

Научная статья

УДК 633.491:631.527.51:577.21

DOI: 10.30901/2658-6266-2022-1-01



Маркеры генов устойчивости к фитофторозу, Y вирусу картофеля и золотистой картофельной нематоде у перспективных клонов межвидовых гибридов картофеля

Н. М. Зотеева, О. Ю. Антонова, Н. С. Клименко, Т. А. Гавриленко

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Надежда Мубаровна Зотеева, zoteyeva@rambler.ru

Актуальность. Вредные организмы, поражающие растения картофеля, наносят большой экономический ущерб во всех зонах, где выращивают эту культуру. Одним из наиболее экономически значимых патогенов является возбудитель фитофтороза картофеля (*Phytophthora infestans* Mont. (de Bary)). Также существенные потери урожая вызывают Y вирус картофеля (PVY) и золотистая картофельная нематода (ЗКН) единственного распространенного в РФ патогена Ro1. **Материалы и методы.** В фитопатологических опытах и молекулярно-генетических исследованиях изучали клоны оригинальных межвидовых гибридов, полученных в 11-ти комбинациях скрещиваний, 7 из которых изучены впервые. Гибриды получены с участием образцов диких мексиканских и южноамериканских видов – источников устойчивости к фитофторозу и PVY. Оценка полевой устойчивости к фитофторозу проводили в условиях повышенного инфекционного фона в течение трех лет, часть материала проходила оценку в лабораторных опытах. В ПЦР тестах использовали 9 ДНК-маркеров генов устойчивости к *Ph. infestans*, PVY и ЗКН (патотип Ro1), которые применяли в наших предыдущих исследованиях. **Результаты.** В полевом изучении гибридные клоны в большинстве проявляли высокую, часть из них – умеренную устойчивость к фитофторозу. У большинства клонов из комбинаций скрещиваний, изученных впервые, выявлено не менее двух, у части из них до четырех маркеров генов устойчивости к *Ph. infestans*. У ряда гибридных генотипов также выявлены маркеры генов устойчивости к PVY и ЗКН. Отобраны клоны с маркерами нескольких генов устойчивости к PVY. **Заключение.** В небольшой, но разнообразной по происхождению выборке межвидовых гибридов детектированы маркеры генов устойчивости ко всем трем вредным организмам. У части клонов, полученных с участием выделенных нами источников устойчивости к *Ph. infestans* и PVY, идентифицированы маркеры двух и более генов устойчивости к этим патогенам. Оригинальные межвидовые гибриды с определенными в данном изучении уровнями устойчивости к фитофторозу, типом цитоплазмы и маркерами генов устойчивости могут быть использованы в дальнейших возвратных скрещиваниях с сортами картофеля.

Ключевые слова: картофель, межвидовые гибриды, ДНК-маркеры, устойчивость, фитофтороз, Y вирус картофеля, золотистая картофельная нематода

Благодарности: Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 16-16-04125 и государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0481-2022-0004 «Совершенствование подходов и методов *ex situ* сохранения идентифицированного генофонда вегетативно размножаемых культур и их диких родичей, разработка технологий их эффективного использования в селекции» (номер государственной регистрации ЕГИСУ НИОКР АААА–А16–116040710361–8). Авторы выражают благодарность в/с «Лаборатории устойчивости растений к болезням» А.В. Хютти (ВИЗР) за предоставление культуры *Ph. infestans*.

Для цитирования: Зотеева Н.М., Антонова О.Ю., Клименко Н.С., Гавриленко Т.А. Маркеры генов устойчивости к фитофторозу, Y вирусу картофеля и золотистой картофельной нематоде у перспективных клонов межвидовых гибридов картофеля. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(1):5-16. DOI: 10.30901/2658-6266-2022-1-01

Прозрачность финансовой деятельности. Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

© Зотеева Н.М., Антонова О.Ю., Клименко Н.С., Гавриленко Т.А., 2022

Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2022-1-01

Markers of genes for resistance to late blight, potato virus Y and potato cyst nematode identified in advanced interspecific potato hybrids

Nadezhda M. Zoteyeva, Olga Yu. Antonova, Natalja. S. Klimenko, Tatjana A. Gavrilenko

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Nadezhda Mubarovna Zoteyeva, zoteyeva@rambler.ru

Background. The harmful organisms affecting potato cause great economic damage in all areas where the crop is grown. One of the most economically important pathogens is the potato late blight (agent *Phytophthora infestans* Mont. (de Bary)). Also, *Potato Virus Y* (PVY) and potato cyst nematode (PCN) of the Ro1 pathotype, the only one that occurs in the Russian Federation, cause significant yield loss. **Materials and methods.** Phytopathological and molecular screening was carried out on original interspecific potato hybrids obtained in 11 crossing combinations, seven of which were studied for the first time. Hybrids were the result of crosses that involved Mexican and South American potato species as sources of late blight and PVY resistance. Field observations of late blight resistance were conducted during three seasons under conditions of increased infectious background. A part of plant material was screened in laboratory tests. PCR tests employed 9 DNA markers of genes associated with resistance to *Ph. infestans*, PVY and PCN of Ro1 pathotype used in our previous study. **Results.** In field evaluation, hybrid clones mostly expressed high, and part of them moderate late blight resistance. Of the 6 markers of the used *Rpi* genes, at least two were detected in most clones, while some had 3 or 4 markers. Some clones were found to have markers of PCN resistance genes and of several genes for resistance to PVY. The cytoplasm type was determined for all plant material. **Conclusions.** Within a small but pedigree-diverse set of interspecific hybrids, the markers of resistance genes to all three pests were found. A part of clones obtained by using the sources of PVY and late blight resistance which we had identified, were found to contain two or more resistance genes to these pathogens. According to the results of molecular tests, the clones were found to carry several markers of late blight and PVY resistance genes. Original interspecific potato hybrids with determined late blight resistance levels, cytoplasm type and availability of markers of genes for resistance to three pests can be used in further hybridization.

Keywords: Potato, interspecific hybrids, DNA markers, resistance, late blight, *Potato Virus Y*, potato cyst nematode

Acknowledgments: The research was supported by the Russian Science Foundation (RSF) and was performed within the frames of the VIR State Assignment in accordance with the R&D Thematic Plan, Topic No. 0481-2019-0002 “Improvement of approaches and *ex situ* methods for conservation of identified gene pool of vegetatively propagated crops and their wild relatives, development of technologies for their effective use in breeding”.

For citation: Zoteyeva N.M., Antonova O.Yu., Klimenko N.S., Gavrilenko T.A. Markers of genes for resistance to late blight, potato virus Y and potato cyst nematode identified in advanced interspecific potato hybrids. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(1):5-16. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2022-1-01

Financial transparency. The authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal’s opinion is neutral to the presented materials, the author, and his or her employer.

© Zoteyeva N.M., Antonova O.Yu., Klimenko N.S., Gavrilenko T.A., 2022

Введение

Картофель является одной из самых важных продовольственных культур во многих странах мира. Как и другие сельскохозяйственные культуры, он поражается грибными, вирусными, бактериальными болезнями и вредителями. Устойчивость к фитофторозу, вызываемому оомицетом *Phytophthora infestans* Mont. (de Bary), является важнейшим фактором в программах по селекции картофеля на устойчивость к болезням (Brown, Corsini, 2001). Особенно важное значение устойчивость растений к этому патогену имеет в Северо-Западном регионе РФ с его влажным и прохладным климатом, крайне благоприятным для распространения фитофтороза. Во многих других географических зонах фитофтороз также ежегодно приводит к большим потерям урожая (Fry, 2008; Rakotonindraina et al., 2012). Наиболее экономически выгодным и экологически безопасным способом контроля болезни является интрогрессия в сорта генов устойчивости от диких и культурных видов рода *Solanum* L. секции *Petota* Dumort., представленных широким разнообразием коллекционных образцов. Исходный материал для этого направления селекции может быть создан при вовлечении в гибридизацию эффективных источников устойчивости и дальнейшем отборе по этому признаку в расщепляющихся гибридных популяциях устойчивых генотипов (Jansky, Rouse, 2003). При выведении клонов картофеля, устойчивых к широкому спектру рас, предпочтительно проводить интрогрессию нескольких генов устойчивости к *Ph. infestans* (*Rpi*), так как присутствие только одного гена часто бывает не результативным (Brown-Donovan, 2020). Ожидается, что создание пирамид генов *Rpi* приведет к более эффективной защите растений от большего числа рас патогена (Jo et al., 2016).

Исходный материал для селекции также должен обладать генами, контролирующими распространение вирусных инфекций, из которых наиболее вредоносным является вирус картофеля *Y*, (Adams et al., 2004). Гены устойчивости к PVY (*Potato Virus Y*) были интрогрессированы в *Solanum tuberosum* L. от вирусоустойчивых образцов культурного вида *S. tuberosum* ssp. *andigenum* Juz. et Buk. и ряда диких видов, в том числе из устойчивых образцов мексиканского вида *S. neoantipoviczii* Buk. (= *S. stoloniferum* Schlecht.) ($2n=2x=48$) (наиболее часто использованного в качестве материнских растений), несущих ген *Rysto* (Song, Schwarzfischer, 2008). Для отбора генотипов с генами устойчивости к PVY были разработаны ДНК-маркеры ряда генов, в том числе *Ryadg* (Kasai et al., 2000); *Rysto* и *Ry-fsto* (Song, Schwarzfischer, 2008; Flis et al., 2005). Эти маркеры были выбраны нами для проведения предыдущего этапа исследования комбинаций скрещиваний с *S. neoantipoviczii* Buk. Большой ущерб урожаю картофеля также наносит и золотистая цистообразующая картофельная нематода (ЗКН). Потери от нематод в мировом производстве картофеля ежегодно оцениваются в 78 млрд долларов (Lima et al.,

2018). На территории РФ распространен только один вид – *Globodera rostohiensis* Wollenweber) Behrens и один его патотип – Ro1. В Европейских странах, где также широко распространен патотип Ro1 (Holgado, Magnusson, 2010), сорта картофеля чаще защищены геном *H1* (Shultz et al., 2012). Установлено, что 98% российских сортов защищены геном *H1* (Klimenko et al., 2017).

Применение MAS (Marker Assisted Selection) для детектирования генов устойчивости с использованием ДНК-маркеров, облегчает селекцию сортов с комплексной устойчивостью к болезням и вредителям (Goverse, Struik, 2009). Этот метод активно используется для ускорения отбора устойчивых селекционных клонов с хорошими агрономическими характеристиками (Gebhardt, 2005; Valkonen et al., 2008; Ramakrishnan et al., 2015; Chen et al., 2017; Voronkova et al., 2019; Gadjiyev et al., 2020).

Тип цитоплазмы играет важную роль в процессе межвидовой гибридизации, так как использование родительской формы со стерильным типом цитоплазмы в качестве опылителя приводит к нерезультативным скрещиваниям. Показано (Sanetomo, Gebhardt, 2012), что большинство зарубежных сортов картофеля с генами, интрогрессированными от диких мексиканских видов, имеют стерильный тип цитоплазм W/g и D-типа. Доля таких сортов в отечественном генофонде составляет 9% и 50%, соответственно (Gavrilenko et al., 2019). Часть сортов с цитоплазмой D-типа обладают мужской фертильностью, тогда как сорта с W/g типом цитоплазмы характеризуются мужской стерильностью (Gavrilenko et al., 2019). Такие сорта не могут участвовать в реципрокных скрещиваниях и используются только в качестве материнских форм (Janssen et al., 1997).

Оригинальные гибриды, полученные с участием мексиканского дикого вида *S. stoloniferum* с высокой устойчивостью к фитофторозу и трем штаммам *Y* вируса картофеля, включая наиболее вредоносный некротический штамм (PVY^{NTN}) (Zoteyeva et al., 2012), имели тип цитоплазмы W/a и фертильную пыльцу; гибриды с W/g типом цитоплазмы были стерильны (Zoteyeva et al., 2017).

Настоящая работа является продолжением исследований оригинальных межвидовых гибридов (Zoteyeva et al., 2017; Zoteyeva et al., 2019; Zoteyeva et al., 2020), в популяциях которых был проведен отбор перспективных генотипов, устойчивых к фитофторозу, *Y* вирусу картофеля и золотистой картофельной нематоде патотипа Ro1.

В статье представлены результаты оценки устойчивости к фитофторозу на естественном инфекционном фоне, полученные в период с 2017 по 2019 год. Параллельно с фитопатологической оценкой проводили молекулярный скрининг еще не изученных гибридных клонов от комбинаций скрещиваний, исследованных в работе Zoteyevoy с соавторами (Zoteyeva et al., 2017), а также клонов, полученных в результате новых комбинаций скрещиваний. В данной работе использовали те же ДНК-маркеры, что предоставило возможность объединения и сопоставления данных, полученных в обоих исследованиях.

Цель настоящей работы – исследовать на естественном инфекционном фоне оригинальные межвидовые гибриды картофеля в отношении устойчивости к фитофторозу, охарактеризовать различные межвидовые комбинации скрещиваний с помощью методов ДНК-маркирования и выявить генотипы с комплексом маркеров генов устойчивости к фитофторозу, PVY и ЗКН.

Материал и методы

Материал и место проведения опытов. Исследования проводили в отделе генетики и в отделе биотехнологии Федерального исследовательского центра «Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова» (ВИР). Полевую оценку устойчивости к фитофторозу осуществляли в период с 2017 по 2019 год на экспериментальном поле «Пушкинских и Павловских лабораторий ВИР» (Санкт Петербург – Пушкин). Местная популяция *Ph. infestans* ежегодно вызывает сильное поражение большинства сортов картофеля из коллекции ВИР. По нашим наблюдениям, эпифитотии *Ph. infestans* здесь случаются приблизительно каждые три года.

Оригинальные межвидовые гибриды, полученные в простых и многоступенчатых скрещиваниях с дикими и культурными видами картофеля, оценены нами по устойчивости к фитофторозу и PVY. Высокая устойчивость к фитофторозу была найдена у образцов мексиканских видов *Solanum guerreroense* Corr. ($2n=6x=72$) (gr) и *S. neoantipoviczii* (nan) (Zoteyeva et al., 2012). Помимо мексиканских видов, в скрещиваниях были использованы образцы ряда видов южноамериканских: *S. bertaultii* Hawk., *S. microdontum* Bitt., *S. ruiz-ceballosii* Card., *S. tarijense* Hawk., также охарактеризованные по устойчивости к фитофторозу (Zoteyeva et al., 2012). В скрещиваниях участвовали образцы культурных видов *S. tuberosum* ssp. *andigenum* Juz. et Buk., *S. phureja* Juz. et Buk., селекционные клоны культурного типа *S. tuberosum* из коллекции Шведского Университета Агрономических Исследований (SLU) SW93-1015, SW-0909005, SW-0906512, отечественный сорт ‘Аврора’ и зарубежные сорта ‘Superb’ и ‘Sarpö Mira’. Один из селекционных клонов – SW93-1015 – характеризуется высокой устойчивостью к фитофторозу конституционального типа (механизм защиты активен у интактных растений) (Ali et al., 2012). У него идентифицирован ген устойчивости к фитофторозу *R2-like* (Lenman et al., 2016).

Нами проведена оценка 17 гибридных клонов, полученных в 11-ти комбинациях скрещиваний. Начало изучению четырех из 11 комбинаций было положено ранее (Zoteyeva et al., 2017). В данную работу были включены еще не изученные гибридные генотипы, полученные в результате тех же четырех комбинаций скрещиваний. Семь комбинаций скрещиваний изучены впервые. Все гибриды

были распределены между пятью группами (I – V) в соответствии с материнскими родительскими формами.

Оценка устойчивости к фитофторозу. Фитофтороустойчивость клонов оценивали в трехлетнем полевом изучении; сеянцы из популяций родительского образца *S. guerreroense* (ВИР к-18407) и гибрида между *S. neoantipoviczii* ВИРк-8505 и *S. phureja* phuRlt-5 – при искусственном заражении отделенных листьев (Приложение 1 / Supplement 1¹).

Полевую оценку устойчивости к фитофторозу на естественном инфекционном фоне в период с 2017 по 2019 год осуществляли каждые 5 дней с начала появления инфекции *Ph. infestans* на неустойчивых сортах ‘Desirée’ и ‘Dorisa’ (положительный контроль) по методике, описанной в Широком унифицированном классификаторе СЭВ (Bukasov et al., 1977). Использовали шкалу оценки от 9 (отсутствие симптомов болезни) до 1 (целиком пораженное растение).

Устойчивость к фитофторозу при искусственном заражении оценивали в двух независимых опытах при инокулировании трех отделенных долей листьев каждого растения в двух повторностях (Brylińska, Śliwka, 2017). Для заражения использовали агрессивный изолят *Ph. infestans* VZR18 с 8-ю генами вирулентности – 1.2.3.4.6.7.10.11. Вирулентность изолята определяли с использованием растений-дифференциаторов (Black et al., 1953). Использовали инокулюм с концентрацией 50 тыс. зооспор/мл. Листья инокулировали в условиях повышенной влажности при температуре 17°C. На 7-е сутки после заражения оценивали симптомы болезни, используя шкалу 1-9 баллов, где 9 – устойчивость. При оценке устойчивости растений к фитофторозу в поле и в лабораторных опытах в качестве отрицательного и положительного контролей использовали сорт ‘Aluette’, характеризующийся высоким уровнем устойчивости ботвы к фитофторозу, и чувствительные сорта ‘Desirée’ и ‘Dorisa’, соответственно. **Молекулярный скрининг** проведен с использованием маркеров генов устойчивости к *Ph. infestans* – *R1*, *R2-like*, *R3a*, *Rpi-blb1*, PVY - *Rysto*, *Ry-fsto*, *Ryadg* и золотистой картофельной нематоды патотипа Ro1 – *H1* (табл. 1), которые были выявлены у ряда родительских форм в наших предыдущих исследованиях (Zoteyeva et al., 2017, Zoteyeva et al., 2020). В данной работе генотипировали гибридные клоны из 11-ти комбинаций скрещиваний, результаты представлены в таблице 2. ДНК выделяли из листьев полевых растений с использованием модифицированного нами СТАВ-метода (Gavrilenko et al., 2013). Праймеры для выявления маркеров генов устойчивости к PVY, фитофторозу и золотистой картофельной нематоды были отобраны по литературным источникам (см. табл. 1).

Тип цитоплазмы у гибридов определяли с использованием набора маркеров (Hosaka, Sanetomo, 2012), специфичных к различным участкам пластидной и митохон-

¹ Приложение доступно в онлайн версии статьи / Supplement is available in the online version of the paper at: <https://doi.org/10.30901/2658-6266-2022-1-01>

дриальной ДНК.

ПЦР проводили в 20 мкл реакционной смеси, содержащей 10 нг геномной ДНК, 1× реакционный буфер («Диалат Лтд», Россия), 2,5 мМ MgCl₂, 0,4 мМ каждого из dNTPs, по 0,2 мкМ прямого и обратного праймеров и 1 ед. Taq ДНК-полимеразы («Диалат Лтд», Россия). В случае праймеров ALM4/ALM5 концентрацию dNTPs увеличивали до 0,6 мМ. Реакцию осуществляли в амплификаторе Mastercycler® Nexus Gradient («Eppendorf», Германия) при температурах отжига, соответствующих указанным в литературе. Для всех маркеров, кроме CAPS,

ПЦР повторяли не менее трех раз, для праймеров ALM4/ALM5 — не менее 5 раз.

Рестриктию проводили в 30 мкл реакционной смеси согласно протоколам фирмы-производителя (НПО «СибЭнзим», Россия; <http://russia.sibenzyme.com>). Электрофоретическое разделение осуществляли в буфере TBE в 2 % агарозном геле с последующей окраской бромистым этидием и визуализацией в УФ-свете. Стандартом служил маркер молекулярной массы 100 bp + 1500 bp + 3000 bp (НПО «СибЭнзим», Россия).

Таблица 1. ДНК-маркеры, ассоциированные с R генами устойчивости к патогенам, использованные в молекулярном скрининге

Table 1. DNA markers associated with R genes for resistance to pathogens and used in molecular screening

Ген/ Gene	Хромосома/ Chromosome	Маркер/ Marker	Ссылка/ Reference
Маркеры генов устойчивости к фитофторозу			
<i>R 1</i>	V	R1 -1250	Sokolova et al., 2011
<i>R2-like</i>	IV	R2area ½	Lenman et al., 2016
<i>R3a</i>	XI	RT-R3a	Huang et al., 2005
<i>Rpi-blb1</i>	VIII	BLB1F/R -	Wang et al., 2008
<i>Rpi-sto1</i>	VIII	Rpi-sto1	Zhu et al., 2012
Маркеры генов устойчивости к Y вирусу картофеля			
<i>Ry-fsto</i>	XII	GP122-406/EcoRV	Flis et al., 2005
<i>Rysto</i>		YES3-3A	Song, Schwarzfischer, 2008
<i>Ryadg</i>	XI	RYSC3	Kasai et al., 2000
Маркер гена устойчивости к нематоду (патотип Ro1)			
<i>H1</i>	V	57 R	Schultz et al., 2012

Результаты и обсуждение

Оценка устойчивости к фитофторозу в фитопатологических опытах.

Результаты оценки устойчивости к фитофторозу представлены в таблице 2 и в Приложении 1 / Supplement 1¹. Растения восприимчивых к *Ph. infestans* контрольных сортов ‘Desirée’ и ‘Dorisa’ сильно поражались в конце июля 2017 года и в первых декадах августа сезонов 2018 и 2019 годов, которые характеризовались повышенным инфекционным фоном. В эти же годы на растениях устойчивого сорта ‘Aluette’ симптомов болезни не было отмечено до конца периода вегетации. Ежегодно первые симптомы *Ph. infestans* появлялись на растениях гибрида ‘Аврора’ × *phi* спустя две-три недели после возникновения очагов болезни на ботве неустойчивого контрольного сорта ‘Dorisa’. До конца периодов вегетации в 2017-2019 годах высокую устойчивость сохраняли оба клона гибрида (*grt* × ‘Superb’) × ‘Sargo Mira’, которую оценивали сред-

ними за три года баллами 7,0 и 7,7 (табл. 2). Такой же уровень устойчивости в течение долгого периода полевых наблюдений, включая период с 2017 по 2019 год, был отмечен и у клонов гибрида SW93-1015 × *adg* под номерами 8-1 – 8-3 в группе IV (см. табл.2) и у клона [nz2010-10nb × (*grt* × ‘Superb’)] × SW-0909005 (группа III, № 6, см. табл.2).

Близким уровнем устойчивости характеризовался гибрид {[(*grt* × ‘Superb’) × nz2010-10nb]} × [nan × (*mcd* × *tar*)] × (*grt* × *adg*)] × SW-0906512 (группа II, № 3) со средним баллом устойчивости 6,9.

Несколько уступал им по устойчивости клон гибрида [nan × (*mcd* × *tar*)] × (*grt* × *adg*)-4 (группа I, № 2) и клоны из его потомства, полученного от скрещиваний с SW93-1015 × *adg* (группа IV, № № 9-1 и 9-2) и с сортом ‘Sargo Mira’ (группа I, № № 1-1 и 1-2). Сравнение устойчивости клонов из разных гибридных комбинаций с участием сорта ‘Sargo Mira’ показало, что такие гибриды из комбинаций скрещиваний с участием *S. guerreroense* значительно превосходили по устойчивости гибриды, по-

лученные в комбинациях с *S. neoantipoviczii* (см. табл. 2). Клон гибрида SW93-1015 × ber (группа IV, № 7) проявлял умеренную устойчивость (средний балл 6,0) и продолжительный период до появления симптомов *Ph. infestans*. Такой же уровень устойчивости отмечен у клона гибрида nz2010-10nb × (grr × 'Superb')-2 (группа III, № 5) со средним баллом устойчивости 5,9. Наиболее слабая устойчивость отмечена у растений гибрида, полученного от скрещивания сорта 'Аврора' с *S. phureja*, которые поражались фитофторозом раньше других опытных клонов. Это может быть обусловлено ранними сроками его созревания, что часто сопровождается чувствительностью ботвы к фитофторозу (Visker, 2005). Клоны из расщепляющейся популяции гибрида 'Аврора' с боливийским устойчивым образцом *S. ruiz-ceballosii* (группа V, № 11-1 и 11-2) проявляли умеренную полевую устойчивость к фитофторозу и характеризовались длительным периодом инкубации *Ph. infestans*, несмотря на то, что родительский клон образца к-7370 *S. ruiz-ceballosii* характеризовался высокой

устойчивостью к *Ph. infestans* (Zoteyeva et al., 2012).

В лабораторных опытах высокая устойчивость к фитофторозу выявлена у всех семянцев из популяции гибрида *S. neoantipoviczii* × *S. phureja* (nan × phu) и из популяции родительского образца *S. guerreroense* (см. Приложение 1/ Supplement 1¹). Растения образца к-18407 *S. guerreroense* обладают исключительно высокой устойчивостью к *Ph. infestans*. Этот образец часто используется нами в лабораторных опытах в качестве устойчивого контроля (рисунок). Реакция стандартных сортов была соответствующей степени их устойчивости к *Ph. infestans*. Так, листья неустойчивого контрольного сорта 'Dorisa' полностью поражались на 5-е сутки после инокуляции, в то время как на листьях устойчивого сорта 'Aluette' симптомы болезни отсутствовали (см. Приложение 1/ Supplement 1¹). В лабораторных опытах высокая устойчивость к фитофторозу выявлена также у 11-ти семянцев гибрида *S. neoantipoviczii* × *S. phureja* (nan × phu) (см. Приложение 1/ Supplement 1¹).

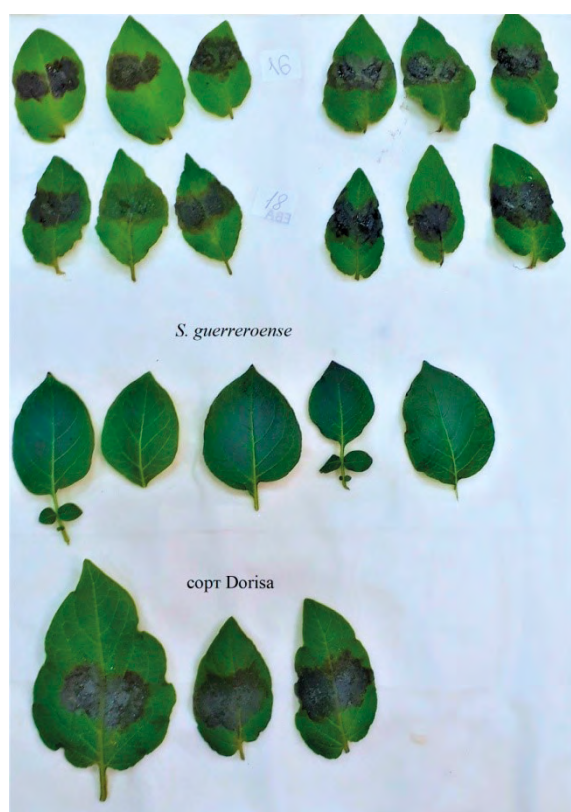


Рисунок. Оценка устойчивости к фитофторозу методом инокулирования *Ph. infestans* отделенных долей листьев образцов картофеля

1 и 2 ряд – опытный образец, 3 ряд – образец к-18407 *S. guerreroense* – отрицательный (устойчивый) контроль, 4 ряд - сорт 'Dorisa' – положительный (чувствительный) контроль.

Figure. Assessment of resistance to late blight using the method of detached leaflet assay

Rows 1 and 2 – tested accession, row 3 – accession k-18407 of *S. guerreroense* – negative (resistant) control, row 4 – variety 'Dorisa' – positive (susceptible) control.

Образец к-8505 *S. neoantipoviczii*, идентифицирован тип цитоплазмы W/a, ассоциированный с фертильностью пыльцы у его гибридных потомств. У гибридов с *S. neoantipoviczii* из группы I выявлено по несколько маркеров генов *Rpi*, использованных в данной работе (см. табл. 2). У двух отобранных клонов из первые изученной комбинации скрещивания $\{[\text{nan} \times (\text{mcd} \times \text{tar})] \times (\text{grt} \times \text{adg})\}$ с сортом 'Sarp Mira' (№ № 1-1, 1-2, см. табл. 2) отсутствовал маркер гена *R2-like*, часто встречаемый у гибридов с *S. neoantipoviczii*, у обоих выявлен маркер гена *R3a*. У обоих клонов присутствуют маркеры гена *Rysto* устойчивости к PVY, специфичного для *S. neoantipoviczii*. Наличие маркеров генов *R2-like* и *Rpi-blb1* устойчивости к фитофторозу выявлено у впервые изученного клона под № 2 из группы I – $\{[\text{nan} \times (\text{mcd} \times \text{tar})] \times (\text{grt} \times \text{adg})\}$ -4. У этого клона, полученного в скрещивании с участием *S. tuberosum* ssp. *andigenum*, детектирован редко встречаемый в целой выборке гибридов маркер гена *Ryadg* устойчивости к PVY.

Гибриды с *S. guerreroense* (группа II, см. табл. 2). В данном исследовании в популяции семян образца *S. guerreroense* к-18407 были определены два типа цитоплазмы - W/a и W/g (см. Приложение 1 / Supplement 1). В результате межвидовой гибридизации с этим образцом, использованным в качестве материнской формы, были получены оригинальные фертильные гибриды с сортом 'Superb' и образцом *S. tuberosum* ssp. *andigenum* к-8077, которые были затем включены в дальнейшую гибридизацию. У устойчивого к фитофторозу образца *S. guerreroense* предполагалось наличие генов *R1* и *R3a* от *S. demissum* Lindl. в связи с родством этих видов. Однако результаты молекулярного скрининга показали отсутствие маркера гена *R1* у всех растений из популяции этого образца и очень редкую встречаемость (у 1 из 20-ти изученных семян) маркера гена *R3a* (Zoteyeva et al., 2014). В настоящей работе выявлено наличие маркера гена *R2-like* и отсутствие маркера гена *Rpi-blb1* у всех 10-ти устойчивых семян этого образца, не проявлявших симптомов болезни при искусственном заражении *Ph. infestans* с применением высокой инфекционной нагрузки. Можно полагать, что устойчивость к фитофторозу образца *S. guerreroense* к-18407 не связана с функциональным аллелем гена *Rpi-blb1*.

В изучение были включены 5 клонов из разных гибридных комбинаций, полученных в скрещиваниях с образцом *S. guerreroense*. У многовидовых гибридов, имевших в своем составе *S. guerreroense*, был выявлен маркер гена *Rpi-blb1*. Поскольку такие гибриды помимо генетического материала *S. guerreroense* включали клон nz2010-10nb, а также сорт 'Superb', в составе которых ожидаем ген *Rpi-blb*, можно полагать, что гибридам группы II маркер данного гена был передан от одной из этих форм. У гибридных клонов, полученных с участием устойчивого образца *S. guerreroense*, детектированы маркеры 4-х генов устойчивости к фитофторозу

(*R2 – like*, *R3a*, *Rpi –stol* и *Rpi-blb1*) и трех – к PVY (*Rysto*, *Ry-f_{sto}* и *Ryadg*). Наиболее высокую устойчивость проявлял клон с одновременным присутствием маркеров генов *R2-like* и *R3a*. В настоящей работе у гибрида $\{[(\text{grt} \times \text{'Superb'} \times \text{nz2010-10nb})] \times [\text{nan} \times (\text{mcd} \times \text{tar})] \times (\text{grt} \times \text{adg})\}$ × SW-0906512 (группа II, клон № 3) детектированы маркеры генов устойчивости к фитофторозу *R3a*, *Rpi-blb1*, *Rpi –stol*, но не обнаружены маркеры генов устойчивости к PVY, в то время как у ранее оцененных клонов выявлены все использованные маркеры этих генов – *Rysto*, *Ry-f_{sto}* и *Ryadg*.

Недавно, на обширном материале (188 образцов картофеля), впервые было доказано присутствие последовательностей генов-ортологов *RB/Rpi-blb1 = Rpi-stol-like* у сортов и селекционных клонов, происходящих от *S. stoloniferum* (Gavrilenko et al., 2018; Antonova et al., 2018). Встречаемость этих маркеров также отмечена у гибридных клонов, полученных с участием nz2010-10nb и клона SW93-1015 (см. табл. 2).

Гибриды, полученные на основе клона nz2010-10nb (группа III, см. табл. 2). Оба исследованных гибрида этой группы обладают типом цитоплазмы W/g. Они различаются по составу маркеров генов устойчивости. У гибридного клона nz2010-10nb × (grt × 'Superb')-2 (№ 5) выявлены маркеры генов устойчивости к фитофторозу – *Rpi-blb1* и *Rpi-stol*, а также к PVY – *Rysto* и *Ry-f_{sto}*. У более устойчивого к фитофторозу гибридного клона [nz2010-10nb × (grt × 'Superb')] × SW-0909005 (№ 6) выявлены маркеры генов *R2-like*, *R3a* и *Rpi-blb1* устойчивости к фитофторозу, а также маркер 57R гена *H1* устойчивости к ЗКН.

Гибриды, полученные с участием клона SW93-1015 (группа IV, см. табл. 2). В предыдущих исследованиях было показано, что гибриды, полученные от скрещивания клона SW93-1015, использованного в качестве материнского растения (♀), обладают типом цитоплазмы W/g и стерильной пылью тетрадного типа (Zoteyeva et al., 2017).

У всех гибридных клонов, полученных с участием SW93-1015, использованного в качестве материнской формы, также идентифицирован тип цитоплазмы W/g (см. табл. 2).

У клонов простых гибридов SW93-1015 с *S. tuberosum* ssp. *andigenum* и *S. bertaultii* (группа IV, см. табл. 2) детектирован маркер гена *R3a*. Расщепление по наличию этого маркера наблюдали у сложного гибрида (SW93-1015 × adg) × {nan × (mcd × tar)} × (grt × adg). Маркер гена *R2-like* выявлен в двух комбинациях скрещиваний с SW93-1015 (группа IV, клоны № № 8-1 и 9-1). Среди клонов из этой группы маркер гена *Rpi-blb1* найден только у наиболее устойчивого гибридного клона из комбинации скрещиваний SW93-1015 с образцом *S. tuberosum* ssp. *andigenum* – SW93-1015 × adg-27 (№ 8-3), у которого, помимо него, выявлены маркеры генов *Rpi-R3a* и *Rpi-*

stol, а также генов устойчивости к PVY (*Rysto* и *Ry-f_{sto}*). Маркер 57R гена *Hl* устойчивости к ЗКН, найденный ранее у родительского клона SW93-1015 (Zoteyeva et al., 2017), у данного гибрида отсутствовал, в то время как у двух других клонов (№ № 8-1 и 8-2) такой комбинации он выявлен.

У гибридного клона SW 93-1015 × *S. berthaultii* (SW 93-1015 × ber) с умеренной полевой устойчивостью к *Ph. infestans* маркеры гена *R2-like* и генов устойчивости к PVY и к ЗКН выявлены не были; у него обнаружен только маркер гена *R3a* устойчивости к фитофторозу (см. табл. 2).

Умеренно устойчивые к фитофторозу, ранее не исследованные клоны, отобранные из расщепляющейся популяции гибрида [(SW93-1015 × adg)] × {[nan × (mcd × tar)] × (grt × adg)}, различались по составу маркеров генов устойчивости. У них детектировано только по одному из пяти использованных маркеров генов устойчивости к фитофторозу – *R2-like* у клона № 9-1 и *R3a* у клона № 9-2. Только у одного из них (№ 9-2) обнаружены маркеры генов *Rysto* и *Ry-f_{sto}* устойчивости к PVY.

Гибриды из группы V, полученные с участием образцов южноамериканских видов картофеля и сорта ‘Аврора’. Гибриды этой группы имеют тип цитоплазмыТ/β, ранее определенный у сорта ‘Аврора’ (Gavrilenko et al., 2019).

В сравнении с гибридами, полученными в скрещиваниях с образцами мексиканских видов и их производных (группы I – IV), гибриды из группы V, полученные с участием южноамериканских видов, характеризовались более слабой устойчивостью к фитофторозу. В этой группе у гибрида ‘Аврора’ × *S. phureja* выявлено наличие маркера гена *R2-like*.

Устойчивость этого раннеспелого гибрида не была высокой и варьировала в зависимости от условий полевого сезона. У него детектированы редко встречающиеся в совокупной выборке гибридов маркеры генов *Ryadg* устойчивости к PVY и гена *Hl* устойчивости к ЗКН (см. табл. 2).

У гибридных клонов комбинации ‘Аврора’ × *S. ruiz-ceballosii* с близкими показателями умеренной устойчивости к фитофторозу детектированы маркеры генов *R2-like*, *Rpi-stol* и *Rpi-blb1*. Маркер гена *Rpi-blb1* ранее был идентифицирован у сорта ‘Аврора’ (Antonova

et al., 2018), у которого в последние годы мы наблюдали довольно слабую устойчивость к фитофторозу. Эти данные могут указывать на отсутствие функционального аллеля гена *Rpi-blb1* у сорта ‘Аврора’. Для растений гибрида ‘Аврора’ × *S. ruiz-ceballosii* при выращивании в поле в условиях повышенного инфекционного фона характерен длительный период инкубации инфекции *Ph. infestans*, который может быть обеспечен геном *Rpi-rzc*, специфичным для *S. ruiz-ceballosii* (Śliwka et al., 2012). У всех клонов из этой группы отмечено отсутствие маркеров генов *Rysto* и *Ry-f_{sto}* устойчивости к PVY.

Как в настоящем, так и в предыдущем исследовании, при изучении высоко устойчивых к фитофторозу гибридных генотипов (grt × ‘Superb’) × ‘Sargo Mira’ были детектированы маркеры генов *R2-like* и *R3a*.

У клона № 4-2 в этой гибридной комбинации найдены все три маркера генов устойчивости к PVY. В данной работе клоны этой гибридной комбинации различались наличием/отсутствием маркеров генов *R3a*, *Rpi-stol* и *Rpi-blb1*. Высокая устойчивость к фитофторозу у гибрида может также контролироваться локусом, наследуемым от сорта ‘Sargo Mira’. У гибрида (grt × ‘Superb’) × ‘Sargo Mira’ детектирован редко встречающийся маркер гена *Ryadg*. Ввиду того, что маркер этого гена не был найден у других гибридов, где родителем был ‘grt × Superb’, можно с большой вероятностью предположить, что он передан гибриднему потомству от сорта ‘Sargo Mira’.

У одного из гибридных клонов комбинации (grt × ‘Superb’) × ‘Sargo Mira’ детектированы маркеры генов *Rysto* и *Ry-f_{sto}*, отсутствовавшие у клонов, проходивших оценку ранее, что расширяет информацию о селекционной ценности этого гибрида.

Сопоставляя данные о наличии у гибридных растений маркеров генов устойчивости к фитофторозу с уровнем их полевой устойчивости, можно отметить, что из 6 клонов с устойчивостью, оцениваемой баллами 7,0 и выше (высокая устойчивость), маркер гена *R2-like* выявлен у четырех. У двух других гибридных генотипов присутствует маркер гена *R3a*, а у наиболее устойчивого из всей выборки клона – также маркеры генов *Rpi-blb1* и *Rpi-stol*. Устойчивость клонов под № № 2, 9-1, 10 и 11-1 (см. табл. 2), у которых выявлен маркер гена *R2-like* и отсутствовали маркеры генов *R3a*, *Rpi-blb1* и *Rpi-stol*, была только умеренной.

Таблица 2. Результаты молекулярного скрининга гибридов картофеля на наличие маркеров генов устойчивости к патогенам и типов цитоплазмы, а также данные фенотипирования по устойчивости к фитофторозу

Table 2. Results of molecular screening of interspecific potato hybrids for the pathogen resistance markers and cytoplasm types as well as of phenotyping for late blight resistance

Группа (I-IV), № № клонов/ Group (I-V), clone Nos.	КОД гибрида# Hybrid code No.	R2-like	R3a	Rpi st	Rpi ^{hbl}	Ry st	Ry ^{fsst}	Ry ^{adg}	NI	Тип цитоплазмы/ Cytoplasm type	Устойчивость к фитофторозу, средний балл (полевая оценка), год изучения/ Late blight resistance, average point (field assessment), year of study			
											2017	2018	2019	средний за 3 года
Гибриды с <i>Solanum neoantipoviczii</i> (♂)														
I														
1-1	{[nan × (mcd × tar)] × (grr × adg)} × 'Sarpö Mira-1'*	0	1	0	0	1	0	0	0	W/a	6,0	6,8	7,0	6,6
1-2	{[nan × (mcd × tar)] × (grr × adg)} × 'Sarpö Mira-2'	0	1	0	0	1	0	0	0	W/a	6,3	6,5	6,5	6,4
2	{[nan × (mcd × tar)] × (grr × adg)}-4	1	0	1	1	1	1	0	0	W/a	6,0	6,0	7,0	6,3
Гибриды с <i>S. guerreroense</i> (♀)														
3	{[(grr × 'Superb' × nz2010-10nb)] × [nan × (mcd × tar)] × (grr × adg)} × SW-0906512	0	1	1	1	0	0	0	0	W/a	6,8	6,8	7,0	6,9
4-1	(grr × 'Superb') × 'Sarpö Mira'	1	1	0	0	0	0	0	0	W/a	7	8	8	7,7
4-2	(grr × 'Superb') × 'Sarpö Mira'	1	0	1	1	1	1	1	0	W/a	7	7	7	7,0
Гибриды с клоном nz2010-10nb (♀)														
5	nz2010-10nb × (grr × 'Superb')-2*	0	0	1	1	1	1	0	0	W/y	5,8	6,0	6,0	5,9
6	[nz2010-10nb × (grr × 'Superb')] × SW-0909005*	1	1	0	1	1	1	0	1	W/y	7,2	7,0	7,5	7,2
Гибриды с клоном SW93-1015 × adg (♀)														
7	SW93-1015 × ber*	0	1	0	0	0	0	0	0	W/y	5,8	6,0	6,2	6,0
8-1	SW93-1015 × adg-4*	1	1	0	0	0	0	0	1	W/y	7,0	7,0	7,0	7,0
8-2	SW93-1015 × adg -16	0	1	0	0	0	0	0	1	W/y	7,0	7,4	8,0	7,5
8-3	SW93-1015 × adg -27	0	1	1	1	1	1	0	0	W/y	7,0	8,0	8,0	7,7
9-1	[(SW93-1015 × adg)] × {[nan × (mcd × tar)] × (grr × adg)}-21	1	0	0	0	0	0	0	0	W/y	6,3	6,2	6,5	6,3
9-2	[(SW93-1015 × adg)] × {[nan × (mcd × tar)] × (grr × adg)}-22	0	1	0	0	1	1	0	0	W/y	6,0	6,0	6,5	6,2
Гибриды с южноамериканскими видами (♂)														
V														
10	сорг. 'Аврора' (AU) × <i>S. phureja</i> *	1	0	1	1	0	0	1	0	T/β	5,0	5,5	5,0	5,2
11-1	сорг. 'Аврора' × rzc -35*	1	0	1	0	0	0	0	0	T/β	5,5	6,0	6,0	5,8
11-2	сорг. 'Аврора' × rzc -36	0	0	0	0	0	0	0	0	T/β	5,6	6,0	5,5	5,7

#) Аббревиатура видов картофеля / abbreviated names of potato species: ber = *S. bertaultii*, grr = *S. guerreroense*, nan = *S. neoantipoviczii*,

mcd = *S. microdonum*, tar = *S. tarijense*, rzc = *S. ruiz-ceballosii*, adg = *S. tuberosum* ssp. *andigenum*, phu = *S. phureja*

*) комбинации скрещиваний, изученные впервые / crossing combinations tested for the first time

***) нт - не тестирован / nt - not tested

Маркер гена *R3a* встречался у 5-ти из 6-ти высокоустойчивых клонов из трех разных групп гибридов (II, III и IV). У клона № 8-2 (группа IV) из всех использованных маркеров *Rpi* генов выявлен маркер только одного гена – *R3a*, при этом, клон проявлял высокую устойчивость к фитофторозу в течение всего периода изучения (средний балл устойчивости 7,5) (см. табл. 2). Маркер гена *R3a* отсутствовал в группе гибридов сорта ‘Аврора’ с южноамериканскими видами с наиболее низким уровнем устойчивости к фитофторозу.

Суммируя полученные данные можно заключить, что высокая устойчивость к фитофторозу однозначно не связана с наличием какого-либо одного *Rpi*-гена. Однако можно отметить, что у более устойчивых клонов, в сравнении с менее устойчивыми, чаще отмечали наличие маркеров генов *R3a* и *R2-like*. Тем самым нами подтверждено, что при гибридизации необходимо проведение фитопатологической оценки, которая более объективно характеризует устойчивость родительских растений.

Современные направления в селекции сельскохозяйственных культур предусматривают создание исходного материала с устойчивостью к комплексу вредных организмов. Из-за способности *Ph. infestans* к быстрой адаптации, интрогрессированные гены *Rpi* перестают быть эффективными, а наличие только одного гена, часто не бывает результативным (Zhu et al., 2012). Для увеличения срока способности противостоять инфекции важно объединение в одном генотипе картофеля нескольких генов устойчивости к определенному патогену. Желательно, чтобы они принадлежали к разным кластерам генов и различались специфичностью распознавания возбудителя (Zhu et al., 2012). Молекулярный скрининг оригинальных межвидовых гибридов, полученных в разных комбинациях скрещиваний с видами секции *Petota* рода *Solanum*, позволил выявить генотипы с комплексом маркеров генов устойчивости к изученным вредным организмам.

Заключение

Оригинальные гибридные клоны, полученные с участием устойчивых к фитофторозу образцов мексиканских видов *S. guerreroense* и *S. neoantipoviczii* и селекционного клона SW93-1015, проявили высокую устойчивость к патогену в полевом изучении. В результате проведенного исследования, в относительно небольшой, но генетически разнообразной группе гибридов, выявлено наличие маркеров генов устойчивости к фитофторозу и двум другим экономически важным патогенам – *Y* вирусу картофеля и золотистой картофельной нематоды. Для части гибридных клонов характерно наличие более чем одного маркера генов устойчивости к *Ph. infestans*, а нередко трех – четырех. В данной выборке гибридов детектированы все три использованные в исследовании маркера генов устойчивости к PVY. Этот растительный материал может быть использован при создании селекционных

клонов с комплексом генов устойчивости к вредным организмам.

С привлечением в исследования новых генотипов подтверждено наличие типа цитоплазмы W/a у гибридов полученных с участием *S. neoantipoviczii*. У образца к-18407 *S. guerreroense* выявлен тип цитоплазмы W/alpha+beta. Гибриды с клоном SW93-1015 обладают стерильным типом цитоплазмы W/g. Информация о типах цитоплазмы может быть полезной при проведении дальнейших скрещиваний и в процессе подбора родительских пар.

References/Литература

- Adams M.J., Antoniw J.F., Bar-Joseph M., Brunt A.A., Candresse T., Foster G.D., Martelli G.P., Milne R.G., Fauquet C.M. The new plant virus family Flexiviridae and assessment of molecular criteria for species demarcation. *Archives of virology*. 2004;149(5):1045-1060. DOI: 10.1007/s00705-003-0304-0
- Antonova O.Y., Klimenko N.S., Evdokimova Z.Z., Kostina L.I., Gavrilenko T.A. Finding *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1*-like sequences in conventionally bred potato varieties. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(6):693-702. DOI: 10.18699/VJ18.412
- Black W., Mastenbroek C., Mills W.R., Peterson L.C. A proposal for an international nomenclature of races of *Phytophthora infestans* and of genes controlling immunity in *Solanum demissum* derivatives. *Euphytica*. 1953;2:173-179. DOI: 10.1007/BF00053724
- Brown C., Corsini D. Genetics and breeding of virus resistance: traditional methods. In: G. Loebenstein, P. Berger, A.A. Brunt, R.H. Lawson (eds). *Virus and virus-like diseases of potatoes and production of seed potatoes*. Springer, Dordrecht; 2001. p.323-340. DOI: 10.1007/978-94-007-0842-6_26
- Brown-Donovan K.M. Pyramiding approaches for potato disease resistance breeding [dissertation]. University of Maine; 2020. Available from: <https://digitalcommons.library.umaine.edu/etd/3286> [accessed Nov. 13, 2021].
- Brylińska M., Śliwka J. Laboratory assessment of potato resistance to *Phytophthora infestans*. *Plant Breeding and Seed Science*. 2017;76:17-23. DOI: 10.1515/plass-2017-00016
- Bukasov S.M., Kameraz A.Y.A., Lekhnovich V.S., Kornejchuk V.A., Kostina L.I. A comprehensive unified COMECON list of descriptors and the international COMECON list of descriptors for potato species of the *Tuberarium* (Dun.) Buk. section of the genus *Solanum* L. (Shirokij unifikirovannyj klassifikator SEV i mezhdunarodnyj klassifikator SEV vidov kartofelya seksii *Tuberarium* (Dun.) Buk. roda *Solanum* L). Leningrad: All-Russian Research Institute of Plant Industry (VIR);1977. [in Russian] (Букасов С.М., Камераз А.Я., Лехнович В.С., Корнейчук В.А., Костина Л.И. Широкий унифицированный классификатор СЭВ и международный классификатор СЭВ видов картофеля секции *Tuberarium* (Dun.) Buk. рода *Solanum* L. Ленинград: Всесоюзный НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР); 1977).
- Chen S.H., Borza T., Byun B., Coffin R., Coffin J., Peters R., Wang-Pruski G. DNA markers for selection of late blight resistant potato breeding lines. *American Journal of Plant Science*. 2017;8:1197-1209. DOI: 10.4236/ajps.2017.86079
- Flis B., Hennig J., Strzelczyk-Zyta D., Gebhardt C., Marczewski W. The *Ry-f_{sto}* gene from *Solanum stoloniferum* for extreme resistant to *Potato virus Y* maps to potato chromosome XII and is diagnosed by PCR marker GP122₇₁₈ in PVY resistant potato cultivars. *Molecular Breeding*. 2005;15:95-101. DOI: 10.1007/s11032-004-2736-3
- Fry W. *Phytophthora infestans*: the plant (and *R* gene) destroyer. *Molecular Plant Pathology*. 2008;9(3):385-402. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2007.00465.x
- Gadjiev N.M., Lebedeva V.A., Rybakov D.A., Ivanov A.V., Zheltova V.V., Fomina N.A., Antonova O.Yu., Gavrilenko T.A. On using data from marker-assisted selection of source material and intervarietal hybrids in practical pota-

- to breeding. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2020;55(5):981-994. [in Russian] (Гаджиев Н.М., Лебедева В.А., Рыбаков Д.А., Иванов А.В., Желтова В.В., Фомина Н.А., Антонова О.Ю., Гавриленко Т.А. Использование в практической селекции картофеля результатов ДНК-маркирования исходных родительских форм и межсортовых гибридов. *Сельскохозяйственная биология*. 2020;55(5):981-994). DOI: 10.15389/agrobiology.2020.5.981rus
- Gavrilenko T., Antonova O., Shuvalova A., Krylova E., Alpatyeva N., Spooner D.M., Novikova L. Genetic diversity and origin of cultivated potatoes based on plastid microsatellite polymorphism. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2013;60(7):1997-2015. DOI: 10.1007/s10722-013-9968-1
- Gavrilenko T.A., Klimenko N.S., Antonova O.Yu., Lebedeva V.A., Evdokimova Z.Z., Gadjiyev N.M., Apalikova O.V., Alpatyeva N.V., Kostina L.I., Zoteyeva N.M., Mamadbokirova F.T., Egorova K.V. Molecular screening of potato varieties bred in the northwestern zone of the Russian Federation. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(1):35-45. [in Russian] (Гавриленко Т.А., Клименко Н.С., Антонова О.Ю., Лебедева В.А., Евдокимова З.З., Гаджиев Н.М., Апаликова О.В., Алпатьева Н.В., Костина Л.И., Зотеева Н.М., Мамадбюкирова Ф.Т., Егорова К.В. Молекулярный скрининг сортов и гибридов картофеля северо-западной зоны Российской Федерации. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(1):35-45). DOI: 10.18699/VJ18.329
- Gavrilenko T.A., Klimenko N.S., Alpatyeva N.V., Kostina L.I., Lebedeva V.A., Evdokimova Z.Z., Apalikova O.V., Novikova L.Y., Antonova O.Yu. Cytoplasmic genetic diversity of potato varieties bred in Russia and FSU countries. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(6):753-764. DOI: 10.18699/VJ19.534
- Gebhardt C. Potato genetics: molecular maps and more. In: H. Lörz, G. Wenzel (eds). *Molecular marker systems in plant breeding and crop improvement*. New York: Springer; 2005. p.215-227. DOI: 10.1007/3-540-26538-4_12
- Goverse A., Struik P.C. Debate on the exploitation of natural plant diversity to create late blight resistance in potato. *Potato Research*. 2009;52:265-271. DOI: 10.1007/s11540-009-9135-4
- Holgado R., Magnusson C. Management of PCN (*Globodera* spp.) populations under Norwegian conditions. *Aspects of Applied Biology*. 2010;103:83-92.
- Hosaka K., Sanetomo R. Development of a rapid identification method for potato cytoplasm and its use for evaluating Japanese collections. *Theoretical and Applied Genetics*. 2012;125:1237-1251. DOI: 10.1007/s00122-012-1909-4
- Huang S., van der Vossen E.A., Kuang H., Vleeshouwers V.G., Zhang N., Borm T.J., van Eck H.J., Baker B., Jacobsen E., Visser R.G. Comparative genomics enabled the isolation of the *R3a* late blight resistance gene in potato. *Plant Journal*. 2005;42(2):251-261. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2005.02365.x
- Jansky S.H., Rouse D.I. Multiple disease resistance in interspecific hybrids of potato. *Plant Disease*. 2003;87(3):266-272. DOI: 10.1094/PDIS.2003.87.3.266
- Janssen G.J.W., van Norel A., Verkerk-Bakker B., Janssen R., Hoogendoorn J. Introgression of resistance to root-knot nematodes from wild Central American *Solanum* species into *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*. *Theoretical and Applied Genetics*. 1997;95(3):490-496. DOI: 10.1007/s001220050588
- Jo K.-R., Zhu S., Bai Y., Hutten R.C.B., Kessel G.J.T., Vleeshouwers V.G.A.A., Jacobsen E., Lotz B., Visser R. Problematic crops: 1. Potatoes: towards sustainable potato late blight resistance by cisgenic *R* gene pyramiding. In: D.B. Collinge (ed.). *Plant pathogen resistance biotechnology*. New Jersey: John Wiley & Sons Inc; 2016. p.171-191. DOI: 10.1002/9781118867716
- Kasai K., Morikawa Y., Sorri V.A., Valkonen J.P., Gebhardt C., Watanabe K.N. Development of SCAR markers to the PVY resistance gene *Ryadg* based on a common feature of plant disease resistance genes. *Genome*. 2000;43:1-8. DOI: 10.1139/g99-092
- Klimenko N.S., Antonova O.Y., Kostina L.I., Mamadbokirova F.T., Gavrilenko T.A. Marker-associated selection of Russian potato varieties with using markers of resistance genes to the golden potato cyst nematode (pathotype Ro1). *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2017;178(4):66-75. [in Russian] (Клименко Н.С., Антонова О.Ю., Костина Л.И., Мамадбюкирова Ф.Т., Гавриленко Т.А. Маркер-опосредованная селекция отечественных сортов картофеля с маркерами генов устойчивости к золотистой картофельной нематоде (патотип Ro1). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(4):66-75). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-66-75
- Lenman M., Ali A., Mühlhenbock P., Carlson-Nilsson U., Liljeroth E., Champouret N., Vleeshouwers V.G.A.A., Andreasson E. Effector-driven marker development and cloning of resistance genes against *Phytophthora infestans* in potato breeding clone SW93-1015. *Theoretical and Applied Genetics*. 2016;129(1):105-115. DOI: 10.1007/s00122-015-2613-y
- Lima F.S.O., Mattos V.S., Silva E.S., Carvalho M.A.S., Teixeira R.A., Silva J.C., Correa V.R. Nematodes affecting potato and sustainable practices for their management. In: M. Yildiz (ed.). *Potato – from Incas to all over the World*. London: Intechopen; 2018. DOI: 10.5772/intechopen.73056
- Rakotonindrina T., Chauvin J.E., Pellé R., Faivre R., Chatot C., Aubertot J.N. Modeling of yield losses caused by potato late blight on eight cultivars with different levels of resistance to *Phytophthora infestans*. *Plant Disease*. 2012;96(7):935-942. DOI: 10.1094/PDIS-09-11-0752
- Ramakrishnan A.P., Ritland C.E., Sevillano R.H.B., Riseman A. Review of potato molecular markers to enhance trait selection. *American Journal of Potato Research*. 2015;92:455-472. DOI: 10.1007/s12230-015-9455-7
- Sanetomo R., Gebhardt C. Cytoplasmic genome types of European potatoes and their effects on complex agronomic traits. *BMC Plant Biology*. 2015;15:162. DOI: 10.1186/s12870-015-0545-y
- 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
- Śliwka J., Jakuczun H., Chmielarz M., Hara-Skrzypiec A., Tomczyńska I., Kilian A., Zimnoch-Guzowska E. Late blight resistance gene from *Solanum ruiz-ceballosii* is located on potato chromosome X and linked to violet flower colour. *BMC Genetics*. 2012;13:11. DOI: 10.1186/1471-2156-13-11
- Sokolova E., Pankin A., Beketova M., Kuznetsova M., Spiglazova S., Rogozina E., Yashina I., Khavkin E. SCAR markers of the *R*-genes and germplasm of wild *Solanum* species for breeding late blight-resistant potato cultivars. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*. 2011;9(2):309-312. DOI: 10.1017/S1479262111000347
- Song Y.S., Schwarzfischer A. Development of STS markers for selection of extreme resistance (*Rysto*) to PVY and maternal pedigree analysis of extremely resistant cultivars. *American Journal of Potato Research*. 2008;85:159-170. DOI: 10.1007/s12230-008-9012-8
- Spooner D.M., Ghislain M., Simon R., Jansky S.H., Gavrilenko T. Systematics, diversity, genetics, and evolution of wild and cultivated potatoes. *Botanical Review*. 2014;80(4):283-383. DOI: 10.1007/s12229-014-9146-y
- Valkonen J.P.T., Wiegmann K., Hämäläinen J.H., Marczewski W., Watanabe K.N. Evidence for utility of the same PCR-based markers for selection of extreme resistance to *Potato Virus Y* controlled by *Rysto* of *Solanum stoloniferum* derived from different sources. *Annals of Applied Biology*. 2008;152:121-130. DOI: 10.1111/j.1744-7348.2007.00194.x
- Visker M.H.P.W. Association between late blight resistance and foliage maturity type in potato: Physiological and genetic studies [dissertation]. Wageningen University; 2005. Available from: <https://edpot.wur.nl/121638> [accessed Nov. 13, 2021].
- Voronkova E.V., Rusetskiy N.V., Luksha V.I., Gukasian O.N., Zharich V.M., Yermishin A.P. Marker assisted selection of potato breeding lines with combination of PVY resistance genes from different wild species. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(4):6-14. [in Russian] (Воронкова Е.В., Русецкий Н.В., Лукша В.И., Гукасян О.Н., Жарич В.М., Ермишин А.П. Маркер-опосредованный отбор селекционных линий

- картофеля с комбинацией генов устойчивости к PVY от разных диких видов. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(4):6-14. DOI: 10.30901/2658-6266-2019-4-01
- Wang M., Allefs S., van den Berg R.G., Vleeshouwers V.G.A.A., van der Vossen E.A.G., Vosman B. Allele mining in *Solanum*: conserved homologues of *Rpi-blb1* are identified in *Solanum stoloniferum*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2008;116:933-943. DOI: 10.1007/s00122-008-0725-3
- Zoteyeva N., Chrzanowska M., Flis B., Zimnoch-Guzowska E. Resistance to pathogens of the potato accessions from the collection of N.I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR). *American Journal of Potato Research*. 2012;89:277-293. DOI: 10.1007/s12230-012-9252-5
- Zoteyeva N., Mezaka I., Vilcane D., Carlson-Nilsson U., Skrabule I., Rostoks N. Assessment of genes *R1* and *R3* conferring resistance to late blight and of gene *Rysto* conferring resistance to *Potato Virus Y* in two wild species accessions and their hybrid progenies. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B*. 2014;68(3/4):133-141. DOI: 10.2478/prolas-2014-0015
- Zoteyeva N.M., Antonova O.Yu., Klimenko N.S., Apalikova O.V., Carlson-Nilsson U., Karabitsina Yu.I., Ukhatova Yu.V., Gavrilenko T.A. Facilitation of introgressive hybridization of wild polyploid Mexican potato species using DNA markers of *R* genes and of different cytoplasmic types. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2017;52:964-975. [in Russian] (Зотеева Н.М., Антонова О.Ю., Клименко Н.С., Апаликова О.В., Карлсон-Нильссон У., Карабицина Ю.И., Ухатова Ю.В., Гавриленко Т.А. Использование молекулярных маркеров *R* генов и типов цитоплазмы при интрогрессивной гибридизации диких полиплоидных мексиканских видов картофеля. *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52:964-975). DOI: 10.15389/agrobiology.2017.5.964rus
- Zoteyeva N.M., Klimenko N.S., Khutti A.V. Pyramiding of pathogen resistance genes via crossing of Mexican potato species *Solanum neoantipoviczii* with selection from 'Aurora' variety. *Plant Protection News*. 2019;4(102):16-22. [in Russian] (Зотеева Н.М., Клименко Н.С., Хютти А.В. Пирамидирование генов устойчивости к патогенам в комбинации скрещивания мексиканского вида картофеля *Solanum neoantipoviczii* с сеянцем сорта 'Аврора'. *Вестник защиты растений*. 2019;4(102):16-22). DOI: 10.31993/2308-6459-2019-4-102-16-22
- Zoteyeva N., Sprūde G., Klimenko N., Mezaka I. Identification of inter-specific potato hybrids with combined resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) and nematode (*Globodera rostochiensis*). *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B*. 2020;74(3):188-195. DOI: 10.2478/prolas-2020-0030
- Zhu S., Li Y., Vossen J.H., Visser R.F., Jacobsen E. Functional stacking of three resistance genes against *Phytophthora infestans* in potato. *Transgenic Research*. 2012;21:89-99. DOI: 10.1007/s11248-011-9510-1

Информация об авторах

Надежда Мубаровна Зотеева, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Отдел генетики, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, zoteyeva@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2266-0467>

Ольга Юрьевна Антонова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Отдел биотехнологии, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, olgaant326@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8334-8069>

Наталья Станиславовна Клименко, младший научный сотрудник, Отдел биотехнологии, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, ns-klimenko@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5432-6466>

Татьяна Андреевна Гавриленко, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующая отделом, Отдел биотехнологии, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, tatjana9972@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2605-6569>

Information about the authors

Nadezhda M. Zoteyeva, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Genetics, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, zoteyeva@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2266-0467>

Olga Yu. Antonova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Biotechnology, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, olgaant326@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8334-8069>

Natalia S. Klimenko, Junior Researcher, Department of Biotechnology, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, ns-klimenko@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-5432-6466>

Tatjana A. Gavrilenko, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Head, Department of Biotechnology, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, tatjana9972@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2605-6569>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 01.02.2022; одобрена после рецензирования 15.03.2022; принята к публикации 24.03.2022

The article was submitted 01.02.2022; approved after reviewing 15.03.2022; accepted for publication on 24.03.2022.