

# Устойчивость картофеля к карантинным болезням

А.В. Хютти<sup>1, 2</sup>, О.Ю. Антонова<sup>2, 3</sup>, Н.В. Мироненко<sup>1, 2</sup>, Т.А. Гавриленко<sup>3, 4</sup>, О.С. Афанасенко<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup> Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений», Санкт-Петербург, Пушкин, Россия

<sup>2</sup> Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

<sup>3</sup> Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

<sup>4</sup> Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург, Россия

Возбудитель рака картофеля *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. и золотистая картофельная нематода (ЗКН) *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) Behrens – карантинные виды, распространенные на территории Российской Федерации и в большинстве стран мира. Бледная картофельная нематода *G. pallida* (Stone) Behrens на территории РФ не выявлена, хотя в странах Европейского союза встречается повсеместно. В обзоре приведены сведения о вредоносности *S. endobioticum* и ЗКН. В настоящее время в мире выявлено 43 патотипа *S. endobioticum* и 5 патотипов ЗКН. На территории РФ обнаружен только первый (D1) патотип возбудителя рака и Ro1 патотип ЗКН. Представлены современные наборы сортов-дифференциаторов для *S. endobioticum* и ЗКН и рассмотрены методы определения патотипного состава, в том числе попытки разработать молекулярные маркеры для определения расовой принадлежности *S. endobioticum*. Приведены данные по устойчивости современного сортимента картофеля к этим карантинным заболеваниям и методы определения устойчивости. Рассмотрены современные данные по генетике устойчивости картофеля к *S. endobioticum*, *G. rostochiensis* и *G. pallida*, включая картирование и клонирование *R*-генов. Рассмотрены результаты оценки эффективности использования молекулярных маркеров в маркер-вспомогательном отборе (MAS) устойчивых генотипов. Приведены результаты использования мультиплексных систем, позволяющих одновременно выявлять аллельный состав нескольких генов устойчивости к одному или к разным патогенам у образцов картофеля. Рассмотрены механизмы количественной устойчивости картофеля к *S. endobioticum* и ЗКН и адаптационных процессов в популяциях возбудителей, позволяющие преодолевать устойчивость растения-хозяина. Возделывание в производстве слабо повреждаемых ЗКН сортов может стимулировать адаптационную изменчивость возбудителя и приводить к отбору вирулентных патотипов в течение двух-трех генераций патогена.

Ключевые слова: картофель; карантинные объекты; устойчивость растений; *Synchytrium endobioticum*; *Globodera rostochiensis*; *Globodera pallida*.

## КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Хютти А.В., Антонова О.Ю., Мироненко Н.В., Гавриленко Т.А., Афанасенко О.С. Устойчивость картофеля к карантинным болезням. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(1):51-61. DOI 10.18699/VJ17.223

## HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Khiutti A.V., Antonova O.Yu., Mironenko N.V., Gavrilenko T.A., Afanasenko O.S. Potato resistance to quarantine diseases. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(1):51-61. DOI 10.18699/VJ17.223

## Potato resistance to quarantine diseases

A.V. Khiutti<sup>1, 2</sup>, O.Yu. Antonova<sup>2, 3</sup>, N.V. Mironenko<sup>1, 2</sup>, T.A. Gavrilenko<sup>3, 4</sup>, O.S. Afanasenko<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup> All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Pushkin, Russia

<sup>2</sup> Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

<sup>3</sup> Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

<sup>4</sup> St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

The casual agent of potato wart *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. and potato golden nematode (PGN) *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) Behrens are the quarantine species causing the most widespread and destructive diseases of potato in the Russian Federation and other countries of the world. The potato pale nematode *Globodera pallida* (Stone) Behrens is not found in Russia, although in the European Union it is found everywhere. The review provides information on the harmfulness of *S. endobioticum* and PGN. To date, 43 pathotypes of *S. endobioticum* and 5 pathotypes of PGN have been revealed in the world. In the Russian Federation, only the first (D1) pathotype of potato wart and pathotype Ro1 of PGN have been found. Modern sets of differentials for *S. endobioticum* and PGN and methods of pathotype composition determination, including efforts to develop molecular markers (SSR) to determine the race of *S. endobioticum*, are presented. Data on the resistance of commercial potato cultivars to these quarantine diseases and methods for resistance determination are reviewed. Modern data on the genetics of potato resistance to *S. endobioticum*, *G. rostochiensis* and *G. pallida*, including mapping and cloning of *R*-genes, are presented. Available literature data on molecular markers of *R*-genes for marker assisted selection and the evaluation of their effectiveness are presented. The use of multiplex systems allows the presence of several genes for resistance to one or more pathogens to be analyzed at once. Mechanisms of potato quantitative resistance to *S. endobioticum* and PGN and adaptation processes in pathogens populations resulting in overcoming resistance of host are discussed. Cultivation of cultivars poorly susceptible to PGN can stimulate the adaptive variability of the pathogen and induce virulent pathotypes for 2–3 pathogen generations.

Key words: potato; quarantine species; plant resistance; *Synchytrium endobioticum*; *Globodera rostochiensis*; *Globodera pallida*.

На территории Российской Федерации к объектам внутреннего и внешнего карантина относятся только два возбудителя заболеваний картофеля – *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. и *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) Behrens. (золотистая картофельная нематода). Вызываемые ими рак картофеля и глободероз распространены в большинстве стран мира (EPPO, 2003, 2014; CABI/EPPO, 2011, 2015). В цикле своего развития оба патогена имеют покоящуюся стадию: зооспорангии у *S. endobioticum* и цисты у *G. rostochiensis*, благодаря которой они могут сохраняться в течение многих лет. Химических средств борьбы против этих возбудителей нет, в связи с чем основным способом защиты является возделывание устойчивых сортов картофеля.

Бледная картофельная нематода *Globodera pallida* (Stone) Behrens на территории РФ не выявлена, хотя в странах Европейского союза она встречается повсеместно (EPPO, 2003, 2014; CABI/EPPO, 2011, 2015).

### Распространение, вредоносность и диагностика патотипного состава возбудителей

**Рак картофеля.** Возбудитель – облигатный внутриклеточный паразит *S. endobioticum*, поражающий все органы растения-хозяина, кроме корней. Заболевание проявляется в виде наростов различной формы на клубнях, корневой шейке, столонах и ростках. Иногда признаки заболевания можно обнаружить на стеблях, листьях и цветках. *S. endobioticum* сохраняется в почве в виде покоящихся толстостенных зооспорангиев, которые к осени образуются в наростах. Заражение восприимчивых сортов картофеля может происходить при наличии одного зооспорангия в 1 г почвы. Есть данные о заражении картофеля при наличии одного зооспорангия в 25 г почвы (Hampson, 1992; OEP/EPPO, 2004). Покоящиеся зооспорангии *S. endobioticum* могут сохранять свою жизнеспособность более 40 лет (Laidlaw, 1985). При выращивании восприимчивых сортов картофеля в очагах с *S. endobioticum* потери урожая могут достигать 50–100 % (Hampson, 1993; Melnik, 1998).

На территории РФ первые очаги *S. endobioticum* были зарегистрированы в Ленинградской области в 1940 г. Общая площадь заражения составляла 1.4 га (Галанова, 1964). Сравнительно широкое распространение болезнь получила во время Великой Отечественной войны и в послевоенные годы. На 2014 г. *S. endobioticum* зарегистрирован в 13 субъектах РФ, включающих 34 административных района. Площадь заражения, по данным Россельхознадзора, составила 1217.9 га.

В очагах рака должны выращиваться только высокоустойчивые к *S. endobioticum* сорта картофеля, которые способствуют очищению почвы от патогена. Однако вывоз выращиваемой сельскохозяйственной продукции, а также картофеля из очагов заболевания должным образом не контролируется и, более того, неизвестно, какие сорта (по степени устойчивости) выращиваются на карантинных участках.

В настоящее время известно не менее 43 патотипов *S. endobioticum* (Ваауен et al., 2006). На территории РФ обнаружен только первый (D1) патотип, однако выявлена различная агрессивность географических популяций по

отношению к восприимчивым сортам картофеля (Мироненко и др., 2009).

Для идентификации агрессивных патотипов существуют наборы сортов-дифференциаторов. В разных странах тест-сортимент был неодинаковым и различался по номенклатурному коду. В начале 2000-х гг. Европейской и Средиземноморской организацией по защите растений была предпринята попытка унифицировать набор сортов-дифференциаторов для применения на территории Европейского союза (OEP/EPPO, 2004). Однако отсутствие координации, связанной с обменом патотипами для определения дифференцирующей способности сортов, не позволило рекомендовать данный набор как стандартный для международного использования. В 2012 г. рабочая группа в составе проекта SENDO EUPHRESKO (European phytosanitary research programme collaboration) поставила перед собой цель создать новый набор сортов-дифференциаторов европейской селекции, разработать и усовершенствовать методы молекулярной диагностики *S. endobioticum* для идентификации патотипного состава (Афанасенко и др., 2013). Для этого всем странам-участницам (Германия, Нидерланды, Россия, Польша, Болгария, Великобритания, Ирландия, Литва, Бельгия) были разосланы единые наборы сортов-дифференциаторов, состав которых в процессе работы изменялся (Flath et al., 2014). К настоящему времени в набор входят 10 сортов: Tomensa, Deodara, Producent, Combi, Saphir, Delcora, Miriam, Karolina, Ulme и Belita, на которых можно определить наиболее распространенные в Европе патотипы *S. endobioticum*: 1 или D1 (восприимчивые сорта Tomensa, Deodara, остальные устойчивые); 2 или G1 (восприимчивые сорта Tomensa, Deodara, Producent, Combi, Saphir, остальные устойчивые); 6 или O1 (восприимчивые сорта Tomensa, Deodara, Producent, Combi, остальные устойчивые); 8 или F1 (восприимчивые сорта Tomensa, Deodara, Producent, Combi, Delcora, остальные устойчивые); 18 или T1 (восприимчивые сорта Tomensa, Deodara, Producent, Combi, Delcora, Miriam, остальные устойчивые). При этом в наборе есть три группы взаимозаменяемых сортов, т. е. в анализе можно использовать одного из представителей каждой группы: 1) Tomensa и Deodara, восприимчивые ко всем патотипам; 2) Producent, Combi – устойчивые к патотипу 1 и восприимчивые к патотипам 2, 6, 8 и 18; и 3) Karolina, Ulme и Belita, устойчивые ко всем патотипам (Obidiegwu et al., 2014).

В нашей стране набор европейских сортов-дифференциаторов пока не опробовался в связи с отсутствием этих сортов в Госреестре селекционных достижений, разрешенных к использованию на территории РФ. Определение патотипного состава на широком наборе сортов, применяемых для дифференциации популяций *S. endobioticum* в разных странах до 2008 г., позволило сделать вывод, что образцы популяции из Ленинградской и Московской областей представлены только первым (D1) патотипом (Мироненко и др., 2009).

Трудоёмкость исследований расового состава популяций возбудителя рака картофеля, сильная зависимость от условий результатов искусственной инокуляции привели к необходимости разработки молекулярных маркеров вирулентности.

При изучении 22 изолятов различного географического происхождения (Канада и Европа) с использованием 21 SSR-маркера не выявлено ассоциации между генотипами и патотипами: изоляты одного и того же патотипа относились к разным генотипам (Gagnon et al., 2016). Большинство изолятов из Канады были сгруппированы в один кластер, тогда как изоляты из Европы не группировались по стране происхождения. Разработанные SSR-маркеры, по мнению авторов, могут быть использованы для выявления внутривидового генетического разнообразия популяций *S. endobioticum*, но не патотипного состава (Gagnon et al., 2016).

**Золотистая картофельная нематода (ЗКН)** – облигатный специализированный седентарный паразит, для которого характерно наличие в жизненном цикле цист на корнях растения-хозяина – особого образования из отмершего тела самки, где яйца и инвазионные личинки в течение многих лет сохраняют свою жизнеспособность. При созревании цисты приобретают золотистый оттенок. Потери урожая от *G. rostochiensis* проявляются при наличии 1000 яиц и личинок в 100 см<sup>3</sup> почвы; при наличии 15000 яиц и личинок в 100 см<sup>3</sup> почвы потери урожая могут составлять более 80–90 %. Покоящиеся цисты *G. rostochiensis* сохраняют свою жизнеспособность до 30 лет (Winslow, Willis, 1972).

На территории РФ *G. rostochiensis* впервые была обнаружена в 1948 г. в Калининградской области. В настоящее время она широко распространена в европейской части РФ, на юге Сибири и Дальнем Востоке (Гуськова, 2005; Limantseva et al., 2014). По данным Россельхознадзора за 2014 г., *G. rostochiensis* зарегистрирована в 61 субъекте РФ, включающем 861 административный район на территории общей площадью 1794442.63 га. В настоящее время известны пять патотипов ЗКН: Ro1, Ro2, Ro3, Ro4 и Ro5, различающихся по способности поражать растения-дифференциаторы. В РФ встречается только первый патотип (Ro1) *G. rostochiensis* и до настоящего времени не обнаружена бледная картофельная нематода – *G. pallida* (Limantseva et al., 2014). Главным диагностическим признаком *G. pallida* является окраска цист: в конце созревания они не приобретают золотистого цвета, как у *G. rostochiensis*, а остаются бледными. Вид широко распространен и имеет три патотипа: Pa1, Pa2 и Pa3. Основная опасность *G. pallida* заключается в способности преодолевать доминантный ген устойчивости, который большинство современных нематодоустойчивых сортов картофеля получили от *Solanum tuberosum* ssp. *andigenum* (Phillips, Trudgill, 1998).

В РФ работы по выявлению и определению *G. rostochiensis* и *G. pallida*, изучению популяций ЗКН проводились более 30 лет назад. В Северо-Западном регионе РФ такие исследования выполнены Л.А. Лиманцевой в 2005–2010 гг. (Limantseva et al., 2014), однако потенциальная опасность обнаружения новых патотипов и видов картофельных нематод обуславливают необходимость постоянного мониторинга.

До 1977 г. единого набора дифференциаторов для определения патотипного состава *G. rostochiensis* не существовало. Международный тест-набор, который применяется до настоящего времени в РФ, состоит из семи клонов

культурных видов картофеля: *S. tuberosum* ssp. *andigenum* C.P.C. 1673, *S. kurtzianum* KTT 60.21.19, *S. vernei* G-LKS 58.1642/4, *S. vernei* (VTn) 2 62.33.3, *S. vernei* 65.346/19, *S. multidissectum* P 55/7, *S. vernei* 69.1377/94 и восприимчивых образцов *S. tuberosum* (Kort et al., 1977).

### Устойчивость современного сортимента картофеля: методы определения и источники устойчивости

**Рак картофеля.** Современная селекция картофеля ориентирована на получение сортов, сочетающих высокую продуктивность с устойчивостью к наиболее опасным патогенам. Обязательное требование для включения в реестр селекционных достижений новых сортов картофеля – устойчивость к возбудителю рака.

Проведенный анализ данных по устойчивости к *S. endobioticum* районированных сортов в СССР и РФ (1964–2015 гг.) показал, что в 1964 г. возделывалось 43 восприимчивых сорта и 81 устойчивый, а в 2016 г. – 4 и 406 сортов соответственно (рис. 1).

Почти все сорта, внесенные в Госреестр в 2016 г., устойчивы к *S. endobioticum*. Исключение составляют сорта, внесенные в него ранее: Лорх (1931 г.), Волжанин (1950), Приобский (1972), Ермак улучшенный (1978 г.).

Очень важный момент при выявлении источников устойчивости – использование надежных методов оценки. Устойчивость растений к почвенным патогенам в сильной степени зависит от условий внешней среды, качественного и количественного состава инокулюма.

Разработка лабораторных методов оценки ракоустойчивости картофеля была начата еще в 1920-х гг. А. Spieskermann и Р. Kothoff (1924) предложили проводить заражение клубней возбудителем рака в специально приготовленном компосте, содержащем зимние зооспорангии патогена. В 1925 г. М.Д. Глупне впервые использовала



**Fig. 1.** The numbers of potato cultivars resistant and susceptible to *S. endobioticum* (pathotype 1) that were released from 1964 to 2016 according to the State Register of Selection Achievements.

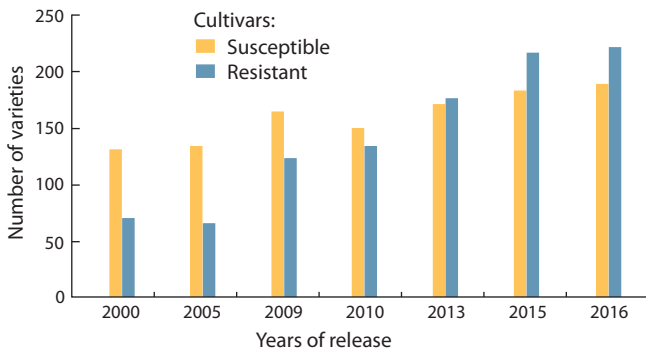


Fig. 2. The numbers of potato cultivars resistant and susceptible to *G. rostochiensis* (pathotype Ro 1) that were released from 2000 to 2016 according to the State Register of Selection Achievements.

свежие раковые наросты для определения ракоустойчивости картофеля. В последующем этот метод, суть которого состоит в инокуляции ростков картофеля гаплоидными зооспорами, вышедшими из летних зооспорангиев, содержащихся в молодых раковых наростах, был усовершенствован (Köhler, 1927; Lemmerz, 1930, 1931; Noble, Glynne, 1970). В соответствии с унифицированной шкалой (Langerfeld, Stachewicz, 1994), принятой в настоящее время в ОЕПР/ЕРРО (2004), типы реакции определяют по наличию и скорости образования защитного некроза по пятибалльной шкале, в которой высокая устойчивость (ранний защитный некроз) соответствует баллу 1, а восприимчивость (отсутствие некроза) – баллу 5.

В РФ используется шкала, включающая три градации: 1 – устойчивые (некроз); 2 – слабовосприимчивые (не более 5 зооспорангиев без некроза); 3 – восприимчивые (более 5 зооспорангиев без некроза, образование наростов) (Лабораторная диагностика..., 1979).

Устойчивостью к различным патотипам *S. endobioticum* характеризуются многочисленные образцы диких видов, относящихся к самым разнообразным сериям, причем устойчивость к *S. endobioticum* присуща не виду в целом, а лишь отдельным гибридам и образцам того или иного вида. Наиболее перспективен в этом отношении дикий вид *S. chacoense*, различные формы которого устойчивы к разным патотипам *S. endobioticum* (Яковлева, 1964). Ценные образцы, обладающие устойчивостью к *S. endobioticum*, выявлены среди культурных видов *S. phureja*, *S. stenotomum*, *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* и *S. tuberosum* ssp. *andigenum* (Khiutti et al., 2012) и диких видов *S. cardiophyllum* (Яковлева, Салтыкова, 1966), *S. wittmackii* и *S. polyadenium* (Яковлева, 1964). Названия видов указаны согласно (Hawkes, 1990).

Не обнаружено узкой географической и видовой приуроченности устойчивости к раку: она встречается у образцов разных культурных видов из разных стран Латинской Америки (Khiutti et al., 2012).

До 1941 г., когда был известен только первый патотип *S. endobioticum*, селекция на ракоустойчивость шла достаточно успешно. Однако с появлением в Европе агрессивных патотипов (Braun, 1942) ситуация существенно изменилась. Поскольку в РФ пока распространен только патотип 1, успешная селекция на устойчивость обуслов-

лена использованием гена *Sen1*, которым защищены практически все возделываемые сорта картофеля.

**Золотистая картофельная нематода.** Соотношение зарегистрированных с 2000 по 2016 г. в Госреестре устойчивых к ЗКН и восприимчивых сортов картофеля представлено на рис. 2. В 2000 г. возделывались 131 восприимчивый сорт и 70 устойчивых к *G. rostochiensis*, а в 2016 г. – 189 и 221 сорт соответственно.

Признак нематодоустойчивости не является обязательным для внесения сорта в Госреестр, однако конкурентоспособность сортов картофеля в современных условиях связана в первую очередь с устойчивостью к ЗКН.

Для лабораторной диагностики нематодоустойчивости в России в качестве инокулюма используют цисты ЗКН, сохраняющиеся в почве (инфекционная нагрузка 3 500 яиц и личинок в 100 см<sup>3</sup> почвы) (Положение..., 1993).

В Евросоюзе используют методику заражения яйцами и личинками, полученными из раздавленных цист. Исследуемые образцы высаживаются в почву, куда вносится инокулюм из раздавленных цист *G. rostochiensis* из расчета 1 500 яиц и личинок в 100 см<sup>3</sup> почвы. Учет результатов проводят через 2.5–3 месяца – период, достаточный для развития цист *G. rostochiensis*.

Оба метода довольно эффективны, но первый менее трудоемкий, более приближен к естественным условиям и создает жесткий инфекционный фон, позволяющий с большей степенью вероятности выбраковывать восприимчивые образцы.

В настоящее время существует три шкалы для оценки нематодоустойчивости растительного материала: две из них используются в РФ и одна – в Европейском союзе. При использовании разных шкал нет возможности сравнения полученных результатов при разных оценках.

При государственном испытании сортов картофеля применяется двухбалльная шкала с подразделением на группы: устойчивые и поражаемые. К группе устойчивых относят растения, на корнях которых цисты отсутствуют или присутствует не более 5 пустых цист (без яиц и личинок); все остальные считаются поражаемыми (Положение..., 1993).

Вторая шкала включает три градации и применяется в основном в научно-исследовательской работе: первая группа – нет цист на корнях – устойчивые; вторая группа – 1–5 цист на корнях – слабоустойчивые (слабопоражаемые); третья группа – более 6 цист – поражаемые (Понин, 1974).

В Европейском союзе применяется девятибалльная шкала (ОЕПР/ЕРРО, 2006), где балл 9 означает максимальный уровень устойчивости.

Очевидно, что необходима унификация отечественной методики оценки на устойчивость к *G. rostochiensis* в соответствии с международной.

Впервые нематодоустойчивые клоны были отобраны английским исследователем С. Ellenby (1952) среди образцов двух южноамериканских видов – культурного *S. tuberosum* ssp. *andigenum* и дикорастущего *S. vernei*. С этого времени селекция нематодоустойчивых сортов основывалась на использовании устойчивых образцов *S. tuberosum* ssp. *andigenum*, которые передавали доминантный аллель гена устойчивости *H1* при скрещивании

с сортами и селекционными клонами. Среди образцов других культурных видов *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*, *S. phureja*, *S. stenotomum*, а также родственных диких видов *S. gourlayi*, *S. hondelmannii*, *S. brevicaula*, *S. canasense*, *S. spagazzinii*, *S. sparsipilum* (названия видов указаны по системе (Hawkes, 1990)) тоже были выявлены клоны, обладающие устойчивостью к ЗКН (Limantseva et al., 2014).

Первые нематодоустойчивые сорта картофеля были получены в 1960 г. в Нидерландах от скрещивания устойчивых образцов диких видов *S. kurtzianum* и *S. vernei* с образцами культурных видов и селекционными клонами (Kubich, 1963).

Устойчивость зарубежных селекционных сортов картофеля к *G. rostochiensis* (патотип Ro1) обусловлена интродукцией доминантных аллелей генов: *H1* от устойчивых образцов *S. tuberosum* ssp. *andigenum*, *GroVI* – от *S. vernei* и *GroI-4* – от *S. spagazzinii* (Gebhardt et al., 1993; Pineda et al., 1993; Jacobs et al., 1996).

При создании российских сортов картофеля в качестве источников устойчивости к *G. rostochiensis* активно использовались зарубежные нематодоустойчивые селекционные сорта, а также образцы диких видов *S. chacoense* и *S. vernei* (Бирюкова и др., 2015).

### Генетика устойчивости и молекулярные маркеры генов устойчивости

**Рак картофеля.** Устойчивость к патотипу 1 возбудителя рака картофеля детерминируется доминантными аллелями генов *Sen1* (синоним *Sen1-XI*) (Hehl et al., 1999) и *Sen1-4* (Brugmans et al., 2006). Ген *Sen1-4* картирован на длинном плече хромосомы IV на расстоянии 5 см от центромера (Brugmans et al., 2006). Ген *Sen1* локализован на дистальном конце длинного плеча хромосомы XI в мегакластере последовательностей, кодирующих белки с NBS-LRR доменами, в том числе *R*-гены и QTLs, детерминирующие устойчивость к  $\gamma$ -вирусу картофеля, вирусу аукуба мозаики картофеля, вирусу скручивания листьев картофеля и *G. pallida* (Obidiegwu et al., 2014). Для выявления доминантного аллеля гена *Sen1* был разработан SCAR-маркер NL25<sub>1400</sub>, который у поражаемых форм амплифицирует фрагмент 1200 п. о., а у устойчивых – дополнительный фрагмент 1400, являющийся диагностическим (Gebhardt et al., 2006). При проведении молекулярного скрининга селекционных сортов было установлено хорошее совпадение наличия маркера и устойчивости к возбудителю рака картофеля (Gebhardt et al., 2006; Антонова и др., 2016). Однако при анализе выборки образцов культурных видов картофеля, представленных диплоидными и тетраплоидными местными южноамериканскими сортами, какая-либо связь между устойчивостью и наличием данного маркера гена *Sen1* не выявлена (Khiutti et al., 2012). Авторы предположили возможное наличие у культурных видов других, отличных от *Sen1*, генов устойчивости к возбудителю рака картофеля и/или рекомбинации между геном *Sen1* и маркером NL25<sub>1400</sub> (Khiutti et al., 2012).

По результатам анализа расщепляющихся популяций были разработаны новые маркеры гена *Sen1*, в том числе SSR-маркер Sti046 и три SNP-маркера в локусах St\_At5g16710, GP125 и GP259 (Ballvora et al., 2011). Однако при апробации маркера Sti046 на выборке из

113 сортов преимущественно российской селекции не выявлено связи между аллельным составом SSR-локуса Sti046 и устойчивостью сортов к патотипу 1 возбудителя рака картофеля (Антонова и др., 2016).

Помимо гена *Sen1* идентифицированы другие гены, детерминирующие устойчивость к различным патотипам *S. endobioticum*, отличным от патотипа 1. Так, ген *Sen18-IX* (локализован на хромосоме IX) определяет устойчивость к патотипу 18, ген *Sen2/6/18-I* (хромосома I) – к патотипам 2, 6 и 18. По данным (Ballvora et al., 2011), признаки устойчивости растений к патотипам 2, 6 и 18 коррелируют друг с другом, но наследуются независимо от признака устойчивости к патотипу 1. Для диагностирования указанных выше генов были разработаны SSR-маркер STM2030, а также различные SNP-маркеры в локусах GP192, GP124, GP194 и SC176 (Ballvora et al., 2011).

Дальнейшие исследования генетического контроля устойчивости к возбудителю рака картофеля проводились с использованием современных подходов микро-чипирования и пиросеквенирования. Для нескольких расщепляющихся популяций была изучена совместная сегрегация признака устойчивости к *S. endobioticum* (патотипы 1, 2, 6 и 18) и 8303 SNP-маркеров. Родительские линии и контрастные по устойчивости к возбудителю рака гибриды F<sub>1</sub> были генотипированы с использованием SNP-микрочипа 8.3k SolCAP (Hamilton et al., 2011), в результате отобраны точечные мутации, ассоциированные с наличием устойчивости (Obidiegwu et al., 2014). Эти же популяции были проанализированы с использованием 193 микросателлитных маркеров. Для каждой популяции были выделены SNP- и SSR-маркеры, ассоциированные с устойчивостью к *S. endobioticum*. Оказалось, что для разных популяций результаты картирования не совпадают. Например, по результатам анализа популяций BNA1 и SaKa1 на хромосоме I был картирован локус, детерминирующий устойчивость к патотипам 2, 6 и 18, в то время как по данным анализа популяции BNA2 этот же локус определял устойчивость только к патотипу 1. Авторы сделали вывод о наличии в идентифицированном ими локусе множественных аллелей генов устойчивости (Obidiegwu et al., 2014). Одновременно были выявлены определенные сочетания аллелей, с высокой вероятностью определяющие устойчивость к *S. endobioticum*, однако ни один из аллелей не ассоциировался с ракоустойчивостью. Более того, при апробации предложенных маркеров на выборке устойчивых и поражаемых *S. endobioticum* сортов корреляция между присутствием маркера и устойчивостью не была обнаружена (Obidiegwu et al., 2014). Эти данные указывают на необходимость дальнейших исследований, направленных на разработку маркеров устойчивости к различным патотипам возбудителя рака картофеля.

На сегодняшний день в практически ориентированных исследованиях наиболее используемым остается маркер NL25<sub>1400</sub>. Этот маркер выявлен почти у всех изученных в молекулярном скрининге ракоустойчивых отечественных сортов (Лукша и др., 2012; Бирюкова и др., 2015; Антонова и др., 2016). Отметим, что доминантный аллель гена *Sen1* полностью блокирует развитие и репродукционные способности *S. endobioticum* (патотип 1) (Lellbach, Effmert, 1990).

**Золотистая картофельная нематода.** В настоящее время идентифицирован целый ряд генов и QTLs, контролирующих устойчивость к различным патотипам *G. rostochiensis* и *G. pallida* (Gebhardt, 2013; Ramakrishnan et al., 2015). Однако только четыре из них – *H1*, *GroVI*, *GroI* и *Gpa2* – обеспечивают эффективную защиту растений от наиболее распространенных патотипов цистообразующих нематод; остальные гены и QTLs определяют частичную устойчивость. Согласно литературным данным, доминантный аллель гена *H1* интрогрессирован в селекционные сорта от единичных нематодоустойчивых образцов *S. tuberosum* ssp. *andigenum* и *S. vernei* (Тохореус, Huijsman, 1953), а ген *GroI-4* – от образцов *S. spagazzinii* (Barone et al., 1990). Поскольку гены устойчивости к нематодам активно вовлекаются в селекционные программы, проблема разработки надежных молекулярных маркеров для их идентификации не теряет своей актуальности уже более двух десятилетий.

Ген *H1*, детерминирующий устойчивость к патотипам Ro1 и Ro4 *G. rostochiensis*, локализован на хромосоме V, при этом было установлено его тесное сцепление с маркерами: CP113 (1 cM) (Gebhardt et al., 1993; Niewöhner et al., 1995), 239E4left/AluI (0.8 cM) (Bakker et al., 2004) и CD78 (2.7 cM) (Pineda et al., 1993). Маркер CP113 позднее был использован для отбора ВАС-клонов при клонировании локуса *H1* (Finkers-Tomczak et al., 2011).

Не все сцепленные с геном *H1* маркеры оказались одинаково эффективны при проведении молекулярного скрининга. Так, маркер CP113 амплифицируется как у устойчивых, так и у поражаемых сортов (Milczarek et al., 2011). Маркер 239E4left/AluI у поражаемых сортов выявлен не был, однако у устойчивых сортов он встречается гораздо реже остальных маркеров гена *H1*, используемых в маркер-вспомогательной селекции (marker assisted selection – MAS) (Milczarek et al., 2011; Антонова и др., 2016).

Наиболее часто в MAS на устойчивость к *G. rostochiensis* используется SCAR-маркер TG689 гена *H1*, генерирующий у устойчивых генотипов диагностический фрагмент 141 п.о. (Milczarek et al., 2011). Этот маркер часто применяется в зарубежных и отечественных исследованиях (Бирюкова и др., 2008, 2015; Galek et al., 2011; Milczarek et al., 2011, 2014; Shultz et al., 2012; Lopez-Pardo et al., 2013; Кузьминова и др., 2015; Антонова и др., 2016). При этом ряд авторов (Milczarek et al., 2011; Shultz et al., 2012; Limantseva et al., 2014) отмечали недостаточную связь между наличием данного маркера и устойчивостью, определенной фитопатологическими методами, в частности наличие некоторого числа ложнопозитивных результатов. Группа японских исследователей разработала маркеры N146 и N195, тесно сцепленные с локусом *H1* (частота рекомбинации 0.109 и 0.207 % соответственно), и продемонстрировала эффективность их использования при скрининге японских сортов и селекционных клонов (Takeuchi et al., 2008; Asano et al., 2012). По результатам анализа последовательности локуса *H1* был предложен маркер 57R, локализованный внутри области «341 k.б.», которую авторы считали определяющей в детерминации признака устойчивости к нематоде (Finkers-Tomczak et al., 2011). При апробации маркера 57R было показано, что его ассоциация с устойчивостью тестируемых генотипов

к нематоде более тесная по сравнению с TG689 (Shultz et al., 2012; Milczarek et al., 2014). В настоящее время маркер 57R активно используется в молекулярном скрининге (Milczarek et al., 2014), в том числе в отечественных исследованиях (Бирюкова и др., 2015; Антонова и др., 2016).

Другим геном, имеющим большое практическое значение для селекции на устойчивость к *G. rostochiensis*, является *GroI-4*, интрогрессированный от дикого вида *S. spagazzinii* (Barone et al., 1990). Ген *GroI-4* входит в состав локуса *GroI*, картированного на хромосоме VII (Barone et al., 1990; Paal et al., 2004), содержащего также несколько псевдогенов. Отметим, что кодируемый геном *GroI-4* белок относится к классу TIR-NB-LRR (Paal et al., 2004), в то время как белки остальных секвенированных генов устойчивости к цистообразующим нематодам (*Gpa2* и *H1*) не имеют TIR домена (van der Vossen et al., 2000; Finkers-Tomczak et al., 2011). Не исключено, что механизмы взаимодействия с патогеном в случае *GroI-4* отличаются от других генов, что повышает его селекционную ценность.

Для идентификации гена *GroI-4* был разработан одноименный внутригенный SCAR-маркер GroI-4 (Gebhardt et al., 2006), амплифицирующий у устойчивых генотипов фрагмент 602 п.о. Маркер был широко использован в MAS (Бирюкова и др., 2008; Milczarek et al., 2011; Лукша и др., 2012; Кузьминова и др., 2015; Антонова и др., 2016) и показал хорошую корреляцию с наличием устойчивости к ЗКН. В то же время встречаемость у устойчивых к ЗКН генотипов маркерных фрагментов гена *GroI-4* во всех исследованиях была значительно ниже, чем маркеров гена *H1* (Milczarek et al., 2011; Milczarek, 2012; Антонова и др., 2016), а у изученного японского сортигента маркер *GroI-4* полностью отсутствовал (Asano et al., 2012).

Необходимо отметить, что в первых работах по изучению локуса *GroI* отмечалось, что данный локус определяет устойчивость ко всем пяти патотипам *G. rostochiensis*, в то время как ген *GroI-4* – устойчивость только к патотипу Ro1 (Paal et al., 2004). Однако в дальнейшем при проведении молекулярного скрининга диагностический фрагмент *GroI-4*<sub>602</sub> был обнаружен у сортов Fox, Hilda и Ute, устойчивых одновременно к четырем патотипам ЗКН; при этом маркеры других генов устойчивости у этих сортов отсутствовали (Milczarek et al., 2011). Можно предположить, что разработанные в (Gebhardt et al., 2006) праймеры наряду с последовательностью гена *GroI-4* амплифицируют еще какой-то ген из семейства *GroI*.

Относительно недавно путем выравнивания последовательностей генов семейства *GroI* (*GroI-1*, *GroI-2*, *GroI-3*, *GroI-5*, *GroI-6*, *GroI-8*, *GroI-10*, *GroI-11*, *GroI-12* и *GroI-14*) был разработан дополнительный, более специфичный маркер *GroI-4-1* (Asano et al., 2012).

**Бледная картофельная нематода.** «Главным» геном, обеспечивающим у селекционных сортов устойчивость к бледной картофельной нематоде (патотипы Pa2 и Pa3), является ген *Gpa2*, картированный на хромосоме XII в непосредственной близости (0.8 cM) от маркера GP34 (van der Voort et al., 1997; van der Vossen et al., 2000). Ген *Gpa2* локализован в составе общего кластера вместе с генами устойчивости к другим патогенам, в частности геном *Rx*, детерминирующим устойчивость к вирусу X

картофеля. Первичные последовательности генов *Rx* и *Gpa2* также сходны – гомология аминокислотных последовательностей достигает 88 %. Оба гена кодируют белки, относящиеся к классу CC-NBS-LRR (van der Vossen et al., 2000).

Для детекции генотипов с геном *Gpa2* первоначально использовали тесно сцепленные с ним CAPS-маркеры – 77R/HaeIII<sub>750</sub> и GP34/TaqI<sub>495</sub>. Была показана хорошая связь маркерных фрагментов с устойчивостью к *G. pallida*, ложноположительные ответы (амплификация у восприимчивых генотипов) в пределах изученной выборки отсутствовали (Milczarek et al., 2011). Однако более перспективными представляются внутригенные маркеры *Gpa2-1* и *Gpa2-2*, разработанные на основе выравнивания последовательностей гена *Gpa2* и его гомологов *RGCl*, *RGc3*, *PSH-RGH6*, *PHS-RGH7* и др. (Asano et al., 2012). Эти маркеры начинают применять и в отечественной практике, что позволяет проводить упреждающий отбор устойчивых форм к карантинному объекту *G. pallida*, который в настоящее время отсутствует на территории РФ (Бирюкова и др., 2015, 2016).

Известны также маркеры некоторых других генов и QTLs устойчивости к нематоде. В частности, разработан ряд маркеров гена *Grp1*, контролирующего одновременно устойчивость к обоим патогенам – *G. rostochiensis* и *G. pallida*: CAPS-маркер TG432/RsaI (Finkers-Tomczak et al., 2009), SNP-маркер HC (Sattarzadeh et al., 2006) и SCAR-маркер SPUD1636 (Bryan et al., 2002). Из них наибольшую диагностическую ценность имеет маркер HC, демонстрирующий 96 % корреляцию (Sattarzadeh et al., 2006) между наличием диагностического аллеля и устойчивостью тестируемых генотипов.

Современные тенденции применения ДНК-маркеров в практической селекции связаны с разработкой мультиплексных систем, позволяющих одновременно выявлять аллельный состав нескольких генов устойчивости, в том числе к разным патогенам, у тестируемых образцов картофеля. Такой подход не только во много раз увеличивает результативность MAS, но и повышает надежность тестирования, поскольку в число амплифицируемых фрагментов обычно входит контрольный ПЦР-продукт, присутствующий у всех образцов. Это сводит к минимуму ложноотрицательные результаты. Наиболее интересны системы, предложенные японскими исследователями. Первая (Mori et al., 2011) предназначена для выявления маркеров ряда *R*-генов, определяющих устойчивость к основным патогенам картофеля: вирусам X и Y картофеля (маркеры PVX и Ry186 соответственно), к ЗКН (маркер N146) и расе 1 *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary (маркер R1). Вторая система (Asano et al., 2012) включает маркеры N146, N195, *Gpa2-2* и *Gro1-4-1* и позволяет одновременно проводить скрининг на присутствие всех основных генов устойчивости к цистообразующим нематодам. В качестве контроля эффективности ПЦР в обеих системах проводится амплификация с праймерами GBSS1. Мультиплексные системы с успехом используются и в исследованиях российского селекционного материала (Бирюкова и др., 2016).

Мультиплексные системы могут быть адаптированы для капиллярного электрофореза с применением авто-

матизированных систем выделения ДНК и постановки реакции, что сводит к минимуму ошибки, обусловленные человеческим фактором.

### Адаптация возбудителей карантинных болезней картофеля к устойчивым сортам

«Главные» гены устойчивости к *G. rostochiensis*, обеспечивающие реакцию сверхчувствительности (HR), широко используются селекционерами при создании устойчивых сортов. Например, доминантный аллель гена *H1* *S. tuberosum* spp. *andigenum* детерминирует устойчивость к патотипам Ro1 и Ro4 *G. rostochiensis* (Bakker et al., 2004). Феномен HR описывается как инкапсуляция питательной клетки растения, в которую внедрилась личинка нематоды, слоем некротических клеток с последующей дегенерацией питающего синцития в течение недели (Rice et al., 1985). Большинство известных QTL локусов устойчивости к цистообразующим нематодам детерминируют частичную устойчивость к одному или более патотипам (Kreike et al., 1993, 1996; Caromel et al., 2005).

Взаимодействие QTLs и соответствующих им минорных генов вирулентности проявляется в снижении фитности (жизнеспособности) паразита. В отличие от HR, этот тип устойчивости основан на снижении репродуктивной способности нематод и называется не некрогенным (Dale, Phillips, 1985).

Известна частичная устойчивость сортов и гибридов картофеля к обоим видам цистообразующих нематод; более детально она исследована у *G. pallida*, при взаимодействии с генотипами, происходящими от *S. vernei* (Stone, 1985). Эта устойчивость описывается как длительная олиго- или полигенная, однако часто преодолевается нематодами. Для изучения длительности устойчивости проводился отбор популяций *G. pallida* на устойчивых *ex vernei* гибридах картофеля (Parlevliet, Zadoks, 1977). Показано, что значительное увеличение вирулентности популяции могло произойти за 6 генераций патогена. В другом исследовании отбор вирулентных изолятов в популяции *G. pallida* к устойчивым образцам диких видов картофеля – *S. vernei*, *S. multidissectum*, *S. sanctae-rosae* и *S. tuberosum* ssp. *andigenum* произошел в результате последовательного перезаражения образцов в течение 11 генераций патогена (Turner, Fleming, 2002). В работе (Whitehead, 1991) показано, что отбор вирулентных популяций *G. pallida* происходит в течение одного года культивирования на растениях устойчивых сортов *Glenna* или *Morag*, в родословных которых участвовал *S. vernei*.

Опыты по экспериментальной эволюции, т. е. культивированию с последующим отбором популяции *G. pallida* на устойчивых сортах картофеля с разной генетической основой в течение 8 генераций, показали, что длительность сохранения устойчивости у разных генотипов картофеля зависит не только от наличия конкретных генов устойчивости, но и от генетического фона (Fournet et al., 2013).

Различные фенотипические эффекты взаимодействия слабоустойчивых к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* клонов межвидовых гибридов культурного картофеля, созданных на основе многоэтапных скрещиваний с дикими видами *S. incamayoense*, *S. alandiae*, *S. doddsii*, *S. cardiophyllum*, *S. hondelmannii*, в результате пассирования популяции

нематод на одном генотипе растения описаны в работе (Мироненко и др., 2013).

Результаты взаимодействия патогена и хозяина фенотипически выражаются в увеличении агрессивности отселектированных особей патогена. Количественные аспекты взаимодействия грибов и оомицетов с растениями, характеризующие эрозию частичной устойчивости растения-хозяина и увеличение агрессивности патогена, отражены в обзорах (Pariaud et al., 2009; Mundt, 2014). В работе (Delmas et al., 2016) изучено влияние частичной устойчивости хозяина на фенотипические признаки, особенно на агрессивность, возбудителя милдью (*Plasmopara viticola*) винограда. Показано, что изоляты этого патогена, выделенные из устойчивых хозяев, были более агрессивны (имели более короткий латентный период и более интенсивное спорообразование) по сравнению с изолятами, выделенными из восприимчивых образцов. Нами проведен анализ генетической изменчивости популяций *S. endobioticum* с использованием ДНК-маркеров и показано, что, несмотря на отсутствие различий вирулентности к набору сортов-дифференциаторов, образцы популяций из Московской области, Белоруссии и Украины различались по агрессивности к шести восприимчивым сортам картофеля и имели существенные различия по генотипическому составу (Мироненко и др., 2009).

Результаты генотипирования исходной и отселектированных на слабоустойчивых гибридных клонах популяций *G. rostochiensis* подтвердили гипотезу адаптивного отбора вирулентных особей *G. rostochiensis* по механизму «бутылочного горлышка» (bottleneck) (Мироненко и др., 2015). Ранее такой механизм отбора был описан для бледной нематоды *G. pallida* (Whitehead, 1991; Turner, Fleming, 2002). При этом использовали методологический подход, основанный на концепции сходства генных пулов (gene-pool similarity concept) (Bakker et al., 1993), широко применяемый в популяционных исследованиях цистообразующих нематод. Подобный принцип анализа был предложен для генотипирования популяций *G. rostochiensis* методом секвенирования (genotyping-by-sequencing) (Mimee et al., 2015).

Полученные результаты позволяют утверждать, что возделывание в производстве слабо повреждаемых нематодой сортов может стимулировать адаптационную изменчивость возбудителя глободероза картофеля и приводить к отбору вирулентных патотипов в течение 2–3 генераций патогена (Мироненко и др., 2015).

Адаптивная эволюция нематоды в процессе преодоления устойчивости хозяина стала предметом активных исследований с использованием новейших достижений популяционной геномики. Результаты полногеномного секвенирования *G. rostochiensis* (Eves-van den Akker et al., 2016) показали, что у нее, как у других эукариотических фитопатогенов, например *Phytophthora infestans* (Rafaele, Kamoun, 2012), гены-эффекторы не случайным образом распределены в геноме паразита, а локализованы в особых районах генома. Таким образом, на *G. rostochiensis* в полной мере распространяется модель «двухскоростного генома», объясняющая быструю эволюцию фитопатогенов и преодоление ими генов устойчивости растений-хозяев.

Предложенная модель основана на новых данных, полученных в результате расшифровки геномов филamentosных патогенов (оомицетов и мицелиальных грибов). Было показано, что гены, кодирующие эффекторы грибов, ассоциированы с повторяющимися последовательностями ДНК (Dong et al., 2015). Существует теория, что гены, расположенные в районах, богатых повторами, эволюционируют быстрее. Таким образом, в геноме фитопатогенов гены, кодирующие признаки вирулентности и патогенности, эволюционируют быстрее остальных генов, что способствует быстрой изменчивости и адаптации патогенов к новым условиям.

Для патосистемы картофель–*Synchytrium endobioticum* изучена возможность адаптации возбудителя рака картофеля к двум слабоустойчивым (балл 3.5–4) образцам – *S. tuberosum* ssp. *andigenum* к-1741 и к-12892. Экспериментальные данные подтверждают гипотезу, что для среднеустойчивых образцов картофеля с определенным уровнем неспецифической устойчивости к возбудителю рака *S. endobioticum*, выражающейся в снижении продуктивности паразита, создается опасность адаптации паразита. В связи с жесткими карантинными ограничениями, включающими запрет выращивания картофеля в зарегистрированных очагах, адаптационные процессы в популяции паразита вряд ли возможны. По-видимому, этим объясняется распространение на территории России только одной расы 1 возбудителя рака (Мироненко и др., 2009).

Таким образом, в связи с широким распространением и высокой вредоносностью в РФ карантинных болезней картофеля, таких как рак и ЗКН, и отсутствием химических средств борьбы основным способом защиты является возделывание устойчивых сортов картофеля. Для практической селекции устойчивых сортов необходимы сведения о патотипном составе возбудителей, эффективных методах определения устойчивости, генетическом разнообразии устойчивости картофеля к этим патогенам. При выборе источников устойчивости для селекции следует учитывать возможность адаптации патогенов к слабоустойчивым сортам.

## Acknowledgments

This work was supported by the Russian Science Foundation, project 16-16-04073.

## Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

## References

- Afanasenko O.S., Mironenko N.V., Khiutti A.V. Meeting of the Euphrasco expert group (European phytosanitary research cooperation) to improve the analysis methods of the potato wart populations (*Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc.). Vestnik zashchity rasteniy = Plant Protection News. 2013;4:77. (in Russian)
- Antonova O.Y., Shvachko N.A., Novikova L.Y., Shuvalov O.Y., Kostina L.I., Klimenko N.S., Shuvalova A.R., Gavrilenko T.A. Genetic diversity of potato varieties based on polymorphism of SSR loci and markers associated with *R*-genes of resistance. Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(5):596-606. (in Russian)
- Asano K., Kobayashi A., Tsuda S., Nishinaka M., Tamiya S. DNA marker-assisted evaluation of potato genotypes for potential re-



- sistance to potato cyst nematode pathotypes not yet invading into Japan. *Breed. Sci.* 2012;62(2):142-150. DOI 10.1270/jsbbs.62.142.
- Baayen R.P., Cochius G., Hendriks H., Meffert J.P., Bakker J., Bekker M., van den Boogert P.H.J.F., Stachewicz H., van Leeuwen G.C.M. History of potato wart disease in Europe – a proposal for harmonisation in defining pathotypes. *Eur. J. Plant Pathology.* 2006; 116:21-31. DOI 10.1007/s10658-006-9039-y.
- Bakker E., Achenbach U., Bakker J., van Vliet J., Peleman J., Segers B., van der Heijden S., van der Linde P., Graveland R., Hutten R., van Eck H., Coppoolse E., van der Vossen E., Bakker J., Govere A. A high-resolution map of the *H1* locus harboring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. *Theor. Appl. Genet.* 2004;109(1):146-152. DOI 10.1007/s00122-004-1606-z.
- Bakker J., Folkertsma R.T., van der Voort R., Boer J.M., Gommers F.J. Changing concepts and molecular approaches in the management of virulence genes in potato cyst nematodes. *Annu. Rev. Phytopathol.* 1993;31:169-190. DOI 10.1146/annurev.py.31.090193.001125.
- Ballvora A., Flath K., Lubeck J., Strahwald J., Tacke E., Hoffert H.-R., Gebhardt C. Multiple alleles for resistance and susceptibility modulate the defense response in the interaction of tetraploid potato (*Solanum tuberosum*) with *Synchytrium endobioticum* pathotypes 1, 2, 6 and 18. *Theor. Appl. Genet.* 2011;123:1281-1292.
- Barone A., Ritter E., Schachtshabel U., Debener T., Salamini F., Gebhardt C. Localization by restriction fragment length polymorphism mapping in potato of a major dominant gene conferring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. *Mol. Gen. Genet.* 1990;224(2):177-82. DOI 10.1007/BF00271550.
- Biryukova V.A., Shmyglya I.V., Abrosimov S.B., Zapekina T.I., Meleshin A.A., Mityushkin A.V., Manankov V.V. The search for sources of resistance genes to pathogens among the samples of plant breeding and genetics collections of the All-Russia Research Institute of Potato Farming using molecular markers. *Zashhita kartofelya = Potato Protection.* 2015;1:3-7. (in Russian)
- Biryukova V.A., Shmyglya I.V., Meleshin A.A., Mityushkin A.V., Manankov V.V., Abrosimova S.B. Examination of genetic collections of the All-Russia Research Institute of Potato Farming using molecular markers. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC.* 2016;30(10):22-26. (in Russian)
- Biryukova V.A., Zhuravlev A.A., Abrosimova S.B., Kostina L.I., Khromov L.M., Shmyglya I.V., Morozova N.N., Kirsanova S.N. The use of molecular markers of *H1* and *Gro1* genes of resistance to golden potato cyst nematode. *Doklady Rossiyskoy Akademii Selskokhozyaystvennykh Nauk = Proceedings of the Russian Academy of Agricultural Sciences.* 2008;6:3-6. (in Russian)
- Braun H. Biologische Spezialisierung bei *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. *Zeitschr. Pflanzenkrank. u. Pflanzenschutz.* 1942; 52(11):481-486.
- Brugmans B., Hutten R.G.B., Rookmaker N., Visser R.G.F., van Eck H.J. Exploitation of a marker dense linkage map of potato for positional cloning of a wart disease resistance gene. *Theor. Appl. Genet.* 2006;112(2):269-277. DOI 10.1007/s00122-005-0125-x.
- Bryan G.J., McLean K., Bradshaw J.E., De Jong W.S., Phillips M., Castelli L., Waugh R. Mapping QTLs for resistance to the cyst nematode *Globodera pallida* derived from the wild potato species *Solanum vernei*. *Theor. Appl. Genet.* 2002;105(1):68-77. DOI 10.1007/s00122-002-0873-9.
- CABI/EPPO. *Globodera rostochiensis*. Distribution maps of plant diseases. (2011). Available at <http://www.cabi.org>.
- CABI/EPPO. *Synchytrium endobioticum*. Distribution maps of plant diseases. (2015). Available at <http://www.cabi.org>.
- Caromel B., Mugniery D., Kerlan M.-C., Andrzejewski S., Palloix A., Ellissèche D., Rouselle-Bourgeois F., Lefebvre V. Resistance quantitative trait loci originating from *Solanum sparsipilum* act independently on the sex ratio of *Globodera pallida* and together for developing a necrotic reaction. *Mol. Plant-Microbe Interactions.* 2005; 18(11):1186-1194.
- Dale M.F.B., Phillips M.S. Variation for the degree of susceptibility to the potato cyst nematode (*Globodera pallida*) within *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*. *Potato Res.* 1985;28(1):55-64. DOI 10.1007/BF02357570.
- Delmas C.E.L., Fabre F., Jolivet J., Mazet I.D., Cervera S.R., Deliere L., Delmotte F. Adaptation of a plant pathogen to partial host resistance: selection for greater aggressiveness in grapevine downy mildew. *Evol. Applications.* 2016;9(5):709-725. DOI 10.1111/eva.12368.
- Dong S., Raffaele S., Kamoun S. The two-speed genomes of filamentous pathogens: waltz with plants. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 2015;35: 57-65. DOI 10.1016/j.gde.2015.09.001.
- Ellenby C. Resistance to the potato-root eelworm *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. 1952;170(4337):1016.
- EPPO A2 List of pests recommended for regulation as quarantine pests. 2003. <https://www.eppo.int/>.
- EPPO. Pest quarantine database. Paris, France. 2014. <http://www.eppo.int/>.
- Eves-van den Akker S., Laetsch D.R., Thorpe P., Lilley C.J., Danchin E.G.J., Da Rocha M., Rancure C., Holroyd N.E., Cotton J.A., Sztienberg A., Grenier E., Montarry J., Mimeo B., Duceppe M.-O., Boyes I., Marvin J.M.C., Jones L.M., Yusup H.B., Lafond-Lapalme J., Esquibet M., Sabeh M., Rott M., Overmars H., Finkers-Tomczak A., Smant G., Koutsovoulos G., Blok V., Mantelin S., Cock P.J.A., Phillips W., Henrissat B., Urwin P.E., Blaxter M., Jones J.T. The genome of the yellow potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis*, reveals insights into the basis of parasitism and virulence. *Genome Biology.* 2016;17:124. DOI 10.1186/s13059-016-0985-1.
- Finkers-Tomczak A., Bakker E., Boer J., Vossen E., Achenbach U., Golas T., Suryaningrat S., Smant G., Bakker J., Govere A. Comparative sequence analysis of the potato cyst nematode resistance locus *H1* reveals a major lack of co-linearity between three haplotypes in potato (*Solanum tuberosum* ssp.) *Theor. Appl. Genet.* 2011;122:595-608. DOI 10.1007/s00122-010-1472-9.
- Finkers-Tomczak A., Danan S., van Dijk T., Beyene A., Bouwman L., Overmars H., van Eck H., Govere A., Bakker J., Bakker E. A high-resolution map of the *Grp1* locus on chromosome V of potato harbouring broad-spectrum resistance to the cyst nematode species *Globodera pallida* and *Globodera rostochiensis*. *Theor. Appl. Genet.* 2009;119(1):165-173. DOI 10.1007/s00122-009-1026-1.
- Flath K., Przetakiewicz J., van Rijswick P.C.J., Ristau V., van Leeuwen G.C.M. Interlaboratory tests for resistance to *Synchytrium endobioticum* in potato by the Glynne-Lemmerzähl method. *EPPO Bull.* 2014;44(3):510-517. DOI 10.1111/epp.12167.
- Fournet S., Kerlan M.C., Renault L., Dantec J.P., Rouaux C., Montarry J. Selection of nematodes by resistant plants has implications for local adaptation and cross-virulence. *Plant Pathology.* 2013;62(1): 184-193. DOI 10.1111/j.1365-3059.2012.02617.x.
- Gagnon M.C., van der Lee T.A., Bonants P.J., Smith D.S., Li X., Lévesque C.A., Bilodeau G.J. Development of polymorphic microsatellite loci for potato wart from next-generation sequence data. *Phytopathology.* 2016;106(6):636-644. DOI 10.1094/PHTO-12-15-0317-R.
- Galanova C.S. Rasprostranenie i vredonosnost' vozbuditelya raka kartofelya [The prevalence and harmfulness of the potato wart pathogen]. *Rak kartofelya i mery bor'by s nim* [Potato wart and control measures]. Leningrad, Kolos Publ., 1964;5-22. (in Russian)
- Galek R., Rurek M., De Jong W.S., Pietkiewicz G., Augustyniak H., Sawicka-Sienkiewicz E. Application of DNA markers linked to the potato *H1* gene conferring resistance to pathotype Ro1 of *Globodera rostochiensis*. *J. Appl. Genetics.* 2011;52(4):407-411. DOI 10.1007/s13353-011-0056-y.
- Gebhardt C. Bridging the gap between genome analysis and precision breeding in potato. *Trends in Genetics.* 2013;29(4):248-256. DOI 10.1016/j.tig.2012.11.006.
- Gebhardt C., Bellin A., Henselewski A., Lehmann W., Schwarzfischer A., Valkonen J. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato. *Theor. Appl. Genet.* 2006;112:1458-1464. DOI 10.1007/s00122-006-0248-8.
- Gebhardt C., Mugniery D., Ritter E., Salamini F., Bonnel E. Identification of RFLP markers closely linked to the *H1* gene conferring

- resistance to *Globodera rostochiensis* in potato. *Theor. Appl. Genet.* 1993;85:541-544. DOI 10.1007/BF00220911.
- Glynn M.D. Infection experiments with wart disease of potatoes *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. *Annals Appl. Biology.* 1925; 12:34-60.
- Guskova A.A. Diseases caused by nematodes. Diseases of cultivated plants. St.-Petersburg, 2005;204-215. (in Russian)
- Hamilton J., Hansey C., Whitty B., Stoffel K., Massa A., Van Deynze A., De Jong W., Douches D., Buell C.R. Single nucleotide polymorphism discovery in elite North American potato germplasm. *BMC Genom.* 2011;12(1):302. DOI 10.1186/1471-2164-12-302.
- Hampson M.C. A bioassay for *Synchytrium endobioticum* using micro-propagated potato plantlets. *Can. J. Plant Pathol.* 1992;14:289-292.
- Hampson M.C. History, biology and control of potato wart disease in Canada. *Can. J. Plant Pathol.* 1993;15:223-244.
- Hawkes J.G. The Potato, Evolution, Biodiversity and Genetic Resources. Oxford, UK: Belhaven Press, 1990.
- Hehl R., Faurie E., Hesselbach J., Salamini F., Witham S., Baker B., Gebhardt C. TMV resistance gene *N* homologues are linked to *Synchytrium endobioticum* resistance in potato. *Theor. Appl. Genet.* 1999;98:379-386. DOI 10.1007/s001220051083.
- Jacobs J.M.E., van Eck H.J., Horsman K., Arens P.F.P., Verkerk-Bakker B., Jacobsen E., Pereira A., Stiekema W.J. Mapping of resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* from the wild potato species *Solanum vernei*. *Mol. Breeding.* 1996;2:51-60. DOI 10.1007/BF0017135.
- Khiutti A., Afanasenko O., Antonova O., Shuvalov O., Novikova L., Krylova E., Chalaya N., Mironenko N., Spooner D., Gavrilenko T. Characterization of resistance to *Synchytrium endobioticum* in cultivated potato accessions from the collection of Vavilov Institute of Plant Industry. *Plant Breeding.* 2012;131(6):744-750. DOI 10.1111/j.1439-0523.2012.02005.x.
- Köhler E. Methodische Bemerkungen zum Infektionsverfahren nach Spieckermann. *Fortschritte der Landwirtschaft.* 1927;2:115-118.
- Kort J., Ross H., Rumpfenhorst R.J., Stone A.R. An International scheme for identifying and classifying pathotypes of potato cyst-nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Nematologica.* 1977;23(3):333-339.
- Kreike C.M., de Koning J.R.A., Vinke J.H., van Ooijen J.W., Gebhardt C., Stiekema W.J. Mapping of loci involved in quantitatively inherited resistance to the potato cyst-nematode *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1. *Theor. Appl. Genet.* 1993;87:464-470.
- Kreike C.M., Kok-Westeneng A.A., Vinke J.H., Stiekema W.J. Mapping of QTLs involved in nematode resistance, tuber yield and root development in *Solanum* sp. *Theor. Appl. Genet.* 1996;92:463-470.
- Kubich A. Pytanie matwiku ziemniaczanum w Hollandui. *Ochroza Roslin.* 1963;4:11-13.
- Kuzminova O.A., Staszewski Z., Vologin S.G., Gimaeva E.A. The study of potato breeding material using a molecular genetic analysis for the presence of genes for resistance to *Globodera rostochiensis*. *Materialy Vseross. zaochnoj nauchno-prakt. konferencii molodyh uchenyh, posvjashhennoj pamjati R.G. Gareeva "Sovremennye tehnologii vyrashhivaniya s/h kul'tur"*. Kazan' [Proceedings of the scientific-practical conference of young scientists dedicated to the memory of R.G.Gareev "Modern technologies of growing crops"], Kazan. 2015;88-97.
- Laidlaw W.M.R. A method for the detection of the resting sporangia of potato wart disease (*Synchytrium endobioticum*) in the soil of old outbreak sites. *Potato Res.* 1985;28:223-232.
- Langerfeld E., Stachewicz H. Assessment of varietal reactions to potato wart (*Synchytrium endobioticum*) in Germany. *Bull. OEPP/EPP Bull.* 1994;24:793-798.
- Lellbach H., Effmert M. Ergebnisse einer Diallelanalyse zur Vererbung der Resistenz gegen *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc., pathotyp 1 (D1) bei Kartoffeln (*Solanum tuberosum* L.). *Potato Res.* 1990;33(2):251-256.
- Lemmerz J. Neues vereinfachtes infektionsverfahren zur Prüfung von Kartoffelsorten auf Krebsfestigkeit. *J. Lemmerz. Züchter.* 1930;2:288-297.
- Lemmerz J. Zur Methodik der Krebsprüfung von Kartoffelstämmen. *Züchter.* 1931;3:138-152.
- Limantseva L., Mironenko N., Shuvalov O., Antonova O., Khiutti A., Novikova L., Afanasenko O., Spooner D., Gavrilenko T. Characterization of resistance to *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1 in cultivated and wild potato species accessions from the Vavilov Institute of Plant Industry. *Plant Breeding.* 2014;133(5):660-665.
- Lopez-Pardo R., Barandalla L., Ritter E., Ruiz de Galarreta J.I. Validation of molecular markers for pathogen resistance in potato. *Plant Breeding.* 2013;132(3):246-251. DOI 10.1111/pbr.12062.
- Luksha V.I., Voronkova E.V., Gukasjan O.N., Ermishin A.P. Otsenka pervichnykh digaploidov *S. tuberosum* na nalichie genov ustoychivosti k bolezniam i vreditelyam metodom PTsR-analiza [Evaluation of primary dihaploids *S. tuberosum* for the presence of genes for resistance to diseases and pests by PCR analysis]. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika. Sbornik nauchnyh trudov Instituta genetiki i citologii nacional'noj akademii nauk Belarusi. [Molecular and Applied Genetics. Bulletin of the Institute of Genetics and Cytology, National Academy of Sciences of Belarus].* Minsk, 2012;13:82-87.
- Melnik P.A. Wart disease of potato, *Synchytrium endobioticum* (Schilbersky) Percival. 1998; EPP Bull. Docum. No. 1032.
- Milczarek D. A multiplex PCR method of detecting markers linked to genes conferring resistance to *Globodera rostochiensis*. *Am. J. Potato Res.* 2012;89(2):169-171. DOI 10.1007/s12230-011-9227-y.
- Milczarek D., Flis B., Przetakiewicz A. Suitability of molecular markers for selection of potatoes resistant to *Globodera* spp. *Am. J. Potato Res.* 2011;88:245-255. DOI 10.1007/s12230-011-9189-0.
- Milczarek D., Przetakiewicz A., Kaminski P., Flis B. Early selection of potato clones with the *H1* resistance gene – the relation of nematode resistance to quality characteristics. *Czech J. Genet. Plant Breeding.* 2014;50(4):278-284.
- Mimee B., Duceppe M.-O., Véronneau P.-Y., Lafond-Lapalme J., Jean M., Belzile F., Bélair G. A new method for studying population genetics of cyst nematodes based on Pool-Seq and genomewide allele frequency analysis. *Mol. Ecol. Res.* 2015; DOI 10.1111/1755-0998.12412.
- Mironenko N.V., Afanasenko O.S., Rogozina E.V. Variability of gene pool of *Globodera rostochiensis* Woll. population as a result of selection on weakly resistant potato hybrid clones. *Vestnik zashchity rasteniy = Plant Protection News.* 2015;2(84):24-28.
- Mironenko N.V., Afanasenko O.S., Rogozina E.V., Limantseva L.A., Khiutti A.V., Antonova O.Yu., Shuvalov O.Yu., Novikova L.Yu., Gavrilenko T.A. Mechanisms of interaction of *Globodera rostochiensis* with the partially resistant interspecific potato hybrids. *Vestnik zashchity rasteniy = Plant Protection News.* 2013;4:37-42.
- Mironenko N.V., Khiutti A.V., Afanasenko O.S. Characteristics of *Synchytrium endobioticum* populations on virulence, aggressiveness and DNA-markers. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology.* 2009;43(5):460-469.
- Mori K., Sakamoto Y., Mukojima N., Tamiya S., Naka T., Ishii T., Hosaka K. Development of a multiplex PCR method for simultaneous detection of diagnostic DNA markers of five disease and pest resistance genes in potato. *Euphytica.* 2011;18(3):347-355. DOI 10.1007/s10681-011-0381-6.
- Mundt C.C. Durable resistance: a key to sustainable management of pathogens and pests. *Infection, Genet. Evolution.* 2014;27:446-455. DOI 10.1016/j.meegid.2014.01.011.
- Niewöhner J., Salamini F., Gebhardt C. Development of PCR assays diagnostic for RFLP marker alleles closely linked to alleles *Gro1* and *H1*, conferring resistance to the root cyst nematode *Globodera rostochiensis* in potato. *Mol. Breeding.* 1995;1(1):65-78.
- Noble M., Glynn M.D. Wart disease of potatoes. *FAO Plant Protection Bull.* 1970;18(6):125-135.
- Obidiegwu J.E., Flath K., Gebhardt C. Managing potato wart: a review of present research status and future perspective. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127(4):763-780.
- OEPP/EPP. EPP Standards PM 7/28. Diagnostic protocols for regulated pests: *Synchytrium endobioticum*. *Bull. OEPP/EPP Bull.* 2004;34:213-218.

- OEPP/EPPO. Testing of potato varieties to assess resistance to *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida*. Bull. OEPP/EPPO Bull. 2006;36:419-420.
- Paal J., Henselewski H., Muth J., Meksem K., Menéndez C.M., Salamini F., Ballvora A., Gebhardt C. Molecular cloning of the potato *Gro1-4* gene conferring resistance to pathotype RoI of the root cyst nematode *Globodera rostochiensis*, based on a candidate gene approach. Plant J. 2004;38(2):285-297.
- Pariaud B., Ravigné V., Halkett F., Goyeau H., Carlier J., Lannou C. Aggressiveness and its role in the adaptation of plant pathogens. Plant Pathol. 2009;58(3):409-424. DOI 10.1111/j.1365-3059.2009.02039.x.
- Parlevliet J.E., Zadoks J.C. The integrated concept of disease resistance: a new view including horizontal and vertical resistance in plants. Euphytica. 1977;26(1):5-21. DOI 10.1007/BF00032062.
- Phillips M.S., Trudgill D.L. Variation in virulence, in terms of quantitative reproduction of *Globodera pallida* populations, from Europe and South America, in relation to resistance from *Solanum vernei* and *S. tuberosum* ssp. *andigena* CPC 2802. Nematologica. 1998;44:409-423.
- Pineda O., Bonierbale M.W., Plaisted R.L., Brodie B.B., Tanksley S.D. Identification of RFLP markers linked to the *H1* gene conferring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. Genome. 1993;36(1):152-156.
- Ponin I.Ya. K metodike ispytaniya sortov i seyantsev kartofelya na ustoychivost' k kartofel'noy nematode [A method of testing varieties and potato seedlings for resistance to potato cyst nematode]. Materialy I Resp. konf. molodykh uchenykh [Proceedings of the First Republican Conference of Young Scientists]. Minsk, 1974;141-146.
- Raffaele S., Kamoun S. Genome evolution in filamentous plant pathogens: why bigger can be better. Nature Reviews. Microbiology. 2012;10(6):417-430. DOI 10.1038/nrmicro2790.
- Ramakrishnan A.P., Ritland C.E., Blas Sevillano R.H., Riseman A. Review of potato molecular markers to enhance trait selection. Am. J. Potato Res. 2015;92(4):455-472. DOI 10.1007/s12230-015-9455-7.
- Rice S.L., Leadbeater B.S.C., Stone A.R. Changes in cell structure in roots of resistant potatoes parasitized by potato cyst-nematodes. I. Potatoes with resistance gene *H1* derived from *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*. Physiol. Plant Pathol. 1985;27(2):219-234. DOI 10.1016/0048-4059(85)90069-4.
- Sattarzadeh A., Achenbach U., Lübeck J., Strahwald J., Tacke E., Hofferbert H.-R., Rothsteyn T., Gebhardt C. Single nucleotide polymorphism (SNP) genotyping as basis for developing a PCR based marker highly diagnostic for potato varieties with high resistance to *Globodera pallida* pathotype Pa2/3. Mol. Breeding. 2006;18(4):301-312. DOI 10.1007/s11032-006-9026-1.
- Schultz L., Cogan N.O.I., McLean K., Dale M.F.B., Bryan G.J., Forster J.W., Slater A.T. Evaluation and implementation of a potential diagnostic molecular marker for *H1*-conferred potato cyst nematode resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.). Plant Breeding. 2012;131:315-321. DOI 10.1111/j.1439-0523.2012.01949.x.
- Spieckermann A., Kothoff P. Die Prüfung von Kartoffeln auf Krebsfestigkeit. Deutsche Landwirtschaftliche Presse. 1924;51:114-115.
- Stone A.R. Co-evolution of potato cyst nematodes and their hosts: implications for pathotypes and resistance. Bull. OEPP/EPPO Bull. 1985;15:131-131. DOI 10.1111/j.1365-2338.1985.tb00212.x.
- Takeuchi T., Sasaki J., Suzuki T., Horita H., Iketani S. High-resolution maps and DNA markers of the *Potato virus Y* resistance gene *Ry<sup>cht</sup>* and the potato cyst nematode resistance gene *H1*. Breed. Res. 2008;10(1):148.
- Toxopeus H.J., Huijsman C.A. Breeding for resistance to potato root eelworm. I. Preliminary data concerning the inheritance and the nature of resistance. Euphytica. 1953;2(3):180-186. DOI 10.1007/BF00053725.
- Turner S.J., Fleming C.C. Multiple selection of potato cyst nematode *Globodera pallida* virulence on a range of potato species. I. Serial selection on *Solanum*-hybrids. Eur. J. Plant Pathol. 2002;108(5):461-467. DOI 10.1023/A:1016018002152.
- Van der Voort J.R., Wolters P., Folkertsma R., Hutten R., van Zandvoort P., Vinke H., Kanyuka K., Bendahmane A., Jacobsen E., Janssen R., Bakker J. Mapping of the cyst nematode resistance locus *Gpa2* in potato using a strategy based on comigrating AFLP markers. Theor. Appl. Genet. 1997;95(5):874-880. DOI 10.1007/s001220050638.
- Van der Vossen E.A.G., van der Voort J.R., Kanyuka K., Bendahmane A., Sandbrink H., Baulcombe D.C., Bakker J., Stiekema W.J., Klein-Lankhorst R.M. Homologues of a single resistance-gene cluster in potato confer resistance to distinct pathogens: a virus and a nematode. Plant J. 2000;23(5):567-576. DOI 10.1046/j.1365-313x.2000.00814.x.
- Whitehead A.G. Selection for virulence in the potato cyst-nematode, *Globodera pallida*. Annals Appl. Biology. 1991;118(2):395-402. DOI 10.1111/j.1744-7348.1991.tb05639.x.
- Winslow R.D., Willis R.J. Nematode diseases of potatoes. II. Potato cyst nematode, *Heterodera rostochiensis*. Economic Nematology. Ed. J. Webster. N.Y.: Acad. Press, 1972;18-34.
- Yakovleva V.I. Ispol'zovanie dikikh i kul'turnykh vidov pri vyvedenii rakoustoychivyykh sortov kartofelya [The use of wild and cultivated species in breeding resistant potato varieties]. Rak kartofelya i mery bor'by s nim [Potato wart and control measures]. Leningrad, Kolos, 1964;62-77.
- Yakovleva V.A., Dolyagin A.B. (Eds.). Polozhenie o poryadke ispytaniya sortov i gibrinov kartofelya na ustoychivost' k vzbuditeleyu raka kartofelya (patotip I) i zolotistoy kartofel'noy nematode (patotip RoI) [Regulations on the testing of varieties and hybrids of potatoes for resistance to the agent of potato wart (pathotype I) and golden potato cyst nematode (pathotype Ro I)]. Moscow, 1993.
- Yakovleva V.I., Saltykova L.P. The aggressiveness of the potato wart agent. Zashita rasteniy = Plant Protection. 1966;7:51.
- Yakovleva V.I., Saltykova L.P. (Eds.) Laboratornaya diagnostika rakoustoychivosti kartofelya metodom zarazheniya rostkov ot svezhikh rakovykh narostov (metodicheskie ukazaniya) [Laboratory diagnostics of wart resistance in potato by inoculation of sprouts with fresh wart material: guidelines]. Moscow, VASKhNIL Publ., 1979.