

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-66-75

УДК: 635.21:631.523:631.527:632.6+631.467

Н. С. Клименко¹, О. Ю. Антонова¹, Л. И. Костина¹,
Ф. Т. Мамадбокирова²,
Т. А. Гавриленко^{1,2}

¹Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова, 190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, д. 42, 44
e-mail: tatiana9972@vandex.ru

²Санкт-Петербургский государственный университет, Россия, 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная 7–9

Ключевые слова:

Solanum tuberosum,
устойчивость к нематоде,
Globodera rostochiensis,
ДНК-маркеры

Поступление:

01.11.2017

Принято:

20.11.2017

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

МАРКЕР-ОПОСРЕДОВАННАЯ СЕЛЕКЦИЯ ОТЕЧЕСТВЕННЫХ СОРТОВ КАРТОФЕЛЯ С МАРКЕРАМИ ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ К ЗЛОТИСТОЙ КАРТОФЕЛЬНОЙ НЕМАТОДЕ (ПАТОТИП Ro1)

Актуальность. Возделываемый картофель *Solanum tuberosum* L. является третьей по уровню потребления и пятой по объемам производства культурой в мире. Однако объемы урожая данной культуры подвержены сильным колебаниям. Причинами снижения урожаев могут быть различные болезни и вредители, в том числе золотистая картофельная нематода (ЗКН) – *Globodera rostochiensis* (Woll.) Behr. Мировой опыт показывает, что потери урожая восприимчивых сортов картофеля, вызванные вредоносностью ЗКН, могут достигать 80%. Наиболее надежным и экологически чистым методом борьбы с ЗКН является выведение устойчивых сортов. В селекции на устойчивость к *G. rostochiensis* (патотип Ro1) активно используются гибриды и сорта с доминантными аллелями генов H1 и Gro1-4. Эффективность поиска потенциальных доноров устойчивости можно повысить при использовании метода маркер-опосредованной селекции с маркерами к этим генам. В связи с этим большую актуальность приобретают исследования по скринингу отечественного селекционного материала и выявлению потенциальных доноров устойчивости к *G. rostochiensis*.

Материалы и методы. Молекулярный скрининг проведен в выборке из 103 сортов отечественной селекции из коллекции ВИР на наличие двух маркеров (57R и N195), ассоциированных с геном H1, и маркера Gro1-4-1 гена Gro1-4. **Результаты и обсуждение.** Представлены результаты молекулярного скрининга 103 сортов на наличие маркеров, ассоциированных с генами H1 и Gro1-4, контролирующими устойчивость к патотипу Ro1 золотистой картофельной нематоды (*G. rostochiensis*). В выборке выявлено 25 сортов с маркерами этих генов. При этом среди нематодоустойчивых сортов частота встречаемости генотипов с диагностическими фрагментами маркеров 57R и N195 локуса H1 составила 98%, а маркера Gro1-4-1 гена Gro1-4 – 2%. Выводы. Можно заключить, что использованные в данном исследовании маркеры локуса H1 демонстрируют тесную ассоциацию с устойчивостью отечественных сортов картофеля к *G. rostochiensis* (патотип Ro1). Поскольку ЗКН является объектом внутреннего и внешнего карантина в РФ, а фитопатологическое тестирование очень трудоемко, использование методов маркер-опосредованного отбора в селекции имеет большие перспективы.

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-66-75

ORIGINAL ARTICLE

N. S. Klimenko¹,
O. Y. Antonova¹,
L. I. Kostina¹,
F. T. Mamadbokirova², T. A.
Gavrilenko^{1,2}

¹Federal Research Center
the N. I. Vavilov All-Russian
Institute of Plant Genetic
Resources,
42, 44, Bolshaya Morskaya str.,
St. Petersburg,
190000 Russia,
e-mail: tatiana9972@vandex.ru

²7-9 Universitetskaya Embassy,
Saint Petersburg State University,
St. Petersburg, 199034, Russia

Key words:

Solanum tuberosum, re-
sistance to nematodes, *Glo-
boderia rostochiensis*, DNA
markers

Received:

01.11.2017

Accepted:

20.11.2017

MARKER-ASSOCIATED SELECTION OF RUSSIAN POTATO VARIETIES WITH USING MARKERS OF RESISTANCE GENES TO THE GOLDEN POTATO CYST NEMATODE (PATHOTYPE Ro1)

Background. Cultivated potato *Solanum tuberosum* L. is the third most consumed (<http://www.fao.org>) and the fifth by volumes of production crop plant in the world. However, yields of this crop fluctuate. Cause for yield reducing can be the potato diseases and pests including yellow potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* (Woll.) Behr. The world experience shows that yield losses of susceptible potato varieties caused by the harmfulness *G. rostochiensis*, can reach 80%. A more reliable and ecologically friendly method is the resistant varieties selection. In breeding for resistance to *G. rostochiensis* (pathotype Ro1) are widely used hybrids and varieties with dominant alleles of the *H1* and *Gro1-4* genes. The effectiveness of searching for potential resistance donors can be improved by using the marker-associated selection with markers associated with these genes. In this connection, studies of Russian breeding material screening and potential resistance donors to *G. rostochiensis* identification gain great relevance. **Materials and methods.** Two genetic markers of the *H1* locus (57R, N195) and one marker of *Gro1-4* gene (Gro1-4-1) were used in molecular screening of 103 breeding varieties from VIR potato collection. Data about nematode resistance phenotyping of these varieties were taken from the literature. **Results.** The results of molecular screening of 103 varieties are presented. 25 varieties possessed the diagnostic markers of the *H1* and *Gro1-4* genes. Among the nematode-resistant varieties, the frequency of genotypes with the diagnostic fragments of 57R and N195 markers of the *H1* locus was 98%, and of marker Gro1-4-1 of the *Gro1-4* gene – 2%. **Conclusion.** We can conclude that used in this study markers of the *H1* locus show a close association with the resistance of the domestic varieties of potatoes to *G. rostochiensis* (pathotype Ro1). Since golden nematode is subject to internal and external quarantine in the Russian Federation, and phytopathological testing is very time consuming, using marker-associated selection is very promising.

Введение

Возделываемый картофель *Solanum tuberosum* L. является третьей по уровню потребления (<http://www.fao.org>) и пятой по объемам производства (FAO Statistical Pocketbook, 2015) культурой в мире. В 2014 году в России урожай картофеля составил 31,5 млн тонн, что стало третьим показателем в мире после Китая и Индии (<http://www.fao.org>). Однако объемы урожая данной культуры подвержены сильным колебаниям. Причинами снижения могут быть различные болезни и вредители, в том числе золотистая картофельная нематода (ЗКН) – *Globodera rostochiensis* (Woll.) Behr. Мировой опыт показывает, что потери урожая восприимчивых сортов картофеля, вызванные вредоносностью ЗКН, могут достигать 80% (<https://www.cabi.org>).

О присутствии ЗКН на территории России известно с 1945 года (<https://www.cabi.org>). В настоящее время *G. rostochiensis* распространена в 61 субъекте РФ на территории общей площадью выявленных очагов 393 121,59 га (Reference book..., 2017). На обследованной территории России обнаружен только один патотип *G. rostochiensis* – Ro1 (Simakov et al., 2009b; Gruzdeva, Matveeva, 2010; Limantseva et al., 2014; Khiutti et al., 2017) из пяти описанных в литературе (Kort et al., 1977). В цистах яйца нематоды сохраняют жизнеспособность в течение долгого периода времени даже в отсутствие растения-хозяина, что делает севооборот малоэффективным способом борьбы с паразитом (Khiutti et al., 2017). Более надежным методом борьбы с ЗКН является выведение устойчивых сортов (Finkers-Tomczak et al., 2011; Khiutti et al., 2017).

Направление отечественной селекции по созданию нематодоустойчивых сортов картофеля активно развивается с 1980х годов. В этот период в качестве доноров устойчивости к ЗКН в основном использовались зарубежные нематодоустойчивые сорта, но в последнее время селекционеры активно привлекают и отечественный селекционный материал (Birjukova et al., 2015). Среди допущенных к использованию на территории РФ сортов картофеля количество нематодоустойчивых растет с каждым годом, и, если в 2000 году в Госреестре преобладали неустойчивые к ЗКН сорта, то к 2016 ситуация изменилась на противоположную (Khiutti et al., 2017). Несмотря на такую позитивную тенденцию, прирост устойчивых сортов во много объясняется включением в реестр зарубежных сортов.

Например, в 2011 году Госреестр РФ насчитывал 133 устойчивых к ЗКН сорта, из которых российских набралось всего 38 (Simakov et al., 2009b); за период 2006–2011 гг. в Госреестр было добавлено 18 нематодоустойчивых отечественных сортов и 54 иностранных (State register..., 2006–2017). В связи с этим большую актуальность приобретают исследования по скринингу отечественного селекционного материала и выявлению потенциальных доноров устойчивости к ЗКН. Эффективность поиска доноров устойчивости может повысить маркер-опосредованный отбор, который активно используется в работе зарубежных селекционеров (например, Asano et al., 2012; Felcher, Douches, 2012) и начинает применяться в нашей стране (Birjukova et al., 2008, 2015; Antonova et al., 2016; Gavrilenko et al., 2018, в печати).

В селекции на устойчивость к ЗКН (патотип Ro1) активно используются гибриды и сорта с доминантными аллелями генов *H1* и *Gro1-4*, источниками которых могли быть образцы культурного вида *S. tuberosum* subsp. *andigenum* (Juz. & Bukasov) Hawkes (Ellenby, 1954; Gebhardt et al., 1993) и дикого вида *S. spagazzinii* Bitter (Kreike et al., 1996), соответственно. Ген *H1* картирован на хромосоме V (Bakker et al., 2004), ген *Gro1-4* – на хромосоме VII (Barone et al., 1990; Ballvora et al., 1995). Сообщалось о сложной структуре локусов *H1* (Finkers-Tomczak et al., 2011) и *Gro1* (Paal et al., 2004); показано, что локус *H1* содержит большое число как полноразмерных, так и дефектных RGH (resistance gene homologues) копий, а также значительное число транспозонов, что делает возможным рекомбинацию между активными и неактивными RGH-копиями. Похожие результаты получены при исследовании локуса *Gro1* (Paal et al., 2004).

Для детекции функциональных аллелей генов устойчивости к ЗКН разработан ряд молекулярных маркеров, эффективность которых при отборе устойчивых генотипов различна. На выборке из 109 сортов отечественной и зарубежной селекции установлен высокий уровень корреляции между наличием SCAR-маркера TG689 локуса *H1* и фенотипической устойчивостью сортов картофеля (Birjukova et al., 2008), в то же время в работе Schultz с коллегами (Schultz et al., 2012) показано отсутствие четкой ассоциации между этими признаками. Сообщалось также, что результаты амплификации данного маркера

могут быть нестабильны; чтобы свести к минимуму число ложно позитивных результатов О. Ю. Антонова с коллегами (Antonova et al., 2016) предлагают включить в программы с этим маркером функцию Touchdown.

Высокий уровень специфичности по сравнению с TG689 демонстрирует SCAR-маркер гена *H1* – 57R. Эффективность данного маркера была показана на выборке из более, чем 300 генотипов картофеля (Schultz et al., 2012) и 146 отечественных сортов (Antonova et al., 2016; Gavrilenko et al., 2018, in press). На выборке из 113 сортов отечественной селекции показана низкая эффективность CAPS-маркера 239E4left/AluI гена *H1* в детекции устойчивых к ЗКН генотипов (Antonova et al., 2016). В той же работе выявлена высокая корреляция между наличием у тестируемых сортов диагностических фрагментов SCAR-маркеров N146 и N195 и устойчивостью генотипов к ЗКН (патотип Ro1). Для отбора образцов с функциональными аллелями гена *Gro1-4* часто используют STS-маркер *Gro1-4*. Однако сравнительно недавно для этих целей был разработан более специфичный маркер *Gro1-4-1* (Asano et al., 2012). В настоящей работе мы продолжаем публикацию результатов молекулярного скрининга генофонда отечественных сортов с использованием ДНК-маркеров, ассоциированных с генами устойчивости к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* (Antonova et al., 2016; Gavrilenko et al., 2018, in press). Для выявления перспективных нематодоустойчивых генотипов в данном исследовании использовали маркеры: *Gro1-4*₆₀₂, *57R*₄₅₂ и *N195*₃₃₇ (табл. 1).

Материалы и методы

ДНК выделяли из листьев растений 103 селекционных сортов картофеля из полевой коллекции ВИР, которые предварительно верифицировались по сортоспецифичным морфологическим признакам цветка, листа, стебля, и клубней куратором коллекции селекционных сортов ВИР. Выделение проводили с использованием модифицированного СТАВ-экстракции (Gavrilenko et al., 2013). В случае необходимости препараты дополнительно очищали от полифенольных соединений при помощи поливинилполипирролидона.

ПЦР проводили в 20 мкл реакционной смеси, содержащей 10 нг тотальной ДНК, 1×

реакционный буфер (Диалат, Москва), 2,5 mM MgCl₂, по 0,6 mM каждого из dNTPs, по 0,2 мкМ прямого и обратного праймера и 1 ед. Taq-полимеразы (Диалат, Москва). Протоколы и температуры отжига соответствовали указанным разработчиками праймеров (см табл. 1). Программы для проведения молекулярного скрининга были оптимизированы нами путем введения функции TOUCHDOWN. Все реакции при работе со SCAR-маркерами осуществляли не менее чем в трех повторностях. Продукты ПЦР разделяли электрофорезом в 2% агарозных гелях в буфере TBE с последующей окраской бромистым этидием и визуализацией в УФ свете. При проведении молекулярного скрининга в выборку были включены дополнительные генотипы, для которых наличие определенных маркеров было описано в литературе. Положительными контролями для маркеров гена *H1* служили сорта: ‘White Lady’ (Schultz et al., 2012), ‘Saikai 35’ (Mori et al., 2011) и ‘Sante’; для маркера гена *Gro1-4* контролем служил клон i-144844 образца k-12403 *S. gourlayi* Hawkes (Limantseva et al., 2014).

Результаты молекулярного скрининга сопоставляли с данными:

- (1) Государственного испытания сортов на устойчивость к *G. rostochiensis* (патотип Ro1) (State register..., 2010–2017);
- (2) каталог «Российские сорта картофеля» (Russian varieties..., 2011);
- (3) каталог «Картофель. Селекционные сорта картофеля России и стран СНГ. Выпуск 829» (Potatoes..., 2016);
- (4) каталоги «Сорта картофеля, возделываемые в России» (Simakov et al., 2009a; Simakov et al., 2010; Anisimov et al., 2013).

В случае отсутствия противоречий устойчивые сорта были отнесены в группу «R», восприимчивые – в группу «S». В случае обнаружения противоречий в литературных данных о фенотипической устойчивости сорта относили в группу, обозначенную «*». Сорта, для которых не удалось найти данных о фенотипической устойчивости в литературе, относили в группу, обозначенную «нет данных» (табл. 2).

Таблица 1. Используемые в работе маркеры
Table 1. DNA markers used in this study

Ген	Хромосома	Маркер	Праймер	Последовательность (5' → 3')	T _m	Размер диагностиче-	Литературный источник
<i>Gro1-4</i>	III	Gro1-4-1	Gro1-4-1f	F: AAGCCACAАСТСТACTGGAG	60	602	Asano et al., 2012
			Gro1-4-1r	R: GATATAGTACGTAATCATGCC			
<i>H1</i>	V	57 R	57 R-f	F: TGCCTGCCTCTCCGATTCT	60	452	Finkers - Tomczak et al., 2011 Schultz et al., 2012
			57 R-r	R: GGTTCAAGCAAAAAGCAAGGACGTG			
<i>H1</i>	V	N195	N195-09	F: TGGAAATGGCACCCACTA	55	337	Asano et al., 2012
			N195-06	R: CATCATGGTTTCACTTGTAC			

Результаты и обсуждение

В таблице 2 представлены результаты проведенного в данном исследовании молекулярного скрининга 103 сортов отечественной селекции. Наличие диагностических фрагментов всех трех использованных в работе маркеров установлено только для сорта 'Самбо'. В литературе не удалось найти данных о фенотипической устойчивости данного сорта. Из 103 сортов выборки диагностические фрагменты обоих маркеров локуса *H1* – 57R и N195 – были обнаружены у 24 сортов, эти маркеры детектировались во всех случаях совместно. В данной группе для 15 из 24 сортов подтверждена нематодоустойчивость, а для шести сортов такой информации в литературе найти не удалось. Три сорта ('Амур', 'Олимп' и 'Барон'), хотя и обладают указанными маркерами, но в Госреестре числятся как восприимчивые. Однако в каталогах «Сорта картофеля, возделываемые в России» (Simakov et al., 2009a; Simakov et al., 2010; Anisimov et al., 2013) для сорта 'Барон' указана информация «слабо поражается золотистой картофельной цистообразующей нематодой». В работе Е. П. Шаниной с коллегами (Shanina, et al.,

2011) также отмечено, что данный сорт является слабопоражаемым. Важно отметить, что сорта, идентифицируемые по более жесткой российской шкале как слабопоражаемые (1–5 цист на корнях), по европейской шкале могут быть отнесены к устойчивым (0–5 цист на корнях) (Simakov et al., 2009b).

Не исключено, что причиной разночтений в результатах молекулярного скрининга и фитопатологического анализа у сортов 'Амур' и 'Олимп' также является более строгая шкала оценки устойчивости к ЗКН, принятая в России. Однако представляется вполне возможным, что у этих двух сортов возникновение диагностических фрагментов 57R₄₅₂ и N195₃₃₇ может быть связано с амплификацией участка неактивной копии гена *H1*, или же с тем, что функциональная аллель гена *H1* в силу перестроек утратила ассоциацию с молекулярными маркерами.

Другой случай несоответствия результатов молекулярного скрининга и данных Госреестра связан с сортом 'Брянский деликатес'. В нашей работе показано, что данный сорт обладает только маркером Gro1-4-1 гена *Gro1-4*. В Госреестре за 2010, 2011, 2012 гг. данный сорт фигурировал как восприимчивый к патотипу Ro1 ЗКН. Однако в

каталогах «Сорта картофеля, возделываемые в России» (Simakov et al., 2009a; Simakov et al., 2010; Anisimov et al., 2013), выпускаемых при участии ВНИИКХ им. А. Г. Лорха, одного из оригинаторов и патенто-обладателей сорта 'Брянский деликатес', для этого сорта указана «слабая восприимчивость к картофельной нематоде»; а в каталоге «Российские сорта картофеля» (Russian

varieties..., 2011) он приведен как нематодоустойчивый. Также отметим, что ранее о наличии маркера Gro1-4-1 у данного сорта сообщали В. А. Бирюкова с коллегами (Birjukova..., 2015). В нашем исследовании у сорта 'Брянский деликатес' впервые детектированы маркеры 57R₄₅₂ и N195₃₃₇.

Таблица 2. Результаты молекулярного скрининга 103 сортов картофеля с использованием маркеров генов Gro1-4 и H1
Table 2. Results of molecular screening of 103 varieties with markers of Gro1-4 and H1 genes

Число сортов картофеля: R – устойчивых к ЗКН; S – поражаемых ЗКН; * – с противоречивыми данными литературы об их нематодоустойчивости	Ген		
	Gro 1-4	H1	H1
	Маркер		
	Gro1-4- I ₆₀₂	57R ₄₅₂	N195 ₃₃₇
нет данных о нематодоустойчивости (N=1): Самбо	+	+	+
* (N=1): Брянский деликатес (1-S, 4-R)	+	0	0
R (N=15): Аврора, Браво, Вымпел, Жуковский ранний, Импала, Ирбитский, Кемеровчанин, Кортни, Красавица, Люкс, Манифест, Метеор, Рябинушка, Саровский, Скарб S (N=2): Амур, Олимп Нет данных о нематодоустойчивости (N=6): Арлекин, Бабушка, Вираз, Пранса, Старт, Хмелевский * (N=1): Барон (1-S, 2-S, 3-S, 4-R/S)	0	+	+
S (N=57): Антошка, Барин, Бармалей, Белоснежка, Большевик, Бронницкий, Брянский ранний, Вармас, Вектор, Великан, Губернатор, Диво, Донцовский, Елисеевский, Жаворонок, Зауральский, Зольский, Кабардинский, Каменский, Колобок, Колпашевский, Кормилец, Корона, Красавчик, Красная горка, Красная заря, Красная роза, Кустаревский, Лазарь, Луговской, Мастер, Матушка, Маугли, Москворецкий, Мусинский, Надежда, Нальчикский, Нарт 1, Огниво, Парус, Престиж, Призер, Приморский, Приобский, Русич, Русский сувенир, Свенский, Северянин, Солнышко, Теща, Тулеевский, Фиолетовый, Фокинский, Чая, Шаман, Энергия, Юпитер Нет данных о нематодоустойчивости (N=21): Аметист, Белуха, Брат-2, Варсна, Горизонт, Горноуральский, Дружный, Зарево, Звездочка, Калинка, Катюша, Краснофимский, Лаймдота, Лекарь, Матс, Мурманский, Наука, Рассвет, Смена, Танго, Фермер	0	0	0

Примечание. Данные об устойчивости/восприимчивости к ЗКН взяты из литературных источников (1) – (4) – см. раздел Методы.

У 78 сортов выборки не обнаружено ни одного диагностического фрагмента использованных маркеров. В данной группе 57 сортов, согласно литературным данным, поражаются ЗКН, что согласуется с результатами проведенного молекулярного скрининга; еще для 21 сорта информации о нематодоустойчивости/восприимчивости не найдено.

Корреляция между наличием хотя бы одного маркера гена H1 и данными о нематодоустойчивости сортов составила +0,92; в оценку привлекали только сорта (числом 74)

с установленными и не противоречивыми литературными данными.

Для отдельных сортов ранее уже сообщалось о наличии единичных диагностических маркеров генов устойчивости к ЗКН, что дает нам возможность сопоставить полученные в молекулярном скрининге результаты с данными других авторов. Так, в работе В. А. Бирюковой с коллегами (Birjukova..., 2015) для трех сортов – 'Жуковский ранний', 'Красавица', 'Метеор' ранее уже сообщалось об обнаружении маркера 57R₄₅₂. Однако наличие маркера N195₃₃₇ у этих трех

сортов и отсутствие у сортов 'Жуковский ранний' и 'Красавица' маркера *Gro1-4-1*₆₀₂ впервые показано в настоящей работе.

Согласно О. А. Кузьминовой с коллегами (Kuz'minova..., 2015) у сортов 'Аврора', 'Браво', 'Зольский', 'Тулеевский' отсутствует диагностический фрагмент маркера *Gro1-4*, что свидетельствует о рецессивном состоянии гена *Gro1-4*. Этот факт согласуется с полученными нами результатами на этих четырех сортах, хотя в нашей работе был использован другой маркер данного гена – *Gro1-4-1*.

Полученные нами данные о наличии диагностических фрагментов маркеров 57 R и N195 в сортах 'Барон' и 'Ирбитский' согласуются с заключением Е. П. Шаниной с соавторами (Shanina..., 2011), в котором эти сорта указаны как «источники гена *H1*» (при этом авторы не указали, какие маркеры участвовали в молекулярном скрининге).

Можно заключить, что использованные в данном исследовании маркеры локуса *H1* демонстрируют тесную ассоциацию с устойчивостью отечественных сортов картофеля к *G. rostochiensis* (патотип Ro1). Поскольку ЗКН является объектом внутреннего и внешнего карантина в РФ, а фитопатологическое

тестирование очень трудоемко, использование методов маркер-опосредованного отбора в селекции имеет большие перспективы.

Выводы

Таким образом, в исследованной выборке (103 генотипа) присутствуют сорта, у которых выявлены диагностические фрагменты доминантных аллелей обоих генов устойчивости к ЗКН: *H1* и *Gro1-4*. При этом, частота встречаемости маркеров локуса *H1* среди нематодоустойчивых сортов значительно превышала таковую для гена *Gro1-4* (98% и 2%, соответственно).

Сорта, охарактеризованные по наличию маркеров генов устойчивости к *Globodera rostochiensis* (патотип Ro1), могут быть рекомендованы для использования в селекции – включены в скрещивания при получении новых сортов с комплексной устойчивостью к различным патогенам.

Благодарности. Статья подготовлена в рамках КНТП «Развитие селекции и семеноводства картофеля».

References/Литература

- Anisimov B. V., Elanskij S. N., Zejruk V. N., Kuznecova M. A., Simakov E. A., Skljajarova N. P., Filippov S. N., Jashina I. M. Potato cultivars cultivated in Russia. Moscow, 2013, 144 p. [in Russian] (Анисимов Б. В., Еланский С. Н., Зейрук В. Н., Кузнецова М. А., Симаков Е. А., Склярлова Н. П., Филиппов С. Н., Яшина И. М. Сорта картофеля, возделываемые в России. Москва. 2013. 144 с.).
- 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 bred in Russia and near-abroad countries based on polymorphism of SSR loci and markers associated with resistance (R-) genes // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding, 2016, vol. 20, no. 5, pp. 602–612 [in Russian] (Антонова О. Ю., Швачко Н. А., Новикова Л. Ю., Шувалов О. Ю., Костина Л. И., Клименко Н. С., Шувалова А. Р., Гавриленко Т. А. Генетическое разнообразие сортов картофеля российской селекции и стран ближнего зарубежья по данным полиморфизма SSR-локусов и маркеров R-генов устойчивости // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. № 5. С. 602–612).
- Asano K., Kobayashi A., Tsuda S., Nishinaka M., Tamiya S. DNA marker-assisted evaluation of potato genotypes for potential resistance to potato cyst nematode pathotypes not yet invading into Japan // Breed Sci, 2012, vol. 62, no. 2, pp. 142–150.
- Bakker E., Achenbach U., Bakker J., Vliet J., Peleman J., Segers B., Heijden S., Linde P., Graveland R., Hutten R., Eck H., Coppoolse E., Vossen E., Bakker J., Goverse A. A high-resolution map of the H1 locus harbouring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* // Theor Appl Genet., 2004, vol. 109, no. 1, pp. 146–152.
- Ballvora A., Ercolano M. R., Weiss J., Meksem K., Bormann C. A., Oberhagemann P., Salamini F., Gebhardt C. The R1 gene for potato resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) belongs to the leucine zipper/NBS/LRR class of plant resistance genes // Plant J. 2002, vol. 30, no. 3, pp. 361–371.

- Barone A., Ritter E., Schachtschabel 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, vol. 224, no. 3, pp. 177–182.
- Birjukova V. A., Zhuravlev A. A., Abrosimova S. B., Kostina L. I., Hromova L. M., Shmyglja I. V., Morozova N. N., Kirsanova S. N. Using of molecular markers of the *H1* and *Gro1* genes of *Globodera rostochiensis* resistance // Dokl. RASHN, 2008, vol. 6, pp. 3–6 [in Russian] (Бирюкова В. А., Журавлев А. А., Абросимова С. Б., Костина Л. И., Хромова Л. М., Шмыгля И. В., Морозова Н. Н., Кирсанова С. Н. Использование молекулярных маркеров генов *H1* и *Gro1* устойчивости *Globodera rostochiensis* // Докл. РАСХН. 2008. Т. 6. С. 3–6).
- Birjukova V. A., Zhuravlev A. A., Abrosimova S. B., Kostina L. I., Hromova L. M., Shmyglja I. V., Morozova N. N., Kirsanova S. N. Searching for sources of genes of resistance to pathogens among samples of selection-genetic collections ARRIPF using molecular markers // Zashchita kartofelja, 2015, no. 1, pp. 3–7 [in Russian] (Бирюкова В. А., Шмыгля И. В., Абросимова С. Б., Запекина Т. И., Мелешин А. А., Митюшкин А. В., Мананков В. В. Поиск источников генов устойчивости к патогенам среди образцов селекционно-генетических коллекций ВНИИКС с использованием молекулярных маркеров // Защита картофеля. 2015. № 1. С. 3–7).
- Ellenby C. Tuber-forming species and varieties of the genus *Solanum* tested for resistance to the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis* Wollenweber // Euphytica, 1954, vol. 3, pp. 195–202.
- FAO Statistical Pocketbook 2015 (<http://www.fao.org/3/a-i4691e.pdf>).
- Felcher K. J., Douches D. Marker-Assisted Selection for Resistance to Golden Nematode in Potato. Plant Breeding and Genomics, 2012 (<http://articles.extension.org/pages/32490/marker-assisted-selection-for-resistance-to-golden-nematode-in-potato>).
- Finkers-Tomczak A., Bakker E., de Boer J., van der Vossen E., Achenbach U., Golas T., Suryaningrat S., Smart G., Bakker J., Goverse 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, vol. 122, no. 3, pp. 595–608.
- Gavrilenko T., Antonova O., Shuvalova A., Krylova E., Alpatyeva N., Spooner D., Novikova L. Genetic diversity and origin of cultivated potatoes based on plastid microsatellite polymorphism // Genet Resour Crop Evol. 2013, vol. 60, pp. 1997–2015.
- Gavrilenko T. A., Klimenko N. S., Antonova O. Ju., Lebedeva V. A., Evdokimova Z. Z., Gadzhiev N. M., Apalikova O. V., Kostina L. I., Zoteeva N. M., Mamadbokirova F. T., Egorova K. V. Molecular screening of potato varieties and hybrids of the North-West Zone of the Russian Federation // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding, 2018, vol. 1, in press [in Russian] (Гавриленко Т. А., Клименко Н. С., Антонова О. Ю., Лебедева В. А., Евдокимова З. З., Гаджиев Н. М., Апаликова О. В., Костина Л. И., Зотеева Н. М., Мамадбокирова Ф. Т., Егорова К. В. Молекулярный скрининг сортов и гибридов картофеля Северо-Западной зоны Российской Федерации // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. № 1. В печати).
- 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, vol. 85, pp. 541–544.
- Gruzdeva L. I., Matveeva E. M. Extension of area of potato cyst-forming nematodes in the North-West of Russia // Trudy Centralnogo parazitologii, 2010, vol. XLVI, pp. 71–80 [in Russian] (Груздева Л. И., Матвеева Е. М. Расширение ареала картофельной цистообразующей нематоды на Северо-Западе России // Труды Центра паразитологии. 2010. Т. XLVI. С. 71–80). <http://www.fao.org> (сайт The Food and Agriculture Organization).
- <https://www.cabi.org> (Centre for Agriculture and Biosciences International).
- Khiutti A. V., Antonova O. Yu., Mironenko N. V., Gavrilenko T. A., Afanasenko O. S. Potato resistance to quarantine diseases // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding, 2017, vol. 21, no. 1, pp.

- 51–61 [in Russian] (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. Т. 21. № 1. С. 51–61).
- 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, vol. 23, pp. 333–339.
- 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, vol. 92, pp. 463–470.
- Kuz'minova O. A., Stashevski Z., Vologin S. G., Gimaeva E. A. Study of the selection potato material by molecular genetic analysis for the presence of genes of resistance to *Globodera rostochiensis*. *Sovremennye tehnologii vyrashhivaniya sel'skhozajstvennykh kul'tur: materialy Vseros. zaочноj nauch.-prakt. konf. molodyh uchenyh, posvjashh. pamjati R.G. Gareeva*. 2015, pp. 88–97 [in Russian] (Кузьминова О. А., Сташевски З., Вологин С. Г., Гимаева Е. А. Изучение селекционного материала картофеля при помощи молекулярно-генетического анализа на наличие генов устойчивости к *Globodera rostochiensis* // Современные технологии выращивания сельскохозяйственных культур: материалы Всерос. заочной науч.-практ. конф. молодых ученых, посвящ. памяти Р. Г. Гареева. 2015. С. 88–97).
- 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, vol. 133, no. 5, pp. 660–665.
- 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, vol. 18, no. 3, pp. 347–355.
- 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 Ro1 of the root cyst nematode *Globodera rostochiensis*, based on a candidate gene approach // *Plant J.*, 2004, vol. 38, no. 2, pp. 285–297.
- Potatoes. Selection potato varieties of Russia and CIS countries. Issue 829. Catalog of the world collection of VIR. SPb, 2016, 43 с. [in Russian] (Картофель. Селекционные сорта картофеля России и стран СНГ. Выпуск 829. Каталог мировой коллекции ВИР. СПб., 2016. 43 с.).
- Reference book on quarantine phytosanitary condition of the territories of the CIS member, 01.01.2017. Moscow, 2017, 106 p. [in Russian] (Справочник по карантинному фитосанитарному состоянию территорий государств – участников СНГ на 01.01.2017 г. Москва, 2017. 106 с.).
- Russian varieties of potatoes. Catalog. Cheboksary, 2011, 192 p. [in Russian] (Российские сорта картофеля. Каталог. Чебоксары. 2011. 192 с.).
- 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, vol. 131, no. 2, pp. 315–321.
- Shanina E. P., Kljukina E. M., Koksharov V. P., Shanin A. A. The creation of nematode-resistant varieties is a priority in the potato selection in the Middle Urals // *Agrarnyj vestnik Urala*, 2011, vol. 81, no. 2, pp. 59–61 [in Russian] (Шанина Е. П., Ключкина Е. М., Кокшаров В. П., Шанин А. А. Создание нематодоустойчивых сортов – приоритетное направление в селекции картофеля на Среднем Урале // Аграрный вестник Урала. 2011. Т. 81. № 2. С. 59–61).
- Simakov E. A., Anisimov B. V., Skljárova N. P., Jashina I. M., Elanskij S. N. Potato cultivars cultivated in Russia. Moscow, 2009a, 92 p. [in Russian] (Симаков Е. А., Анисимов Б. В., Склjarова Н. П., Яшина И. М., Еланский С. Н. Сорта картофеля, возделываемые в России. Москва. 2009а. 92 с.).
- Simakov E. A., Anisimov B. V., Elanskij S. N., Zejruk V. N., Kuznecova M. A., Mal'cev S. V., Pshechenkov K. A., Skljárova N. P., Spiglazova S. Ju., Jashina I. M. Potato cultivars cultivated in Russia. Moscow, 2010, 128 p. [in Russian] (Симаков Е. А., Анисимов Б. В., Еланский С. Н.,

- Зейрук В. Н., Кузнецова М. А., Мальцев С. В., Пшеченков К. А., Склярова Н. П., Стиглазова С. Ю., Яшина И. М. Сорта картофеля, возделываемые в России. Москва. 2010. 128 с.).
- Simakov E. A., Jakovleva B. A., Abrosimova S. B., D'jachenko A. A., Birjukova V. A. How to assess potato resistance to *Globodera rostochiensis*? It is time for the Russian scale to be aligned with the European // *Zashhita rastenij*, 2009b, vol. 1, pp. 28–29 [in Russian] (Симаков Е. А., Яковлева В. А., Абросимова С. Б., Дьяченко А. А., Бирюкова В. А. Как оценивать устойчивость картофеля к *Globodera rostochiensis*? Российскую шкалу пора привести в соответствие с европейской // *Защита растений*. 2009b. Т. 1. С. 28–29).
- State register of breeding achievements allowed for using = Gosreestr selekcionnyh dostizhenij, dopushhennyh k ispol'zovaniju, 2006–2017, <http://reestr.gossort.com/> [in Russian] (*Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию*. 2006–2017. <http://reestr.gossort.com/>).