



Молекулярный скрининг сортов картофеля Фаленской селекционной станции на устойчивость к фитопатогенам

© 2021. А. В. Бакулина ✉, Л. С. Савинцева, О. Н. Башлакова, Н. Ф. Синцова
ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», г. Киров, Российская Федерация

Генотипы картофеля селекции Фаленской селекционной станции изучали на наличие маркеров генов устойчивости к ряду патогенов: цистообразующим золотистой и бледной нематодам, раку картофеля, вирусам X (PVX) и Y (PVY). Использовали метод мультиплексного ПЦР-анализа. В работе исследовали сорта Шурминский 2, Алиса, Виза, Чайка, Огниво, Дарик, Глория, Голубка, Виразж и перспективный сортообразец 56-09. У большинства (8 из 10) генотипов выявлен маркер, сцепленный с геном устойчивости к раку картофеля (*Sen1*). ДНК-маркер гена устойчивости к золотистой цистообразующей нематоде (*H1*) и маркер гена устойчивости к бледной нематоде (*Gpa2*) обнаружены у шести генотипов. Маркер гена устойчивости к PVX (*Rx1*) выявлен у сортов Шурминский 2, Алиса, Чайка, Голубка, Виразж. Установлено, что ни один из исследованных генотипов картофеля не несет маркеров *RYSC3*, *Ry186*, *YES3-3A*, сцепленных с генами устойчивости к PVY. Хотя полевая оценка устойчивости свидетельствует о наличии таковой у образцов Чайка, Дарик, Виразж, Алиса. Молекулярные маркеры, сцепленные с наибольшим количеством исследованных генов устойчивости (*H1*, *Gpa2*, *Sen1*, *Rx1*), выявлены у сортов Шурминский 2, Голубка, Виразж. Среди использованных в работе ДНК-маркеров в меньшей степени полевым наблюдениям соответствовали данные оценки генотипов картофеля с применением маркеров генов вирусостойчивости (маркеры PVX, *RYSC3*, *Ry186*, *YES3-3A*). Использование молекулярных маркеров позволяет определить наличие генов устойчивости и оценить перспективность образца за короткий промежуток времени, но при этом требует тщательного выбора ДНК-маркера, в высокой степени коррелирующего с проявлением признака.

Ключевые слова: *Solanum tuberosum* L., ДНК-маркеры, гены устойчивости, *Synchytrium endobioticum*, *Globodera rostochiensis*, *Globodera pallida*, PVX, PVY

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого» (тема № 0528-2019-0008).

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

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Бакулина А. В., Савинцева Л. С., Башлакова О. Н., Синцова Н. Ф. Молекулярный скрининг сортов картофеля Фаленской селекционной станции на устойчивость к фитопатогенам. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2021;22(3):340-350. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2021.22.3.340-350>

Поступила: 11.02.2021

Принята к публикации: 13.05.2021

Опубликована онлайн: 23.06.2021

Molecular screening of potato varieties bred by Falenki Breeding station for resistance to phytopathogens

© 2021. Anna V. Bakulina ✉, Larisa S. Savintseva, Olga N. Bashlakova, Nina F. Sintsova

Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Kirov, Russian Federation

The genotypes of potatoes bred by Falenki Breeding station were studied for the presence of resistance genes markers to the following pathogens: *Globodera rostochiensis*, *Globodera pallida*, *Synchytrium endobioticum*, potato virus X (PVX) and potato virus Y (PVY). The method of multiplex PCR analysis was used. The varieties Shurminsky 2, Alisa, Viza, Chayka, Ognivo, Darik, Gloriya, Golubka, Virazh and a promising variety sample 56-09 were studied. In most (8 out of 10) genotypes, marker linked to the *Sen1* gene of resistance to *S. endobioticum* was identified. DNA marker of the *G. rostochiensis* resistance gene (*H1*) and the *G. pallida* resistance gene marker (*Gpa2*) were found in six genotypes. The marker of the PVX resistance gene (*Rx1*) was detected in the varieties Shurminsky 2, Alisa, Chayka, Golubka, and Virazh. It has been established that none of the studied potato genotypes carries markers *RYSC3*, *Ry186*, *YES3-3A* linked to the PVY resistance genes. Although in the field, resistance was detected in the samples Chayka, Darik, Virazh, Alisa. Molecular markers linked to the largest number of resistance genes studied (*H1*, *Gpa2*, *Sen1*, and *Rx1*) were identified in the varieties Shurminsky 2, Golubka, and Virazh. Among the DNA markers used in the work, the data of potato genotype assessment using markers of virus resistance genes (PVX, *RYSC3*, *Ry186*, *YES3-3A*) were less consistent with field observations. The use of molecular markers makes it possible to determine the presence of resistance genes and assess the prospects of a sample in a short period of time, but, at the same time, requires careful choice of a DNA marker that is highly correlated with the manifestation of the trait.

Keywords: *Solanum tuberosum* L., DNA markers, resistance genes, *Synchytrium endobioticum*, *Globodera rostochiensis*, *Globodera pallida*, PVX, PVY

Acknowledgement: the research 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 Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky (theme No. 0528-2019-0008).

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

Conflict of interest: the authors declare no conflict of interest.

For citations: Bakulina A. V., Savintseva L. S., Bashlakova O. N., Sintsova N. F. Molecular screening of potato varieties bred by Falenki Breeding station for resistance to phytopathogens. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2021;22(3):340-350. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2021.22.3.340-350>

Received: 11.02.2021

Accepted for publication: 13.05.2021

Published online: 23.06.2021

Картофель – одна из важнейших продовольственных культур как в мире в целом, так и в России в частности. Селекция картофеля в Кировской области направлена на создание сортов, адаптированных к местным почвенно-климатическим условиям, а также на повышение устойчивости культуры к патогенам и вредителям. В настоящее время насчитывается около 30 наиболее распространенных болезней картофеля, ежегодные потери урожая от которых составляют 10-60 % [1, 2].

На территории России объектами внешнего и внутреннего карантина картофеля являются возбудитель рака картофеля *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. и золотистая цистообразующая нематода *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) Behrens. Потери урожая при поражении картофеля данными патогенами могут достигать от 50 до 100 % [3]. *S. endobioticum* поражает растения семейства Пасленовые, в том числе томаты, паслен, физалис. Зимние зооспорангии могут сохраняться в почве десятки лет, не теряя жизнеспособности, а при благоприятных для развития патогена условиях урожай может быть уничтожен полностью [4]. *G. rostochiensis* является наиболее распространенным вредителем картофеля, против которого, так же, как и против рака картофеля, не существует химических средств защиты, поэтому основной мерой борьбы является возделывание устойчивых сортов.

До настоящего времени на территории нашей страны не выявлена бледная картофельная нематода (*Globodera pallida* (Stone) Behrens), которая повсюду встречается в странах Европейского Союза [5]. Опасность данного патогена связана со способностью преодолевать резистентность большинства современных нематодоустойчивых сортов, которые имеют доминантный ген устойчивости *H1*, детерминирующий устойчивость к *G. rostochiensis*. Потенциальный риск обнаружения

новых патотипов и видов картофельных нематод, с одной стороны, требует постоянного мониторинга вредителя, с другой – создания генотипов с полигенной устойчивостью путем вовлечения в селекционный процесс сортов, обладающих устойчивостью к различным патотипам глободер [3, 6].

Повсеместное распространение на картофеле имеют вирусные патогены, среди которых X (potato virus X, PVX) и Y-вирусы (potato virus Y, PVY) имеют наибольшую экономическую значимость. Симптомы поражения растений PVX малозаметны, при этом снижение урожайности может достигать 30 %, а при сочетании заболевания с другими вирусами потери урожая могут быть и более значительными [7, 8]. Вирус PVY представлен несколькими штаммами, вызывающими мозаичность листьев, некроз жилок и кольцевую гниль. Некоторые из них способны приводить к полной потере урожая картофеля и представляют наибольшую экономическую угрозу среди многих вирусов, поражающих картофель [8].

Создание сортов картофеля, устойчивых к болезням и вредителям, является наиболее надежным, экономичным и экологически безопасным способом снижения потерь урожайности. При традиционной селекции, основанной на фенотипическом отборе, временной период от выделения образца с ценными признаками до его передачи на сортоиспытание составляет не менее 10 лет [9, 10]. При этом полевая устойчивость к фитопатогенам проявляется у генотипа в разной степени в зависимости от погодных условий вегетационного периода. Сократить время и повысить эффективность отбора устойчивых форм позволяет маркер-опосредованная селекция (marker assisted selection – MAS) [11, 12]. С применением молекулярных маркеров (ДНК-маркеров) можно проводить скрининг на устойчивость в ранних клональных поколениях, что позволяет уменьшить количество и масштабы полевых

испытаний, сократить время и ресурсы, затрачиваемые на производство новых сортов [13, 14]. Например, при отборе нематодоустойчивых форм затраты на полевую оценку и ДНК-анализ образца соотносятся как 3:1 [15].

В настоящее время выявлены наиболее эффективные маркеры генов и локусов устойчивости для использования в селекции картофеля. Среди них маркеры PVX и Ry186 [16], YES3-3A, RYSC3 для выявления R-генов, определяющих устойчивость к вирусам X и Y соответственно, маркер NL25 [17] для скрининга гена *Sen1* устойчивости к *S. endobioticum*, а также маркеры генов *H1*, *Gro1* и *Gpa2* [11, 18, 19, 20] устойчивости к нематодам. Значительный интерес представляет использование этих маркеров для изучения генотипов картофеля местной селекции, адаптированных к региональным условиям, для выявления среди них наиболее ценных образцов, несущих гены устойчивости, и дальнейшего планирования селекционной работы.

Цель исследований – скрининг сортов картофеля селекции Фаленской селекционной станции на наличие ДНК-маркеров, сцепленных с генами устойчивости к цистообразующим нематодам *G. rostochiensis* (гены *H1*, *Gro1-4*) и *G. pallida* (*Gpa2*), раку картофеля (*Sen1*), вирусам PVX (*Rx1*) и PVY (*Ryadg*, *Rychc*, *Rysto*).

Материал и методы. Материалом для исследования служили сорта картофеля (Шурминский 2, Алиса, Виза, Чайка, Огниво, Дарик, Глория, Голубка, Вираз) и перспективный сортообразец (56-09) селекции Фаленской селекционной станции – филиала ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока. В работе использовали ДНК-маркеры, показывающие высокий уровень корреляции наличия амплифицированного фрагмента и устойчивости к патогену согласно данным зарубежных и российских исследований [16, 17, 18, 21, 22, 23, 24]. В геноме картофеля исследуемых генотипов определяли наличие десяти молекулярных маркеров, сцепленных с генами устойчивости к следующим патогенам:

- золотистая нематода (маркеры TG-689, 57R, N195 (ген *H1*); маркер Gro-1-4-1 (ген *Gro-1-4*));
- бледная нематода (маркер Gpa2-2 (ген *Gpa2*));
- рак картофеля (маркер NL25 (ген *Sen1*));

- вирус X (маркер PVX (ген *Rx1*));
- вирус Y (маркеры RYSC3 (ген *Ryadg*), Ry186 (ген *Rychc*), YES3-3A (ген *Rysto*)).

Фрагментный анализ на наличие маркеров генов устойчивости картофеля проводили с помощью набора реагентов «ГенЭксперт «Маркеры генов устойчивости картофеля»» («Синтол», Россия) на базе научно-производственной компании «Синтол» (г. Москва). Для идентификации среди генетически разнообразных форм картофеля генотипов с генами устойчивости использовали мультиплексный ПЦР-анализ на выявление десяти приведенных выше маркеров [12]. Для выделения ДНК использовали клубни картофеля, оценку качества и количества выделенной ДНК проводили на спектрофотометре NanoDrop ND-1000 (США). Амплификацию ДНК осуществляли с помощью термоциклера Applied Biosystems Thermal Cycler 2720 («ThermoFisher Scientific», США). В качестве положительного контроля использовали смесь десяти плазмид, содержащих искомые фрагменты ДНК картофеля, отрицательный контроль – вода. Реакционная смесь (25 мкл) содержала 5-15 нг исследуемой ДНК. Режим ПЦР: 5 мин при 95 °C (1 цикл); 20 с при 95 °C, 30 с при 61 °C, 40 с при 72 °C (40 циклов); 5 мин при 72 °C (1 цикл). Визуализацию ПЦР-продуктов осуществляли методом капиллярного электрофореза на генетическом анализаторе «Нанофор 05» (Институт аналитического приборостроения РАН). Учет результатов осуществляли автоматически с использованием программы «ГенЭксперт» версия 5.0.1.6.

Фенотипическую оценку устойчивости исследуемых генотипов картофеля к карантинным патогенам (*G. rostochiensis* и *S. endobioticum*) определяли на провокационном фоне ФГБНУ «ФИЦ картофеля имени А. Г. Лорха»; устойчивость к вирусам оценивали визуально в полевых условиях по 9-балльной шкале¹: 1 балл – неустойчив (симптомы отмечены более чем у 60 % растений); 3 балла – слабоустойчив (поражено от 30 до 60 % растений); 5 баллов – среднеустойчив (поражено от 10 до 30 % растений); 7 баллов – устойчив (до 10 % растений); 9 баллов – высокоустойчив (отсутствие поражения).

¹Симаков Е. А., Склярова Н. П., Яшина И. М. Методические указания по технологии селекционного процесса картофеля. М.: ООО «Редакция журнала «Достижение науки и техники АПК», 2006. 70 с.

Результаты и их обсуждение.

Результаты проведенного скрининга десяти генотипов картофеля селекции Фаленской селекционной станции с использованием ДНК-маркеров генов устойчивости к основным патогенам картофеля приведены в таблице 1. Установлено, что большая часть исследованных образцов (8 из 10) является носителями гена *Sen1* устойчивости к раку картофеля. Этот факт обусловлен тем, что устойчивость к *S. endobioticum* является обязательным требованием для включения новых сортов в реестр селекционных достижений [2]. Маркер NL25 является наиболее используемым в прикладных исследованиях и обнаружен практически у всех ракоустойчивых отечественных и зарубежных сортов, проанализированных с помощью ДНК-маркеров [25, 26, 27]. ПЦР-анализ с использованием маркера NL25 не подтвердил наличие гена устойчивости *Sen1* у образца 56-09, перспективного по хозяйственно ценным признакам, а также сорта Дарик, который, согласно данным полевых исследований, характеризуется как ракоустойчивый [28]. Известно, что доминантный аллель гена *Sen1* полностью блокирует развитие и репродуктивные способности *S. endobioticum* патотипа 1 [3, 29], распространенного в нашей стране. При этом, есть данные, что устойчивость к нему может быть обусловлена также другими локусами, находящимися за пределами хромосомы XI [3, 11, 30].

Для оценки устойчивости к нематодам наиболее эффективным считается применение маркеров генов *H1*, *Gro1-4* и *Gpa2* [3]. Ген устойчивости к *G. rostochiensis* (*H1*) выявлен у шести генотипов картофеля. В большинстве случаев (сорта Шурминский 2, Дарик, Голубка, Вираз, 56-09) присутствовали все три используемых маркера, кроме сорта Глория, где подтвердилось наличие двух маркеров гена: 57R, N195. Ни один из исследованных образцов не является носителем другого гена устойчивости к золотистой цистообразующей нематоды – *Gro1-4*.

Таблица 1 – Результаты скрининга исследуемых генотипов картофеля на устойчивость к фитопатогенам с использованием ДНК-маркеров /
Table 1 – Results of the potato genotypes screening for resistance to phytopathogens using DNA markers

Геном / Genotype	<i>G. rostochiensis</i>				<i>G. pallida</i>				<i>S. endobioticum</i>				<i>PVX</i>				<i>PVY</i>			
	<i>H1</i>				<i>Gro1-4</i>				<i>Gpa2</i>				<i>Rx1</i>				<i>Ryadg</i>			
	<i>57R</i>				<i>N195</i>				<i>Gpa 2-2</i>				<i>PVX</i>				<i>Ry186</i>			
	<i>TG-689</i>				<i>Gro 1-4-1</i>				<i>NL 25</i>				<i>YES3-3A</i>				<i>YES3-3A</i>			
Шурминский 2 / Shurminskiy 2	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Алиса / Alisa	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Виза / Viza	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Чайка / Chayka	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Огниво / Ognivo	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Дарик / Darik	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Глория / Gloriya	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Голубка / Golubka	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Вираз / Virazh	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
56-09	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Частота встречаемости маркера / Frequency of the marker	0,5	0,6	0,6	0,6	0	0	0	0	0,6	0,8	0,5	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0

Селекция на устойчивость к *G. rostochiensis* ведется преимущественно с использованием *Solanum tuberosum* ssp. *andigenum*, формы которого обладают моногенной устойчивостью к распространенному в России патотипу Ro1 [6]. Большая часть устойчивых к *G. rostochiensis* сортов являются носителями гена *H1* и встречаемость маркеров гена *Gro1-4* при изучении широкого набора генотипов ниже, чем маркеров гена *H1* [3, 18, 19, 27]. Данные генетического анализа устойчивости к *G. rostochiensis* исследованных нами сортов согласу-

ются с полевой оценкой их устойчивости: сорта Алиса, Виза, Огниво, Чайка, восприимчивые к патогену, не являются носителями генов устойчивости *H1* и *Gro1-4* (табл. 2). Исключение составил сорт Дарик, у которого при наличии восприимчивого фенотипа, были выявлены все три маркера гена *H1*. Наличие ложноположительного результата, вероятно, объясняется сложностью структуры и регуляции экспрессии локуса *H1* [20], и имело место и в других работах при применении аналогичных ДНК-маркеров [12, 23, 27].

Таблица 2 – Данные фенотипической оценки устойчивости исследуемых генотипов картофеля /
Table 2 – Data of phenotypic assessment of the studied potato genotypes resistance

Генотип / Genotype	Устойчивость к фитопатогенам / Resistance to phytopathogens		
	<i>G. rostochiensis</i>	<i>S. endobioticum</i>	вирусы / viruses
Шурминский 2 / Shurminskiy 2	R	R	MR
Алиса / Alisa	S	R	MR
Виза / Viza	S	R	MR
Чайка / Chayka	S	R	R
Огниво / Ognivo	S	R	MR
Дарик / Darik	S	R	R
Глория / Gloriya	R	R	HR
Голубка / Golubka	R	R	WR
Вираз / Virazh	R	R	MR
56-09	R	S	HR

Примечания: HR (highly resistant) – высокоустойчивый; R (resistant) – устойчивый; MR (medium resistant) – среднеустойчивый; WR (weakly resistant) – слабоустойчивый; S (susceptible) – восприимчивый / Note: HR (highly resistant) – highly resistant; R (resistant) – stable; MR (medium resistant) – medium resistant; WR (weakly resistant) – weak resistant; S (susceptible) – susceptible

Наличие гена устойчивости к *G. pallida* (*Gpa2*) определяли с использованием маркера *Gpa2-2*. Ген *Gpa2* выявлен у шести сортов, из которых три (Шурминский 2, Голубка, Вираз) также имеют ген *H1* и, следовательно, несут гены устойчивости к двум видам нематод (*G. rostochiensis*, *G. pallida*). Сорта Алиса, Чайка, Огниво являются носителями одного из исследованных генов устойчивости к нематодам – *Gpa2*. Хотя на территории России вид *G. pallida* не обнаружен, случайная интродукция этого агрессивного патогена возможна в результате ввоза семенного материала из стран Западной Европы [23]. Использование в селекционном процессе доноров гена *Gpa2* является целесообразным для создания генотипов с комплексной устойчивостью к картофельным цистообразующим нематодам.

Ген *Gpa2* локализован на хромосоме XII в составе кластера генов устойчивости к дру-

гим патогенам, в частности гена *Rx1*, кодирующего устойчивость картофеля к вирусу X [31]. Маркер PVX выявлен у тех же сортов, что и маркер *Gpa2-2*, за исключением сорта Огниво (табл. 1). Полевая устойчивость к вирусам у генотипов с геном *Rx1* характеризуется как средняя (сорта Шурминский 2, Алиса, Вираз), выше средней (Чайка) и слабая (Голубка). Таким образом, для данного спектра генотипов наличие маркера PVX совпадало с фенотипической оценкой устойчивости. В то же время сорта Глория и Дарик не содержат маркер PVX, но проявляют высокую полевую вирусоустойчивость.

Надежный механизм устойчивости картофеля к различным штаммам вируса Y обеспечивают *Ry*-гены [32]. Для выявления генов *Ryadg*, *Rychc*, *Rysto* в работе использовали маркеры RYSC3, Ry186, YES3-3A соответственно. Ни у одного из исследованных сортов

не было обнаружено маркеров генов устойчивости к PVY. Сорта Голубка и Огниво неустойчивы к PVY и в полевых условиях. После оздоровления посадочного материала данные сорта склонны к накоплению Y-вируса в течение нескольких вегетационных периодов, что подтверждено данными серологического анализа. То есть отсутствие маркеров RYSC3, Ryl86, YES3-3A для этих сортов совпадает с восприимчивостью к патогену. Однако сорта Чайка, Дарик, Вираз, Алиса обладали высокой полевой устойчивостью к PVY, но при этом не показали наличие перечисленных маркеров.

Таким образом, данные лабораторных исследований на наличие маркеров генов устойчивости к вирусам (PVX и PVY) не всегда соответствовали полевым наблюдениям. Несмотря на отсутствие маркеров устойчивости к данным вирусам, многие сорта проявляют полевую вирусоустойчивость. Это может быть обусловлено следующими причинами. Во-первых, известно о различной диагностической ценности маркеров генов устойчивости. Например, среди маркеров, позволяющих наиболее эффективно оценивать устойчивость картофеля к PVY, в работе [32] выделен маркер STM0003, сцепленный с геном *Rysto*, для которого наличие маркера подтверждено высокой устойчивостью сортов. Во-вторых, нестабильность вирусной нагрузки в окружающей среде: неравномерность проявления вирусных инфекций в поле наблюдается в течение нескольких лет сортоиспытания. Кроме того, за последние несколько десятилетий значительно расширились ареал и видовой состав вирусных инфекций картофеля. У наиболее распространенных вирусов (PVX, PVY) обнаружены более агрессивные штаммы. В настоящее время наблюдается расширение ареалов насекомых-переносчиков инфекций, что, вероятно, связано с повышением температуры, вызванным глобальным потеплением. Экспорт продукции растениеводства (овощи, декоративные культуры) является источником ввоза насекомых-носителей вирусных инфекций [33].

Итак, использование молекулярных маркеров позволяет определить наличие генов устойчивости и оценить перспективность образца за короткий промежуток времени [15], но при этом требует тщательного выбора ДНК-маркера, в высокой степени коррелирующего с проявлением признака. Картофель – культура, для которой MAS применяется достаточно активно и в нашей стране, что дает возможность сопоставить полученные результаты

с данными других исследователей. Например, для сортов Шурминский 2, Виза, Чайка и Алиса оценка с использованием маркеров 57R, TG689, N195 к гену *H1* соотносится с результатами скрининга в работе [27], для сортов Вираз и Огниво – по маркерам 57R, N195, Gro-1-4-1 [34], для генотипов Алиса, Виза, Вираз, Огниво, Шурминский 2, Чайка – по маркеру RYSC3 [32].

Заключение. Молекулярный скрининг сортов картофеля селекции Фаленской селекционной станции показал наличие генов устойчивости к следующим фитопатогенам: цистообразующие нематоды (*G. rostochiensis*, *G. pallida*), рак картофеля (*S. endobioticum*), вирус X. Среди десяти исследованных сортов картофеля по частоте встречаемости преобладали маркеры гена устойчивости к раку картофеля *Sen1* (частота встречаемости 0,8), реже встречались маркеры гена устойчивости к бледной нематоды *Gpa2* (0,6), гена *H1* устойчивости к *G. rostochiensis* (0,6) и гена *Rx1* устойчивости к вирусу X (0,5). У исследованных генотипов не выявлены маркеры генов устойчивости к вирусу Y (*Ryadg*, *Rychc*, *Rysto*), а также гена *Gro1-4*, обеспечивающего устойчивость к широкому набору патотипов *G. rostochiensis*.

Максимальное количество маркеров, сцепленных с четырьмя генами устойчивости (*H1*, *Gpa2*, *Sen1*, *Rx1*), установлено у сортов: Шурминский 2, Голубка, Вираз. Данные генотипы, таким образом, являются носителями генов устойчивости к обоим карантинным патогенам картофеля – золотистой картофельной нематоды и раку картофеля. Также генетическая устойчивость к карантинным объектам (гены *H1*, *Sen1*) зафиксирована у сорта Глория. У сортов Алиса и Чайка выявлено по три гена устойчивости (*Gpa2*, *Sen1*, *Rx1*), но при этом отсутствуют гены устойчивости к *G. rostochiensis*. У трех генотипов картофеля выявлены маркеры к генам устойчивости только к одному из исследованных патогенов: у сорта Дарик и селекционного номера 56-09 – маркеры TG-689, 57R и N195 гена *H1*, у сорта Виза – маркер NL25 гена *Sen1*.

Исследованные с помощью ПЦР-маркеров генотипы картофеля, таким образом, различаются по количеству выявленных генов устойчивости, что позволяет вести селекционную работу с применением образцов, содержащих оптимальный набор генов устойчивости в сочетании с их хозяйственно ценными качествами. У использованных в работе сортов можно отметить такие ценные признаки, как

высокая урожайность (Вираз, Алиса, Чайка, Виза), хорошие вкусовые качества (Алиса, Чайка, Глория, Виза), высокая товарность клубней (Шурминский 2, Алиса, Чайка), устойчивость к фитофторозу (Виза, Огниво), высокое содержание сухих веществ (Голубка, Вираз), пригодность для промышленной переработки (Голубка), лежкость (Огниво), повышенное содержание витамина С (Виза). Это обуславливает их ценность для использования в селекционном процессе, т. к. нередко наличие устойчивости коррелирует с потерей хозяйственно ценных качеств.

Проведенный скрининг выявил необходимость вовлечения в селекционный процесс доноров гена *Gro1-4*, который в отличие от гена *H1*, обеспечивающего устойчивость к двум патотипам (Ro1 и Ro4) *G. rostochiensis*, связан с устойчивостью ко всем известным патотипам патогена. Также установлена недостаточная генетическая защищенность местных сортов к вирусам, в особенности к PVY.

Метод MAS является эффективным способом создания генотипов картофеля с заданны-

ми свойствами. Однако важным критерием для выбора маркеров генов устойчивости является их высокая диагностическая ценность. В меньшей мере корреляция данных о наличии ДНК-маркеров с полевой устойчивостью для исследованных нами генотипов отмечена для устойчивости к вирусам PVX и PVY, что требует в дальнейшем применения других маркеров и информативной фенотипической оценки в стандартных условиях для исследуемых сортов.

В связи с постоянной совместной эволюцией взаимоотношений патогена и хозяина, изменением условий окружающей среды, распространением новых фитопатогенных видов и потенциальной угрозой ввоза более агрессивных патогенов картофеля из-за рубежа создание сортов с комплексной устойчивостью служит превентивной мерой, для того чтобы обезопасить урожай этой важной культуры. Селекция с использованием эффективных маркеров генов устойчивости, генетический скрининг исходных форм и перспективных гибридов необходимы для создания сортов картофеля в современных условиях.

Список литературы

1. Кузнецова М. А. Защита картофеля. Защита и карантин растений. 2007;(S5):62(2)-88(28). Режим доступа: https://www.studmed.ru/kuznecova-ma-zaschita-kartofelya_29ebc5835a5.html
2. Сайнакова А. Б., Романова М. С., Красников С. Н., Литвинчук О. В., Алексеев Я. И., Никулин А. В., Терентьева Е. В. Исследование коллекционных образцов картофеля на наличие генетических маркеров устойчивости к фитопатогенам. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(1):18-24. DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ18.326>
3. Хютти А. В., Антонова О. Ю., Мироненко Н. В., Гавриленко Т. А., Афанасенко О. С. Устойчивость картофеля к карантинным болезням. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(1):51-61. DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ17.223>
4. Пересыпкин В. Ф. Болезни сельскохозяйственных культур. Т. 2. Болезни технических культур и картофеля. Киев: Урожай, 1990. 248 с. Режим доступа: https://www.studmed.ru/peresyppkin-vf-bolezni-selskohozyaystvennyh-kultur-t-2-bolezni-tehnicheskikh-kultur-i-kartofelya_a21c34fa4a8.html
5. Limantseva L., Mironenko N., Shuvalov O., Antonova O., Khiutti A., Novikova L., Afanasenko O., Spooner D., Gavrilenko T. Characterization of resistance to Globodera rostochiensis pathotype Ro1 in cultivated and wild potato species accessions from the Vavilov Institute of Plant Industry. Plant Breeding. 2014;133(5):660-665. DOI: <https://doi.org/10.1111/pbr.12195>
6. Шестеперов А. А., Грибоедова О. Г. Создание нематодоустойчивых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур. Аграрная наука. 2019;(S2):130-134. DOI: <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-2-130-134>
7. Lico C., Benvenuto E., Baschieri S. The Two-Faced Potato Virus X: From Plant Pathogen to Smart Nanoparticle. Front. Plant Sci. 2015;6:1009. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01009>
8. Макарова С. С., Макаров В. В., Тальянский М. Э., Калинина Н. О. Устойчивость картофеля к вирусам: современное состояние и перспективы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(1):62-73. DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ17.224>
9. Симаков Е. А., Складова Н. П., Яшина И. М. Методические указания по технологии селекционного процесса картофеля. Российская акад. с.-х. наук, Всероссийский науч.-исслед. ин-т картофельного хозяйства им. А. Г. Лорха. М.: Изд-во Достижения науки и техники АПК, 2006. 70 с. Режим доступа: <https://search.rsl.ru/ru/record/01002983570>
10. Gebhardt C. Bridging the gap between genome analysis and precision breeding in potato. Trends in Genetics. 2013;29(4):248-256. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tig.2012.11.006>
11. Gebhardt C., Bellin A., Henselewski A., Lehmann W., Schwarzfischer A., Valkonen J. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato. Theor. Appl. Genet. 2006;112:1458-1464. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0248-8>

12. 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>
13. Slater A. T., Noel O. I., Cogan N. O. I., Forster J. W. Cost analysis of the application of marker-assisted selection in potato breeding. Mol Breeding. 2013;32:299-310. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11032-013-9871-7>
14. 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(4):455-472. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-015-9455-7>
15. Хлесткина Е. К., Шумный В. К., Колчанов Н. А. Маркер-ориентированная селекция и примеры ее использования в мировом картофелеводстве. Достижения науки и техники АПК. 2016;30(10):5-8. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=27175115>
16. Mori K., Sakamoto Y., Mukojima N., Tamiya S., Nakao T., Ishii T., Hosaka K. Development of a multiplex PCR method for simultaneous detection of diagnostic DNA markers of five disease and pest resistance genes in potato. Euphytica. 2011;180:347-355. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0381-6>
17. Hehl R., Faurie E., Hesselbach J., Salamini F., Whitham S., Baker B., Gebhardt C. TMV resistance gene N homologues are linked to Synchytrium endobioticum resistance in potato. Theor Appl Genet. 1999;98:379-386. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s001220051083>
18. Asano K., Kobayashi A., Tsuda S., Nishinaka M., Tamiya S. DNA marker-assisted evaluation of potato genotypes for potential resistance to potato cyst nematode pathotypes not yet invading into Japan. Breeding Science. 2012;62(2):142-150. DOI: <https://doi.org/10.1270/jsbbs.62.142>
19. Milczarek D., Flis B., Przetakiewicz A. Suitability of molecular markers for selection of potatoes resistant to Globodera spp. Am. J. Potato Res. 2011;88:245-255. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-011-9189-0>
20. Finkers-Tomczak A., Bakker E., de Boer J., van der Vossen E., Achenbach U., Golas T., Suryaningrat S., Smant G., Bakker J., Govers A. Comparative sequence analysis of the potato cyst nematode resistance locus H1 reveals a major lack of co-linearity between three haplotypes in potato (Solanum tuberosum ssp.). Theor Appl Genet. 2011;122(3):595-608. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1472-9>
21. 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>
22. Song Y. S., Hepting L., Schweizer G., Hartl L., Wenzel G., Schwarzfischer A. Mapping of extreme resistance to PVY (Ry^{sto}) on chromosome XII using anther-culture-derived primary dihaploid potato lines. Theor Appl Genet 2005;111:879-887. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-005-0010-7>
23. Бирюкова В. А., Шмыгля И. В., Абросимова С. Б., Мананков В. В., Митюшкин А. В., Рогозина Е. В., Киру С. Д., Чалая Н. А., Мелешин А. А., Жарова В. А. Применение молекулярных маркеров в селекции на устойчивость к картофельной цистообразующей нематоде. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2017;178(1):92-103. DOI: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2017-1-92-103>
24. 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. Plant Breeding. 2012;131(2):315-321. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2012.01949.x>
25. Лукша В. И., Воронкова Е. В., Гукасян О. Н., Ермишин А. П. Оценка первичных дигамплоидов *S. tuberosum* на наличие генов устойчивости к болезням и вредителям методом ПЦР-анализа. Молекулярная и прикладная генетика. 2012;13:82-87. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38473563>
26. Бирюкова В. А., Шмыгля И. В., Абросимова С. Б., Запекина Т. И., Мелешин А. А., Митюшкин А. В., Мананков В. В. Поиск источников генов устойчивости к патогенам среди образцов селекционно-генетических коллекций ВНИИКХ с использованием молекулярных маркеров. Защита картофеля. 2015;(1):3-7. Режим доступа: http://www.kartofel.org/zakart/zk1_2015.pdf
27. Антонова О. Ю., Швачко Н. А., Новикова Л. Ю., Шувалов О. Ю., Костина Л. И., Клименко Н. С., Шувалова А. Р., Гавриленко Т. А. Генетическое разнообразие сортов картофеля российской селекции и стран ближнего зарубежья по данным полиморфизма SSR-локусов и маркеров R-генов устойчивости. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(5):596-606. DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ16.181>
28. Синцова Н. Ф., Лыскова И. В., Сергеева З. Ф. Перспективные направления селекции картофеля на Фаленской селекционной станции. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2011;6(25):8-13. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17039038>
29. Lellbach H., Effmert M. Ergebnisse einer Diallelanalyse zur Vererbung der Resistenz gegen Synchytrium endobioticum (Schilb.) Perc., Pathotyp 1 (D1) bei Kartoffeln (*Solanum tuberosum* L.) Potato Research 1990;33:251-256. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02358454>
30. Prodhomme C., Vos P., Paulo M. J., Tammes J. E., Richard G. F., Visser R. G. F., Jack H., Vossen J. H., Eck H. J. Distribution of P1(D1) wart disease resistance in potato germplasm and GWAS identification of haplotype-specific SNP markers. Theoretical and Applied Genetics. 2020;133:1859-1871. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03559-3>

31. Van der Vossen E. A., van der Voort J. N. R., Kanyuka K., Bendahmane A., Sandbrink H., Baulcombe D. C., Bakker J., Stiekema W. J., Klein-Lankhorst R. M. Homologues of a single resistance-gene cluster in potato confer resistance to distinct pathogens: a virus and a nematode. *The Plant Journal*. 2000;23(5):567-576. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdfdirect/10.1046/j.1365-3113x.2000.00814.x>
32. Клименко Н. С., Гавриленко Т. А., Костина Л. И., Мамадбокирова Ф. Т., Антонова О. Ю. Поиск источников устойчивости к *Globodera pallida* и к PVX в коллекции отечественных сортов картофеля с использованием молекулярных маркеров. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(1):42-48. DOI: <https://doi.org/10.30901/2658-6266-2019-1-42-48>
33. Рогозина Е. В., Мироненко Н. В., Афанасенко О. С., Мацухито Ю. Широко распространенные и потенциально опасные для российского агропроизводства возбудители вирусных болезней картофеля. *Вестник защиты растений*. 2016;4(90):24-33. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28376320&>
34. Клименко Н. С., Антонова О. Ю., Костина Л. И., Мамадбокирова Ф. Т., Гавриленко Т. А. Маркер-опосредованная селекция отечественных сортов картофеля с маркерами генов устойчивости к золотистой картофельной нематодой (патотип Ro1). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(4):66-75. DOI: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2017-4-66-75>

References

1. Kuznetsova M. A. Zashchita kartofelya. [Potato protection]. *Zashchita i karantin rasteniy*. 2007;(S5):62(2)-88(28). (In Russ.). URL: https://www.studmed.ru/kuznecova-ma-zaschita-kartofelya_29ebc5835a5.html
2. Saynakova A. B., Romanova M. S., Krasnikov S. N., Litvinchuk O. V., Alekseev Ya. I., Nikulin A. V., Terent'eva E. V. *Issledovanie kollektsionnykh obraztsov kartofelya na nalichie geneticheskikh markerov ustoychivosti k fitopatogenam*. [Testing potato collection samples for the presence of genes for resistance to phytopathogens by means of DNA markers]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(1):18-24. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ18.326>
3. Khyutti A. V., Antonova O. Yu., Mironenko N. V., Gavrilenko T. A., Afanasenko O. S. *Ustoychivost' kartofelya k karantinnykh boleznyam*. [Potato resistance to quarantine diseases]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(1):51-61. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ17.223>
4. Peresyupkin V. F. *Bolezni sel'skokhozyaystvennykh kul'tur*. [Diseases of agricultural crops]. Vol. 2. *Bolezni tekhnicheskikh kul'tur i kartofelya*. [Diseases of industrial crops and potatoes]. Kiev: Urozhay, 1990. 248 c. URL: https://www.studmed.ru/peresyupkin-vf-bolezni-selskokhozyaystvennykh-kulturn-t-2-bolezni-tehnicheskikh-kulturn-i-kartofelya_a21c34fa4a8.html
5. Limantseva L., Mironenko N., Shuvalov O., Antonova O., Khyutti A., Novikova L., Afanasenko O., Spooner D., Gavrilenko T. Characterization of resistance to *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1 in cultivated and wild potato species accessions from the Vavilov Institute of Plant Industry. *Plant Breeding*. 2014;133(5):660-665. DOI: <https://doi.org/10.1111/pbr.12195>
6. Shesteporov A. A., Griboedova O. G. *Sozdanie nematodoustoychivyykh sortov i gibridov sel'skokhozyaystvennykh kul'tur*. [The creation of nematode resistant varieties and hybrids of agricultural crops]. *Agrarnaya nauka* = Agrarian science. 2019;(S2):130-134. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-2-130-134>
7. Lico C., Benvenuto E., Baschieri S. The Two-Faced Potato Virus X: From Plant Pathogen to Smart Nanoparticle. *Front. Plant Sci*. 2015;6:1009. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01009>
8. Makarova S. S., Makarov V. V., Tal'yanskiy M. E., Kalinina N. O. *Ustoychivost' kartofelya k virusam: sovremennoe sostoyanie i perspektivy*. [Resistance to viruses of potato: current status and prospects]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(1):62-73. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ17.224>
9. Simakov E. A., Sklyarova N. P., Yashina I. M. *Metodicheskie ukazaniya po tekhnologii selektsionnogo protsessu kartofelya*. Rossiyskaya akad. s.-kh. nauk, Vserossiyskiy nauch.-issled. in-t kartofel'nogo khoz-va im. A. G. Lorkha. [Methodological guidelines for the technology for the potato breeding process. Russian Academy of Agricultural Sciences, The Lorch Potato Research Center]. Moscow: Izd-vo Dostizheniya nauki i tekhniki APK, 2006. 70 p. URL: <https://search.rsl.ru/ru/record/01002983570>
10. Gebhardt C. Bridging the gap between genome analysis and precision breeding in potato. *Trends in Genetics*. 2013;29(4):248-256. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tig.2012.11.006>
11. Gebhardt C., Bellin A., Henselewski A., Lehmann W., Schwarzfischer A., Valkonen J. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato. *Theor. Appl. Genet*. 2006;112:1458-1464. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0248-8>
12. Rogozina E. V., Terent'eva E. V., Potokina E. K., Yurkina E. N., Nikulin A. V., Alekseev Ya. I. *Identifikatsiya roditel'skikh form dlya seleksii kartofelya, ustoychivogo k boleznyam i vreditelyam, metodom mul'tipleksnogo PtsR-analiza*. [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>
13. Slater A. T., Noel O. I., Cogan N. O. I., Forster J. W. Cost analysis of the application of marker-assisted selection in potato breeding. *Mol Breeding*. 2013;32:299-310. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11032-013-9871-7>

14. 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(4): 455-472. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-015-9455-7>
15. Khlestkina E. K., Shumnyy V. K., Kolchanov N. A. *Marker-orientirovannaya selektsiya i primery ee ispol'zovaniya v mirovom kartofelevodstve*. [Marker-assisted selection and examples of its application in world potato growing]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AICis*. 2016;30(10):5-8. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=27175115>
16. Mori K., Sakamoto Y., Mukojima N., Tamiya S., Nakao T., Ishii T., Hosaka K. Development of a multiplex PCR method for simultaneous detection of diagnostic DNA markers of five disease and pest resistance genes in potato. *Euphytica*. 2011;180:347-355. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0381-6>
17. Hehl R., Faurie E., Hesselbach J., Salamini F., Whitham S., Baker B., Gebhardt C. TMV resistance gene N homologues are linked to Synchytrium endobioticum resistance in potato. *Theor Appl Genet*. 1999;98:379-386. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s001220051083>
18. Asano K., Kobayashi A., Tsuda S., Nishinaka M., Tamiya S. DNA marker-assisted evaluation of potato genotypes for potential resistance to potato cyst nematode pathotypes not yet invading into Japan. *Breeding Science*. 2012;62(2):142-150. DOI: <https://doi.org/10.1270/jsbbs.62.142>
19. Milczarek D., Flis B., Przetakiewicz A. Suitability of molecular markers for selection of potatoes resistant to Globodera spp. *Am. J. Potato Res.* 2011;88:245-255. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-011-9189-0>
20. Finkers-Tomczak A., Bakker E., de Boer J., van der Vossen E., Achenbach U., Golas T., Suryaningrat S., Smant G., Bakker J., Govers A. Comparative sequence analysis of the potato cyst nematode resistance locus H1 reveals a major lack of co-linearity between three haplotypes in potato (*Solanum tuberosum* ssp.). *Theor Appl Genet*. 2011;122(3):595-608. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1472-9>
21. 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>
22. Song Y. S., Hepting L., Schweizer G., Hartl L., Wenzel G., Schwarzfischer A. Mapping of extreme resistance to PVY (Ry_{sto}) on chromosome XII using anther-culture-derived primary dihaploid potato lines. *Theor Appl Genet* 2005;111:879-887. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-005-0010-7>
23. Biryukova V. A., Shmyglya I. V., Abrosimova S. B., Manankov V. V., Mityushkin A. V., Rogozina E. V., Kiru S. D., Chalaya N. A., Meleshin A. A., Zharova V. A. *Primenenie molekulyarnykh markerov v selektsii na ustoychivost' k kartofel'noy tsistoobrazuyushchey nematode*. [Application of molecular markers in breeding for resistance to potato cyst nematode]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii* = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2017;178(1):92-103. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2017-1-92-103>
24. 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. *Plant Breeding*. 2012;131(2):315-321. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2012.01949.x>
25. Luksha V. I., Voronkova E. V., Gukasyan O. N., Ermishin A. P. *Otsenka pervichnykh digaploidov S. tuberosum na nalichie genov ustoychivosti k boleznyam i vreditelyam metodom PTsR-analiza*. [Estimation *S. tuberosum* primary dihaploids on possession of disease and pest resistance genes by means of PCR analysis]. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika*. 2012;13:82-87. (In Belarus). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38473563>
26. Biryukova V. A., Shmyglya I. V., Abrosimova S. B., Zapekina T. I., Meleshin A. A., Mityushkin A. V., Manankov V. V. *Poisk istochnikov genov ustoychivosti k patogenam sredi obraztsov selektsionno-geneticheskikh kollektsey VNIKKh s ispol'zovaniem molekulyarnykh markerov*. [The search for sources of resistance genes to pathogens among the samples of plant breeding and genetics collections of All-Russian A.G. Lorh Research Institute of Potato Farming using molecular markers]. *Zashchita kartofelya*. 2015;(1):3-7. (In Russ.). URL: http://www.kartofel.org/zakart/zk1_2015.pdf
27. Antonova O. Yu., Shvachko N. A., Novikova L. Yu., Shuvalov O. Yu., Kostina L. I., Klimenko N. S., Shuvalova A. R., Gavrilenko T. A. *Geneticheskoe raznoobrazie sortov kartofelya rossiyskoy selektsii i stran blizhnego zarubezh'ya po dannym polimorfizma SSR-lokusov i markerov R-genov ustoychivosti*. [Genetic diversity of potato varieties bred in Russia and near-abroad countries based on polymorphism of SSR-loci and markers associated with resistance R-genes]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(5):596-606. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ16.181>
28. Sintsova N. F., Lyskova I. V., Sergeeva Z. F. *Perspektivnye napravleniya selektsii kartofelya na Falenskoy selektsionnoy stantsii*. [Perspective directions of selection of potato on Falenki plant-breeding station]. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2011;6(25):8-13. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17039038>
29. Lellbach H., Effmert M. Ergebnisse einer Diallelalanalyse zur Vererbung der Resistenz gegen Synchytrium endobioticum (Schilb.) Perc., Pathotyp 1 (D1) bei Kartoffeln (*Solanum tuberosum* L.) *Potato Research* 1990;33:251-256. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02358454>

30. Prodhomme C., Vos P., Paulo M. J., Tammes J. E., Richard G. F., Visser R. G. F., Jack H., Vossen J. H., Eck H. J. Distribution of P1(D1) wart disease resistance in potato germplasm and GWAS identification of haplotype-specific SNP markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 2020;133:1859-1871.

DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03559-3>

31. Van der Vossen E. A., van der Voort J. N. R., Kanyuka K., Bendahmane A., Sandbrink H., Baulcombe D. C., Bakker J., Stiekema W. J., Klein-Lankhorst R. M. Homologues of a single resistance-gene cluster in potato confer resistance to distinct pathogens: a virus and a nematode. *The Plant Journal*. 2000;23(5):567-576.

URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdfdirect/10.1046/j.1365-3113x.2000.00814.x>

32. Klimenko N. S., Gavrilenko T. A., Kostina L. I., Mamadbokirova F. T., Antonova O. Yu. *Poisk istochnikov ustoychivosti k Globodera pallida i k PVX v kolleksii otechestvennykh sortov kartofelya s ispol'zovaniem molekulyarnykh markerov*. [Search for resistance sources to *Globodera pallida* and potato virus X in the collection of potato varieties using molecular markers]. *Biotehnologiya i selektsiya rasteniy* = Plant Biotechnology and Breeding. 2019;2(1):42-48. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30901/2658-6266-2019-1-42-48>

33. Rogozina E. V., Mironenko N. V., Afanasenko O. S., Matsukhito Yu. *Shiroko rasprostranennyye i potentsial'no opasnye dlya rossiyskogo agroproduktstva vozbuditeli virusnykh bolezney kartofelya*. [Widespread and potentially dangerous to Russian agriculture causative agents of viral diseases of potato]. *Vestnik zashchity rasteniy*. 2016;4(90):24-33. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28376320&>

34. Klimenko N. S., Antonova O. Yu., Kostina L. I., Mamadbokirova F. T., Gavrilenko T. A. *Marker-oposredovannaya selektsiya otechestvennykh sortov kartofelya s markerami genov ustoychivosti k zolotistoy kartofel'noy nematode (patotip Ro1)*. [Marker-associated selection of Russian potato varieties with using markers of resistance genes to the golden potato cyst nematode (pathotype Ro1)]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii* = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2017;178(4):66-75. DOI: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2017-4-66-75>

Сведения об авторах

✉ **Бакулина Анна Владимировна**, кандидат биол. наук, старший научный сотрудник, зав. лабораторией молекулярной биологии и селекции, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5171-2476>, e-mail: mol-biol@fanc-sv.ru

Савинцева Лариса Сергеевна, кандидат биол. наук, научный сотрудник лаборатории молекулярной биологии и селекции, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7878-4891>

Башлакова Ольга Николаевна, кандидат с.-х. наук, научный сотрудник отдела семеноводства, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9013-1861>

Нина Федоровна Синцова, кандидат с.-х. наук, Фаленская селекционная станция – филиал ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Тимирязева, д. 3, п. Фаленки, Кировская область, Российская Федерация, 612500, e-mail: fss.nauka@mail.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5135-9978>

Information about the authors

✉ **Anna V. Bakulina**, PhD in Biological science, senior researcher, Head of the Laboratory of Molecular Biology and Breeding, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5171-2476>, e-mail: mol-biol@fanc-sv.ru

Larisa S. Savintseva, PhD in Biological science, researcher, the Laboratory of Molecular Biology and Breeding, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7878-4891>

Olga N. Bashlakova, PhD in Agricultural science, researcher, the Seed Production Division, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9013-1861>

Nina F. Sintsova, PhD in Agricultural science, Falenki Breeding station – branch of Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Timiryazeva str., 3, v. Falenki, Kirov region, Russian Federation, 612500, e-mail: fss.nauka@mail.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5135-9978>

✉ – Для контактов / Corresponding author