

# Устойчивость картофеля к тлям

Е.Е. Радченко

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

Обсуждается проблема устойчивости генетических ресурсов картофеля к тлям. Практически во всех литературных источниках анализируется резистентность к персиковой (*Myzus persicae* Sulzer) и большой картофельной (*Macrosiphum euphorbiae* Thomas) тлям. Генофонд *Solanum tuberosum* L. относительно беден устойчивыми формами. Высокоустойчивые к *M. persicae* образцы выявлены среди 36 из 86 изученных диких видов картофеля. Наибольшее число устойчивых форм найдено в пределах видов *S. bulbocastanum* Dun., *S. tarijense* Hawkes, *S. infundibuliforme* Phil., *S. canasense* Hawkes и *S. stoloniferum* Schlecht. et Bché. Высокоустойчивые к *M. euphorbiae* формы относятся к 24 из 85 изученных видов, к 10 из 18 серий; наибольшее число устойчивых форм содержат виды *S. bulbocastanum*, *S. stoloniferum* и *S. demissum* Lindl. Выявлены образцы диких видов со специфической и групповой устойчивостью к тлям. В качестве основного механизма устойчивости к *M. persicae* и *M. euphorbiae* рассматривается железистое опушение листьев и стеблей таких видов, как *S. polyadenium* Greenm., *S. tarijense* и *S. berthaultii* Hawkes. Гибриды от скрещивания *S. tuberosum* с *S. berthaultii* широко использовались в селекционных программах, однако наличие железистых волосков оказалось сцеплено с рядом нежелательных признаков. Ожидается, что с помощью молекулярно-генетических методов удастся преодолеть ассоциацию обусловленной трихомами устойчивости к насекомым *S. berthaultii* с нежелательными агрономическими признаками. При исследовании антифидантной активности содержащихся в картофеле гликоалкалоидов и их аглюконов получены противоречивые результаты. Многочисленные работы связывают устойчивость картофеля к тлям с физиологическим состоянием растений. Выявлены различия между образцами диких видов картофеля по локализации факторов устойчивости (поверхность листа, эпидермис, мезофилл, флоэма), что свидетельствует о различии механизмов резистентности у исследованных форм. Большое теоретическое и практическое значение имеют работы, нацеленные на изучение механизмов индуцируемой устойчивости картофеля к тлям.

Ключевые слова: генетические ресурсы картофеля; большая картофельная тля; персиковая тля; устойчивость; железистое опушение; селекция растений.

## Aphid resistance in potato

E.E. Radchenko

Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

The problem of aphid resistance of potato genetic resources is discussed. Generally, resistance to the green peach aphid (*Myzus persicae* Sulzer) and the potato aphid (*Macrosiphum euphorbiae* Thomas) is analyzed in all available literature sources. The *Solanum tuberosum* L. gene pool contains very few resistant forms. Accessions highly resistant to *M. persicae* were revealed among 36 of 86 examined wild potato species. The largest number of resistant forms was found among *S. bulbocastanum* Dun., *S. tarijense* Hawkes, *S. infundibuliforme* Phil., *S. canasense* Hawkes and *S. stoloniferum* Schlecht. et Bché. The forms highly resistant to *M. euphorbiae* belong to 24 of 85 studied species, namely to 10 of 18 series; the species *S. bulbocastanum*, *S. stoloniferum* and *S. demissum* Lindl. include the maximum number of resistant forms. Wild species accessions with specific and group resistance to aphids were revealed. Glandular pubescence of leaves and stems in such species as *S. polyadenium* Greenm., *S. tarijense* and *S. berthaultii* Hawkes is considered as the main mechanism of resistance. Hybrids between *S. tuberosum* and *S. berthaultii* were widely used in breeding programs; however, the presence of glandular trichomes was linked to a number of undesirable characters. It is expected that association between the trichome conditioned insect resistance of *S. berthaultii* and undesirable agronomic traits could be overcome with the use of molecular genetic methods. Studies of the antifeedant activity of potato glycoalkaloids and their aglucons produced controversial results. In numerous works the aphid resistance of potato is connected with plant physiological state. Differences among wild potato accessions in the localization of resistance factors (leaf surface, epidermis, mesophyll, floema) were found that were indicative of differences of resistance mechanisms in the studied forms. Works on investigating induced aphid resistance in potato have great theoretical and practical significance.

Key words: genetic resources of potato; potato aphid; green peach aphid; resistance; glandular pubescence; plant breeding.

### КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Радченко Е.Е. Устойчивость картофеля к тлям. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(1):74-82. DOI 10.18699/VJ17.225

### HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Radchenko E.E. Aphid resistance in potato. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(1):74-82. DOI 10.18699/VJ17.225

За последние годы на многих культурах, в том числе на картофеле, существенно увеличилась вредоносность тлей. Потери урожая зависят от численности тлей и сроков заселения ими растений, а также от продолжительности питания фитофагов. Однако высокая вредоносность тлей на картофеле обсуждается прежде всего в связи с переносом этими насекомыми вирусных заболеваний.

Видовой состав тлей, питающихся на картофеле, достаточно обширен. В России обычно отмечают следующие виды тлей: бобовая *Aphis fabae* Scop., персиковая *Myzus persicae* Sulzer, большая картофельная *Macrosiphum euphorbiae* Thomas, обыкновенная картофельная *Aulacorthum solani* Kalt., крушинная *Aphis nasturtii* Kalt., крушинниковая *Aphis frangulae* Kalt. (Зыкин, 1970; Берим, 2015). Кроме того, в качестве переносчиков вирусов картофеля в литературе приводится обширный список других видов. Так, вследствие довольно слабой способности злаковых тлей отличать кормовое растение от не кормового, эти вредители могут быть важными переносчиками вирусных заболеваний картофеля (Wiktelius, 1982; Mondal et al., 2016).

Селекция устойчивых генотипов растений – радикальный и вместе с тем наиболее дешевый и экологически безопасный способ борьбы. По общепринятой классификации Р.Н. Painter (1951), отражающей экологические аспекты взаимоотношений членистоногих с растениями, выделяют три типа (или категории, «механизма») устойчивости: непреподобность = антиксеноз (Kogan, Ortman, 1978), т. е. отвергание растения при возможности выбора; антибиоз (неблагоприятное воздействие на жизнеспособность фитофагов при питании) и толерантность (выносливость). Толерантность обычно связывают с быстрым прохождением уязвимых для насекомых этапов органогенеза и высокой компенсаторной реакцией растений (генетическими системами, неспецифичными по отношению к фитофагам).

Исследование типов устойчивости обычно проводят в контролируемых условиях с применением биологически выравненного материала, используя клоны тлей. При оценке антиксеноза насекомым предоставляют свободу выбора растений изучаемых сортов и после подсчета тлей делают вывод о степени привлекательности того или иного сорта. Для тестирования антибиоза используют демографические показатели: продолжительность развития насекомых (общая и по возрастам), плодовитость (общая или за определенный промежуток времени), размеры тела и отдельных его частей, смертность, темпы размножения. При исследовании толерантности растений обычно в течение определенного промежутка времени поддерживают фиксированное количество насекомых, а затем оценивают степень нанесенного вреда. Все три типа устойчивости могут проявляться одновременно у одного растения-хозяина, причем довольно часто бывает трудно отделить, прежде всего, толерантность от антибиоза. Пищевое поведение насекомых (антиксеноз и антибиоз растений) можно изучать с помощью компьютерных технологий: к тлям приклеивают золотые электроды, посредством которых на компьютер поступает информация об их передвижении и продолжительности питания в тканях растения (Alvarez et al., 2006).

Н.И. Вавилов (1986) естественный (врожденный) иммунитет растений к вредным организмам делил на родовой и видовой (обусловлен процессом дивергенции хозяев и паразитов в их эволюции) и сортовой. «Обычный сортовой иммунитет» он подразделял на активный (физиологический), который связан с активной реакцией хозяина, сопровождается физиологическими и химическими реакциями, и пассивный. В свою очередь пассивный иммунитет можно разделить на структурный (механический), который обусловлен морфологическими и анатомическими особенностями сортов, и химический, связанный с наличием в тканях растений определенных химических веществ. Иммунитет по Н.И. Вавилову – это обычно результат взаимодействия многих слагаемых. В литературе обсуждаются механизмы пассивного, а в последнее время и активного иммунитета картофеля к тлям.

Химические соединения, участвующие во взаимодействии растений с фитофагами, делят на аррестанты (вынуждают членистоногих образовывать скопления), аттрактанты (побуждают двигаться к растению), стимуляторы (побуждают к действиям, в том числе к откладке яиц и питанию), детерренты (подавляют питание и откладку яиц), репелленты (заставляют членистоногих двигаться от растения) (Dethier et al., 1960). Одно и то же вещество способно оказывать различное воздействие на фитофагов, и в то же время любое из вышеперечисленных воздействий может быть вызвано несколькими химическими соединениями. Сведения о веществах, вырабатываемых растениями для защиты от фитофагов, чрезвычайно обширны, имеется ряд подробных сводок, например (Reese, Holyoke, 1987). Выявлены растительные белки, обладающие пестицидной активностью; обсуждается роль вторичных метаболитов – терпеноидов, фенолов, флавоноидов, алкалоидов, глюкозинолатов.

### Взаимодействие тлей с растениями-хозяевами

Присущая тлям гетерогония (чередование амфимиксиса и партеногенеза) обеспечивает комбинацию преимуществ двух типов размножения. При массовом размножении партеногенетических поколений весной и летом происходит увеличение популяций тлей. Каждая особь воспроизводит себе подобную, что благоприятствует сохранению в популяциях любой вариации кариотипа, все мутации фиксируются. Осеннее амфигонное поколение служит источником генетической изменчивости. Генетическое разнообразие популяций насекомых обеспечивается за счет генных и хромосомных мутаций, рекомбинации и ассимиляции иммигрантов; гетерогенность популяций предоставляет материал для естественного отбора. Для тлей характерно специфическое взаимодействие с кормовыми растениями. Внутривидовые формы (биотипы) различаются по вирулентности, т. е. по способности преодолевать устойчивость хозяина.

Взаимодействие вредных организмов с растениями подчиняется отношению «ген для гена»: каждому гену устойчивости хозяина соответствует специфичный ему ген вирулентности паразита (Flor, 1956). Мутация вирулентности у паразита обуславливает потерю эффективности гена устойчивости. Считается, что устойчивость и авирулентность имеют «плюс»-функции (взаимодей-

ствующие продукты генов), восприимчивость и вирулентность – «минус»-функции. По результатам изучения генетики вирулентности отношения «ген для гена» продемонстрированы для систем взаимодействия большая малинная тля – малина (Briggs, 1965), обыкновенная злаковая тля – пшеница (Puterka, Peters, 1989) и сорго (Puterka, Peters, 1995).

В результате исследования «флоровских» генов устойчивости растений к патогенам показано, что продукты R-генов имеют в своем составе пять структур; в зависимости от их комбинаций R-белки делят на несколько групп. Самый обширный класс составляют гены, кодирующие белки с сайтом связывания нуклеотидов (NBS) и регионом обогащенных лейцином повторов (LRR) (Bent et al., 1994; и др.). R-гены класса NBS-LRR определяют устойчивость растений к фитопатогенам и вредителям (Timmerman-Vaughan et al., 2000). Клонирован ген *Mi-1.2*, который относится к классу NBS-LRR, контролирует расоспецифическую устойчивость томата к *M. euphorbiae*, нематодам и белокрылке (Kaloshian, 2004), но не к *M. persicae* (Goggin et al., 2001). Специфичность отношений *M. euphorbiae* и картофеля в литературе не обсуждается.

Персиковая тля – широкий полифаг, повреждающий свыше 400 видов растений, относящихся к 40 семействам (Blackman, Eastop, 1984). При этом для насекомого характерна трофическая специализация. Так, выделяют приуроченный к питанию на табаке подвид *M. persicae* ssp. *nicotianaе* Blackman (Margaritopoulos et al., 2003). Вместе с тем биотипы, дифференциально взаимодействующие с генотипами картофеля, у *M. persicae* не описаны, хотя противоречивость сведений об устойчивости одних и тех же образцов картофеля к разным популяциям тли свидетельствует о специфичности взаимоотношений.

### Устойчивость генетических ресурсов картофеля к тлям

Устойчивость картофеля к тлям стала предметом достаточно активного обсуждения в литературе с конца 30-х годов прошлого века, причем практически во всех источниках, за единичными исключениями, анализируется резистентность к *M. persicae* и, несколько реже, к *M. euphorbiae*. Первоначально исследовалась устойчивость лишь сортов культурного картофеля *Solanum tuberosum* L. Так, выделены слабо заселяемые тлями сорта Arran Banner (Maughan, 1937), Green Mountain, Up-to-Date, President (Burnham, MacLeod, 1942) и ряд других. J.B. Adams (1946) обобщила разрозненные исследования, классифицировав свыше 100 сортов картофеля по устойчивости к *M. persicae*. Были выявлены толерантные (Green Mountain, President, Arran Victory), устойчивые (British Queen, De Soto, Epicure) и высокоустойчивые (Houma, Earline, Sequoia) сорта.

Последующие сведения об устойчивости культурного картофеля довольно фрагментарны. Были отобраны клоны *S. tuberosum* subsp. *andigena* Hawkes, устойчивые к *M. persicae* либо *M. euphorbiae*, а также с групповой устойчивостью к двум видам тлей (Tingey, Plaisted, 1976). Антибиозом к *M. persicae* обладают коммерческие сорта Ulster Tam, Record и Maris Piper (Bintcliffe, Wratten, 1982). В результате исследования 49 сортов выявлен антибиоз

Russet Norkotah к *M. persicae* и Agacy – к *M. euphorbiae*. Устойчивость картофеля к этим видам тлей специфична (Davis et al., 2007). Существенным антибиозом к *M. persicae* в лабораторных опытах характеризуется сорт Anya, а сравнительно поздняя колонизация этого сорта насекомым в поле свидетельствует об антиксенозе растений (Ali et al., 2016). В Иране у коммерческого сорта Cosmos выявлен антибиоз к *M. persicae*, однако этот образец не обладает антиксенозом к вредителю (Mottaghinia et al., 2011).

В многочисленных работах устойчивость картофеля к тлям связывается с физиологическим состоянием растений. В Кении позднеспелый сорт Roslin Tana слабо заселяется тлями (главным образом бахчевой тлей *Aphis gossypii* Glover), что обусловлено не морфологическими особенностями растений, а физиологическими факторами: тли предпочитают питаться на стареющих листьях раннеспелых сортов (Nderitu, Mueke, 1986). В лабораторных опытах Roslin Tana обладал антибиозом и к *M. persicae*. Большая численность насекомого обычно отмечалась на нижних листьях растений (Nderitu, Mueke, 1989). В других экспериментах, напротив, быстрый рост численности персиковой тли, коррелирующий с содержанием азота в листьях, отмечен на позднеспелых сортах Buckskin и Katahdin (Jansson et al., 1987). В Бразилии выделен сорт Varonesa, слабо заселяемый *M. persicae*. Более многочисленные колонии тлей отмечены в средней и нижней частях растений (Lara et al., 1999).

В опытах (Karley et al., 2002, 2003) тли предпочитали питаться на молодых растениях картофеля (до клубнеобразования), что авторы связывали с изменением аминокислотного состава флоэмы «старых» растений. В то же время С.Е. Taylor (1955) наблюдал явное предпочтение *M. persicae* стареющих листьев, и, соответственно, наибольшая численность насекомого отмечена на самых скороспелых сортах (например, Arran Pilot). Другой вид – *A. nasturtii* – заселял листья картофеля любых возрастов, так что более предпочитаемыми оказывались позднеспелые сорта (King Edward, Majestic).

В связи с относительной бедностью генофонда *S. tuberosum* устойчивыми формами возникает необходимость иммунологического изучения диких видов картофеля, пригодных для интрогрессивной селекции. Еще J.B. Adams (1946) выявила высокий уровень устойчивости к *M. persicae* у *S. polyadenium* Greenm. и несколько меньший – у *S. chacoense* Bitt., *S. commersonii* Dun., *S. jamesii* Torr. и *S. demissum* Lindl. В качестве возможных механизмов устойчивости обсуждались опущение листьев и репеллентная активность летучих масел *S. polyadenium*.

В США, в отличие от полученных J.B. Adams в Канаде данных, *S. polyadenium* оказался одним из наиболее восприимчивых к *M. persicae* видов. Высокая устойчивость характерна для диких видов из Мексики. Самые устойчивые к *M. persicae* виды – *S. stenophyllidium* (Bitt.) Rydb. и *S. trifidum* Cogn. из серии *Pinnatisecta* Rydb. К *M. euphorbiae* наиболее устойчивы *S. hjertingii* Hawkes, *S. polytrichon* Rydb. и *S. stoloniferum* Schlecht. et Bché из серии *Longipedicellata* Buk. Большинство образцов *S. bulbocastanum* Dun. из серии *Bulbocastana* (Rydb.) Hawkes отличается устойчивостью к двум видам тлей. Среди 66 изученных видов картофеля высокая устойчивость

к персиковой тле выявлена у *S. brachistotrichum* (Bitt.) Rydb., *S. chiquidenum* Ochoa, *S. etuberosum* Lindl., *S. gourlayi* Hawkes, *S. huancabambense* Ochoa, *S. michoacanum* (Bitt.) Rydb., *S. sanctae-rosae* Hawkes и *S. stenophyllidium* Bitt.; к картофельной тле устойчивы *S. andreanum* Baker, *S. chiquidenum* Ochoa, *S. gourlayi* Hawkes, *S. hjertingii* Hawkes, *S. infundibuliforme* Phil., *S. multidissectum* Hawkes, *S. polytrichon* и *S. × vallis-mexici* Juz. (Radcliffe, Lauer, 1966).

В следующей серии опытов Е.В. Radcliffe, F.I. Lauer (1968, 1970) обнаружили высокую устойчивость к *M. persicae* у образцов мексиканских видов *S. bulbocastanum*, *S. cardiophyllum* subsp. *ehrenbergii* Bitt., *S. michoacanum* (Bitt.) Rydb., *S. stenophyllidium*, *S. stoloniferum*, *S. brachistotrichum*, *S. gourlayi*, *S. infundibuliforme*, *S. marinasense* Vargas, *S. multidissectum*, *S. bukasovii* Juz., *S. fendleri* A. Gray, *S. megistacrolobum* Bitt., *S. stenophyllidium*, *S. verrucosum* Schlecht. Некоторые устойчивые виды (например, *S. michoacanum*) сильно заселялись *M. euphorbiae*, что свидетельствует о различии механизмов резистентности к насекомым. Картофельной тлей слабо заселялись образцы *S. stoloniferum*, *S. bulbocastanum*, *S. hjertingii*, *S. polytrichon*, *S. verrucosum*, *S. multidissectum*, *S. bukasovii*, *S. chomatophilum* Bitt., *S. hougasii* Corr., *S. medians* Bitt. Групповой устойчивостью обладают преимущественно мексиканские виды.

На северо-западе России устойчивостью к тлям характеризовались отдельные образцы *S. hjertingii*, *S. bulbocastanum*, *S. pinnatisectum* Dunal, *S. jamesii*, *S. megistacrolobum* Bitt., *S. trifidum* и *S. michoacanum*. В лабораторных опытах антибиоз к персиковой тле выявлен у *S. trifidum*, *S. stenophyllidium* и *S. pinnatisectum*, а на *S. jamesii* насекомое вовсе не размножалось (Зыкин, 1970).

Иммунологическое изучение диких видов было продолжено, результаты уточнены и систематизированы (Radcliffe, Lauer, 1971). Устойчивость к *M. persicae* характерна для многих видов из серии *Pinnatisecta*, а также для *S. sanctae-rosae* (серия *Megistacroloba* Card. et Hawkes) и *S. bulbocastanum* (серия *Bulbocastana*). Устойчивые к *M. persicae* виды диплоидны ( $2n = 24$ ) и все, кроме аргентинского вида *S. sanctae-rosae*, происходят из Мексики. Устойчивость к *M. euphorbiae* типична для видов из серии *Longipedicellata*, а также для *S. bulbocastanum*, *S. verrucosum* (серия *Demissa* Buk.) и *S. multidissectum* (серия *Tuberosa* Rydb.). Резистентные к этому фитофагу виды тетраплоидны, за исключением *S. multidissectum* и *S. verrucosum*, и происходят из Мексики, кроме перуанского вида *S. multidissectum*.

В серии из 39 полевых и лабораторных опытов сравнивали устойчивость к персиковой тле 82 образцов 42 диких видов картофеля. Полевые испытания были выполнены в США (штаты Миннесота и Нью-Йорк) и Перу, лабораторные – в США (Миннесота), Англии и Перу. В эксперименте использовали популяции тли из США, Англии, Пуэрто-Рико и Перу. Наиболее устойчивы образцы *S. capsicibaccatum* Card. PI 205560; *S. bulbocastanum* PI 275189, PI 275194, PI 275197, WRF 1565; *S. trifidum* PI 255540; *S. canasense* Hawkes PI 283074; *S. chiquidenum* PI 310989; *S. chomatophilum* PI 243340 и *S. etuberosum* PI 245924. Устойчивость была стабильна, независимо от

места исследований и популяции фитофага. Некоторые различия по устойчивости образцов наблюдали при работе с популяциями тли из Перу и Пуэрто-Рико, однако авторы не склонны классифицировать это как специфическое взаимодействие паразита и хозяина, а резистентные формы могут широко возделываться без риска утраты устойчивости (Radcliffe et al., 1988).

Многолетние исследования устойчивости видового разнообразия картофеля к тлям и другим насекомым подытожены в обзоре (Flanders et al., 1992). Высокоустойчивые к *M. persicae* образцы выявлены для 36 из 86 изученных видов, в 14 из 18 серий. Среди них *S. trifidum*, *S. brachistotrichum*, *S. etuberosum*, *S. bulbocastanum*, *S. canasense*, *S. jamesii*, *S. sanctae-rosae*, *S. marinasense*, *S. lignicaule* Vargas, *S. toralapanum* Card. et Hawkes, *S. hjertingii* и *S. infundibuliforme*. Наибольшее число устойчивых форм найдено в пределах видов *S. bulbocastanum*, *S. tarijense* Hawkes, *S. infundibuliforme*, *S. canasense* и *S. stoloniferum*. Высокоустойчивые формы сосредоточены в пределах серий *Circaeifolia* Hawkes, *Bulbocastana*, *Etuberosa* Juz., *Piurana* Hawkes. Устойчивые к *M. euphorbiae* формы относятся к 24 из 85 изученных видов, к 10 из 18 серий. Среди них *S. multidissectum*, *S. lignicaule*, *S. albicans* Ochoa, *S. hjertingii*, *S. bulbocastanum*, *S. chomatophilum*, *S. bukasovii*, *S. hougasii* Corr., *S. stoloniferum*, *S. verrucosum* и *S. medians*. Наибольшее число устойчивых форм содержат виды *S. bulbocastanum*, *S. stoloniferum* и *S. demissum* Lindl.

В опытах А. Askarianzadeh с соавт. (2013) наиболее высоким антибиозом к *M. persicae* характеризовались *S. trifidum* и *S. palustre* (= *S. etuberosum*), а самым восприимчивым видом оказался *S. sanctae-rosae*.

В работе (Le Roux et al., 2007) проанализирована возрастная устойчивость к тлям 14 образцов пяти диких видов картофеля (*S. chomatophilum*, *S. stoloniferum*, *S. bukasovii*, *S. marinasense*, *S. medians*). Отмечена смертность свыше 90 % личинок *M. persicae* на растениях всех пяти видов. Высокую (свыше 90 %) смертность *M. euphorbiae* наблюдали на всех образцах *S. chomatophilum*, *S. stoloniferum* и *S. medians*, а также на образце PI 414155 *S. bukasovii*, т.е. эти формы обладают групповой устойчивостью к двум видам тлей. Для селекционных программ рекомендуются прежде всего образцы *S. chomatophilum* (PI 310943, PI 310990) и *S. stoloniferum* (PI 195167, PI 201855, PI 275248).

Анализ пищевого поведения насекомых показал, что образцы *S. stoloniferum* характеризуются факторами антиксеноза к двум видам тлей, локализованными во флоэме, а *S. chomatophilum* – к *M. persicae*; *M. euphorbiae* легко проникала во флоэму *S. chomatophilum*. Уровень антиксеноза у молодых и взрослых растений *S. stoloniferum* был сходным. Антибиоз – основной механизм устойчивости *S. chomatophilum* к *M. euphorbiae*, экспрессирующийся только у взрослых растений, на которых наблюдали гибель личинок тли (Le Roux et al., 2008). С помощью молекулярных маркеров выявили высокую гетерогенность образца PI 243340 *S. chomatophilum*, в пределах которого идентифицировали 13 генотипов, существенно различающихся по уровню антибиоза к *M. euphorbiae* (Pompon et al., 2011; Pompon, Pelletier, 2012).

В полевых опытах В. Fréchet с соавт. (2010) показана устойчивость образцов PI 230463 *S. polyadenium* и PI 141450 *S. tarijense* к *M. persicae* и *M. euphorbiae*. Образец *S. pinnatisectum* неустойчив к тлям, что расходится с полученными ранее в лабораторных условиях данными (Pelletier, Clark, 2004). Выявленное противоречие авторы объясняют влиянием условий среды на экспрессию устойчивости.

Устойчивость к *M. persicae* образцов *S. tuberosum* и 13 диких клубненосных видов рассмотрена в работе (Alvarez et al., 2006). В ювенильной фазе образцы *S. capsicibaccatum*, *S. multiinterruptum* Bitt., *S. cardiophyllum* Lindl., *S. berthaultii* Hawkes, *S. stoloniferum*, *S. polyadenium* и *S. tarijense* обладали высокой антибиотической устойчивостью к насекомому, меньший уровень антибиоза выявлен у *S. jamesii*, *S. spegazzinii* Bitt., а также у сортов Mondial и Kardal; в период цветения часть образцов утратила устойчивость. Анализ пищевого поведения тли позволил выявить различия между изученными формами по локализации факторов устойчивости (поверхность листа, эпидермис, мезофилл, флоэма), что свидетельствует о различии механизмов резистентности у образцов. Выявленная «поверхностная» устойчивость характерна для видов, имеющих железистое опушение листьев: *S. berthaultii*, *S. polyadenium* и *S. tarijense*, однако на пищевое поведение тли влияли и факторы устойчивости, локализованные в тканях листа.

Образец GLKS 2870 *S. tarnii* Hawkes et Hjerting, два соматических гибрида *S. tarnii* с сортом Delikat и ряд линий BC<sub>1</sub> обладают антибиозом к персиковой тле, обусловленным присутствием антифидантов во флоэме (Thieme et al., 2009).

В результате изучения не клубненосных видов из серии *Etuberosa* наиболее высокий антибиоз к персиковой тле выявлен у *S. brevidens* Phil. Хорошо развитые листья и верхняя часть растений *S. brevidens*, а также молодые растения *S. etuberosum* устойчивы к *M. persicae*, тогда как стареющие листья и пазушные почки *S. brevidens*, хорошо развитые листья *S. etuberosum* и все листья *S. fernandezianum* Phil. – восприимчивы (Valkonen et al., 1992).

Образец PI 245939 *S. etuberosum* обладает устойчивостью к вирусам Y и скручивания листьев, а также антибиозом к *M. persicae* (у питающихся на этом образце имаго меньше размеры тела, их плодовитость снижается). Получены клубненосные формы BC<sub>2</sub> от скрещивания с сортом Katahdin, на которых выявлена высокая смертность личинок насекомого (Novy et al., 2002).

Анализ соматических гибридов *S. bulbocastanum* (образец PI 243510) с культурным картофелем, а также 63 линий BC<sub>1</sub>–BC<sub>3</sub> позволил выявить 9 линий, характеризующихся антибиозом к *M. persicae* и 5 линий – к *M. euphorbiae*, а линия K7G-329 обладала комплексной устойчивостью к тлям, вирусу Y и фитофторозу (Davis et al., 2012).

### Механизмы устойчивости картофеля к тлям

Имеется обширная литература о связи железистого опушения растений с устойчивостью к насекомым и клещам, например, (Duffey, 1986). Впервые о воздействии опушения листьев *S. polyadenium* на *M. persicae* сообщила J.B. Adams (1946). Затем A. Stringer (1947) обратил внимание на

иммобилизацию насекомого волосками *S. polyadenium*. Железистое опушение листьев и стеблей как механизм устойчивости *S. polyadenium*, *S. tarijense* и *S. berthaultii* к *M. persicae* и *M. euphorbiae* исследовал R.W. Gibson (1971). При повреждении насекомыми волосков из них выделялось прозрачное водорастворимое вещество, которое быстро темнело, утрачивало способность растворяться в воде и приклеивало тлей к листовой поверхности. В результате иммобилизованные насекомые погибали.

Уровень устойчивости картофеля зависит от густоты волосков. Наиболее устойчив вид *S. polyadenium*, имеющий самое плотное опушение (Gibson, 1976). Железистое опушение *S. berthaultii* снижает также распространение вирусной инфекции за счет ограничения миграции крылатых тлей и резкого снижения темпов размножения бескрылых особей (Gunenc, Gibson, 1980). Антибиоз к *M. persicae*, обусловленный железистыми волосками, выявлен и у боливийского вида *S. neocardenasii* Hawkes et Hjerting (Lapointe, Tingey, 1986).

На листьях картофеля были выявлены два типа железистых волосков: А и В (Gibson, Turner, 1977). Трихомы типа А содержат полифенолоксидазу, пока не идентифицированное вещество, и смесь сесквитерпенов, а сложные эфиры, продуцируемые волосками В, повышают экспрессию устойчивости в присутствии волосков А (Neal et al., 1989). Показано, что волоски типа В содержат феромон тревоги тлей (*E*)-β-фарнезен (Gibson, Pickett, 1983). Образцы, защищенные волосками А и В, более устойчивы к *M. persicae* по сравнению с формами, имеющими лишь волоски А (Tingey, Sinden, 1982). Устойчивость *S. berthaultii* к насекомым, обусловленная трихомами, наследуется количественно, при этом каждый из взаимодействующих факторов (например, плотность волосков А и В) контролируется небольшим числом генов (Mehlenbacher et al., 1983).

Уже в 1973 г. были получены гибриды от скрещивания дигамплоидов *S. tuberosum* с *S. berthaultii* и *S. tarijense* (Gibson, 1974); показана высокая устойчивость к тлям F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub> гибридов *S. tuberosum* (сорт Pentland Crown) × *S. berthaultii* (Gibson, 1976). Уровень антибиоза гибридных клонов *S. tuberosum* × *S. berthaultii*, имеющих два типа волосков, был схож с устойчивостью *S. berthaultii* (Tingey et al., 1982). Обнадеживающие результаты послужили основанием для разработки программ по селекции устойчивых сортов. Вместе с тем вскоре выяснилось, что наличие волосков типа В сцеплено с рядом нежелательных признаков: позднеспелость, низкая урожайность и др. (Kalazich, Plaisted, 1991). Ожидается, что с помощью молекулярно-генетических методов удастся преодолеть ассоциацию обусловленной трихомами устойчивости к насекомым *S. berthaultii* с отрицательными признаками (Bonierbale et al., 1994).

Механизм воздействия на фитофага железистого опушения довольно хорошо показан в системе взаимодействия картофеля – колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say. Были исследованы две реципрокные популяции от скрещивания *S. tuberosum* и *S. berthaultii*. Этот материал метили RFLP-маркерами, расположенными на расстоянии примерно 10 сМ друг от друга. Обнаружены слабо экспрессирующиеся локусы количественных признаков

(quantitative trait loci – QTL), контролирующие антиксеноз и антибиоз к жуку, причем каждый QTL объяснял только 4–12 % варьирования данного признака. Сравнивали локализацию QTL устойчивости и физико-химических свойств опушения (густота, активность энзиматического побурения, активность полифенолоксидазы, продуцирование сложных эфиров). При исследовании первой популяции QTL устойчивости были выявлены в хромосомах 1, 5, 10, а признаков трихом – в хромосомах 1, 2, 4, 5, 6, 10, 11. Локализация QTL устойчивости и признаков трихом в хромосомах 5 и 10 совпадала. Для второй популяции показано, что QTL устойчивости находятся в хромосомах 1 и 8, признаков трихом – в хромосомах 4, 6, 8, причем положение QTL устойчивости и признаков трихом в хромосоме 8 совпадает. Таким образом, подтверждена связь опушения с устойчивостью к насекомому, однако трихомы не обуславливают всю вариацию признака. Так, были выявлены лишь QTL устойчивости с сильным эффектом в хромосоме 1; механизм же действия этих генов остается неизвестным (Bonierbale et al., 1994; Yencho et al., 1996).

В многочисленных публикациях описывается антибиотическое воздействие содержащихся в картофеле гликоалкалоидов на колорадского жука и цикадку *Empoasca fabae* Harris, однако устойчивость к *M. persicae* не связана с присутствием в растениях гликоалкалоидов (Tingey, 1984; Radcliffe et al., 1988). Вместе с тем в опытах (Fragoziannis et al., 1998) у имаго *M. persicae*, содержащихся на питательных средах с типичной для картофеля концентрацией  $\alpha$ -хаконина и  $\alpha$ -соланина, снижалась плодовитость и повышалась смертность; выявлено антибиотическое воздействие аналогичной диеты и на личинок. При низких концентрациях гликоалкалоидов отмечено повышение репродукции тли.

При изучении воздействия основных гликоалкалоидов картофеля ( $\alpha$ -хаконин,  $\alpha$ -соланин), аглюкона (соланидин), а также не содержащегося в картофеле гликоалкалоида ( $\alpha$ -томатин) и его аглюкона (томатидин) на *M. euphorbiae* обнаружено, что оба «картофельных» гликоалкалоида не оказывали летального воздействия, а в низких концентрациях  $\alpha$ -хаконин стимулировал питание насекомого. Однако аглюконы в высоких концентрациях были детеррентами питания и вызывали смертность тли. Очевидно, насекомое хорошо адаптировано к гликоалкалоидам, присутствующим в их природной диете (Güntner et al., 1997). Противоречивые результаты получены при исследовании воздействия на *M. euphorbiae* ряда других гликоалкалоидов и их аглюконов. Полагают, что важную роль при этом играют структурные особенности стероидных алкалоидов и их аглюконов (Güntner et al., 2000).

Появляется все больше работ, посвященных индуцируемой (активной, по Н.И. Вавилову) устойчивости растений к фитофагам и связывающих механизмы резистентности со сверхчувствительностью – защитной реакцией растения, проявляющейся в быстром локальном отмирании клеток в ответ на проникновение вредного организма и сопровождающейся накоплением в погибших клетках токсических продуктов. Сверхчувствительность типична для устойчивости растений к фитопатогенам и отмечена при заселении различных культур тлями (Smith, Boyko, 2007). «Узнавание» растением питающихся тлей приводит

к активации сигнальных систем, при этом многократно повышается концентрация таких соединений, как жасмоновая и салициловая кислоты, этилен и др. (Smith, Boyko, 2007). Показано, что узнавание картофелем персиковой тли осуществляется с помощью НАДФ-оксидазной и липоксигеназной сигнальных систем (Gosset et al., 2009; Kerchev et al., 2012a, b).

Активную защитную роль выполняют белковые соединения, прежде всего ингибиторы гидролаз фитофагов (протеиназ,  $\alpha$ -амилаз и др.) и лектины. Эти вещества присутствуют главным образом в запасующих органах растений, а повреждение насекомыми индуцирует их накопление. Некоторые гены, контролирующие синтез защитных соединений, клонированы и используются для получения устойчивых к членистоногим трансгенных растений.

Неустойчивый к *M. persicae* сорт Désirée трансформировали генами, кодирующими хитиназу фасоли (BCH), лектин подснежника (GNA) и ингибитор  $\alpha$ -амилазы пшеницы (WAI). Две линии – PWG6#85 (трансформирована конструкцией WAI/GNA) и PBG6#47 (трансформирована BCH/GNA) – обладали антибиозом к тле (Gatehouse et al., 1996).

Имеются и довольно неожиданные сведения о последствиях генетической трансформации. Для визуализации трансформированных тканей тандемно используют селективный ген *iptII* (неомицин-трансферазы II) и репортерный ген *gus*, кодирующий  $\beta$ -глюкуронидазу (GUS). Экспрессирующийся в трансгенных растениях картофеля белок  $\beta$ -глюкуронидаза повышал репродуктивную активность *M. persicae*, а один из трансформированных клонов был более предпочитателен тлей для заселения, чем исходный сорт Désirée (Alla et al., 2003; Cherqui et al., 2003). На трансформированных геном хитиназы жука *Phaedon cochleariae* растениях *M. persicae* развивалась быстрее, а плодовитость оказалась выше, чем при питании на исходном сорте Désirée (Saguez et al., 2005).

Итак, литературные данные свидетельствуют о несомненном генетическом разнообразии рода *Solanum* L. по устойчивости к тлям. Десятки диких видов картофеля обладают эффективными системами защиты от *M. persicae* и *M. euphorbiae*. К сожалению, сведения о физиологических, биохимических и молекулярных механизмах устойчивости растений довольно скудны. Достаточно пристально исследовано лишь железистое опушение картофеля – неспецифический механизм защиты от насекомых. С помощью современных методов удалось быстро получить межвидовые гибриды картофеля, однако широкое использование новых доноров устойчивости в селекционных программах сдерживается тесной ассоциацией железистого опушения с нежелательными агрономическими признаками. Выявлены и другие, еще не идентифицированные факторы устойчивости, локализованные в тканях листа. Для выяснения механизмов резистентности настоятельно необходимы исследования индуцированной устойчивости картофеля к тлям, которые пока находятся на начальной стадии развития.

### Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

## References

- Adams J.B. Aphid resistance in potatoes. *Am. Potato J.* 1946;23(1): 1-23. DOI 10.1007/BF02883549.
- Ali A., Wright D.J., Tariq K. Resistance to peach-potato aphid, *Myzus persicae* Sulzer (Hemiptera: Aphididae) in potato cultivars. *Gesunde Pflanzen.* 2016;68(4):213-219. DOI 10.1007/s10343-016-0380-6.
- Alla S., Cherqui A., Kaiser L., Azzouz H., Sangwann-Norreel B.S., Giordanengo P. Effects of potato plants expressing the *nptII-gus* fusion marker genes on reproduction, longevity, and host-finding of the peach-potato aphid, *Myzus persicae*. *Entomol. Exp. Appl.* 2003; 106(2):95-102. DOI 10.1046/j.1570-7458.2003.00013.x.
- Alvarez A.E., Tjallingii W.F., Garzo E., Vleeshouwers V., Dicke M., Vosman B. Location of resistance factors in the leaves of potato and wild tuber-bearing *Solanum* species to the aphid *Myzus persicae*. *Entomol. Exp. Appl.* 2006;121(2):145-157. DOI 10.1111/j.1570-8703.2006.00464.x
- Askarianzadeh A., Birch A.N.E., Ramsay G., Minaeimoghadam M. Study of wild solanum species to identify sources of resistance against the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer). *Am. J. Potato Res.* 2013;90(1):66-70. DOI 10.1007/s12230-012-9277-9.
- Bent A.F., Kunkel B.N., Dahlbeck D., Brown K.L., Schmidt R., Giraudat J., Leung J., Staskawicz B.J. RPS2 of *Arabidopsis thaliana*: a leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes. *Science.* 1994;265(5180):1856-1860. DOI 10.1126/science.8091210.
- Berim M.N. Aphids on potato. *Zashhita kartofelya = Potato Protection.* 2015;2:13-15. (in Russian)
- Bintcliffe E.J.B., Wratten S.D. Antibiotic resistance in potato cultivars to the aphid *Myzus persicae*. *Ann. Appl. Biol.* 1982;100(2):383-391. DOI 10.1111/j.1744-7348.1982.tb01952.x.
- Blackman R.L., Eastop V.F. *Aphids of the World's Crops: An Identification and Information Guide.* Chichester: John Wiley and Sons, 1984.
- Bonierbale M.W., Plaisted R.L., Pineda O., Tanksley S.D. QTL analysis of trichome-mediated insect resistance in potato. *Theor. Appl. Genet.* 1994;87(8):973-987. DOI 10.1007/BF00225792.
- Briggs J.B. The distribution, abundance, and genetic relationships of four strains of the rubus aphid (*Amphorophora rubi* (Kalt.)) in relation to raspberry breeding. *J. Horticult. Sci.* 1965;40(2):109-117. DOI http://dx.doi.org/10.1080/00221589.1965.11514125.
- Burnham J.C., MacLeod D.J. Varietal susceptibility of potatoes to aphid injury. *Can. Entomol.* 1942;74(2):36. DOI http://dx.doi.org/10.4039/Ent7436-2.
- Cherqui A., Alla S., Saguez J., Doury G., Sangwan-Norreel B.S., Giordanengo P. Probiotic effects of  $\beta$ -glucuronidase on the peach-potato aphid *Myzus persicae* (Aphididae). *J. Insect Physiol.* 2003;49(12): 1199-1209. DOI 10.1016/j.jinsphys.2003.09.004.
- Davis J.A., Radcliffe E.B., Ragsdale D.W. Resistance to green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer), and potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), in potato cultivars. *Am. J. Potato Res.* 2007; 84(3):259-269. DOI 10.1007/BF02986276.
- Davis J.A., Radcliffe E.B., Thill C.A., Ragsdale D.W. Resistance to aphids, late blight and viruses in somatic fusions and crosses of *Solanum tuberosum* L. and *Solanum bulbocastanum* Dun. *Am. J. Potato Res.* 2012;89(6):489-500. DOI 10.1007/s12230-012-9272-1.
- Dethier V.G., Browne L.B., Smith C.N. The designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects. *J. Econ. Entomol.* 1960;53(1):134-136. DOI http://dx.doi.org/10.1093/jee/53.1.134.
- Duffey S.S. *Plant glandular trichomes: their partial role in defence against insects. Insects and the Plant Surface.* London: Edward Arnold, 1986;151-172.
- Flanders K.L., Hawkes J.G., Radcliffe E.B., Lauer F.I. Insect resistance in potatoes: sources, evolutionary relationships, morphological and chemical defenses, and ecogeographical associations. *Euphytica.* 1992;61(2):83-111. DOI 10.1007/BF00026800.
- Flor H.H. The complementary genetic systems in flax and flax rust. *Adv. Genet.* 1956;8:29-54.
- Fragoyannis D.A., McKinlay R.G., D'Mello J.P.F. Studies of the growth, development and reproductive performance of the aphid *Myzus persicae* on artificial diets containing potato glycoalkaloids. *Entomol. Exp. Appl.* 1998;88(1):59-66. DOI 10.1046/j.1570-7458.1998.00346.x.
- Fréchet B., Bejan M., Lucas É., Giordanengo P., Vincent C. Resistance of wild *Solanum* accessions to aphids and other potato pests in Quebec field conditions. *J. Insect Sci.* 2010;10(161):1-16.
- Gatehouse A.M.R., Down R.E., Powell K.S., Sauvion N., Rahbé Y., Newell C.A., Merryweather A., Hamilton W.D.O., Gatehouse J.A. Transgenic potato plants with enhanced resistance to the peach-potato aphid *Myzus persicae*. *Entomol. Exp. Appl.* 1996;79(3):295-307. DOI 10.1111/j.1570-7458.1996.tb00837.x.
- Gibson R.W. Glandular hairs providing resistance to aphids in certain wild potato species. *Ann. Appl. Biol.* 1971;68(2):113-119. DOI 10.1111/j.1744-7348.1971.tb06448.x.
- Gibson R.W. Aphid-trapping glandular hairs on hybrids of *Solanum tuberosum* and *S. berthaultii*. *Potato Res.* 1974;17(2):152-154. DOI 10.1007/BF02360379.
- Gibson R.W. Glandular hairs are a possible means of limiting aphid damage to the potato crop. *Ann. Appl. Biol.* 1976;82(1):143-146. DOI 10.1111/j.1744-7348.1976.tb01681.x.
- Gibson R.W., Pickett J.A. Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature.* 1983;302(5909):608-609. DOI 10.1038/302608a0.
- Gibson R.W., Turner R.H. Insect-trapping hairs on potato plants. *PANS (Pest Artic. News Summ.).* 1977;22(3):272-277.
- Goggin F.L., Williamson V.M., Ullman D.E. Variability in the response of *Macrosiphum euphorbiae* and *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) to the tomato resistance gene *Mi*. *Environ. Entomol.* 2001;30(1):101-106. DOI http://dx.doi.org/10.1603/0046-225X-30.1.101.
- Gosset V., Harmel N., Göbel C., Francis F., Haubruge E., Wathelet J.-P., du Jardin P., Feussner I., Fauconnier M.-L. Attacks by a piercing-sucking insect (*Myzus persicae* Sultzer) or a chewing insect (*Leptinotarsa decemlineata* Say) on potato plants (*Solanum tuberosum* L.) induce differential changes in volatile compound release and oxylipin synthesis. *J. Exp. Bot.* 2009;60(4):1231-1240. DOI 10.1093/jxb/erp015.
- Gunec Y., Gibson R.W. Effects of glandular foliar hairs on the spread of potato virus Y. *Potato Res.* 1980;23(3):345-351. DOI 10.1007/BF02360673.
- Güntner C., González A., Dos Reis R., González G., Vázquez A., Ferreira F., Moyna P. Effect of *Solanum* glycoalkaloids on potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae*. *J. Chem. Ecol.* 1997;23(6):1651-1659. DOI 10.1023/B:JOEC.0000006429.14373.91.
- Güntner C., Vázquez A., González G., Usabillaga A., Ferreira F., Moyna P. Effect of *Solanum* glycoalkaloids on potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae*: Part II. *J. Chem. Ecol.* 2000;26(5):1113-1121. DOI 10.1023/A:1005471624833.
- Jansson R.K., Elliott G.C., Smilowitz Z., Cole R.H. Influence of cultivar maturity time and foliar nitrogen on population growth of *Myzus persicae* on potato. *Entomol. Exp. Appl.* 1987;43(3):297-300. DOI 10.1111/j.1570-7458.1987.tb02227.x.
- Kalazich J.C., Plaisted R.L. Association between trichome characters and agronomic traits in *Solanum tuberosum* (L.)  $\times$  *S. berthaultii* (Hawkes) hybrids. *Am. Potato J.* 1991;68(12):833-847. DOI 10.1007/BF02853857.
- Kaloshian I. Gene-for-gene disease resistance: bridging insect pest and pathogen defense. *J. Chem. Ecol.* 2004;30(12):2419-2438. DOI 10.1007/s10886-004-7943-1.
- Karley A.J., Douglas A.E., Parker W.E. Amino acid composition and nutritional quality of potato leaf phloem sap for aphids. *J. Exp. Biol.* 2002;205(19):3009-3018.
- Karley A.J., Pitchford J.W., Douglas A.E., Parker W.E., Howard J.J. The causes and processes of the mid-summer population crash of the potato aphids *Macrosiphum euphorbiae* and *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Bull. Entomol. Res.* 2003;93(5):425-437. DOI 10.1079/BER2003252.

- Kerchev P.I., Fenton B., Foyer C.H., Hancock R.D. Infestation of potato (*Solanum tuberosum* L.) by the peach-potato aphid (*Myzus persicae* Sulzer) alters cellular redox status and is influenced by ascorbate. *Plant, Cell & Environ.* 2012a;35(2):430-440. DOI 10.1111/j.1365-3040.2011.02395.x.
- Kerchev P.I., Fenton B., Foyer C.H., Hancock R.D. Plant responses to insect herbivory: interactions between photosynthesis, reactive oxygen species and hormonal signalling pathways. *Plant, Cell & Environ.* 2012b;35(2):441-453. DOI 10.1111/j.1365-3040.2011.02399.x.
- Kogan M., Ortman E.F. Antixenosis – a new term proposed to define Painter's "non-preference" modality of resistance. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 1978;24:175-176.
- Lapointe S.L., Tingey W.M. Glandular trichomes of *Solanum neocardenasii* confer resistance to green peach aphid (Homoptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.* 1986;79(5):1264-1268. DOI http://dx.doi.org/10.1093/jee/79.5.1264.
- Lara F.M., Da Silva E.A., Boiça A.L.J. Resistência de genótipos de batata, *Solanum* spp., a afídeos (Homoptera: Aphididae) e influência sobre parasitoides. *An. Soc. Entomol. Brasil.* 1999;28(4):721-728. DOI http://dx.doi.org/10.1590/S0301-80591999000400015.
- Le Roux V., Campan E.D.M., Dubois F., Vincent C., Giordanengo P. Screening for resistance against *Myzus persicae* and *Macrosiphum euphorbiae* among wild *Solanum*. *Ann. Appl. Biol.* 2007;151(1):83-88. DOI 10.1111/j.1744-7348.2007.00155.x.
- Le Roux V., Dugravot S., Campan E., Dubois F., Vincent C., Giordanengo P. Wild *Solanum* resistance to aphids: antixenosis or antibiosis? *J. Econ. Entomol.* 2008;101(2):584-591. DOI http://dx.doi.org/10.1093/jee/101.2.584.
- Margaritopoulos J.T., Blackman R.L., Tsitsipis J.A., Sannino L. Coexistence of different host-adapted forms of the *Myzus persicae* group (Hemiptera: Aphididae) in Southern Italy. *Bull. Entomol. Res.* 2003;93(2):131-135. DOI 10.1079/BER2002222.
- Maughan F.B. Varietal differences in insect populations and injuries to potatoes. *Am. Potato J.* 1937;14(5):157-161. DOI 10.1007/BF02912036.
- Mehlenbacher S.A., Plaisted R.L., Tingey W.M. Inheritance of glandular trichomes in crosses with *Solanum berthaultii*. *Am. Potato J.* 1983;60(9):699-708. DOI 10.1007/BF02852841.
- Mondal S., Wenninger E.J., Hutchinson P.J.S., Whitworth J.L., Shrestha D., Eigenbrode S.D., Bosque-Pérez N.A. Comparison of transmission efficiency of various isolates of *Potato virus Y* among three aphid vectors. *Entomol. Exp. Appl.* 2016;158(3):258-268. DOI 10.1111/eea.12404.
- Mottaghinia L., Razmjou J., Nouri-Ganbalani G., Rafiee-Dastjerdi H. Antibiosis and antixenosis of six commonly produced potato cultivars to the green peach aphid, *Myzus persicae* Sulzer (Hemiptera: Aphididae). *Neotrop. Entomol.* 2011;40(3):380-386.
- Nderitu J.H., Mueke J.M. Aphid infestation on eight potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.) in Kenya. *Insect Sci. Applic.* 1986;7(5):677-682.
- Nderitu J.H., Mueke J.M. Susceptibility of eight potato cultivars to *Myzus persicae* Sulzer in the greenhouse. *Insect Sci. Applic.* 1989;10(2):229-234.
- Neal J.J., Steffens J.C., Tingey W.M. Glandular trichomes of *Solanum berthaultii* and resistance to the Colorado potato beetle. *Entomol. Exp. Appl.* 1989;51(2):133-140. DOI 10.1111/j.1570-7458.1989.tb01223.x.
- Novy R.G., Nasruddin A., Ragsdale D.W., Radcliffe E.B. Genetic resistances to potato leafroll virus, potato virus Y, and green peach aphid in progeny of *Solanum tuberosum*. *Am. J. Potato Res.* 2002;79(1):9-18. DOI 10.1007/BF02883518.
- Painter R.H. *Insect Resistance in Crop Plants*. New York: Macmillan Co., 1951.
- Pelletier Y., Clark C. Use of reciprocal grafts to elucidate mode of resistance to Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* (Say)) and potato aphid (*Macrosiphum euphorbiae* (Thomas)) in six wild *Solanum* species. *Am. J. Potato Res.* 2004;81(5):341-346. DOI 10.1007/BF02870180.
- Pompon J., Li X.-Q., Pelletier Y. Resistance level to an aphid potato pest varies between genotypes from the same *Solanum* accession. *J. Econ. Entomol.* 2011;104(3):1075-1079. DOI 10.1603/EC10278.
- Pompon J., Pelletier Y. Changes in aphid probing behaviour as a function of insect age and plant resistance level. *Bull. Entomol. Res.* 2012;102(5):550-557. DOI 10.1017/S0007485312000120.
- Puterka G.J., Peters D.C. Inheritance of greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani), virulence to *Gb2* and *Gb3* resistance genes in wheat. *Genome.* 1989;32(1):109-114. DOI 10.1139/g89-416.
- Puterka G.J., Peters D.C. Genetics of greenbug (Homoptera: Aphididae) virulence to resistance in sorghum. *J. Econ. Entomol.* 1995;88(2):421-429. DOI http://dx.doi.org/10.1093/jee/88.2.421.
- Radcliffe E.B., Lauer F.I. A survey of aphid resistance in the tuber-bearing *Solanum* (Tourn.) L. species. *Minn. Agr. Exp. Stat. Tech. Bull.* 1966;253:23.
- Radcliffe E.B., Lauer F.I. Resistance to *Myzus persicae* (Sulzer), *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), and *Empoasca fabae* (Harris) in the wild tuber-bearing *Solanum* (Tourn.) L. species. *Minn. Agr. Exp. Stat. Tech. Bull.* 1968;259:27.
- Radcliffe E.B., Lauer F.I. Further studies on resistance to green peach aphid and potato aphid in the wild tuber-bearing *Solanum* species. *J. Econ. Entomol.* 1970;63(1):110-114. DOI http://dx.doi.org/10.1093/jee/63.1.110.
- Radcliffe E.B., Lauer F.I. Resistance to green peach aphid and potato aphid in introductions of wild tuber-bearing *Solanum* species. *J. Econ. Entomol.* 1971;64(5):1260-1266. DOI http://dx.doi.org/10.1093/jee/64.5.1260.
- Radcliffe E.B., Tingey W.M., Gibson R.W., Valencia L., Raman K.V. Stability of green peach aphid (Homoptera: Aphididae) resistance in wild potato species. *J. Econ. Entomol.* 1988;81(1):361-367. DOI http://dx.doi.org/10.1093/jee/81.1.361.
- Reese J.C., Holyoke C.W., Jr. Allelochemicals affecting insect growth and development. *Handbook of Natural Pesticides*. Boca Raton, FL: CRC Press, 1987;21-66.
- Saguez J., Hainez R., Cherqui A., Van Wuytswinkel O., Jeanpierre H., Lebon G., Noiraud N., Beaujean A., Jouanin L., Laberche J.-C., Vincent C., Giordanengo P. Unexpected effects of chitinases on the peach-potato aphid (*Myzus persicae* Sulzer) when delivered via transgenic potato plants (*Solanum tuberosum* Linné) and *in vitro*. *Transgenic Research.* 2005;14(1):57-67.
- Smith C.M., Boyko E.V. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status. *Entomol. Exp. Appl.* 2007;122(1):1-16. DOI 10.1111/j.1570-7458.2006.00503.x.
- Stringer A. A note on the resistance of *Solanum polyadenium* to aphids. *Ann. Rept. Agr. Hart. Res. Stat. Univ. for 1946*. Bristol (Long Ashton). 1947;88-89.
- Taylor C.E. Growth of the potato plant and aphid colonisation. *Ann. Appl. Biol.* 1955;43(1):151-156. DOI 10.1111/j.1744-7348.1955.tb02464.x.
- Thieme R., Heinze M., Thieme T., Schubert J., Heimbach U. Analysis of the behaviour of virus transmitting green peach aphid, *Myzus persicae*, feeding on wild potato, *Solanum tarnii*, interspecific somatic hybrids and their progeny. *REDIA.* 2009;92:253-256.
- Timmerman-Vaughan G.M., Frew T.J., Weeden N.F. Characterization and linkage mapping of R-gene analogous DNA sequences in pea (*Pisum sativum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2000;101(1-2):241-247. DOI 10.1007/s001220051475.
- Tingey W.M. Glycoalkaloids as pest resistance factors. *Am. Potato J.* 1984;61(3):157-167. DOI 10.1007/BF02854036.
- Tingey W.M., Plaisted R.L. Tetraploid sources of potato resistance to *Myzus persicae*, *Macrosiphum euphorbiae*, and *Empoasca fabae*. *J. Econ. Entomol.* 1976;69(5):673-676. DOI http://dx.doi.org/10.1093/jee/69.5.673.
- Tingey W.M., Plaisted R.L., Laubengayer J.E., Mehlenbacher S.A. Green peach aphid resistance by glandular trichomes in *Solanum tuberosum* × *S. berthaultii* hybrids. *Am. Potato J.* 1982;59(6):241-251. DOI 10.1007/BF02856560.

- Tingey W.M., Sinden S.L. Glandular pubescence, glycoalkaloid composition, and resistance to the green peach aphid, potato leafhopper, and potato fleabeetle in *Solanum berthaultii*. *Am. Potato J.* 1982; 59(3):95-106. DOI 10.1007/BF02866364.
- Valkonen J.P.T., Brigneti G., Pehu E. Resistance to *Myzus persicae* (Sulz.) in wild potatoes of the series *Etuberosa*. *Acta Agric. Scand., Sect. B.* 1992;42(2):118-127. DOI <http://dx.doi.org/10.1080/09064719209410209>.
- Vavilov N.I. Immunitet rastenii k infekcionnym zabolevaniyam [Plant immunity to infectious diseases]. Moscow, Nauka Publ., 1986. (in Russian)
- Wiktelius S. Flight and settling behaviour of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae). *Bull. Entomol. Res.* 1982;72(1):157-163. DOI <http://dx.doi.org/10.1017/S0007485300050380>.
- Yencho G.C., Bonierbale M.W., Tingey W.M., Plaisted R.L., Tanksley S.D. Molecular markers locate genes for resistance to the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, in hybrid *Solanum tuberosum* × *S. berthaultii* potato progenies. *Entomol. Exp. Appl.* 1996;81(2):141-154. DOI 10.1111/j.1570-7458.1996.tb02026.x.
- Zikin A.G. Tli – perenoschiki virusov kartofelya [Aphids as potato virus transmitters]. Leningrad, Kolos Publ., 1970. (in Russian)