

<https://doi.org/10.30766/2072-9081.2022.23.6.777-787>

УДК 631.527.823:635.21

Молекулярные маркеры как инструмент в селекции на устойчивость к Y-вирусу картофеля

© 2022. В. А. Бирюкова¹✉, В. А. Жарова¹, Н. А. Чалая², И. В. Шмыгля¹, Е. В. Рогозина²

¹ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр картофеля имени А. Г. Лорха», Московская обл., г.о. Люберцы, п. Красково, Российская Федерация,

²ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова» (ВИР), г. Санкт-Петербург, Российская Федерация

Для картофеля, как вегетативно размножаемой культуры, Y-вирус (YBK) является экономически важным патогеном. Крайняя устойчивость ко всем штаммам YBK детерминируется *Ry*-генами, которые интродуцированы в современные сорта картофеля от ограниченного числа источников устойчивости – *Solanum stoloniferum* Schlecht. et Behe., *Solanum andigenum* Juz. et Buk., *Solanum chacoense* Bitt. Использование новых видов *Solanum* и межвидовых гибридов на их основе позволяет расширить существующий генофонд картофеля в селекции на устойчивость к YBK. Традиционная селекция на устойчивость к вирусам по-прежнему имеет большой потенциал, однако является длительным и трудоемким процессом. Для повышения эффективности в практическую селекцию широко интегрируются молекулярные маркеры, сцепленные с *Ry*-генами. Проведенные ранее исследования позволили выявить ряд недостатков при применении молекулярных маркеров *Ry*-генов. Для оценки прогностических способностей молекулярных маркеров *RYSC3*, *M45*, *M6* гена *Ry_{adg}* и *YES3-3A* гена *Ry_{sto}* устойчивости к YBK изучено поколение *F1* двух популяций картофеля, в создании которых использовались межвидовые гибриды. Характер расщепления 5:3, полученный по фенотипу, показал, что исходные родительские формы могут являться источниками не только ранее выявленных, но и не идентифицированных *Ry*-генов, а также *Ry*-генов сверхчувствительности. Коэффициент корреляции между наличием маркеров и устойчивостью к YBK для *YES3-3*-маркера составил 0,64 (79 % совпадений), а для маркеров *RYSC3*, *M45*, *M6* – 0,54 (76 % совпадений). Обнаружены случаи «ложноположительных» (наличие маркера в восприимчивых генотипах) результатов исследования, которые указывают на недостаточную эффективность используемых маркеров. Расщепление по маркерам, наблюдаемое в популяциях, соответствует хроматидному расщеплению, подтверждающему симплексный характер наследования *Ry*-генов от устойчивых родителей. Соотношение генотипов с присутствием/отсутствием маркеров составило 0,86:1.

Ключевые слова: *Solanum tuberosum* L., гены устойчивости, маркер-вспомогательная селекция, молекулярные маркеры

Благодарности: Фенотипирование родительских форм и гибридных популяций выполнено при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова» (ВИР) (№ 0481-2022-0004).

Генотипирование родительских форм и гибридных популяций выполнено при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр картофеля имени А. Г. Лорха» (FNRZ-2019-0002).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Бирюкова В. А., Жарова В. А., Чалая Н. А., Шмыгля И. В., Рогозина Е. В. Молекулярные маркеры как инструмент в селекции на устойчивость к Y-вирусу картофеля. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2022;23(6):777-787. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2022.23.6.777-787>

Поступила: 27.07.2022

Принята к публикации: 14.11.2022

Опубликована онлайн: 16.12.2022

Molecular markers as tools in breeding for resistance to Potato Virus Y

© 2022. Victoria A. Biryukova¹✉, Vera A. Zharova¹, Nadezhda A. Chalaya², Irina V. Shmyglya¹, Elena V. Rogozina²

¹Russian Potato Research Center, Moscow region, Lyubertsy, Kraskovo, Russian Federation,

²Federal Research Center the N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russian Federation

Potato virus Y (PVY) is an economically important pathogen of potato as a vegetatively propagated crop. High resistance to all strains of PVY is determined by *Ry*-genes, which are introgressed into modern potato varieties from a limited number of sources of resistance – *Solanum stoloniferum* Schlecht. et Behe., *Solanum andigenum* Juz. et Buk., *Solanum*

chacoense Bitt. Use of new species *Solanum* and interspecific hybrids based on them provides for the expansion of existing potato gene pool in breeding for resistance to PVY. Traditional breeding for resistance to viruses has still a great potential, though, it is a long and laborious process. Molecular markers linked to *Ry*-genes are widely integrated in order to increase the effectiveness of practical breeding. Previous studies have revealed a number of shortcomings in using the molecular markers of *Ry*-genes. To assess the predictive abilities of molecular markers *RYSC3*, *M45*, *M6* of the *Ry_{adg}* gene and *YES3-3A* of the *Ry_{sto}* gene for resistance to PVY, the F1 generation of two potato populations was studied, in the creation of which interspecific hybrids were used. The nature of segregation 5:3 obtained by phenotype showed that the original parental forms can be the sources of not only previously identified, but also unidentified *Ry*-genes and *Ny*-genes of hypersensitivity. Correlation coefficient between the presence of markers and resistance to PVY was 0.64 for the *YES3-3* marker (79 % matching) and 0.54 for *RYSC3*, *M45*, *M6* markers (76 % matching). There have been revealed the cases of "false positive" results of the study (the presence of a marker in susceptible genotypes), which indicate to the insufficient effectiveness of the markers used. The marker segregation observed in the populations was consistent with chromatid segregation, confirming the simplex nature of *Ry*-genes inheritance from resistant parents. The ratio of genotypes with the presence/absence of markers was 0.86:1.

Keywords: *Solanum tuberosum* L., resistance genes, marker-assistant selection, molecular markers

Acknowledgements: Phenotyping of parental lines and hybrid progenies was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state assignment of the Federal Research Center the N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR) (theme No.0481-2022-0004).

Genotyping of parental lines and hybrid progenies was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state assignment of Russian Potato Research Center (theme No. FNRZ-2019-0002).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

Conflict of interest: authors declared no conflict of interest.

For citation: Biryukova V. A., Zharova V. A., Chalaya N. A., Shmyglya I. V., Rogozina E. V. Molecular markers as tools in breeding for resistance to Potato Virus Y. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2022;23(6):777-787. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2022.23.6.777-787>

Received: 27.07.2022

Accepted for publication: 14.11.2022

Published online: 16.12.2022

Y-вирус картофеля (YBK) является одним из наиболее экономически значимых вирусов у *Solanaceae* (семейства Пасленовых) и основным вирусным патогеном картофеля, снижающим урожайность до 80 % [1]. Устойчивость к YBK – приоритетное качество для современных сортов картофеля. YBK часто передается тлями, контактным способом и имеет несколько штаммов. У картофеля различают два главных типа устойчивости к YBK: крайняя (обусловленная *Ry*-генами) и сверхчувствительность (обусловленная *Ny*-генами). Источники *Ry*- и *Ny*-генов обнаружены среди культурных и дикорастущих видов *Solanum*. Основные известные *Ry*-гены – *Ry_{adg}* из *Solanum andigenum* Juz. et Buk., *Ry_{chc}* из *S. chacoense* Bitt. и *Ry_{sto}* из *S. stoloniferum* Schlecht. et Bche, обеспечивающие защиту картофеля к целому ряду штаммов патогена, в том числе и некротическим рекомбинантным штаммам – NTN (PVY^{NTN}) и Wilga (PVY^{N-Wi}) [2]. Валидационные испытания молекулярно-генетических маркеров показали, что большинство современных отечественных сортов картофеля, устойчивых к YBK, содержат гены *Ry_{adg}* и *Ry_{sto}*. Маркер *Ry186* гена *Ry_{chc}* встречается реже [3, 4, 5].

Ген *Ry_{adg}* картирован в проксимальной области XI-хромосомы. Ближайший маркер TG508 находится на расстоянии 1,3 см от *Ry_{adg}* в тесной связи с шестью другими маркерами,

включая ADG2 [6]. ADG2 использовался для разработки двух SCAR-маркеров, *RYSC3* и *RYSC4*, предсказывающих наличие гена *Ry_{adg}*. Согласно исследованиям К. Касаи с соавт. (K. Kasai et al.) [7], первоначально SCAR-маркер *RYSC3* показал более полную корреляцию с наличием гена *Ry_{adg}* (*RYSC3* был идентифицирован в 14 устойчивых генотипах и отсутствовал во всех восприимчивых генотипах), в то время как корреляция по фенотипу с маркером *RYSC4* составила только 96,1 %. Высокая прогностическая способность *RYSC3*-маркера также была подтверждена исследованиями Б. Д. Сагредо с соавт. (B. D. Sagredo et al.) [8], Ф. Ортега и С. Лопез-Вискон (F. Ortega and C. Lopez-Vizcon) [9] и А. С. Фулладолса с соавт. (A. C. Fulladolsa et al.) [10]. Однако ряд других исследователей указывали на недостаточно высокий уровень сцепления маркера *RYSC3* с геном *Ry_{adg}*. Так, М. Далла Ризза с соавт. (M. Dalla Rizza et al.) сообщили об отсутствии *RYSC3* в селекционной линии 94138.1, крайняя устойчивость у которой, согласно анализу родословной, контролируется геном *Ry_{adg}* [11]. Скрининг селекционных популяций, проведенный Р. Дж. Оттоман с соавт. (R. J. Ottoman et al.), обнаружил 3,6%-ное несоответствие между встречаемостью *RYSC3*-маркера и результатами ELISA [12]. Р. Лопес-Пардо с соавт. (R. Lopez-Pardo et al.) выявили

14 % (12 из 86) несоответствий между наличием RYSC3-маркера и фенотипической устойчивостью. Принимая во внимание только маркер-положительные генотипы, даже если они восприимчивы по фенотипу, частота снижения точности молекулярного анализа для RYSC3-маркера составила 3,5 % (3 из 86) [13]. Присутствие маркера RYSC3 в восприимчивом к YBK клоне А6 и отсутствие RYSC3 в устойчивом к YBK сорте I-1039 обнаружили М. Д. Р. Эррера с соавт. (M. D. R. Herrera et al.) [14].

Кроме RYSC3, были идентифицированы два AFLP-маркера – М6 и М45, более тесно сцепленные с геном *Ry_{adg}*. Маркер М6 был разработан сравнительно недавно, и пока недостаточно данных для оценки его прогностических способностей. Совместное использование маркеров RYSC3 и М45 выявило устойчивые к YBK образцы картофеля с наличием только маркера М45 [6, 11]. Среди гибридов популяции 2150 (Диво х Киви (от 128-6)) выделился устойчивый генотип 2150-103, в котором присутствует М45 и отсутствуют два других маркера – М6 и RYSC3 (неопубликованные данные). Несмотря на совместную сегрегацию М45 и гена *Ry_{adg}* встречаются единичные случаи потери ассоциации «маркер-признак». Так, маркеры М45 и RYSC3 обнаружены в восприимчивом сорте Emma [6]. Однако на сегодняшний день маркеры RYSC3, М45 и М6 продолжают широко использоваться в селекции картофеля в качестве простого и дешевого метода тестирования генотипов на устойчивость к YBK.

Ген *Ry_{sto}* крайней устойчивости к YBK картирован на XII-хромосоме. Лocus гена *Ry_{sto}* ко-сегрегирует с молекулярным маркером STM0003 [1, 15]. Ю.-С. Сонг и А. Шварцфисшер (Y.-S. Song and A. Schwarzfischer) разработали два STS-маркера гена *Ry_{sto}*, YES3-3A (341 п.н.) и YES3-3B (286 п.н.), демонстрирующие точность отбора сортов и MPI (Max Plank Institute)-линий картофеля с крайней устойчивостью к YBK [1]. Для маркера YES3-3A также описаны случаи несоответствия «маркер-признак». YES3-3A отсутствует в устойчивом к YBK и происходящем от *S. stoloniferum* клоне A06862-11VR и 11 гибридах, которые представляют его потомство [16]. Установлено, что сорта и MPI-линии, в которых были обнаружены маркеры YES3-3A и YES3-3B, обладают мужской стерильностью, ассоциирован-

ной с W/γ-типом цитоплазматического генома. Наряду с маркерами *Ry*-генов, маркеры типов цитоплазмы широко используются для изучения разнообразия отечественных и зарубежных сортов и селекционных линий картофеля [4, 17].

Цель исследования – изучить поколение F1 популяций картофеля, в создании которых использовались межвидовые гибриды – источники *Ry*-генов, полученные на основе образцов видов *Solanum* из коллекции ВИР, с помощью молекулярных маркеров и традиционных методов селекции на устойчивость к YBK.

Научная новизна. Результаты исследования позволяют установить характер расщепления по фенотипу и присутствию/отсутствию молекулярных маркеров в потомстве F1, оценить прогностические способности молекулярных маркеров *Ry*-генов и целесообразность их использования в качестве инструмента отбора в практической селекции картофеля.

Материал и методы. Растительный материал. Изучено поколение F1 двух гибридных популяций картофеля, полученных с участием устойчивых к YBK родительских форм: межвидовых гибридов ВИР – 99-10-1 и 135-5-2005, в которых ранее были обнаружены молекулярные маркеры *Ry*-генов [5, 18, 19]. Популяция 2107 от скрещивания гибрида 99-10-1 (*Ry_{sto}*) и сорта Русский сувенир включает 111 генотипов, популяция 2132 от скрещивания клона 135-5-2005 (*Ry_{adg}*) и сорта Бриз – 90 генотипов.

Устойчивые к YBK гибриды 99-10-1 и 135-5-2005 созданы в ВИР на основе клона 3-29-2, отобранного среди семян образца дикого южноамериканского вида картофеля *S. chacoense* к-19759. Гибрид 99-10-1 выделен в поколении F1 (Bobr × *S. chacoense* к-19759, 3-29-2), гибрид 135-5-2005 – в поколении F1 (*S. okadae* к-20921 × *S. chacoense* к-19759, 3-29-2). Установить источник маркера RYSC3 гена *Ry_{adg}*, ассоциированного с устойчивостью потомства клона 135-5-2005 к YBK, не представляется возможным, так как исходные генотипы образцов *S. okadae* к-20921 и *S. chacoense* к-19759, использованные для скрещивания, не сохранились. Маркер YES3-3A гена *Ry_{sto}* у клона 99-10-1 очевидно унаследован от сорта Bobr, в родословной которого кроме *S. stoloniferum* указаны виды *S. andigenum*, *S. demissum* [5]. Помимо устойчивости к Y-вирусу, межвидовые гибриды 99-10-1 и 135-5-2005 характе-

ризуются комплексом важных хозяйственно ценных признаков и являются эффективными донорами.

Растения сеянцев и клубневых поколений популяций 2107 (99-10-1 × Русский сувенир) и 2132 (135-5-2005 × Бриз) выращивали в теплице при температуре 20-23 °С при естественном освещении и относительной влажности воздуха от 70 до 100 %. Каждый генотип в первой и последующих клубневых репродукциях был представлен в двукратной повторности.

Фитопатологический тест. Оценка на устойчивость к УВК проведена в оранжерее методом искусственного заражения (двукратная механическая инокуляция) соком растений *Nicotiana tabacum* L, сорт Samsun, предварительно инфицированных УВК-штаммами: УВК^О (обычный) и УВК^Н (некротический). Диагностику вируса в растениях проводили, оценивая визуально и методом ИФА, используя наборы ООО «Агроцентр Коренево». Диагностику проводили дважды – спустя три недели после заражения и повторно на следующий год. При повторной диагностике анализировали побеги, выращенные из клубневой репродукции, которую получили от растений, подвергнутых искусственному заражению. Растения, у которых УВК не выявили, подвергали вторичной инокуляции вирусом, результаты которой также оценивали методом ИФА.

Выделение ДНК. Геномную ДНК выделяли по протоколу, основанному на СТАВ-методе с изменениями. Световые ростки клубней межвидовых гибридов (200-250 мг) гомогенизировали с 1 мл 2×-СТАВ буфера, содержащего 2 % (v/v) 2-меркаптоэтанол [1].

ПЦР-анализ. Для молекулярного анализа гибридов F1 популяций использовали молекулярные маркеры генов устойчивости к УВК – маркер YES3-3A гена *Ry_{sto}* [1], маркеры RYSC3 [7], M6 и M45 [14] гена *Ry_{adg}*. Амплификацию ДНК проводили в термоциклере PTC-100 (MJ Research, США). Стандартная реакционная смесь объемом 25 мкл содержала 10X буфер для Taq ДНК-полимеразы (Синтол), 2,5 мМ смесь dNTP (Хеликон), 25 мМ водный раствор хлорида магния (Fermentas), 5-10 пкмоль каждого праймера (Синтол), 0,2 мкл (5 е.а. /мкл) Taq ДНК-полимеразы (Синтол), 20 нг пробы ДНК и 13-10 мкл автоклавированной бидистиллированной воды. Для детекции молекулярных маркеров RYSC3, M6 и M45, фланки-

рующих ген *Ry_{adg}*, использовали мультиплексную ПЦР [14]. Устойчивые к УВК родительские формы – межвидовые гибриды 135-5-2005 – использовались в качестве «положительного контроля» для обнаружения *Ry_{adg}* с помощью маркеров RYSC3, M45 и M6, а межвидовой гибрид 99-10-1 – в качестве «положительного контроля» для обнаружения *Ry_{sto}* с помощью YES3-3A. «Отрицательным контролем» были сорта Русский сувенир, Бриз, в которых молекулярные маркеры отсутствовали.

Присутствие специфических фрагментов детектировали электрофоретическим разделением продуктов амплификации в 1,5-2,0%-ном агарозном геле, окрашенном бромистым этидием. Электрофорез проводили с помощью оборудования для электрофореза Bio-Rad при 75 W (Вт) в течение не менее 30 минут.

Математическую обработку данных проводили с использованием стандартных показателей статистического анализа – критерия хи-квадрат и коэффициента корреляции для альтернативных признаков.

Результаты и их обсуждение. *Фитопатологическая оценка.* В целом проанализировано около 200 генотипов поколения F1 двух популяций картофеля. В результате искусственного заражения у большинства растений гибридов F1 через две недели после механической инокуляции отмечены симптомы поражения УВК. Наблюдали мозаику, некроз жилок или точечные некрозы на листьях (рис. 1), некроз верхушки побега. На вторично инфицированных растениях (выращенных из клубней, которые собирали от растений, подвергнутых искусственному заражению) при поражении УВК наблюдали отставание в росте, хлороз, крапчатость, морщинистую мозаику (рис. 2). Растения без симптомов поражения и с отрицательной реакцией на УВК, после двукратного искусственного заражения, идентифицированы как устойчивые к УВК. Результаты искусственного заражения были подтверждены методом ИФА. С помощью ИФА УВК обнаружен в 39 гибридах популяции 2107 (99-10-1 × Русский сувенир), в 31 гибриде популяции 2132 (135-5-2005 × Бриз).

Доля генотипов, устойчивых к УВК, незначительно превышала долю восприимчивых генотипов в каждой популяции. Установлено сходное соотношение устойчивых к восприимчивым гибридам в F1 поколении популяций 2107 и 2132 (табл. 1).

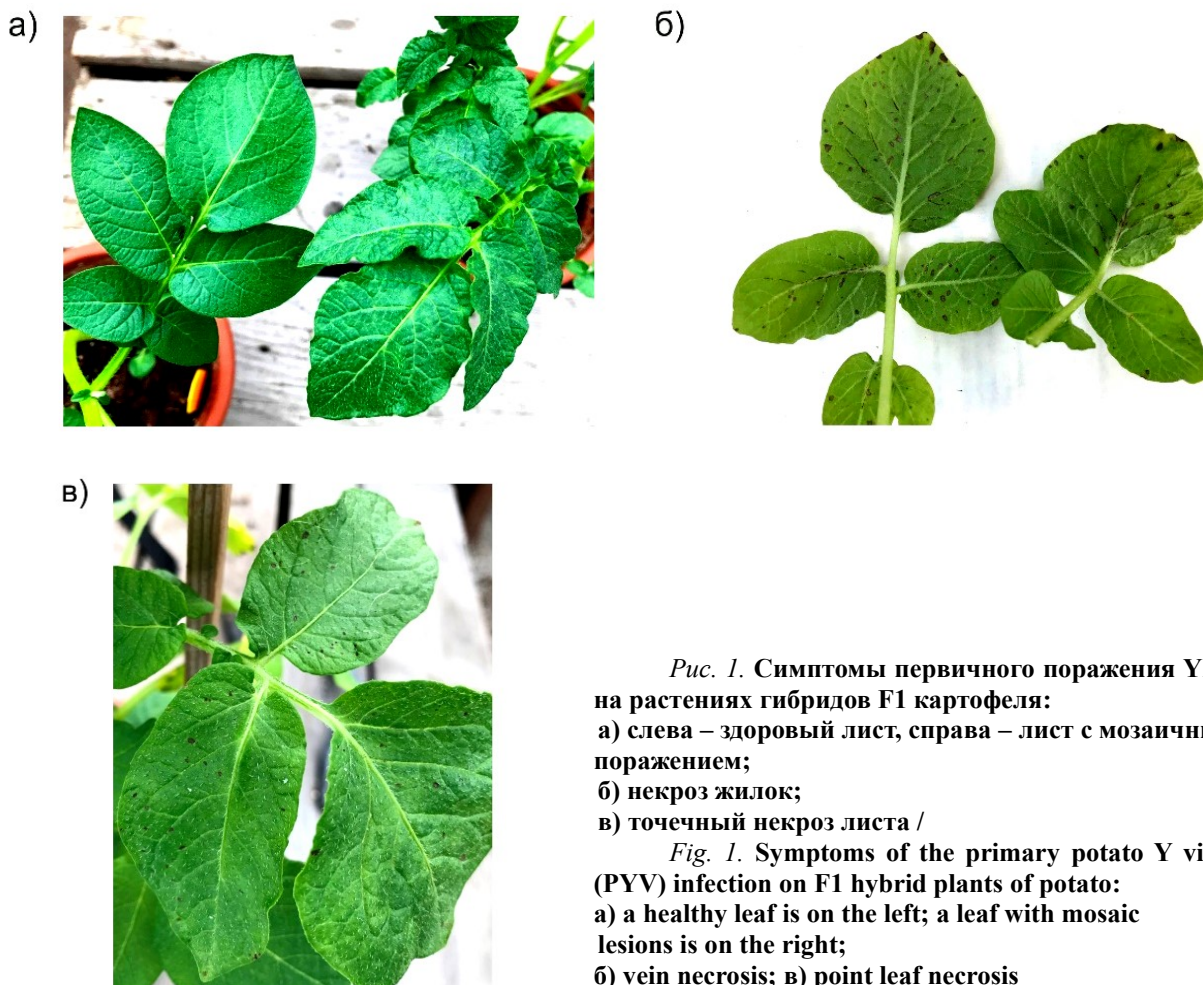


Рис. 1. Симптомы первичного поражения YBK на растениях гибридов F1 картофеля:
а) слева – здоровый лист, справа – лист с мозаичным поражением;

б) некроз жилок;

в) точечный некроз листа /

Fig. 1. Symptoms of the primary potato Y virus (PYV) infection on F1 hybrid plants of potato:

а) a healthy leaf is on the left; a leaf with mosaic lesions is on the right;

б) vein necrosis; в) point leaf necrosis

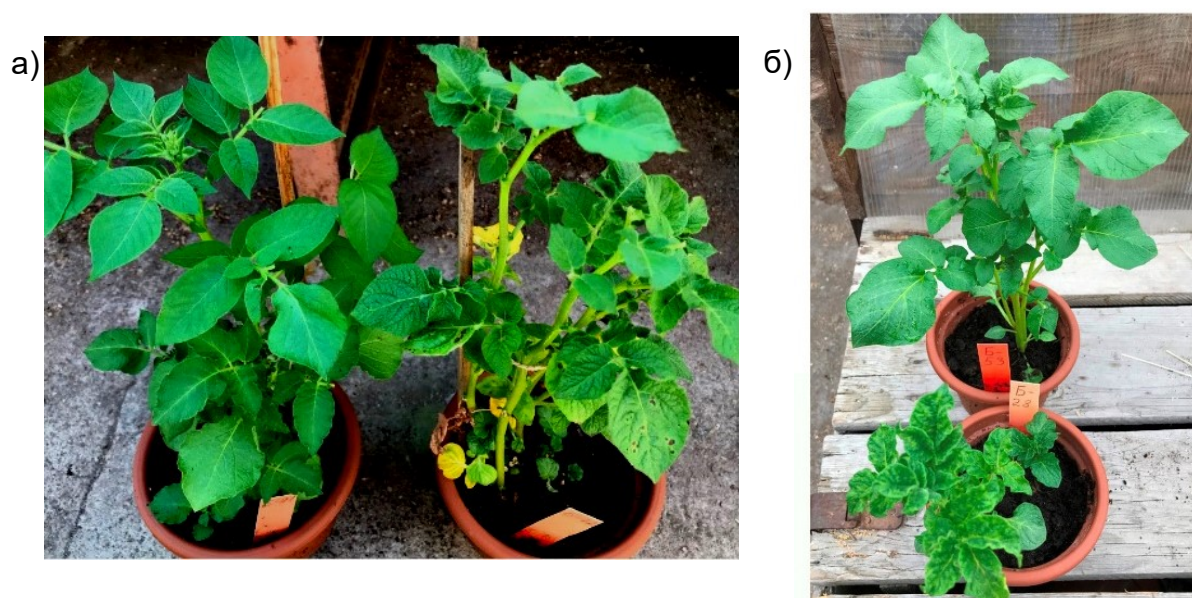


Рис. 2. Симптомы вторичной инфекции YBK на растениях гибридов F1 картофеля: а) слева – здоровое растение, справа – пораженное YBK; б) сверху – здоровое растение, внизу – пораженное YBK /

Fig. 2. Symptoms of secondary PYV infection on F1 hybrid plants of potato: а) a healthy plant is on the left; a plant with PYV infection is on the right; б) a healthy plant is at the top; a plant with PYV infection is below

Анализ расщепления в обеих популяциях по устойчивости к Y-вирусу картофеля не выявил соответствия какому-либо из вариантов расщепления фенотипов, возможных при моногибридном скрещивании картофеля: 35:1, 11:1, 5:1, 3:1 или 1:1. В популяциях 2107 и 2132

отношение устойчивых и восприимчивых гибридов соответствует расщеплению 5:3, которое теоретически возможно в потомстве от скрещивания форм гетерозиготных по двум генам или при комплементарном взаимодействии генов [20]

Таблица 1 – Результаты фитопатологической оценки на устойчивость к YВК в поколении F1 гибридных популяций картофеля /

Table 1 – Results of phytopathological assessment for resistance to PYV in F1 generation of hybrid populations of potato

Популяция / Population	N	Отношение устойчивых к неустойчивым / The ratio of resistant to susceptible			χ^2	P	Предполагаемые генотипы родительских форм / Putative genotypes of parental forms
		наблюдаемое / observed ratio	теоретически ожидаемое / theoretically expected ratio	кратное / multiple			
2107 (99-10-1 x Русский сувенир) / 2107 (99-10-1 x Russkiy souvenir)	111	69:42	69,4:41,6	5:3	0,006	0,9	AAaaBbbb x aaaaBbbb
2132 (135-5-2005 x Бриз) / 2132 (135-5-2005 x Briz)	90	57:33	56,3:33,7	5:3	0,024	0,75-0,9	AAaaBbbb x aaaaBbbb

Примечания: N – количество генотипов, оцененных в потомстве F1; χ^2 – критерий хи-квадрат; P – вероятность значения χ^2 / Notes: N – is the number of evaluated genotypes in F1 progeny; χ^2 – is the chi-square test; P – is the probability of the value χ^2

Молекулярно-генетический анализ. Молекулярный анализ поколения F1 популяций показал, что ген Ry_{sto} в гибриде 99-10-1 и ген Ry_{adg} в гибриде 135-5-2005 находятся в симплексном аллельном состоянии (Rrr). Согласно критерию χ^2 (хи-квадрат), полученное соотношение генотипов с присутствием/отсутствием молекулярных маркеров Ry -генов в популяциях наиболее точно соответствует теоретически ожидаемому хроматидному расщеплению 0,86:1 (при N = 1, P = 0,5-0,9) (табл. 2). Хроматидное расщепление характерно для Ry -генов, поскольку известно, что Ry -гены (хотя они расположены на разных хромосомах) достаточно удалены от центромеры (расположены дистально от неё). Поэтому между Ry -геном и центромерой довольно часто происходит кроссинговер. Так, при хроматидном расщеплении соотношение генотипов незначительно сдвигается в сторону рецессивных форм. Симплексная форма Rrr в результате хроматидного расщепления, вместо гамет RR + rr (1:1), формирует три типа гамет в отношении RR:12Rr:15rr. В нашем случае наблюдается небольшое увеличение числа (на 6-9) генотипов с отсутствием молекулярных маркеров [6, 21].

В результате сравнения данных фитопатологического и молекулярного анализов установлено, что уровень корреляции между фено-

типической устойчивостью и наличием маркеров RYSC3, M45 и M6 гена Ry_{adg} составил 76 % (68 совпадений из 90); между фенотипической устойчивостью и наличием маркера YES3-3A гена Ry_{sto} – 79 % (88 совпадений из 111). Соответственно обнаружено 24 % (22 из 90) несоответствий с результатами фитопатологической оценки для маркеров RYSC3, M45, M6 гена Ry_{adg} и 21 % (23 из 111) несоответствий для маркера YES3-3 гена Ry_{sto} . Коэффициент корреляции для YES3-3-маркера составил 0,64, а для маркеров RYSC3, M45, M6 – 0,54 (табл. 3).

Маркеры RYSC3, M45, M6 отсутствовали в 20 гибридах, а маркер YES3-3A – в 22, которые согласно результатам фитопатологического тестирования обладали устойчивостью к YВК. В то же время в потомстве клона 135-5-2005 маркеры RYSC3, M6 и M45 детектированы у четырех из 33, а в потомстве клона 99-10-1 маркер YES3-3A детектирован у одного из 42 восприимчивых к YВК гибридов. Установлено совместное присутствие маркеров RYSC3, M6 и M45 во всех гибридах в потомстве клона 135-5-2005. Однако результаты ряда зарубежных исследований указывают на недостаточно высокий уровень сцепления между маркерами RYSC3, M6 и M45 [6, 11].

Таблица 2 – Результаты расщепления генотипов по присутствию/отсутствию маркеров Ry-генов в поколении F1 гибридных популяций картофеля /

Table 2 – Results of segregation of genotypes by presence/absence of diagnostic markers of Ry genes in the F1 generation of hybrid populations of potato

Популяция / Population	N	Маркер / Marker	Отношение устойчивых форм к неустойчивым / The ratio of resistant to susceptible			χ^2	P
			теоретически ожидаемое / heoretically expected ratio	наблюдаемое / observed ratio	кратное / multiple		
2107 (99-10-1 x Русский сувенир) / 2107 (99-10-1 x Russkiy souvenir)	111	YES3-3A	51:60	48:63	0,86:1	0,16	0,5-0,75
2132 (135-5-2005 x Бриз) / 2132 (135-5-2005 x Briz)	90	RYSC3	42:48	43:47	0,86:1	0,02	0,9
		M45	42:48	43:47	0,86:1	0,02	0,9
		M6	42:58	43:47	0,86:1	0,02	0,9

Примечания: N – количество генотипов, оцененных в потомстве F1; χ^2 – критерий хи-квадрат; P – вероятность значения χ^2 / Notes: N – is the number of evaluated genotypes in F1 progeny; χ^2 – is the chi-square test; P – is the probability of the value χ^2

Таблица 3 – Свод результатов молекулярного и фитопатологического анализов для определения корреляции «маркер-признак» /

Table 3 – Summary of the results of molecular and phytopathological analyses for determining the "marker-trait" correlation

Популяция / Population	Наличие ДНК-маркера / Presence of DNA marker		Устойчивость по фенотипу / Phenotypic resistant			r	Процент совпадений / Matching percentage
			R	S	всего / total		
2107 (99-10-1 x Русский сувенир) / 2107 (99-10-1 x Russkiy souvenir)	YES3-3A	+	47	1	48	0,64	79
		-	22	41	63		
		Всего / Total	69	42	111		
2132 (135-5-2005 x Бриз) / 2132 (135-5-2005 x Briz)	RYSC3	+	39	4	43	0,54	76
		-	18	29	47		
		Всего / Total	57	33	90		
	M45	+	39	4	43	0,54	76
		-	18	29	47		
		Всего / Total	57	33	90		
	M6	+	39	4	43	0,54	76
		-	18	29	47		
		Всего / Total	57	33	90		
-		2	6	8			
Всего / Total		6	6	12			

Примечания: R – устойчивые генотипы; S – восприимчивые генотипы; r – коэффициент корреляции / Notes: R – resistant genotypes; S – susceptible genotypes; r – correlation coefficient

Случаи несоответствия «маркер-признак» можно объяснить ошибками в интерпретации результатов, возникающими при проведении фитопатологического тестирования, а также ИФА- и ПЦР-анализов [13]. Несмотря на то, что фитопатологическая оценка проводится в течение нескольких лет, она может быть не вполне объективной, если в процессе заражения был использован недостаточно жесткий инфекционный фон. Случаи несоответствия «маркер-признак» могут быть также связаны с рекомбинацией между маркером и *Ry*-геном. Рекомбинация между используемыми в исследовании маркерами и *Ry*-генами возможна, поскольку мы имеем дело с «фланкирующими» маркерами. Маркеры, недостаточно тесно сцепленные (ассоциированные) с функциональными генами, располагаются не внутри нуклеотидной последовательности гена, а фланкируют ген по бокам. Так, маркер RYSC3 расположен в ADG2 фрагменте, а не внутри последовательности гена *Ry_{adg}*. ADG2 является последовательностью гена *Y-1*, который ко-сегрегирует с геном *Ry_{adg}*, но не обеспечивает устойчивость к YBK [13]. Маркер YES3-3A в результате рекомбинации вероятно будет находиться приблизительно в 1 сМ от гена *Ry_{sto}*. Такое событие может произойти в 1 % случаев скрещиваний устойчивой формы от *S. stoloniferum* с восприимчивым родителем [1, 6]. Несущественные отклонения в наблюдаемом соотношении генотипов по маркерам (табл. 2) также могут быть связаны с рекомбинацией [6, 21].

Диагностическая ценность ДНК-маркеров зависит и от точности идентификации нужного фенотипа по его генотипу. Для практической селекции отнести восприимчивые к YBK гибриды к категории устойчивых является более серьезной ошибкой, нежели, чем выбраковка устойчивого материала как восприимчивого [13]. В то же время при создании сортов картофеля ценен любой уникальный генотип, поскольку устойчивость является лишь приоритетным, но не главным качеством сорта.

Важно отметить, что расщепление «устойчивых» и «восприимчивых» к YBK генотипов в поколении F1 популяций 2107 (09-10-1 x Русский сувенир) и 2132 (135-5-2005 x Бриз), полученное в результате фитопатологической оценки, не совпадает с расщеплением генотипов по молекулярным маркерам. Согласно результатам фитопатологического тестирования,

наблюдаемое расщепление соответствует расщеплению 5:3, которое теоретически возможно в потомстве от скрещивания форм гетерозиготных по двум генам и при комплементарном взаимодействии генов. Тогда как в результате молекулярно-генетического анализа наблюдается расщепление, характерное для случаев, когда устойчивость контролируется одним *Ry*-геном, находящимся в симплексном аллельном состоянии (*Rrrr*). Такие разногласия в результатах молекулярного и фитопатологического анализов, вероятно, можно объяснить наличием у исходных родительских форм не только ранее обнаруженных *Ry*-генов, но и неидентифицированных ранее *Ry*-генов, а также *Ny*-генов сверхчувствительности. Донорами *Ny*- и неидентифицированных ранее *Ry*-генов могут быть не только межвидовые гибриды – 99-10-1, 135-5-2005, но и сорта Бриз и Русский сувенир, которые, по данным оригинаторов, обладают устойчивостью к вирусным болезням. Известно, что в происхождении сорта Русский сувенир, участвует *S. chacoense* f. *Garciae* K2727 (ВИР), характеризующийся сверхчувствительностью к YBK.

При механической инокуляции YBK не всегда удается различить фенотипическое проявление генов крайней устойчивости и генов сверхчувствительности. С возможным вкладом в устойчивость *Ny*- и других *Ry*-генов также связано наличие большого (14 из 90 и 21 из 111) количества устойчивых генотипов с отсутствием маркеров в поколении F1 популяций 2107 и 2132, что сказалось на значении коэффициентов корреляции и уровне ассоциации «маркер-признак» (табл. 3). Поэтому для получения более объективной оценки прогностических способностей маркеров *Ry*-генов необходим параллельный скрининг популяций 2107 и 2132 на наличие *Ny*-генов.

Заключение. Расщепление по фенотипу показало, что устойчивость к YBK у исходных родительских форм, от которых получены популяции картофеля, обусловлена не только ранее обнаруженными *Ry*-генами. Поэтому невозможно объективно оценить уровень корреляции «маркер-признак», поскольку случаи «ложноотрицательных» (отсутствие маркеров в устойчивых генотипах) результатов исследований могут быть связаны с действием неидентифицированных ранее *Ry*-генов, а также *Ny*-генов сверхчувствительности.

В то же время наличие случаев «ложноположительных» результатов исследования (т. е. присутствие молекулярных маркеров в восприимчивых генотипах) подтверждает недостаточную эффективность маркеров M45, RYSC3, M6, YES3-3A для селекции картофеля на устойчивость к YBK. Однако RYSC3, M6, M45

и YES3-3A могут быть использованы как альтернатива SNP-маркерам в качестве недорогого и простого инструмента отбора генотипов на устойчивость к YBK и для пирамидирования *Ry*-генов в селекционных клонах картофеля. Также необходим поиск эффективных маркеров *Ny*-генов.

Список литературы

1. Song Y.-S., Schwarzfischer A. Development of STS markers for selection of extreme resistance (*Ry_{sto}*) to PVY and maternal pedigree analysis of extremely resistant cultivars. American Journal of Potato Research. 2008;85:159-170. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-008-9012-8>
2. Valkonen J. P. T. Elucidation of virus-host interactions to enhance resistance breeding for control of virus diseases in potato. Breeding Science. 2015;65(1):69-76. DOI: <https://doi.org/10.1270/jsbbs.65.69>
3. Бекетова М. П., Соколова Е. А., Рогозина Е. В., Кузнецова М. А., Хавкин Э. Е. Два ортолога гена *R1* устойчивости к фитофторозу у дикорастущих и культурных форм картофеля. Физиология растений. 2017;64(5):372-382. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0015330317050025>
4. Гавриленко Т. А., Клименко Н. С., Алпатьева Н. В., Костина Л. И., Лебедева В. А., Евдокимова З. З., Апаликова О. В., Новикова Л. Ю., Антонова О. Ю. Генетическое разнообразие сортов картофеля российской селекции и стран ближнего зарубежья по типам цитоплазм. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(6):753-764. DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ19.534>
5. Бирюкова В. А., Шмыгля И. В., Жарова В. А., Бекетова М. П., Рогозина Е. В., Митюшкин А. В., Мелёшин А. А. Молекулярные маркеры генов экстремальной устойчивости к Y вирусу картофеля в сортах и гибридах *Solanum tuberosum* L. Российская сельскохозяйственная наука. 2019;(5):17-22. DOI: <https://doi.org/10.31857/S2500-26272019517-22>
6. Slater A. T., Schultz L., Lombardi M., Rodoni B. C., Bottcher C., Cogan N. O. I., Forster J. W. Screening for Resistance to PVY in Australian Potato Germplasm. Genes. 2020;11(4):429. DOI: <https://doi.org/10.3390/genes11040429>
7. Kasai K., Morikawa Y., Sorri V. A., Valkonen J. P. T., Gebhardt C., Watanabe K. N. Development of SCAR markers to the PVY resistance gene *Ry_{adg}* based on a common feature of plant disease resistance genes. Genome. 2000;43(1):1-8. DOI: <https://doi.org/10.1139/g99-092>
8. Sagredo B. D., Mathias R. M., Barrientos P. C., Acuña B. I., Kalazich B. J., Rojas J. S. Evaluation of a SCAR RYSC3 marker of the *Ry_{adg}* gene to select resistant genotypes to potato virus Y (PVY) in the INIA potato breeding program. Chilean Journal of Agricultural Research. 2009;69(3):305-315. URL: <https://scielo.conicyt.cl/pdf/chiljar/v69n3/at02.pdf>
9. Ortega F., Lopez-Vizcon C. Application of Molecular Marker-Assisted Selection (MAS) for Disease Resistance in a Practical Potato Breeding Programme. Potato Research. 2012;55:1-13 DOI: <https://doi.org/10.1007/s11540-011-9202-5>
10. Fulladolsa A. C., Navarro F. M., Kota R., Severson K., Palta J. P., Charkowski A. O. Application of Marker Assisted Selection for Potato Virus Y Resistance in the University of Wisconsin Potato Breeding Program. American Journal of Potato Research. 2015;92(3):444-450. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-015-9431-2>
11. Dalla Rizza M., Vilar F. L., Torres D. G., Maeso D. Detection of PVY Extreme Resistance Genes in Potato Germplasm from the Uruguayan Breeding Program. Amer J of Potato Res. 2006;83:297-304. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02871590>
12. Ottoman R. J., Hane D. C., Brown C. R., Yilma S., James S. R., Mosley A. R., Crosslin J. M., Vales M. I. Validation and Implementation of Marker-Assisted Selection (MAS) for PVY Resistance (*Ry_{adg}* gene) in a Tetraploid Potato Breeding Program. American Journal of Potato Research. 2009;86:304-314. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-009-9084-0>
13. Lopez Pardo R., Barandalla L., Ritter E., de Galarreta J. I. R. Validation of molecular markers for pathogen resistance in potato. Plant Breeding. 2013;132(3):246-251. DOI: <https://doi.org/10.1111/pbr.12062>
14. Herrera M. D. R., Vidalon L. J., Montenegro J. D., Riccio C., Guzman F., Bartolini I., Ghislain M. Molecular and genetic characterization of the *Ry_{adg}* locus on chromosome XI from Andigena potatoes conferring extreme resistance to potato virus Y. Theoretical and Applied Genetics. 2018;131(9):1925-1938. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3123-5>
15. Gebhardt C., Valkonen J. P. T. Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. Annual Review of Phytopathology. 2001;39: 79-102. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.39.1.79>
16. Elison G. L., Hall D. G., Novy R. G., Whitworth J. L. Development and Application of a Multiplex Marker Assay to Detect PVY Resistance Genes in *Solanum tuberosum*. American Journal of Potato Research. 2020;97:289-296. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-020-09777-1>
17. Sanetomo R., Gebhardt C. Cytoplasmic genome types of European potatoes and their effects on complex agronomic traits. BMC Plant Biology. 2015;15(162):162. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0545-y>
18. Рогозина Е. В., Бирюкова В. А., Симаков Е. А., Жарова В. А., Чалая Н. А., Кузнецова М. А., Рогожин А. Н., Бекетова М. П., Фаина О. А., Хавкин Э. Е. Межвидовые гибриды как родительские формы для упреждающей селекции картофеля на устойчивость к болезням и вредителям. Достижения науки и техники АПК. 2018;32(1):26-31. DOI: <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2018-10105>

19. Рогозина Е. В., Терентьева Е. В., Потокина Е. К., Юркина Е. Н., Никулин А. В., Алексеев Я. И. Идентификация родительских форм для селекции картофеля, устойчивого к болезням и вредителям, методом мультиплексного ПЦР-анализа. *Сельскохозяйственная биология*. 2019;54(1):19-30.
DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2019.1.19rus>

20. Склярва Н. П., Яшина И. М. Аутотетраплоидное наследование у картофеля. *Картофель и овощи*. 1970;10:11-14.

21. Ермишин А. П., Свиточ О. В., Воронкова Е. В., Гукасян О. Н., Лукша В. И. Определение состава и аллельного состояния генов устойчивости к болезням и вредителям у родительских линий картофеля с помощью ДНК-маркеров. *Генетика*. 2016;52(5):569-578. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0016675816050052>

References

1. Song Y.-S., Schwarzfischer A. Development of STS markers for selection of extreme resistance ($R_{y_{sta}}$) to PVY and maternal pedigree analysis of extremely resistant cultivars. *American Journal of Potato Research*. 2008;85:159-170. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-008-9012-8>

2. Valkonen J. P. T. Elucidation of virus-host interactions to enhance resistance breeding for control of virus diseases in potato. *Breeding Science*. 2015;65(1):69-76. DOI: <https://doi.org/10.1270/jsbbs.65.69>

3. Beketova M. P., Sokolova E. A., Rogozina E. V., Kuznetsova M. A., Khavkin E. E. Two orthologs of late blight resistance gene *r1* in wild and cultivated potato. *Fiziologiya rasteniy*. 2017;64(5):372-382. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.7868/S0015330317050025>

4. Gavrilenko T. A., Klimenko N. S., Alpatieva 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. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(6):753-764. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ19.534>

5. Biryukova V. A., Shmiglya I. V., Zharova V. A., Beketova M. P., Rogozina E. V., Mityushkin A. V., Meleshin A. A. Molecular markers of genes for extreme resistance to potato virus Y in varieties and hybrids *Solanum tuberosum* L. *Rossiyskaya sel'skokhozyaystvennaya nauka*. 2019;(5):17-22. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.31857/S2500-26272019517-22>

6. Slater A. T., Schultz L., Lombardi M., Rodoni B. C., Bottcher C., Cogan N. O. I., Forster J. W. Screening for Resistance to PVY in Australian Potato Germplasm. *Genes*. 2020;11(4):429. DOI: <https://doi.org/10.3390/genes11040429>

7. Kasai K., Morikawa Y., Sorri V. A., Valkonen J. P. T., 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):1-8. DOI: <https://doi.org/10.1139/g99-092>

8. Sagredo B. D., Mathias R. M., Barrientos P. C., Acuña B. I., Kalazich B. J., Rojas J. S. Evaluation of a SCAR *RYSC3* marker of the *Ryadg* gene to select resistant genotypes to potato virus Y (PVY) in the INIA potato breeding program. *Chilean Journal of Agricultural Research*. 2009;69(3):305-315. URL: <https://scielo.conicyt.cl/pdf/chiljar/v69n3/at02.pdf>

9. Ortega F., Lopez-Vizcon C. Application of Molecular Marker-Assisted Selection (MAS) for Disease Resistance in a Practical Potato Breeding Programme. *Potato Research*. 2012;55:1-13 DOI: <https://doi.org/10.1007/s11540-011-9202-5>

10. Fulladolsa A. C., Navarro F. M., Kota R., Severson K., Palta J. P., Charkowski A. O. Application of Marker Assisted Selection for Potato Virus Y Resistance in the University of Wisconsin Potato Breeding Program. *American Journal of Potato Research*. 2015;92(3):444-450. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-015-9431-2>

11. Dalla Rizza M., Vilar F. L., Torres D. G., Maeso D. Detection of PVY Extreme Resistance Genes in Potato Germplasm from the Uruguayan Breeding Program. *Amer J of Potato Res*. 2006;83:297-304. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02871590>

12. Ottoman R. J., Hane D. C., Brown C. R., Yilma S., James S. R., Mosley A. R., Crosslin J. M., Vales M. I. Validation and Implementation of Marker-Assisted Selection (MAS) for PVY Resistance (*Ryadg* gene) in a Tetraploid Potato Breeding Program. *American Journal of Potato Research*. 2009;86:304-314. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-009-9084-0>

13. Lopez Pardo R., Barandalla L., Ritter E., de Galarreta J. I. R. Validation of molecular markers for pathogen resistance in potato. *Plant Breeding*. 2013;132(3):246-251. DOI: <https://doi.org/10.1111/pbr.12062>

14. Herrera M. D. R., Vidalon L. J., Montenegro J. D., Riccio C., Guzman F., Bartolini I., Ghislain M. Molecular and genetic characterization of the *Ryadg* locus on chromosome XI from Andigena potatoes conferring extreme resistance to potato virus Y. *Theoretical and Applied Genetics*. 2018;131(9):1925-1938. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3123-5>

15. Gebhardt C., Valkonen J. P. T. Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. *Annual Review of Phytopathology*. 2001;39: 79-102. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.39.1.79>

16. Elison G. L., Hall D. G., Novy R. G., Whitworth J. L. Development and Application of a Multiplex Marker Assay to Detect PVY Resistance Genes in *Solanum tuberosum*. *American Journal of Potato Research*. 2020;97:289-296. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-020-09777-1>

17. Sanetomo R., Gebhardt C. Cytoplasmic genome types of European potatoes and their effects on complex agronomic traits. *BMC Plant Biology*. 2015;15(162):162. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0545-y>

18. Rogozina E. V., Biryukova V. A., Simakov E. A., Zharova V. A., Chalaya N. A., Kuznetsova M. A., Rogozhin A. N., Beketova M. P., Fadina O. A., Khavkin E. E. Interspecific hybrids as parental lines in anticipatory breeding for potato resistant to disease and pests. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AICis*. 2018;32(1):26-31. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2018-10105>

19. Rogozina E. V., Terentjeva E. V., Potokina E. K., Yurkina E. N., Nikulin A. V., Alekseev Ya. I. Multiplex PCR-based identification of potato genotypes as donors in breeding for resistance to diseases and pests. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = Agricultural Biology. 2019;54(1):19-30. (In Russ.).

DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2019.1.19rus>

20. Sklyarova N. P., Yashina I. M. Autotetraploid inheritance in potatoes. *Kartofel' i ovoshchi* = Potato and Vegetables. 1970;10:11-14. (In Russ.).

21. Yermishin A. P., Svitoch O. V., Voronkova E. V., Gukasian O. N., Luksha V. I. Determination of the composition and the allelic state of disease and pest resistance genes in potato parental lines using DNA markers. *Genetika* = Russian Journal of Genetics. 2016;52(5):569-578. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.7868/S0016675816050052>

Сведения об авторах

✉ **Бирюкова Виктория Александровна**, кандидат биол. наук, зав. лабораторией молекулярных методов анализа генома, ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр картофеля имени А. Г. Лорха», ул. Лорха, д. 23, литер В, д. п. Красково, г. Люберцы, Московская область, Российская Федерация, 140051, e-mail: coordinazia@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-7521-6883>, e-mail: vika_biryukova@inbox.ru

Жарова Вера Александровна, кандидат с.-х. наук, старший научный сотрудник отдела экспериментального генофонда картофеля, ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр картофеля имени А. Г. Лорха», ул. Лорха, д. 23, литер В, д.п. Красково, г. Люберцы, Московская область, Российская Федерация, 140051, e-mail: coordinazia@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-7854-2526>

Чалая Надежда Александровна, кандидат с.-х. наук, старший научный сотрудник, ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова» (ВИР), ул. Б. Морская, д. 42, 44, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация, 190000, e-mail: secretary@vir.nw.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-8515-7941>

Шмыгля Ирина Валентиновна, старший научный сотрудник лаборатории молекулярных методов анализа генома, ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр картофеля имени А. Г. Лорха», ул. Лорха, д. 23, литер В, д. п. Красково, г. Люберцы, Московская область, Российская Федерация, 140051, e-mail: coordinazia@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-4727-7141>

Рогозина Елена Вячеславовна, доктор биол. наук, ведущий научный сотрудник, ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова» (ВИР), ул. Б. Морская, д. 42, 44, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация, 190000, e-mail: secretary@vir.nw.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-2743-068X>

Information about the authors

✉ **Victoria A. Biryukova**, PhD in Biological Science, Head of the Laboratory of Molecular Methods for Genome Analysis, Russian Potato Research Centre, st. Lorkh 23 B, Kraskovo, Lyubertsy, Moscow region, Russian Federation, 140051, e-mail: coordinazia@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-7521-6883>, e-mail: vika_biryukova@inbox.ru

Vera A. Zharova, PhD in Agricultural Science, senior researcher, the Department of Experimental Potato Gene Pool, Russian Potato Research Centre, st. Lorkh 23 B, Kraskovo, Lyubertsy, Moscow region, Russian Federation, 140051, e-mail: coordinazia@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-7854-2526>

Nadezhda A. Chalaya, PhD in Agricultural Science, senior researcher, Federal Research Center the N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Bolshaya Morskaya str., 42-44, St. Petersburg, Russian Federation, 190037, e-mail: secretary@vir.nw.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-8515-7941>

Irina V. Shmyglya, senior researcher, the Laboratory of Molecular Methods for Genome Analysis, Russian Potato Research Centre, st. Lorkh 23 B, Kraskovo, Lyubertsy, Moscow region, Russian Federation, 140051, e-mail: coordinazia@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-4727-7141>

Elena V. Rogozina, DSc in Biological Science, leading researcher, Federal Research Center the N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Bolshaya Morskaya str., 42-44, St. Petersburg, Russian Federation, 190037, e-mail: secretary@vir.nw.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-2743-068X>

✉ – Для контактов / Corresponding author