено условиям, которые делают скрещивание возможным, а не перечислению всех успешных скрещиваний. Такой список был бы очень длинным, и в него слишком часто приходилось бы вносить изменения. Рассматриваются только те гибридизационные события, которые происходили без участия человека.

При подготовке этого документа в качестве лидера проекта выступали Нидерланды в сотрудничестве с Великобританией.

### Раздел II. Таксономический статус

Семейство Пасленовые (*Solanaceae*) включает несколько широко известных сельскохозяйственных культур, таких, как томат (*Lycopersicon esculentum*), баклажан (*Solanum melongena*), табак (*Nicotiana tabacum*), перец стручковый (*Capsicum annuum*), а также картофель (*Solanum tuberosum*).

Среди крахмалосодержащих культур картофель занимает четвертое место в мире в производстве пищевых продуктов - около 300 тыс. метрических тонн (ФАО, 1985). Картофель выращивают почти в 95 странах, общая стоимость его составляет около 13 миллиардов долларов США (Horton и др., 1985).

К роду *Solanum* относят более 1000 видов. Согласно Burton (1989), к этому роду относятся "больше двух тысяч видов". Данный род подразделяется на несколько подсекций, из которых к подсекции *potato* относят все клубнеобразующие виды картофеля. Подсекция *potato* подразделяется на серии, одна из которых, *tuberosa*, является предметом настоящего документа. К серии *tuberosa* относят 54 вида, как диких, так и культурных видов. Один из них - *S. tuberosum* (Hawkes, 1990).

Вид *S. tuberosum* подразделяется на два подвида *tuberosum* и *andigena*. Подвид *tuberosum* (табл. 1) представляет собой культурный картофель, широко используемый в качестве сельскохозяйственной культуры, например, в Северной Америке и Европе. Подвид *andigena* также представляет собой сельскохозяйственные культуры, которые, однако, ограничено выращивают только в Центральной и Южной Америке (Hawkes, 1990; Hanneman, 1994).

Таблица 1. Положение *S. Tuberosum* subsp. *tuberosum* в систематике

### Раздел III. Центр разнообразия

Таксон	Латинское название
семейство	<i>Solanaceae</i>
род	<i>Solanum</i>
секция	<i>petota</i>
подсекция	<i>potatoe</i>
серия	<i>tuberosa</i>
вид	<i>Solanum tuberosum</i>
подвид	<i>tuberosum</i>

Центр разнообразия дикорастущего клубнеобразующего картофеля (подсекция *potatoe*) находится в Латинской Америке, которая также считается и центром происхождения. Для серии *tuberosa* (к которому относится *S. tuberosum*) и большинства других серий в подсекции *potatoe* существуют два центра разнообразия. Один из них представляет собой протяженный район Анд, проходящий через территории Венесуэлы, Колумбии, Эквадора, Перу, Боливии и Аргентины. Другой находится в центральной Мексике. Область распространения этих видов дикого картофеля гораздо шире: от юго-западной части США до южных районов Аргентины и Чили (Child, 1990; Hawkes, 1990).

Обычно культурные виды рода *Solanum* также встречаются в центрах разнообразия дикого картофеля. Исключение составляет культурная диплоидная форма *Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*, которая встречается только в ограниченной области в юго-восточной части Чили.

Культурный тетраплоид *Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*, широко известный в Европе и большинстве других районов мира, считается продуктом селекции, полученным в результате интродукции картофеля *S. tuberosum* subsp. *andigena* из Колумбии и Перу, и, как таковой, имеет очень ограниченное генетическое разнообразие. Этот тезис подтверждается морфологическим и фенологическим сходством между растениями, полученными в результате ранних интродукций картофеля в Европе, и растениями подвида *andigena* (позднее цветение и образование клубней) (Howard, 1970). В результате селекции интродуциро-

ванный картофель адаптировался к более протяженному световому дню и различным природным условиям в Европе. Simmonds (1966) показал, что подобный переход может происходить достаточно быстро – примерно, за десятилетний период селекции. Из Европы эта новая форма картофеля распространилась по всему миру в виде сельскохозяйственной культуры. В соответствии с альтернативной теорией после эпидемии фитофторы в Европе новая зародышевая плазма *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* была завезена в Европу из Чили (Hawkes, 1990).

#### Раздел IV. Методы идентификации

##### А. Морфология и соматоклональная изменчивость

Подсекция *potatoe* отличается от прочих подгрупп рода *Solanum* тем, что она представляет собой “истинный картофель, чьи клубни образуются на подземных столонах, являющихся истинными стеблями, а не корнями” (Hawkes, 1994).

Ряд *tuberosa* характеризуется наличием “непарноперистых или простых листьев, раздвоенной цветоножки, сросшимся пятиугольным венчиком, а также круглыми ягодами” (Hawkes, 1990). Вид *S. tuberosum* характеризуется: “местом прикрепления цветоножки в средней трети; короткими и симметрично расположенными чашелистиками; часто слегка сводчатой формой листьев; всегда от овальной до ланцетовидной формой листочков с соотношением ширины к длине 1:2; клубнями с отчетливым периодом покоя” (Hawkes, 1990).

Различия между двумя подвидами вида *S. tuberosum* очень невелики, самое большое различие заключается в том, что подвид *andigena* нуждается в коротком световом дне. Различия между подвидами представлены в Таблице 2.

Таблица 2. Различия между *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* и subsp. *andigena* (Hawkes, 1990)

Характеристика	<i>tuberosum</i>	<i>andigena</i>
листья	менее рассеченные	рассеченные
листочки	широкие	узкие
угол между стеблем и листом	дуговой	острый
цветоножка	утолщенная верхушка	верхушка без утолщения
образование клубней	длинный или короткий световой день, средние высоты	короткий световой день, большие высоты

Морфология *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* описывается следующим образом: травянистое растение со слабыми стеблями максимальной длины 3 фута, удлинёнными перистыми листьями, листочками овальной формы, меньшие из которых расположены вдоль главной жилки. Цветки белого, пурпурного, розоватого или голубоватого цвета организованы в соцветия, обычно со сросшимся пятичленным венчиком и выступающими тычинками с очень короткими тычиночными нитями. Плоды желтоватого или зеленого цвета, шаровидные и менее одного дюйма в диаметре. В некоторых плодах семена отсутствуют, в других может содержаться до нескольких сотен семян. Вследствие присутствия токсичных плодов несъедобны для человека (Anonymous, 1996; Hawkes, 1990). Клубни образуются на концах подземных столонов, их форма изменяется от круглой до удлинённой овальной. Мякоть обычно белая или от кремового до желтого цвета, цвет кожуры от светло-коричневого до красного цвета. Клубни могут содержать высокую концентрацию токсичного алкалоида соланина.

Картофель можно очень легко регенерировать с помощью методов с использованием культуры тканей *in vitro*. Такой способ вегетативного размножения обычно позволяет получить генетически идентичные растения, однако после выращивания культуры ткани, включающей стадию каллюса, обычно наблюдается значительная гетерогенность. Такая изменчивость называется соматоклональной изменчивостью. Такая форма изменчивости весьма характерна для *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* так же, как и для прочих форм картофеля (Cutter, 1992; Hawkes, 1990).

##### Б. Молекулярная идентификация

Различные виды рода *Solanum* можно также отличить друг от друга с помощью методов молекулярной биологии. Анализ полиморфизма длины рестрикционных фрагментов (RFLP) ДНК хлоропластов с использованием восьми эндонуклеаз (Hosaka и др., 1984) позволил выявить различия между 33 клубнеобразующими видами и гибридами, относящимися к роду *Solanum*, и двумя видами рода *Lycopersicon*. У четы-

рех различных образцов *Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum* набор фрагментов оказался одинаковым.

RFLP анализ геномной ДНК также позволяет идентифицировать виды рода *Solanum*. Debener и др. (1990) показали, что с использованием 70 комбинаций зонд/рестриктаза (зонды, взятые от *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*) можно отличить друг от друга 38 образцов, представляющих двенадцать видов рода *Solanum* и один гибрид. Два образца *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* оказались неидентичными. Один из них оказался “истинным” сортом Bintje подвида *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*, а другой представлял собой линию, в чью родословную были интродуцированы *S. andigena*, *S. demissum* и *S. acaule*. Кроме того, было показано, что с помощью RFLP фингерпринтинга можно различать не только виды, но также и различные сорта или линии (Weising и др., 1992). Использование зондов, взятых от других видов *Solanum*, которые, в основном, представляют собой повторяющиеся последовательности, также позволяет идентифицировать виды и сорта (Schweizer и др., 1993). Для фингерпринтинга сортов и клонов картофеля могут быть использованы RAPD маркеры (Powell и др., 1991; Quiros и др., 1993).

Кроме того, существуют данные, указывающие на то, что виды рода *Solanum* можно различать с помощью анализа полиморфизма длины амплифицированных фрагментов (AFLP). При этом идентификация видов рода *Solanum* значительно упрощается (Kardolus, в печати).

По-видимому, геномы картофеля и томатов сохранились таким образом, что зонды, полученные от одних, можно использовать для идентификации других (Gebhart и др., 1991). Это имеет особенно важное значение для построения генетической карты и разработки молекулярных маркеров.

### Раздел V. Генетическая характеристика: геном

Представители рода *Solanum* характеризуются исходным числом хромосом, равным 12. Картофель *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* может быть диплоидом ( $2n=24$ ) или тетраплоидом ( $4n=48$ ). Диплоиды встречаются только в Чили, в то время как тетраплоиды представляют собой обычные формы культурного картофеля, который выращивают во всем мире. Происхождение тетраплоидов остается неясным. Культурный *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* может быть либо ауотетраплоидом (удвоение числа хромосом у диплоидного вида) или аллотетраплоидом (удвоение числа хромосом у диплоидного гибрида, полученного в результате скрещивания двух родственных видов) (Hawkes, 1990).

Феномен нередуцированных гамет характерен для видов рода *Solanum*. У большинства видов рода *Solanum*, наряду с нормальными гаплоидными гаметами ( $n$ ), могут встречаться нередуцированные гаметы ( $2n$ ), что значительно увеличивает число возможных спонтанных гибридов (см. раздел, посвященный гибридам) (Hanneman, 1995). Watanabe и др. (1991) установили, что большинство из 38 клубнеобразующих видов рода *Solanum* продуцируют пыльцу с набором хромосом  $2n$ . Частота варьирует от 2% до 10%.

Кроме того, достаточно просто получить дигаплоиды от культурного тетраплоида *S. tuberosum*. Это может быть осуществлено путем опыления, например, *S. phureja*, что приводит к образованию партеногенетических диплоидных растений. Для получения дигаплоидов также используют культивирование пыльников (Howard, 1970; Caligari, 1992). Было показано, что при использовании *S. phureja* для получения дигаплоидов, в них находят минорные фрагменты хромосом *S. phureja* (Clulow и др., 1991).

Эти диплоиды играют важную роль в селекционных программах: виды, которые с трудом скрещиваются с тетраплоидным картофелем, могут скрещиваться с дигаплоидом (см. ниже раздел, посвященный гибридам). У таких дигаплоидов семяпочки часто бывают фертильными, а пыльца - стерильной.

### Раздел VI. Биология размножения

#### А. Половое размножение

Диплоиды *S. tuberosum*, а также другие диплоидные виды, входящие в группу *petota*, являются самонесовместимыми (Kirch и др., 1989). Эта гаметофитная многоаллельная несовместимость обусловлена S-аллелями. В целом, эти виды опыляются насекомыми и могут скрещиваться между собой.

Культурный тетраплоид *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* является самосовместимым. S-аллели также встречаются и у этого вида, однако, система несовместимости у него каким-то образом оказывается ослабленной (механизм, лежащий в основе этого феномена, до сих пор неизвестен). Plaisted (1980) показал, что в полевых условиях у тетраплоидов с большой вероятностью может происходить самоопыление, при этом от 80% до 100% семян образуются в результате самоопыления.

Для облегчения перекрестного опыления и самоопыления необходимо присутствие насекомых. В частности, шмели (например, *Bombus funebris* в Перу или *B. impatiens* в США) являются хорошими опылителями картофеля (White, 1983). Распространение пыльцы, в основном, зависит от расстояния, на которое могут перелетать насекомые. Шмели и пчелы обычно не летают на расстояния больше трех километров (Reheul, 1987). Пчела медоносная *Apis mellifera* и шмель *Bombus fervidus* не являются опылителями картофеля, поскольку в цветках этого растения отсутствует нектар (Sanford и Hanneman, 1981). White (1983) провел ряд экспериментов для того, чтобы определить роль ветра в опылении картофеля. Цветки кастрировали, делали их непривлекательными для насекомых, и на этих цветках оценивали степень завязывания семян. Семена не обнаруживались, в силу чего был сделан вывод о том, что в опылении картофе-

ля ветер не играет никакой роли.

Conner и др., (1996) собирали информацию по ауткроссингу, полученную в ходе нескольких полевых экспериментов с генетически модифицированным картофелем, проведенных в Новой Зеландии, Великобритании и Швеции. Во всех исследованиях в тех случаях, когда растения, которые должны были получить пыльцу, были удалены от генетически модифицированных партнеров более, чем на 20 м, степень ауткроссинга падала до 0.

Хотя многие виды рода *Solanum* являются фертильными, по-видимому, значительное число культурных тетраплоидных сортов *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* характеризуется пониженной фертильностью (Ross, 1986). У большинства сортов фертильность пыльцы снижена, вплоть до полной стерильности. Среди этих сортов - такие известные сорта, как Bintje и King Edward. Хотя сниженная женская фертильность встречается не так часто, было замечено, что у многих культурных сортов цветение бывает намного менее мощным, чем у дикого картофеля. Другое наблюдение заключается в том, что после опыления цветки опадают, и поэтому ягоды не образуются. В результате у большинства культурных сортов *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* образуется только очень небольшое число ягод и семян.

Семена картофеля не могут распространяться с помощью птиц, однако, возможно их распространение мелкими млекопитающими (Hawkes, 1988). По данным Lawson (1983), в Шотландии семена картофеля могут сохраняться в грунте без потери всхожести до десяти лет. Love и др. (1994) показали, что семена картофеля способны выживать и прорасти в течение периода, превышающего семь лет.

### **Б. Бесполое размножение**

Картофель может также размножаться вегетативным способом. Клубни образуются под землей. Поскольку клубни являются тем самым полезным продуктом, из-за которого собственно и выращивают картофель, широкомасштабные селекционные работы ведутся в целях повышения урожайности и улучшения качества клубней. Клубни остаются жизнеспособными в течение длительного периода времени при условии отсутствия морозов. У культурных сортов *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* столоны, на которых образуются клубни, обычно не очень длинные, в то время как у диких клубнеобразующих видов рода *Solanum* столоны значительно длиннее (Hawkes, 1990).

## **Раздел VII. Гибриды**

### **А. Внутривидовые гибриды**

У подвидов *tuberosum* и *andigena* вида *Solanum tuberosum* наблюдается полная перекрестная совместимость (Plaisted, 1980). Гибриды могут спонтанно возникать в природных условиях. Доля таких гибридов неизвестна, поскольку морфологические различия между двумя подвидами чрезвычайно малы. Так как оба подвида встречаются только в Северной Америке и в некоторых областях Южной Америки, можно полагать, что естественные гибриды могут быть обнаружены именно там.

### **Б. Межвидовые гибриды: гибриды в пределах подсекции *potatoe* (клубнеобразующий картофель)**

Генофонд картофеля чрезвычайно велик. Dale и др. (1992), а также Evenhuis и др. (1991) утверждают, что, в принципе, возможно получение любых гибридов различных видов клубнеобразующего картофеля, относящихся к секции *petota*, хотя в некоторых случаях для получения гибридов следует использовать специальные технологии.

По-видимому, в данную секцию входят две категории трудноскрещиваемых видов:

- (1) диплоидные виды, относящиеся к следующим сериям: *morelliformia*, *bulbocastana*, *pinnatisecta*, *polyadenia*, *commersoniana*, *lignicaulia*, а также *circaeifoli*;
- (2) диплоидные виды, относящиеся к прочим сериям.

Оплодотворение диплоидного растения нормальной гаплоидной пыльцой фактически состоит из двух процессов. Пыльца содержит два (гаплоидных) генеративных ядра; одно из них оплодотворяет яйцеклетку, другое - ядро зародышевого мешка. В результате получается диплоидный зародыш с триплоидным эндоспермом.

Den Nijs и Peloquin (1977) обнаружили, что при скрещивании тетраплоидного растения с диплоидным образуется "триплоидный блок", обусловленный дисбалансом между эндоспермом (5x) и зародышем (3x). Эндосперм не формируется, а зародыш abortируется (Jacobsen и Rousselle, 1992).

Johnston и др. (1980, 1982) также обнаружили, что некоторые виды с одинаковой степенью пloidности также не могут скрещиваться между собой, в то время как гибридизация видов с различной степенью пloidности может быть успешной. Эти авторы предложили ввести понятие "Endosperm Balance Number" (численный баланс эндосперма) или EBN, с помощью которого выражается "эффективная пloidность генома в эндосперме". Чтобы нормальное развитие эндосперма стало возможным, после оплодотворения

материнское число EBN должно быть в два раза выше отцовского EBN (2:1).

EBN не зависит от уровня пloidности видов, и оно имеет аддитивный характер, т.е., например, при удвоении числа хромосом EBN также удваивается. Возможны следующие ситуации:

- у двух видов значение EBN одинаково: возможно образование естественных гибридов;
- у двух видов значение EBN различно: образование естественных гибридов невозможно.

Если EBN у двух видов различается, то для того, чтобы обойти такую несовместимость видов, используют несколько природных механизмов или искусственных приемов.

Природные механизмы:

- Благодаря наличию нередуцированных гамет, виды с более низким значением EBN могут скрещиваться с видами, имеющими более высокое значение EBN. Пример:

Растение с набором хромосом 4x (EBN=4) не может скрещиваться с растением с набором хромосом 2x (EBN=2), однако, если растение с набором хромосом 2x образует нередуцированные гаметы, EBN этих гамет становится равным 4, и скрещивание становится возможным. Полученное в результате такого скрещивания растение будет тетраплоидом (4x) с EBN=4. Следует отметить, что благодаря тому, что у большинства видов рода *Solanum* наличие нередуцированных гамет встречается очень часто, такие гибриды могут возникать в природных условиях естественным путем.

Искусственные приемы:

- Благодаря образованию дигиплоидов, виды с более высоким значением EBN могут скрещиваться с видами с более низким значением EBN. Пример:

Растение с набором хромосом 4x (EBN=4) не может скрещиваться с растением с набором хромосом 2x (EBN=2). После образования дигиплоида растения с набором хромосом 4x (EBN=4) получается диплоидное растение с эффективным числом EBN, равным 2. Это растение может опыляться растением с набором хромосом 2x (EBN=2). В результате получается растение, которое является диплоидом (2x) с EBN=2. Следует отметить, что маловероятно, чтобы подобные гибриды образовывались в природе естественным путем, так как в природных условиях дигиплоиды встречаются очень редко.

- Благодаря полиплоидизации, можно скрещивать растения с более низким значением EBN с растениями с более высоким значением EBN. Пример:

Растение с набором хромосом 2x (EBN=2) не может скрещиваться с растением с набором хромосом 4x (EBN=4). В результате полиплоидизации растения с набором хромосом 2x (EBN=2) получается растение с эффективным значением EBN=4, способное к скрещиванию с растением с набором хромосом 4x (EBN=4). Полученное в результате такого скрещивания растение является тетраплоидом с набором хромосом 4x и EBN=4. Следует отметить, что маловероятно, чтобы подобные гибриды образовывались в природе естественным путем, поскольку спонтанная полиплоидизация происходит в природе очень редко; тем не менее, нельзя исключить полностью возможность спонтанного образования таких гибридов в природе.

Несмотря на систему EBN, картофель, относящийся к различным вышеупомянутым категориям, можно комбинировать путем соматической гибридизации (somatic fusion) в условиях *in vitro*. Этот метод применяется все чаще. Продукты такой гибридизации могут быть фертильными, поэтому соматические гибриды могут служить мостиком для комбинирования несовместимых геномов.

В приложении I приводятся данные о пloidности и EBN наиболее распространенных видов картофеля, относящихся к секции *petota*. Эти сведения целесообразно использовать для оценки возможности образования гибридов *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* с этими видами в природных условиях. По-видимому, *Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum* может легко скрещиваться с видами рода *Solanum*, упомянутыми в приложении I с таким же значением EBN (=4). Кроме того, благодаря наличию нередуцированных гамет, возможно образование гибридов *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* со всеми видами рода *Solanum*, перечисленными в приложении I.

Для определения возможности существования реального гибрида в природе наибольшее значение имеют следующие факторы:

- EBN скрещиваемых партнеров:  
значения EBN должны совпадать, либо значение EBN одного из партнеров должно составлять не менее половины значения EBN второго партнера.
- Географическая распространенность партнеров:  
оба вида, участвующих в скрещивании, должны встречаться в одном и том же районе местообитания.
- Период цветения видов, участвующих в скрещивании:  
периоды цветения должны частично совпадать во времени.
- Наличие пестичных барьеров, которые мешают росту пыльцевых трубок:  
присутствие подходящих опылителей.



В большинстве районов мира рядом с культурным тетраплоидом *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* не встречаются виды рода *Solanum*, относящиеся к секции *petota*, с EBN, равным 2 или 4. Поэтому, вследствие географической изоляции, образование гибридов можно считать маловероятным. Только в южных районах США и в Южной Америке партнеры по скрещиванию с подходящими значениями EBN встречаются рядом с культурным тетраплоидом *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*. Для того, чтобы определить вероятность спонтанного образования гибридов в этих районах, следует оценить характеристики соответствующих видов и мест их обитания.

#### **В. Межвидовые гибриды: гибриды с видами, не входящими в секцию *petota***

Вследствие существования мощных барьеров образование гибридов с видами, относящимися к другим секциям (отличным от секции *petota*), весьма маловероятно, хотя в нескольких районах мира культурный тетраплоид *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* встречается рядом с местными видами рода *Solanum*, не относящимися к секции *petota*. Так, *S. nigrum* и *S. dulcamara* встречаются в Нидерландах. Eijlander и Stiekema (1990) установили, что скрещивание тетраплоида *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* с *S. dulcamara* не приводит к образованию всхожих семян и жизнеспособных растений. То же самое справедливо и в случае скрещивания *S. nigrum* с *S. tuberosum*. Эти два гибрида были получены только после эмбрио спасения. Они были менее жизнеспособными, не образовывали клубней и характеризовались мужской стерильностью и сниженной женской фертильностью. После беккроссирования всхожие семена не образовывались.

### **Раздел VIII. Экология *Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum***

#### **А. Выращивание**

Тот факт, что картофель выращивают во многих районах мира, говорит о том, что условия, в которых можно успешно возделывать картофель *S. tuberosum*, чрезвычайно разнообразны. Широкий спектр культурных сортов приспособлен к различным условиям окружающей среды. Существует ряд параметров, которые необходимо знать при выращивании *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*:

- Клубни *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* не выживают при температуре -3°C или ниже. Ботва отмирает при температуре -4°C (van Swaaij и др., 1987; Vayda, 1994). По данным Dale (1992), при температуре -2°C клубни картофеля разрушаются в течение 25 часов или при температуре -10°C - в течение 5 часов. Латиноамериканские виды рода *Solanum* могут быть значительно более морозостойкими.
- *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* не акклиматизируется в условиях более низких температур в отличие от других видов рода *Solanum* (например, *S. acaule*) (van Swaaij и др., 1987; Li и Fennel, 1985).
- Картофель очень чувствителен к недостатку влаги в почве (Vayda, 1994).
- Картофель переносит различные значения pH почвы (в норме - pH 5 и выше), однако также наблюдали высокую продуктивность картофеля при pH 3.7 (Vayda, 1994).
- *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* представляет собой сельскохозяйственную культуру, не зависящую от продолжительности светового дня (т.е. клубни образуются на стадии развития, не зависящей от продолжительности светового дня). Однако, отдельные культурные сорта *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* характеризуются различной чувствительностью к продолжительности светового дня.
- Слишком низкие или слишком высокие температуры, особенно ночные, могут препятствовать образованию клубней.
- Короткий световой день (менее 14 часов) и умеренная температура почвы (15-18°C) способствуют образованию клубней. Более продолжительный световой день (14-16 часов) и более высокая (дневная) температура (20-25°C) способствуют цветению и образованию семян (Beukema и van der Zaag, 1979; Burton, 1989).
- Для улучшения сортов картофеля использовалась зародышевая плазма со всех концов света. Главная цель - получить сорта, резистентные к биотическим факторам (к поражению грибами, вирусами, бактериями и насекомыми). Другие цели включают: повышение содержания крахмала, адаптацию к условиям тропиков, устойчивость к гербицидам и стрессам и механическим повреждениям (Brown, 1995). Для улучшения сортов картофеля чаще всего используются следующие виды: *S. demissum*, *S. acaule*, *S. chacoense*, *S. spagazinii*, *S. stoloniferum*, и *S. vernei*. Реже используются *S. microdontum*, *S. sparsipilum*, *S. verrucosum*, *S. phureja*, *S. tuberosum* subsp. *andigena*, *S. commersonii* и *S. maglia* (Caligari, 1992). Зародышевая плазма вводилась во многие сорта *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*.

В приложении II перечислены наиболее часто встречающиеся болезни картофеля, вызванные насекомыми, клещами, вирусами, бактериями и грибами, и их распространение в мире. Приложение не предназначено для того, чтобы представить исчерпывающий список всех известных болезней картофеля. Поэтому необходимо учитывать, что в различных районах наиболее распространенными могут быть и другие болезни. По данному вопросу следует обратиться в национальную фитосанитарную службу. Более того, в приложении II не дается никаких указаний на то, какие именно санитарные или карантинные правила действуют в стране.

#### **Б. Растения-самосевы и превращение в сорняки**

При выращивании *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* в качестве сорняка-самосева могут выступать растения, выросшие из семян предыдущего урожая картофеля. Кроме того, в качестве сорняка-самосева также могут выступать клубни. Обычно эти растения (выросшие из семян и клубней) уничтожаются обычными методами, принятыми в агрономической практике. Кроме того, на большей части площадей клубни не выживают в течение длительного времени из-за неблагоприятных климатических условий (низкие температуры).

Поскольку проростки картофеля не могут конкурировать с другими растениями, им очень трудно выжить за пределами поля. Love и др. (1994) показали, что вследствие конкуренции и по причинам, связанным с адаптацией, эти проростки могут выживать только в районах культивирования картофеля. Клубни картофеля могут распространяться в процессе транспортировки и использования, но обычно вследствие неблагоприятных условий окружающей среды растения, выросшие из этих клубней, не выживают в течение длительного времени.

В целом, факты заселения картофелем диких экосистем неизвестны. Среди коренной растительности картофель не может конкурировать с другими видами – травами, деревьями и кустарниками (Anonymous, 1996).

### Раздел IX. ССЫЛКИ

Anonymous, 1996. The biology of *Solanum tuberosum* (potato). Regulation Directive of the Plant Products Division, Agriculture and Agri-Food Canada, 11 pp.

Beukema and van der Zaag, 1979. Potato improvement: some factors and facts. IAC, Wageningen.

Brown, C.R., 1995. Diffusion of potato germplasm and modern breeding. In: Environmental concerns with transgenic plants in centres of diversity: Potato as a model. Proceedings from a regional workshop, Parque National Iguazu, Argentina (Eds. Fredrick, R.J., Virgin, I. and Lindarte, E.), 70 pp.

Burton, W.G., 1989. The potato. Longman Group UK Limited, 742 pp.

Caligari, P.D.S., 1992. Breeding new varieties. In: The potato crop: scientific basis for improvement (Ed. Harris, P.M.). Chapman and Hall, London, 909 pp.

Child, A., 1990. A synopsis of *Solanum* subgenus *Potatoe* (G. DON) (D'ARCY) (tuberarium) (DUN.) BITTER (s.l.). Feddes Repertorium 101: 209-235.

Clulow, S.A., Wilkinson, M.J., Waugh, R., Baird, E., DeMaine, M.J. and Powell, W., 1991. Cytological and molecular observations on *Solanum phureja*-induced dihaploid potatoes. Theor. Appl. Genet. 82: 545-551.

Conner, A.J. and Dale, P.J., 1996. Reconsideration of pollen dispersal data from field trials of transgenic potatoes. Theor. Appl. Genet. 92: 505-508.

Cutter, E.G., 1992. Structure and development of the potato plant. In: The potato crop: scientific basis for improvement (Ed. Harris, P.M.). Chapman and Hall, London, 909 pp.

Dale, P., 1992. General presentation. In: Report on the seminar on scientific approaches for the assessment of research trials with genetically modified plants, 6-7 April 1992. OECD, Paris.

Dale, P.J., McPartlan, H.C., Parkinson, R., MacKay, G.R. and Scheffler, J.A., 1992. Gene dispersal from transgenic crops by pollen. In: Proceedings of the second international symposium on the biosafety results of field tests of genetically modified plants and micro-organisms. Goslar, Germany, pp. 73-77.

Debener, T., Salamini, F. and Gebhart, C., 1990. Phylogeny of wild and cultivated *Solanum* species based on nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). Theor. Appl. Genet. 79: 360-368.

Den Nijs, A.P.M. and Peloquin, S.J., 1977. 2n gametes in potato species and their function in sexual polyploidisation. Euphytica 26: 585-600.

Eijlander, R. and Stiekema, W.J., 1990. Study of gene dispersal from plants produced by recombinant DNA technology: assessment of the crossability of potato and two wild relatives. In: Abstract of the sectorial meeting on risk assessment, CEE-BAP, Padua.

Evans, K. and Trudgill, D.L., 1992. Pest aspects of potato production Part 1: The nematode pests of potatoes. In: The potato crop: scientific basis for improvement (Ed. Harris, P.M.). Chapman and Hall, London, 909 pp.

Evenhuis, A. and Zadoks, J.C., 1991. Possible hazards to wild plants of growing transgenic plants. A contribution to risk analysis. Euphytica 55: 81-84.

FAO, 1985. FAO Production Yearbook 39.

Gebhart, C., Ritter, E., Barone, A., Debener, T., Walkemeier, B., Schlachtnabel, U., Aufmann, H., Thompson, R.D., Bonierbale, M.W., Ganai, M.W., Tanksley, S.D. and Salamini, F., 1991. RFLP maps of potato and their alignment with the homologous tomato genome. Theor. Appl. Genet. 83: 49-57.

Hanneman, Jr., R.E., 1994. The testing and release of transgenic potatoes in the North American Center of diversity. In: Biosafety of Sustainable Agriculture: Sharing Biotechnology Regulatory Experiences of the Western Hemisphere (Eds. Krattiger, A.F. and Rosemarin, A.). ISAAA, Ithaca and SEI, Stockholm, pp. 47-67.

Hanneman, Jr., R.E., 1995. Ecology and reproductive biology of potato: the potential for and the environmental implications of gene spread. In: Environmental concerns with transgenic plants in centres of diversity: Potato as a model. Proceedings from a regional workshop, Parque National Iguazu, Argentina (Eds. Fredrick, R.J., Virgin, I. and Lindarte, E.), 70 pp.

Hawkes, J.G., 1988. The evolution of cultivated potatoes and their tuber-bearing wild relatives. Kulturpflanze 36: 189-208.

Hawkes, J.G., 1990. The potato: Evolution, biodiversity and genetic resources. Belhaven Press, London, 259 pp.

Hawkes, J.G., 1992. Biosystematics of the potato. In: The potato crop: scientific basis for improvement (Ed. Harris, P.M.). Chapman and

Hall, London, 909 pp.

Hawkes, J.G., 1994. Origins of cultivated potatoes and species relationships. In: Potato genetics (Eds. Bradshaw, J.E and Mackay, G.R.), CAB International, Wallingford, 3-42.

Hide, G.A. and Lapwood, D.H., 1992. Disease aspects of potato production. In: The potato crop: scientific basis for improvement (Ed. Harris, P.M.). Chapman and Hall, London, 909 pp.

Hooker, W.J., 1986. Compendium of potato diseases. American Phytopathological Society, St. Paul, 125 pp.

Horton, D.E. and Fano, H., 1985. Potato Atlas. CIP.

Hosaka, K., Ogihara, Y., Matsubayashi, M. and Tsunewaki, K., 1984. Phylogenetic relationship between the tuberous *Solanum* species as revealed by restriction endonuclease analysis of chloroplast DNA. Jpn. J. Genet. 59: 349-369.

Howard, H.W., 1970. Genetics of the Potato. Logos Press Limited, London, 126 pp.

Jacobsen, E. and Rousselle, P., 1992. Potato. In: Traditional crop breeding practices: an historical review to serve as a baseline for assessing the role of modern biotechnology. OECD, Paris, 235 pp.

Johnston, S.A., Den Nijs, A.P.M., Peloquin, T.P.M. and Hanneman, R.E., 1980. The significance of genic balance to endosperm development in interspecific crosses. Theor. Appl. Genet. 57: 5-9.

Johnston, S.A. and Hanneman, R.E., 1982. Manipulations of Endosperm Balance Number overcome crossing barriers between diploid *Solanum* species. Science 217: 446-448.

Kirch, H.H., Uhrig, H., Lottspeich, F., Salamini, F. and Thompson, R.D., 1989. Characterisation of proteins associated with self-incompatibility in *Solanum tuberosum*. Theor. Appl. Genet. (1989) 78: 581-588.

Lawson, H.M., 1983. True potato seeds as arable weeds. Potato research 26: 237-246.

Li, P.H. and Fennel, A., 1985. Potato frost hardiness. In: Potato Physiology (Ed. Li, P.H.), Academic Press, Inc., Harcourt Brace Jovanovich, publishers, 457-479.

Love, S. and Pavek, J., 1994. Ecological risk of growing transgenic potatoes in the United States and Canada: potential for vegetative escape or gene introgression into indigenous species. American Potato Journal 71: 647-658.

Plaisted, R.L., 1980. Potato. In: Hybridisation of crop plants (Eds. Fehr, W.R. and Hadley, H.H.). American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, publishers, Madison, Wisconsin, 483-494.

Powell, W., Phillips, M.S., McNicol, J.W. and Waugh, R., 1991. The use of RAPD markers to estimate the extent and nature of genetic variability in *Solanum tuberosum* cultivars. Annals of Appl. Biol. 118: 423-432.

Quiros, C.F., Ceada, A., Georgescu, A. and Hu, J., 1993. Use of RAPD markers in potato genetics: segregation in diploid and tetraploid families. American Potato Journal 70: 35-42.

Raman, K.V. and Radcliffe, E.B., 1992. Pest aspects of potato production Part 2: Insect pests. In: The potato crop: scientific basis for improvement (Ed. Harris, P.M.). Chapman and Hall, London, 1992, 909 pp.

Reheul, D., 1987. Ruimtelijke isolatie in de plantenveredeling. 2. Ruimtelijke isolatie bij insectenbestuivers. Landbouwtijdschrift 40: 15-23.

Ross, H., 1986. Potato breeding – Problems and perspectives. Advances in Plant breeding. Supplement 13 to the Journal of Plant Breeding, 132 pp.

Sanford, J.C. and Hanneman, R.E., 1981. The use of bees for the purpose of inter-mating in potato. American Potato Journal 58: 481-485.

Schweizer, G., Borisjuk, N., Borisjuk, L., Stadler, M., Stelzer, T., Schilde, L. and Hamleben, V., 1993. Molecular analysis of highly repeated genome fractions in *Solanum* and their use as markers for the characterisation of species and cultivars. Theor. Appl. Genet. 85: 801-808.

Simmonds, N.W., 1966. Studies on the tetraploid potatoes III. Progress in the experimental recreation of the *Tuberosum* group. J. Linn. Society (Botanic) 59: 279-285.

Simmonds, N.W., 1976. Potatoes. *Solanum tuberosum* (Solanaceae). In: Evolution of Crop Plants (Ed. Simmonds, N.W.), Longman, London and New York, 279-283.

Valkonen, J.P., 1994. Natural genes and mechanisms for resistance to viruses in cultivated and wild potato species. Plant Breeding 112: 1-16.

Van Swaaij, A.C., Nijdam, H., Jacobsen, E. and Feenstra, W.J., 1987. Increased frost tolerance and amino acid content in leaves, tubers and leaf callus of regenerated hydroxyproline resistant potato clones. Euphytica 36: 369-380.

Vayda, M.E., 1994. Environmental stress and its impact on potato yield. In: Potato genetics (Ed. Bradshaw, J.E and Mackay, G.R.), CAB International, Wallingford: 239-262.

Watanabe, K. and Peloquin S.J., 1991. The occurrence and frequency of 2n pollen in 2x, 4x and 6x wild, tuber-bearing *Solanum* species from Mexico and Central and South America. Theor. Appl. Genet. 82: 621-626.

Weising, K., Kaemmer, D., Ramser, J.S., Bierwerth, S. and Kahl, G., 1992. Plant DNA fingerprinting with simple repetitive oligonucleotides. Adv. in Mol. Genet. 5: 135-156.

White, J.W., 1983. Pollination of potatoes under natural conditions. CIP Circular 11: 1-2.

Приложение I. Пloidность и EBN большинства видов рода *Solanum*, относящихся к секции *petota* (Hawkes, 1990; 1992; 1994)

Подсекция	Серия	Пloidность	EBN=1	EBN=2	EBN=4	EBN= неизвестен
<i>estolonifera</i>	-	диплоид	все виды			
<i>jughuiifolia</i>	-	диплоид				все виды
<i>potatoe</i>	<i>morelliformia</i>	диплоид				<i>S. morelliformia</i>
	<i>bulbocastana</i>	диплоид	<i>S. bulbocastanum</i>			<i>S. clarum</i>
	<i>pinnatisecta</i>	триплоид	<i>S. bulbocastanum</i>			
		диплоид	<i>S. branchistotrichum</i>			<i>S. tarnii</i>
			<i>S. jamesii</i>			
			<i>S. cardiophyllum</i>			
			<i>S. innatisectum</i>			
			<i>S. trifidum</i>			
	<i>polyadenia</i>	триплоид	<i>S. cardiophyllum</i>			<i>S. jamesii</i>
		диплоид				<i>S. polyadenium</i>
	<i>commersoniana</i>	диплоид	<i>S. commersonii</i>			<i>S. lesteri</i>
		триплоид	<i>S. commersonii</i>			<i>S. calvescens</i>
	<i>circaeifolia</i>	диплоид	<i>S. capsicibaccatum</i>			
			<i>S. cicaeifolium</i>			
	<i>lignicaulia</i>	диплоид				<i>S. lignicaule</i>
	<i>olmosiana</i>	диплоид				<i>S. olmosense</i>
	<i>yungasensa</i>	диплоид		<i>S. chacoense</i>		<i>S. arnezii</i>
				<i>S. tarijense</i>		<i>S. yungasense</i>
	<i>megistacroloba</i>	диплоид		<i>S. astileyi</i>		<i>S. bolivienne</i>
				<i>S. megistacrolobum</i>		
				<i>S. sanctae-rosae</i>		
				<i>S. toralapanum</i>		
	<i>cuneolata</i>	диплоид		<i>S. infundibuliforme</i>		
		диплоид		<i>S. chomatophilum</i>		
<i>conicibaccata</i>				<i>S. violaceimarmoratum</i>		<i>S. santolalle</i>
				<i>S. agrimonifolium</i>		
				<i>S. colombianum</i>		
				<i>S. oxycarpum</i>		
	<i>piurana</i>	гексаплоид				<i>S. piurae</i>
	<i>ingifolia</i>	диплоид				<i>S. ingifolium</i>
	<i>maglia</i>	диплоид				<i>S. maglia</i>
		триплоид				<i>S. maglia</i>
	<i>tuberosa</i>	диплоид		дикие: <i>S. berthaultii</i>		дикие: <i>S. alandiae</i>
				<i>S. brevicaule</i>		<i>S. hondelmanni</i>
				<i>S. bukasovii</i>		<i>S. neocardenasii</i>
				<i>S. canasense</i>		<i>S. okadae</i>
				<i>S. gourlayi</i>		<i>S. oplocense</i>
				<i>S. kurtzianum</i>		культурные:
				<i>S. leptophyes</i>		<i>S. ajanhuiri</i>
				<i>S. medians</i>		
				<i>S. microdontum</i>		
				<i>S. multidissectum</i>		
				<i>S. multiinterruptum</i>		
				<i>S. sparsipilum</i>		
				<i>S. spegazzinii</i>		
				<i>S. vernei</i>		
				<i>S. verrucosum</i>		
				культурные: <i>S. phureja</i>		дикие: <i>S. maglia</i>
		триплоид		<i>S. stenotomum</i>		<i>S. microdontum</i>
						культурные:
						<i>S. x chaucha</i>
						<i>S. x juzepczukii</i>

Подсекция	Серия	Плоидность	EBN=1	EBN=2	EBN=4	EBN= неизвестен
	<i>tuberosa</i>	тетраплоид			дикие: <i>S.gourlayi</i> <i>S.oplocense</i> <i>S.sucrense</i> культурные: <i>S.tuberosum</i> subsp. <i>tuberosum</i> <i>S.tuberosum</i> subsp. <i>andigena</i>	<i>S.x curtilobum</i>
	<i>aucalia</i>	пентаплоид гексаплоид		<i>S.acaule</i> <i>S.albicans</i>	<i>S.oplocense</i>	
	<i>longipedicellata</i>	тетраплоид гексаплоид триплоид тетраплоид		<i>S.fenderi</i> <i>S.hjertingii</i> <i>S.papita</i> <i>S.polytrichon</i> <i>S.stoloniferum</i>		<i>S.x vallis-mexci</i>
	<i>demissa</i>	триплоид гексаплоид			<i>S. brachycarpum</i> <i>S.demissum</i> <i>S.guerreroense</i> <i>S.hougasii</i> <i>S.iopetalum</i>	<i>S.x semidemissum</i> <i>S.scheckii</i>

**Приложение II.** Наиболее часто встречающиеся заболевания *Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum* и их распространение: для каждой категории вредителя/болезни дается ссылка на наиболее подробный обзор (Hide и Larwood, 1992; Evans и Trudgill, 1992; Raman и Radcliffe, 1992).

#### ВРЕДИТЕЛИ: НАСЕКОМЫЕ И КЛЕЩИ (обзор: Hooker, 1986)

Организм	Распространение
<i>Myzus persicae</i> , <i>Phthorimaea operculella</i> , <i>Agriotes</i> spp. <i>Macrosiphum euphorbiae</i> , <i>Aphis fabae</i> , <i>Empoasca devastans</i> , <i>Heliothus armigera</i> , <i>Spodoptera exigua</i>	Повсеместно везде, кроме Африки
<i>Plusia orichalcea</i> , <i>Sthenaridea pulsilla</i> , <i>Psylloides plana</i> , <i>Epicauta hirticornis</i> , <i>Anomala dimidiata</i> , <i>Phyllognathus dionysius</i> , <i>Melolontha</i> spp., <i>Odontotermes obesus</i> , <i>Eremotermes</i> spp., <i>Alcidodes westermanni</i> , <i>Myllocerus subfasciatus</i> , <i>Pyralis farinalis</i> , <i>Nipaecoccus vastator</i> <i>Empoasca fabae</i> , <i>Paratrioza cockerelli</i> , <i>Hypolithus</i> spp.	Азия
<i>Diabrotica</i> sp., <i>Epicauta</i> spp., <i>Premnotrypes</i> spp., <i>Phylophaga</i> spp., <i>Scrobipalpula absoluta</i> , <i>Scrobipalpis solanivora</i> , <i>Symmetri-schema plaeseosema</i> , <i>Feltia experta</i> , <i>Stenotycha</i> spp., <i>Copitarsia turbata</i> , <i>Bonthinus mainon</i> , <i>Phenacoccus grenadensis</i> , <i>Liriomyza</i> spp.	Северная Америка Центральная и Южная Америка
<i>Shistocerca gregaria</i> , <i>Liriomyza trifolii</i>	Африка
<i>Henosepilachna sparsa</i> , <i>H. vigintisexpunctata</i> , <i>Austroasca virigrisea</i> , <i>Listroderes obliquus</i> , <i>Heteronychus arator</i> , <i>Cheiroplatys latipes</i> , <i>Graphognathus leucoloma</i>	Австралия
<i>Aphis nasturtii</i> , <i>Limoniusspp.</i> , <i>Ctenicera</i> spp., <i>Conodorus</i> spp.	Северная Америка и Европа
<i>Henosepilachna sparsa</i> , <i>H. vigintisexpunctata</i> , <i>Austroasca virigrisea</i> , <i>Listroderes obliquus</i> , <i>Heteronychus arator</i> , <i>Cheiroplatys latipes</i> , <i>Graphognathus leucoloma</i>	Австралия
<i>Aphis nasturtii</i> , <i>Limoniusspp.</i> , <i>Ctenicera</i> spp., <i>Conodorus</i> spp.	Северная Америка и Европа
<i>Aphis gossypii</i>	Центральная и Южная Америка, Азия
<i>Aulacorthum solani</i>	Северная Америка, Евро- па и Африка
<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	Северная Америка, Евро- па и Азия
<i>Epitrix</i> spp.	Северная, Центральная и Южная Америка
<i>Epilachna</i> spp., <i>Polyphagotarsonemus latus</i> , <i>Thrips palmi</i> , <i>Gryllotalpa africana</i>	Африка и Азия

**НЕМАТОДЫ** (обзор: Hooker, 1986)

Организм	Распространение
<i>Globodera rostochiensis</i> , <i>Globodera pallida</i>	повсеместно
<i>Meloidogyne hapla</i>	Северная Америка и районы с умеренным климатом
<i>Meloidogyne chitwoodi</i>	Северо-Западная Америка и области Западной Европы
<i>Nacobbus aberrans</i>	Перу и Боливия
<i>Pratylenchus penetrans</i> , <i>Trichodorus</i> и <i>Paratrichodorus</i>	Северная Америка и Европа
spp.	Северная Америка, Западная Европа и территория
<i>Ditylenchus destructor</i>	бывшего СССР Западная Европа

**ВИРУСЫ** (обзор: Valkonen, 1994)

Организм	Распространение
Вирус X (легкая форма мозаики), вирус скручивания листьев, вирус Y (тяжелая форма мозаики), вирус A (легкая форма мозаики), вирус S	повсеместно
Вирус M	Европа и Северная Америка
Вирус погрешности табака	Европа, Северная Америка, Бразилия и Япония
Вирус метельчатой верхушки (top top virus)	Западная Европа и Перу
Вирус желтой карликовости	Северная Америка
“Вироид” веретеновидности клубней	Северная Америка, территория бывшего СССР и Южная Африка
Ведьмины метлы (микоплазма)	Европа, Северная Америка, Австралия, Китай

**БАКТЕРИИ** (обзор: Hooker, 1986)

Организм	Распространение
<i>Clavibacter michiganensis</i> var. <i>sepedonicus</i> (кольцевой бактериоз картофеля), <i>Erwinia carotovora</i> ssp. <i>Atroseptica</i> и subsp. <i>Carotovora</i> (черная ножка картофеля, мокрая гниль)	Европа и Северная Америка
<i>Erwinia chrysanthemi</i> (черная ножка картофеля, мокрая гниль)	Тропики и субтропики
<i>Streptomyces scabies</i> (обыкновенная парша)	повсеместно
<i>Pseudomonas solanacearum</i> (слизистый бактериоз)	Тропики и зоны умеренно-теплого климата

**ГРИБЫ** (обзор: Hooker, 1986)

Организм	Распространение
<i>Alternaria solani</i> (бурая пятнистость), <i>Botrytis cinerea</i> (серая гниль), <i>Collectotrichum coccodes</i> (точечная гниль корней картофеля), <i>Helicobasidium purpureum</i> (фиолетовая корневая гниль), <i>Phytophthora infestans</i> (фитофтороз пасленовых), <i>Pythium ultimum</i> (питиоз), <i>Rhizoctonia solani</i> (белая ножка картофеля), <i>Spongospora subterranea</i> (парша порошистая), <i>Verticillium albo-atrum</i> , <i>V. dahliae</i> (вертициллезное увядание)	повсеместно
<i>Angiosorus solani</i> (головня картофеля)	Центральная и Южная Америка
<i>Fusarium</i> spp. (увядание)	Северная Америка
<i>Fusarium solani</i> var. <i>coeruleum</i> (сухая гниль), <i>Phoma foveata</i> (фомозная гниль)	Европа
<i>Helminthosporium solani</i> (серебристая парша картофеля), <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (склеротиниоз картофеля)	Европа и Северная Америка
<i>Macrophomina phaseolina</i> (угольная гниль)	Северная Америка, Индия
<i>Polyscytalum pustulans</i> (гниль кожуры)	Северная Европа, Северная Америка, Австралия
<i>Synchytrium endobioticum</i> (рак картофеля)	Европа, Северная и Южная Америка, Южная Африка и Азия
<i>Phoma exigua</i> var. <i>exigua</i> (фомоз), <i>Phytophthora erythroseptica</i> (розовая гниль)	Европа, Северная Америка, Австралия