ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР ВСЕРОССИЙСКИЙ ИНСТИТУТ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ ИМЕНИ Н. И. ВАВИЛОВА» (ВИР)

*На правах рукописи*

Клименко
Наталья Станиславовна

# Генетическое разнообразие сортов картофеля отечественной селекции, изученное с использованием различных типов ДНК-маркеров

Специальность: 03.02.07. – Генетика

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Гавриленко Т. А.

Санкт - Петербург
2022

СОДЕРЖАНИЕ


| | | |
|---|---|---|
| | СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ……………..……………….……….................... | 5 |
| | ВВЕДЕНИЕ……………………...………………….……....……………... | 6 |
| ГЛАВА 1. | ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ……………..…………………...…….................... | 13 |
| 1.1. | Генетическое разнообразие селекционных сортов картофеля, изученное с помощью маркеров, специфичных к различным локусам пластидной и митохондриальной ДНК………………………………………………… | 13 |
| 1.1.1. | Интродукция образцов культурных видов картофеля в Европу из Южной Америки, изученная с использованием маркеров, специфичных к разным локусам органельных ДНК…………………………………………………... | 13 |
| 1.1.2. | Разработка наборов ДНК маркеров для идентификации типов цитоплазм картофеля……………………………………………………………………... | 21 |
| 1.1.3 | Расширение генетического разнообразия селекционных сортов картофеля по типам цитоплазм в результате межвидовой гибридизации……………… | 23 |
| 1.2. | Межвидовая гибридизация сортов картофеля с дикими видами первичного и вторичного генпулов – интрогрессия ядерных генов, контролирующих устойчивость к вредным организмам……………………………………….. | 32 |
| 1.2.1. | Интрогрессия в селекционные сорта *R*-генов/QTLs, контролирующих устойчивость к цистообразующим картофельным нематодам……………… | 32 |
| 1.2.1.1. | Идентификация генов, контролирующих устойчивость картофеля к патотипу Ro1 *Globodera rostochiensis*; разработка маркеров, ассоциированных с этими генами, молекулярный скрининг генетических ресурсов картофеля………………………………………………………………... | 32 |
| 1.2.1.2. | Идентификация генов, контролирующих устойчивость картофеля к *Globodera pallida*, и разработка маркеров, ассоциированных с этими генами, молекулярный скрининг генетических ресурсов картофеля……… | 41 |
| 1.2.2. | Межвидовая гибридизация картофеля с дикими мексиканскими видами вторичного и третичного генпулов…………………………………………. | 46 |
| 1.2.2.1. | Интрогрессия генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$, контролирующих устойчивость к вирусу Y картофеля, от образцов мексиканского аллотетраплоидного вида вторичного генпула – *Solanum stoloniferum*………………………………… | 46 |
| 1.2.2.2. | Интрогрессия генов, контролирующих расоспецифическую устойчивость к *Phytophthora infestans*, от образцов дикого мексиканского полиплоидного вида вторичного генпула – *Solanum demissum*……………………………. | 54 |
| 1.2.2.3. | Интрогрессия генов, контролирующих устойчивость к широкому спектру рас *Phytophthora infestans*, от образцов дикого диплоидного вида третичного генпула *Solanum bulbocastanum* и образцов дикого тетраплоидного вида вторичного генпула *Solanum stoloniferum*…………... | 56 |
| 1.3. | Заключение к обзору литературы……………………………………………….. | 60 |
| ГЛАВА 2. | МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ………………………………………..................... | 61 |
| 2.1. | Материал исследования………………………………………………………… | 61 |
| 2.2. | Методы исследования…………………………………………………………... | 63 |
| 2.2.1. | Выделение тотальной ДНК……………………………………………………... | 63 |
| 2.2.2. | ДНК маркеры, использованные в работе, ПЦР, рестрикция, электрофорез... | 64 |
| 2.2.3. | Статистическая обработка полученных данных……………………………… | 71 |
| 2.2.4. | Сопоставление результатов молекулярного скрининга с опубликованными результатами фитопатологических тестов устойчивости к вредным организмам………………………………………………………………………… | 71 |

2.2.5. Оценка мужской фертильности растений……... 72
2.2.6. Создание номенклатурных стандартов сортов картофеля селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка»…… 72
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ ……..…..……..…. 75
3.1. Оценка генетического разнообразия отечественных сортов картофеля по типам цитоплазм……...…. 75
3.1.1. Результаты анализа генетического разнообразия отечественных сортов картофеля с использованием набора маркеров, специфичных к разным локусам пластидной и митохондриальной ДНК……... 75
3.1.2. Анализ соотношения типов цитоплазм у отечественных сортов картофеля, созданных в разные годы……..…… 80
3.1.3. Оценка фертильности пыльцы сортов картофеля отечественной селекции с идентифицированными типами цитоплазм……...…. 82
3.1.4. Анализ родословных сортов с идентифицированными типами цитоплазм… 85
3.2. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов *H1* и *Gro1-4*, контролирующих устойчивость к объекту внутреннего карантина – патотипу Ro1 *Globodera rostochiensis*…… 88
3.2.1. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами гена *H1*, контролирующего устойчивость к патотипу Ro1 *Globodera rostochiensis*…….……. 88
3.2.2. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с использованием маркеров гена *Gro1-4*, контролирующего устойчивость к патотипу Ro1 *Globodera rostochiensis*…….. 96
3.3. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генетических факторов, контролирующих устойчивость к цистообразующим нематодам – объектам внешнего карантина: патотипу Ro5 *Globodera rostochiensis* и патотипам Pa2, Pa3 *Globodera pallida*……... 100
3.3.1. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов, контролирующих устойчивость к патотипу Ro5 *Globodera rostochiensis*…… 100
3.3.2. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов, контролирующих устойчивость к патотипам Pa2, Pa3 *Globodera pallida*…….. 102
3.4. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$, контролирующих иммунитет к Y вирусу картофеля…… 105
3.5. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов *R1, R3a*, контролирующих расоспецифическую устойчивость к фитофторозу, интрогрессированных в селекционные сорта от *Solanum demissum*……. 109
3.6. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1*, вовлеченных в контроль устойчивости к широкому спектру рас *Phytophthora infestans*…… 113
3.7. Сопоставление результатов молекулярного скрининга образцов отечественных сортов картофеля из коллекции ВИР с результатами, полученными для образцов из других источников…… 119
3.8. Оформление и регистрация в Гербарии ВИР номенклатурных стандартов сортов, выведенных сотрудниками Ленинградского НИИСХ «Белогорка», а также разработка молекулярно-генетических паспортов этих сортов…... 121
3.8.1. Получение растительного материала от авторов, гербаризация…..…….. 123

3.8.1.1. Передача растительного материала в ВИР……..…….. 123
3.8.1.2. Фотодокументация морфологических признаков побегов…… 124
3.8.1.3. Фотодокументация морфологических признаков клубней и световых ростков……... 125
3.8.1.4. Этикетирование гербарных образцов, регистрация номенклатурных стандартов в гербарии ВИР……..…… 126
3.8.2. Разработка генетических паспортов образцов сортов, использованных для создания номенклатурных стандартов…..……..……. 127
3.8.2.1. SSR-генотипирование сортов селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка»……..……. 127
3.8.2.2. Информация о маркерах генов, контролирующих устойчивость к вредным организмам, сортов селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка»…...……..…….. 129
3.8.3. Использование данных генетических паспортов эталонных образцов для проверки подлинности и однородности образцов белогорских сортов, полученных из различных источников……..……. 131
**ЗАКЛЮЧЕНИЕ…**…….. 133
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ ……..……... 135
**ПРИЛОЖЕНИЯ**……. 170
Приложение 1 – Суммарные данные молекулярного скрининга образцов сортов картофеля отечественной селекции…… 170
Приложение 2 – Примеры молекулярного скрининга отечественных сортов картофеля с использованием маркеров генов устойчивости и маркеров типов цитоплазм…….. 179
Приложение 3 – Информация о родословных сортов и селекционных клонов, созданных в Ленинградском НИИСХ «Белогорка» и ООО Селекционной фирме «ЛиГа»…….. 190
Приложение 4 – Сорта (N=60), для которых полученные нами с использованием маркеров гена *H1* результаты совпали с данными, опубликованными в литературе…… 194
Приложение 5 – Сорта (N=42), для которых полученные нами с использованием маркеров гена *Gro1-4* результаты совпали с данными, опубликованными в литературе….. 194
Приложение 6 – Сорта (N=33), для которых полученные нами с использованием маркера Gpa2-2 гена *Gpa2* результаты совпали с данными, опубликованными в литературе…… 195
Приложение 7 – Сорта (N=7), для которых полученные нами результаты с использованием маркеров генов, контролирующих устойчивость картофеля к фитофторозу, совпали с данными, опубликованными в литературе…… 195
Приложение 8 – Описание дополнительных морфологических характеристик сортов картофеля селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка» и/или ООО Селекционная фирма «ЛиГа»…… 196
Приложение 9 – Номенклатурные стандарты, ваучерные образцы (WIR - ) и генетические паспорта селекционных клонов и предсортов картофеля селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка» и/или ООО Селекционная фирма «ЛиГа»……. 200

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

AFLP – Amplified Fragment Length Polymorphism

CAPS – Cleaved Amplified Polymorphic Sequences

CC – белковый домен «суперспираль» (coiled coil)

CTAB – цетилтриметиламмония бромид (cetyltrimethyl ammonium bromide)

LRR – богатый лейциновыми повторами белковый домен (leucine rich repeat)

LZ – домен «лейциновая молния» (leucine zipper)

NB – область связывания с нуклеотидами (nucleotide binding)

NBS – сайт связывания нуклеотидов (nucleotide binding site)

NLR – нуклеотид связывающий домен, содержащий лейцин-богатые повторы

PVY – Potato virus Y, Y вирус картофеля

QTL – локус количественных признаков (quantitative trait locus)

RFLP – Restriction Fragment Length Polymorphism

RGH – resistance gene homologues, гомологи генов устойчивости

*Rpi*-ген – ***R***-gene against ***P. i****nfestans* (сокращение от «***R***-ген, контролирующий устойчивость против ***P. i****nfestans*»)

SCAR – Sequence Characterized Amplified Region

SSR – Simple Sequence Repeat

STS – Sequence-Tagged Site

TIR – домен «рецептор Toll-интерлейкина-1» (toll-interleukin-1 receptor)

UI – unilateral incompatibility, односторонняя межвидовая несовместимость

БКН – бледная картофельная нематода, *Globodera pallida*

ЗКН – золотистая картофельная нематода, *Globodera rostochiensis*

МКНКР – Международного кодекса номенклатуры культурных растений (International Code of Nomenclature for Cultivated Plants)

мтДНК – митохондриальная ДНК

об/мин – обороты в минуту (при центрифугировании)

п.н. – пары нуклеотидов

ЭГИ КПНИ – эколого-географические испытания разных лет, которые проводились по Комплексному Плану Научных Исследований

ЭДТА – этилендиаминтетрауксусная кислота

# ВВЕДЕНИЕ

## Актуальность и степень разработанности темы исследований

Картофель относится к роду *Solanum* L., секции *Petota* Dumort. Начиная с середины 19 века, в большинстве европейских стран картофель стал основной продовольственной незерновой культурой. На данный момент возделываемый картофель (*Solanum tuberosum* L.) по объемам производства находится на шестом месте в мире среди всех сельскохозяйственных культур и на лидирующих позициях среди незерновых культур (FAO, 2021).

Россия занимает четвертое место в мире по объемам производства и посевным площадям картофеля после Китая, Индии и Украины (FAO, 2021). Площадь, занятая картофелем в России в 2021 году, составила 1147 тыс. гектаров, что равняется 1,4 % всей посевной площади РФ. Валовой сбор картофеля в нашей стране в 2020 году был равен 19607 тыс. тонн, для сравнения валовой сбор овощных культур составил 13863 тыс. тонн (Валовой сбор…, 2021).

В коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова сохраняются около 8000 образцов картофеля, включая более 5400 образцов диких и культурных видов из Южной, Центральной и Северной Америки, а также более 2200 отечественных и зарубежных селекционных сортов (Киру и др., 2007, 2015). Для сравнения коллекция International Potato Center (Лима, Перу) насчитывает более 7500 образцов (Key performance indicators of CGIAR genebanks, 2012-2020), коллекция Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (Грос Люзивец, Германия) – более 6000 (Diekmann et al., 2017), Germplasm Resources Information Network (США) – около 6000 (Global Biodiversity…). Более 400 сортов картофеля в коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова составляют сорта российской селекции и селекции стран ближнего зарубежья (База данных растительных генетических ресурсов ВИР…).

Традиционные методы, используемые для изучения сортов картофеля, в том числе образцов из коллекции ВИР, включают в себя главным образом описание морфологических характеристик и оценку хозяйственно ценных признаков, например, скороспелости, продуктивности, содержания крахмала, устойчивости к болезням и вредителям (Букасов и др., 1977; Будин и др., 1986; Киру и др., 2010). В настоящее время ведущие зарубежные генбанки и селекционные центры широко используют также методы молекулярно-генетического анализа (Ramakrishnan et al., 2015; Ellis et al., 2020;

Nagel et al., 2022). ДНК-маркеры генов, контролирующих устойчивость к различным вредным организмам, активно используются в ведущих зарубежных селекционных учреждениях для скрининга больших выборок сортов и селекционных клонов картофеля (Kasai et al., 2000; Skupinova et al., 2002; Gebhardt et al., 2004; Park et al., 2017; Rigney et al., 2017; Meiyalaghan et al., 2018; Sudha et al., 2019; Rakosy-Tican et al., 2020; Slater et al., 2020; Ahmadvand et al., 2021; Asano et al., 2021). Применение молекулярно-генетических методов позволяет снизить временные и трудозатраты при отборе генотипов с функциональными аллелями генов, контролирующих устойчивость к различным заболеваниям картофеля, что, в конечном счете, ускоряет процесс выведения новых сортов (Dalamu et al., 2012; Ramakrishnan et al., 2015; Tiwari et al., 2017; Valkonen et al., 2017; Gartner et al., 2021; Mangal et al., 2022). При помощи разных типов ДНК-маркеров (SCAR, STS, CAPS, SSR) отбирают образцы, потенциально устойчивые к цистообразующим нематодам (Milczarek et al., 2014, 2017; Asano et al., 2012; Mori et al., 2012; Ortega, Lopez-Vizcon, 2012; Meiyalaghan et al., 2018; Sudha et al., 2019; Asano et al., 2021), фитофторозу (Tiwari et al., 2013; Li et al., 2017; Milczarek et al., 2017; Stefańczyk et al., 2020), наиболее вредоносным вирусным заболеваниям картофеля (Mori et al., 2012; Tiwari et al., 2012; Ortega, Lopez-Vizcon, 2012; Fulladolsa et al., 2015; Li et al., 2017; Slater et al., 2020; Ahmadvand et al., 2021).

Параллельно методы ДНК-маркирования картофеля развиваются также и в нашей стране (Бекетова, Хавкин, 2006; Бирюкова и др., 2008, 2015, 2017, 2019; Гавриленко и др., 2009, 2018; Клименко и др., 2017, 2019 a, b, 2020; Шанина и др., 2018; Кузьминова и др., 2015; Антонова и др., 2016; Фадина и др., 2017; Зотеева и др., 2017; Рогозина и др., 2012, 2019; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b; Бакулина и др., 2021; Gavrilenko et al., 2021; Totsky et al., 2021). Несмотря на возрастающую популярность молекулярно-генетических методов, отечественные сорта картофеля в большинстве случаев изучались в виде относительно небольших выборок (Бекетова, Хавкин, 2006; Бирюкова и др., 2008; Кузьминова и др., 2015; Totsky et al., 2021).

В «Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию» в РФ в 2021 году, числятся 490 селекционных сортов картофеля. Из них 297 (60,6 %) – сорта отечественной селекции, включая 264 российских сорта, 27 белорусских, 5 украинских, один литовский. Порядка 200 сортов отечественной селекции, включенных в актуальный Госреестр сортов РФ, сохраняются в коллекции

картофеля ВИР. Среди отечественных сортов в актуальный Госреестр входят как сорта, созданные относительно недавно в 21 веке (80,8 %), так и сорта, созданные во второй половине и конце 20 века (18,9 %). Только один сорт ‘Лорх’ (0,3 %) был создан в первой половине 20 века (1931 год). Генетическое разнообразие отечественных сортов, созданных в разные периоды селекции, подробно не изучалось. При этом необходимо иметь в виду, что в разные периоды отечественной селекции различные дикие и культурные виды картофеля вовлекались в селекционный процесс как источники селекционно-ценных признаков.

Сопоставление результатов молекулярного скрининга с данными фенотипизации позволяет оценить диагностическую ценность маркеров генов устойчивости к вредным организмам. Скрининг с использованием маркеров, обладающих высокой диагностической ценностью, позволяет оценить уязвимость селекционных сортов и гибридов по отношению к наиболее опасным патогенам и вредителям. Особое значение ДНК-маркеры имеют в изучении устойчивости растений к карантинным объектам, когда существуют ограничения в использовании традиционных фитопатологических методов скрининга (Khiutti et al., 2012; Limantseva et al., 2014; Хютти и др., 2017).

Ограничением для подбора пар при создании новых сортов с длительной устойчивостью к вредным организмам может быть мужская стерильность, широко распространенная среди селекционных сортов картофеля (Grun et al., 1977; Ross, 1986; Song, Schwarzfischer, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015; Анисимова, Гавриленко, 2017). У картофеля идентифицирован тип цитоплазмы W/γ, связанный с цитоплазматической мужской стерильностью, для идентификации которого разработаны молекулярные маркеры, специфичные к различным локусам органельной ДНК (Lössl et al., 2000; Hosaka, Sanetomo, 2012).

Высоко полиморфные ДНК-маркеры, в частности SSR-маркеры, являются полезным инструментом для генотипирования, паспортизации, изучения генетического разнообразия, установления идентичности образцов сортов (Li et al., 2008; Zhuk et al., 2008; Côté et al., 2013; Ivanova-Pozdejeva et al., 2022). Генотипирование образцов особенно важно для *in vitro* и крио-коллекций, для которых верификация сортов по морфологическим характеристикам невозможна. В этом плане перспективна разработка молекулярно-генетических паспортов для эталонных образцов сортов – номенклатурных стандартов (Гавриленко, Чухина, 2020).

**Цель работы:**

Изучение генетического разнообразия сортов картофеля отечественной селекции с использованием методов ДНК-маркирования.

**Задачи работы:**

1. На основе коллекции картофеля ВИР сформировать экспериментальную выборку образцов отечественных сортов, созданных в разные периоды в различных селекционных центрах.
2. С использованием маркеров разных локусов пластидной и митохондриальной ДНК проанализировать генетическое разнообразие сортов картофеля отечественной селекции по типам цитоплазм.
3. Оценить защищенность отечественных сортов картофеля по отношению к патотипу Ro1 золотистой цистообразующей картофельной нематоды *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) Behrens – объекту внутреннего карантина.
4. Изучить перспективы использования в молекулярном скрининге маркеров, ассоциированных с генами/QTLs, контролирующими устойчивость к патотипу Pa3 бледной цистообразующей картофельной нематоды *Globodera pallida* (Wollenweber) Behrens – объекту внешнего карантина.
5. Провести молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами ряда генов, контролирующих устойчивость к *Phytophthora infestans* (Montagne) de Bary и к вирусу Y картофеля, интрогрессированных в селекционные сорта от диких мексиканских видов вторичного генпула *Solanum demissum* Lindl. и *Solanum stoloniferum* Schltdl.; оценить перспективы вовлечения отобранных сортов в дальнейшие скрещивания.
6. Создать номенклатурные стандарты и генетические паспорта российских сортов картофеля, выведенных селекционерами Ленинградского НИИСХ «Белогорка».

**Научная новизна и практическая значимость работы**

Получены данные о генетическом разнообразии обширной выборки сортов картофеля отечественной селекции с использованием различных типов ДНК-маркеров (SCAR, STS, CAPS, SSR):

– впервые определены типы цитоплазм отечественных сортов картофеля с использованием маркеров митохондриальной и пластидной ДНК из набора К. Хосака, Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012);

– впервые обнаружены селекционные сорта, выведенные традиционными методами, с внутригенными маркерами доминантных аллелей генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1*, вовлеченных в контроль устойчивости к широкому спектру рас *P. infestans*;

– впервые проведен молекулярный скрининг отечественных сортов с комплексом маркеров генов/QTLs устойчивости к патотипу Pa3 *G. pallida* и выявлен перспективный гаплотип для молекулярного скрининга на устойчивость к бледной картофельной нематоде.

Информация о наличии у отечественных сортов W/γ-типа цитоплазмы, обуславливающего тетрадную стерильность пыльцы, получена впервые. Эти данные позволят селекционерам выбирать эффективные направления скрещиваний, используя данные сорта как материнские формы. Выявлены сорта картофеля с D-типом цитоплазмы, характеризующиеся мужской фертильностью, которые могут использоваться в скрещиваниях в качестве опылителя.

Выявленные генотипы с маркерами генов, контролирующих устойчивость к цистообразующим нематодам, вирусу Y картофеля, фитофторозу, перспективны для использования в селекционном процессе.

Молекулярно-генетические паспорта, разработанные с использованием ДНК-препаратов, полученных из растительного материала номенклатурных стандартов, могут служить в качестве эталонных образцов для проверки идентичности и однородности образцов одного и того же сорта.

## Положения, выносимые на защиту

1. С использованием набора маркеров митохондриальной и пластидной ДНК выявлен низкий уровень генетического разнообразия отечественных сортов картофеля по типам цитоплазм.

2. На основании результатов молекулярного скрининга с маркерами генов *H1* и *Gro1-4*, контролирующих устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*, выявлен

низкий уровень защищенности отечественных сортов картофеля по отношению к золотистой картофельной нематоде.

3. Продемонстрирована положительная динамика в изменении частоты сортов с генетическим материалом, интрогрессированным от мексиканских диких видов вторичного генпула при сравнении сортов, выведенных в последнее десятилетие, с сортами селекции второй половины 20 века.

4. Оформление номенклатурных стандартов и разработка генетических паспортов сортов картофеля позволяет использовать их для контроля генетической идентичности и однородности образцов одного и того же сорта, полученных из разных источников.

## Апробация результатов работы

Результаты диссертационной работы были представлены на 20th EAPR Triennial Conference (2017, Версаль, Франция), IV Вавиловской международной конференции «Идеи Н. И. Вавилова в современном мире» (2017, Санкт-Петербург, Россия), 10th World Potato Congress and the XXVIII Latin American Potato Association Congress (2018, Куско, Перу), научной конференции «Теоретические основы и прикладные исследования в селекции и семеноводстве картофеля» (2018, Новосибирск, Россия), 19th Joint Meeting of EAPR Section ‘Breeding & Varietal Assessment’ and EUCARPIA Section ‘Potatoes’ (2018, Росток-Варнемюнде, Германия), международной научно-практической конференции «Состояние, проблемы и перспективы картофелеводства XXI века (90 лет научному картофелеводству Беларуси)» (2018, Самохваловичи, Республика Беларусь), международной конференции «125 лет прикладной ботаники в России» (2019, Санкт-Петербург, Россия).

## Публикации результатов исследований

Результаты диссертационной работы опубликованы в 10 научных статьях, из них 6 – в журналах, рекомендованных ВАК РФ и 7 – в журналах, индексируемых в Web of Science и Scopus.

## Личный вклад соискателя

Результаты исследований получены автором лично и совместно с сотрудниками отдела биотехнологии, лаборатории молекулярной селекции и ДНК-паспортизации,

отдела генетических ресурсов картофеля, отдела агроботаники и *in situ* сохранения генетических ресурсов растений (Гербарий), отдела генетики «Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова» (ВИР).

## Государственные контракты и гранты

Работа выполнялась при поддержке:

1. Проекта РНФ № 16-16-04-125 «Теоретические и прикладные аспекты цитоплазматической мужской стерильности у картофеля».

2. КНТП «Развитие селекции и семеноводства картофеля» 2017-2025 (№ 0481-2018-0023).

## Структура и объём диссертации

Диссертация изложена на 225 страницах. Состоит из введения, основной части, содержащей 47 таблиц и 15 рисунков, заключения, списка литературы (включает 430 наименований, в том числе 332 – на иностранном языке), приложений.

# 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

## 1.1. Генетическое разнообразие селекционных сортов картофеля, изученное с помощью маркеров, специфичных к различным локусам пластидной и митохондриальной ДНК

### 1.1.1. Интродукция образцов культурных видов картофеля в Европу из Южной Америки, изученная с использованием маркеров, специфичных к разным локусам органельных ДНК

Картофель относится к роду *Solanum* L., секции *Petota* Dumort., которая включает 148 диких и 17 культурных видов согласно системе С.М. Букасова (Букасов, 1978), или 228 диких и 7 культурных видов по системе Дж. Хокса (Hawkes, 1990, таблица 1), или 107 диких видов и 4 культурных вида согласно последней таксономической обработке Д. Спунера с соавторами (Spooner et al., 2007) и А.Б. Овчинниковой с соавторами (Ovchinnikova et al., 2011). Коллекция генетических ресурсов картофеля ВИР структурирована согласно системе С.М. Букасова (Букасов, 1978). В нашей работе мы использовали систему Дж. Хокса (Hawkes, 1990), поскольку в подавляющем числе зарубежных публикаций о генетическом разнообразии картофеля используется данная система.

Таблица 1 – Сопоставление систем классификации культурных видов картофеля С.М. Букасова (Букасов, 1978) и Дж.Г. Хокса (Hawkes, 1990)

| Плоидность | Букасов, 1978 | Hawkes, 1990* |
|---|---|---|
| 2 x | **серия *Andigena* Buk.** | |
| | *Solanum ajanhuiri* Juz. et Buk. | *Solanum ajanhuiri* Juz. et Buk. |
| | *Solanum stenotomum* Juz. et Buk. | *Solanum stenotomum* ssp. *stenotomum* |
| | *Solanum goniocalyx* Juz. et Buk. | *Solanum stenotomum* ssp. *goniocalyx* (Juz. et Buk.) Hawk. |
| | *Solanum phureja* Juz. et Buk. | *Solanum phureja* Juz. et Buk. |
| | *Solanum rybinii* Juz. et Buk. | |
| | *Solanum canarense* Buk. | |
| | *Solanum boyacense* Juz. et Buk. | |
| | *Solanum kesselbrenneri* Juz. et Buk. | |
| | *Solanum multijugum* Buk. et Bavyko | |

| | | |
|---|---|---|
| 3 x | **серия *Andigena* Buk.** | *Solanum chaucha* Juz. et Buk. |
| | *Solanum chaucha* Juz. et Buk. | |
| | *Solanum cuencamon* Buk. | |
| | *Solanum mammilliferum* Juz. et Buk. | |
| | *Solanum tenuifilamentum* Juz. et Buk. | |
| | **серия *Subacaulia* Buk.** | *Solanum juzepczukii* Buk. |
| | *Solanum juzepczukii* Buk. | |
| 4 x | **серия *Andigena* Buk.** | *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* Hawk. |
| | *Solanum andigenum* Juz. et Buk. | *Solanum phureja* ssp. *hygrothermicum* (Ochoa) Hawk. |
| | | *Solanum phureja* ssp. *estradae* (Lopez) Hawk. |
| | **серия *Chilotana* Buk.** | *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum* |
| | *Solanum chilotanum* Hawk. | |
| 5 x | **серия *Subacaulia* Buk.** | *Solanum curtilobum* Juz. et Buk. |
| | *Solanum curtilobum* Juz. et Buk. | |

Примечание. Все культурные виды в системе Дж. Хокса (Hawkes, 1990) относятся к серии *Tuberosa* (Rydb.) Hawkes

Существуют различные гипотезы о происхождении культурных видов картофеля. Согласно полицентрической гипотезе, доместикация проходила независимо на территории плато Альтиплано на границе современных Перу и Боливии и в районе острова Чилоэ в южном Чили (Юзепчук, Букасов, 1929; Букасов, 1933, 1978; Вавилов, 1935, 1939). Согласно моноцентрической гипотезе, картофель был доместицирован в едином центре на территории бассейна озера Титикака, откуда он распространился в Чили и другие районы Южной Америки (Salaman, 1949; Hawkes, 1956; 1990; Simmonds, 1964, 1995).

Недавние исследования с использованием AFLP-анализа показали, что культурные виды картофеля имеют монофилетическое происхождение от северной группы диплоидных диких видов *Solanum brevicaule* комплекса (northern component of the *Solanum brevicaule* complex), ареал которых находится на территории современного южного Перу (Spooner et al., 2005 a).

В Европу аборигенные сорта Южной Америки впервые были завезены в 16 веке (Hawkes, 1990). По мнению отечественных ученых, в Старый Свет из южного региона Чили были интродуцированы чилийские аборигенные сорта картофеля (*S. tuberosum sensu stricto*, Юзепчук, Букасов, 1929, или *S. chilotanum*, Букасов, 1978), поскольку они

формируют клубни в условиях длинного светового дня Чили (Юзепчук, Букасов, 1929; Букасов, 1933, 1978; Лехнович, 1973).

По гипотезе английских ученых, в Европу в 16 веке были завезены аборигенные тетраплоидные андийские сорта картофеля из региона северных и центральных Анд. Согласно данной гипотезе, способность к клубнеобразованию в условиях длинного светового дня андийские образцы приобрели в результате искусственного отбора по мере распространения культуры с юга на север Европы (Salaman, 1937; Salaman, Hawkes, 1949; Hawkes, 1944, 1956, 1990). Британский ботаник Д. Хокс выделял два подвида *S. tuberosum*, отнеся чилийские аборигенные сорта к *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* (*S. chilotanum*), а андийские тетраплоидные аборигенные сорта к *S. tuberosum* ssp. *andigena* (*S. andigenum* Juz., Buk.) (Hawkes, 1990).

С развитием молекулярно-генетических методов стали разрабатываться разные типы ДНК маркеров, которые позволяли дифференцировать культурные виды картофеля. Было установлено, что большинство образцов (86 – 91 %) чилийских аборигенных сортов картофеля (*S. tuberosum* ssp. *tuberosum*) имеют T-тип пластидной ДНК (Hosaka, 1986; Hosaka et al., 1988; таблица 2), для которого характерна делеция 241 п.н. в межгенном спейсере *ndhC/trnV* (Hosaka, 1986; Hosaka et al., 1988; Kawagoe, Kikuta, 1991). В то же время среди андийских тетраплоидных образцов *S. tuberosum* ssp. *andigena* T-тип пластидной ДНК был обнаружен не более чем у 6 % изученных образцов. Изучение типов пластидной ДНК культурных видов *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* и *S. tuberosum* ssp. *andigena* показало низкий уровень генетического разнообразия по типам цитоплазм чилийских образцов по сравнению с андийскими аборигенными образцами (таблица 2). Подобные исследования были проведены в различных лабораториях с использованием образцов из разных генетических банков (USPG – US Potato Genebank, США; CIP – International Potato Center, Перу; ВИР – Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Россия).

Таблица 2 – Частота встречаемости разных типов пластидной ДНК среди образцов *S. tuberosum* ssp. *andigena* и *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*

| Ссылки | Вид | $N_{общ.}$ | Обозначения типов цитоплазм по системе К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012)* | | | | | | | | | | Тип использованных маркеров |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | T | | A | | M | | P | | W/α, W/β, W/γ, D | | |
| | | | Число обнаруженных образцов с типом пластидной ДНК | | | | | | | | | | |
| | | | T | | A | | C | | S | | W | | |
| | | | N | % | N | % | N | % | N | % | N | % | |
| Hosaka, Hanneman, 1988 a | *adg* | 113 | 5 | 5 % | 70 | 62 % | 16 | 14 % | 14 | 12 % | 8 | 7 % | RFLP |
| | *tbr* | 33 | 30 | 91 % | 2 | 6 % | 0 | 0 % | 0 | 0 % | 1 | 3 % | |
| Hosaka, 2004 | *adg* | 286 | 9 | 3 % | Нет данных | | | | | | | | PCR |
| | *tbr* | 28 | 24 | 86 % | Нет данных | | | | | | | | |
| Sukhotu et al., 2004 | *adg* | 39 | 0 | 0 % | 25 | 64 % | 7 | 18 % | 7 | 18 % | 0 | 0 % | RFLP |
| | *tbr* | 8 | 7 | 87,5 % | 1 | 12,5 % | 0 | 0 % | 0 | 0 % | 0 | 0 % | |
| Sukhotu et al., 2005 | *adg* | 183 | 3 | 2 % | 108 | 59 % | 41 | 22 % | 17 | 9 % | 14 | 8 % | RFLP |
| | *tbr* | 6 | 5 | 83 % | 1 | 17 % | 0 | 0 % | 0 | 0 % | 0 | 0 % | |
| Sukhotu, Hosaka, 2006 | *adg* | 196 | 2 | 1 % | 117 | 60 % | 43 | 22 % | 18 | 9 % | 16 | 8 % | RFLP |
| | *tbr* | 7 | 6 | 86 % | 1 | 14 % | 0 | 0 % | 0 | 0 % | 0 | 0 % | |
| Spooner et al., 2007 | *adg* | 251 | 13 | 5 % | Нет данных | | | | | | | | PCR |
| | *tbr* | 27 | 22 | 81 % | Нет данных | | | | | | | | |
| Hosaka, Sanetomo, 2009 | *adg* | 194 | 2 | 1 % | 115 | 59 % | 43 | 23 % | 18 | 9 % | 16 | 8 % | RFLP |
| | *tbr* | 8 | 7 | 87,5 % | 1 | 12,5 % | 0 | 0 % | 0 | 0 % | 0 | 0 % | |
| Gavrilenko et al., 2013; Spooner et al., 2014 | *adg* | 47 | 3 | 6 % | 19 | 40 % | 0 | 0 % | 7 | 15 % | Нет данных | | PCR |
| | *tbr* | 34 | 30 | 88 % | 1 | 3 % | 0 | 0 % | 0 | 0 % | Нет данных | | |

Примечание. *adg* - *S. tuberosum* ssp. *andigena, tbr* - *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*; $N_{общ.}$ – общее число проанализированных образцов данного вида; N – число образцов с определенным типом пластидной ДНК; % - доля образцов с определенным типом пластидной ДНК от общего числа проанализированных образцов данного вида. *Названия типов пластидной ДНК (цитоплазмы ДНК) было установлено в первых работах К. Хосака с коллегами с использованием RFLP-маркеров, но в 2012 году К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) дали новые обозначения типов цитоплазмы: T-тип пластидной ДНК – T тип цитоплазмы; S-тип пластидной ДНК – P тип цитоплазмы; A-тип пластидной ДНК – A тип цитоплазмы; C-тип пластидной ДНК – M тип цитоплазмы; W-тип пластидной ДНК – был разделен на W/α, W/β, W/γ, D типы цитоплазмы.

Молекулярно-генетические методы использовались также для изучения вопроса интродукции картофеля в Европу из Южной Америки, а именно: откуда происходили первые интродукции в 17-19 века – из андийского региона или с территории современного Чили.

В 2008 году М. Амес и Д.М. Спунер (Ames, Spooner, 2008) представили работу, в которой была изучена частота встречаемости делеции «241 п.н.», характерной для чилийского T-типа цитоплазмы, у старых гербарных образцов (1700–1910) европейских

сортов картофеля (рисунок 1). Проанализированные сорта, которые были загербаризированы до начала 1800-х годов, не имели этой делеции, поэтому авторы сделали вывод, что сначала в Европу были завезены андийские аборигенные сорта. В изученной выборке наиболее старый образец с Т-типом пластидной ДНК датируется 1811 годом, далее частота встречаемости Т-типа нарастает (рисунок 1). В середине 19 века в связи с эпифитотией фитофтороза в Европе произошла значительная смена «сортимента» картофеля, например, практически вышли из употребления до этого момента популярные у населения сорта ‘The Irish Apple’ (~1770), ‘The Lumper’ (~1808), ‘The Cups’ (~1808). В то же время после череды эпифитотийных лет приобрели важное экономическое значение новые сорта, например: ‘Paterson’s Victoria’ (1856), ‘Champion’ (1863), ‘Magnum Bonum’ (1876) (Salaman, 1949). По гипотезе британских ученых, после эпифитотии фитофтороза в середине 19 века в Европе вклад генетического материала *S. tuberosum* ssp. *andigena* (цитоплазматические детерминанты) в европейскую селекцию картофеля был существенно снижен в результате интродукции и активного привлечения в селекционный процесс чилийских аборигенных сортов (Salaman, 1937; Salaman, Hawkes, 1949). Соотношение образцов с цитоплазмой чилийского типа с делецией «241 п.н.» и образцов без этой делеции (Ames, Spooner, 2008) до середины 19 века было 10 к 13 (43 % к 57 %), во второй половине 19 века – 35 к 14 (71 % к 29 %), соответственно (Ames, Spooner, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015; рисунок 1). Все образцы выборки, загербаризированные в начале 20 века, имели чилийский Т-тип пластидной ДНК (Ames, Spooner, 2008).

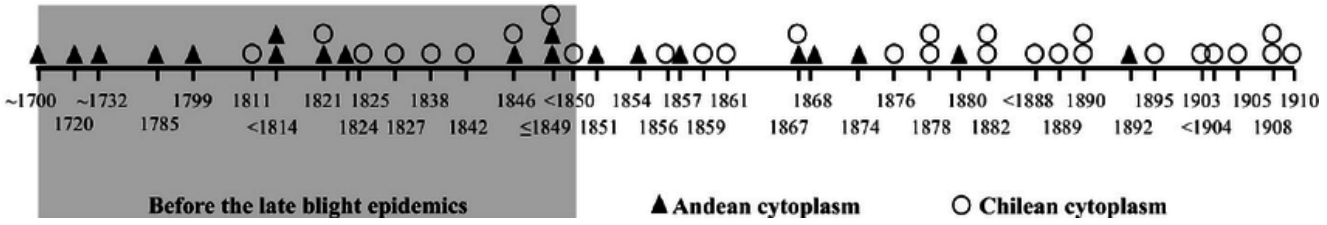



Рисунок 1 – Хронологическое распределение 49 проанализированных образцов европейских сортов картофеля, гербаризированных с 1700-х до 1910 гг., по наличию/отсутствию делеции 241 п.н. в межгенном спейсере *trn*V/*ndh*C пластидной ДНК (из статьи - Ames, Spooner, 2008). На сером фоне отмечены образцы, которые были собраны до эпидемий фитофторы в Европе.
○ – образцы с делецией «241 п.н.» (Т-тип пластидной ДНК), характерной для чилийских аборигенных сортов; ▲ – образцы без делеции «241 п.н.»

Поскольку в 17-19 веках в разные европейские страны были интродуцированы как андийские, так и чилийские аборигенные сорта (рисунок 2), в новых условиях возникала возможность для спонтанной гибридизации между ними. Кроме того, к концу 19 века целенаправленные скрещивания между чилийскими и андийскими образцами и отбор сеянцев, адаптированных к новым для картофеля условиям Европы, стали проводить в селекционных целях (Лехнович, 1973).

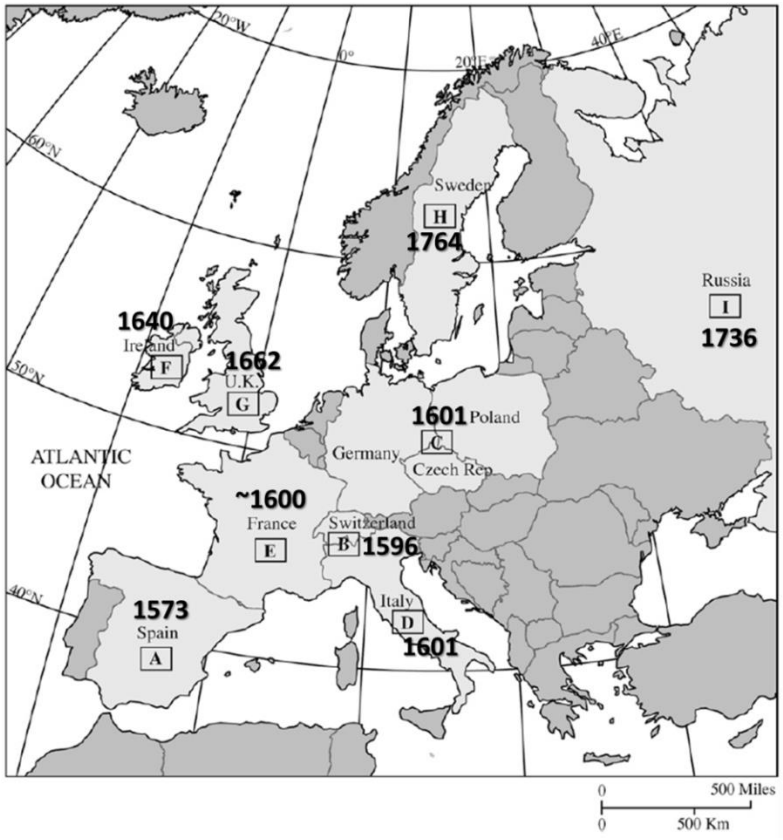



Рисунок 2 – История интродукции картофеля из Южной Америки в Европу: даты и страны (из статьи Ames, Spooner, 2008; с дополнением из работы Симаков и др., 2005).

Стремительному росту частоты встречаемости чилийского Т-типа в европейском пуле сортов в 19 веке, по всей видимости, способствовали следующие факторы: 1) потомство от скрещиваний *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* x *S. tuberosum* ssp. *andigena* с чилийским типом цитоплазмы имеет бóльшую урожайность, чем потомки реципрокных скрещиваний (Sanford, Hanneman, 1982; Maris, 1989); 2) в скрещиваниях *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* x *S. tuberosum* ssp. *andigena* в большинстве случаев образуются гибриды с мужской стерильностью, которые могут вовлекаться в последующие скрещивания только в качестве женского родителя и, следовательно, передают свой тип цитоплазмы следующим поколениям (Grun, 1973; Grun et al., 1977).

Источники чилийского Т-типа цитоплазмы определены в работах японского исследователя К. Хосака. Из 839 образцов 43 диких видов картофеля делеция «241 п.н.» найдена только у 5 % (40) изученных образцов, причем большинство из них (38) относились к виду *Solanum tarijense* Hawk. (=*Solanum berthaultii* Hawk.), еще два образца принадлежали к виду *Solanum neorossii* Hawk. & Hjert. (таблица 3). Поэтому дикий вид *S. tarijense* рассматривают как материнскую форму в происхождении культивируемого чилийского картофеля с Т-типом пластидной ДНК (Hosaka, 2002, 2003, 2004). Ареал *S. tarijense* (=*S. berthaultii*) расположен в южной половине Боливии и на севере Аргентины (Hijmans et al., 2002).

В работах исследователей ВИРа Т-тип цитоплазмы был детектирован у 20% изученных образцов *Solanum tarijense* Hawk. (=*Solanum berthaultii* Hawk.) и ни у одного из образцов диких видов *brevicaule* комплекса (таблица 3).

Таблица 3 – Частота встречаемости делеции «241 п.н.» пластидной ДНК среди образцов *S. tarijense* (=*S. berthaultii*)

| Ссылки | Вид* | Число изученных образцов этого вида | Число образцов этого вида с делецией «241 п.н.» пластидной ДНК | | *Общее число изученных образцов /диких видов/ серий, к которым они относятся, изученных в работе* | Тип использованных маркеров |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Число образцов | % от числа образцов | | |
| Hosaka, 2002 | tar | 61 | 14 | 23 % | *566/35/4* | PCR |
| | nrs | 5 | 2 | 40 % | | |
| Hosaka, 2003 | tar | 117 | 21 | 18 % | *118/2/2* | PCR |
| Gavrilenko et al., 2013 | tar | 15 | 3 | 20 % | *155/11/6* | PCR |

Примечание. tar - *S. tarijense* (=*S. berthaultii*); nrs - *S. neorossii*

Данные японского исследователя К. Хосака с коллегами дополнили гипотезу Дж. Хокса о происхождении культурного чилийского картофеля в результате гибридизации андийского культурного картофеля с *S. tarijense* (=*S. berthaultii*), который участвовал в таких спонтанных скрещиваниях в качестве материнской формы.

Использование RFLP-, а затем ПЦР-маркеров, специфичных к разным локусам пластидной ДНК, показало, что у андийского культурного тетраплоидного картофеля превалирует А-тип пластидной ДНК (Hosaka, 1986; таблица 2). Среди изученных образцов *S. tuberosum* ssp. *andigena* процент обладателей А-типа пластидной ДНК

варьировал от 58 до 64 %, у оставшихся образцов были идентифицированы C, S, W, T-типы (Hosaka, Hanneman, 1988 a; Sukhotu et al., 2004; Sukhotu et al., 2005; Sukhotu, Hosaka, 2006; Hosaka, Sanetomo, 2009; таблица 2). С 2012 года были приняты новые обозначения типов цитоплазм картофеля (Hosaka, Sanetomo, 2012): T-тип пластидной ДНК – T тип цитоплазмы; S-тип пластидной ДНК – P тип цитоплазмы; A-тип пластидной ДНК – A тип цитоплазмы; C-тип пластидной ДНК – M тип цитоплазмы; W-тип пластидной ДНК – был разделен на W/α, W/β, W/γ и D типы цитоплазмы.

В ряде работ, в которых изучалось разнообразие типов цитоплазм у культурных видов картофеля и их дикорастущих сородичей (Hosaka, Hanneman, 1988 b; Sukhotu et al., 2004, 2005; Sukhotu, Hosaka, 2006; Hosaka, Sanetomo, 2009; Gavrilenko et al., 2013), были также выявлены источники различных типов цитоплазм в селекционных сортах (таблица 4).

Таблица 4 – Источники различных типов цитоплазм у селекционных сортов картофеля

| Типы цитоплазм | Виды | | Генпул |
|---|---|---|---|
| T | *S. tarijense* (=*S. berthaultii*) | Дикий | Первичный |
| | *S. neorossii* | Дикий | Вторичный |
| | *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* | Культурный | Первичный |
| A | *S. tuberosum* ssp. *andigena* | Культурный | Первичный |
| | *S. chaucha* | Культурный | Первичный |
| M | *Solanum acaule* Bitter | Дикий | Первичный |
| | *Solanum megistacrolobum* Bitter (*Solanum boliviense* Dunal in DC.) | Дикий | Вторичный |
| | *S. ajanhuiri* | Культурный | Первичный |
| | *S. juzepczukii* | Культурный | Первичный |
| | Северные виды *Solanum brevicaule* комплекса (*Solanum ambosinum* Ochoa, *Solanum bukasovii* Juz., *Solanum canasense* Hawk., *Solanum candolleanum* Berthault, *Solanum coelestispetalum* Vargas) | Дикие | Первичный |
| P | *S. stenotomum* | Культурный | Первичный |
| | *S. phureja* | Культурный | Первичный |
| D | *S. demissum* | Дикий | Вторичный |
| W (без дифференциации на W/α, W/β, W/γ) | Южные виды *Solanum brevicaule* комплекса (*Solanum brevicaule* Bitter, *Solanum leptophyes* Bitter, *Solanum oplocense* Hawk., *Solanum sparsipilum* (Bitter) Juz. & Bukasov) | Дикие | Первичный |
| W/γ | *S. stoloniferum* | Дикий | Вторичный |

Примечание. Обозначения типов цитоплазм даны по системе К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012)

Среди дикорастущих видов *Solanum brevicaule* комплекса также были обнаружены немногочисленные образцы с A- (*S. bukasovii*) и P- (*S. brevicaule, S. candolleanum*) типами цитоплазм (Hosaka, Sanetomo, 2009; Gavrilenko et al., 2013).

1.1.2. Разработка наборов ДНК-маркеров для идентификации типов цитоплазм картофеля

Как отмечалось выше, у культурных видов картофеля были выявлены разные типы пластидной ДНК (Hosaka, Hanneman, 1988 a, b; Hosaka, 2004; Sukhotu et al., 2004, 2005; Sukhotu, Hosaka, 2006; Spooner et al., 2007; Hosaka, Sanetomo, 2009; Gavrilenko et al., 2013). В дальнейшем были созданы серии маркеров, специфичных к разным локусам пластидной ДНК и митохондриальной ДНК (мтДНК), которые позволяли идентифицировать разные типы цитоплазм (Lössl et al., 1999, 2000; Sukhotu et al., 2004; Hosaka, Sanetomo, 2012).

Первый набор ПЦР-праймеров, специфичных к локусам *atp6, cob, rps10* мтДНК и *atp*E пластидной ДНК, был разработан немецкими исследователями А. Лоссль с коллегами (Lössl et al., 2000) на основании результатов ранее проведенного RFLP-анализа (Lössl et al., 1999). Праймеры ALM4/ALM5 (регион *cob, rps10* мтДНК) позволяют различать основные типы мтДНК (α, β, γ) (рисунок 3), остальные праймеры набора идентифицируют минорные митотипы (δ, ε, κ) (Lössl et al., 2000). Типы мтДНК α и β были найдены у подавляющего числа проанализированных образцов культурных и дикорастущих видов (Hosaka, Sanetomo, 2009; Gavrilenko et al., 2013), а также у большинства селекционных сортов (Song, Schwarzfischer, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015). Тип γ был выявлен в основном у межвидовых гибридов с диким мексиканским видом *S. stoloniferum* (в качестве материнской формы), этот митотип ассоциирован с тетрадной стерильностью пыльцы (Lössl et al., 2000; Song, Schwarzfischer, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012). Митотипы δ, ε, κ встречаются среди селекционных сортов крайне редко, составляя не более 8 % от объема изученных в литературе выборок культурных генотипов образцов селекционного генофонда разных стран (Lössl et al., 1999, 2000).

Изучение полиморфизма пластидной ДНК сначала велось с помощью эндонуклеаз (Hosaka et al., 1984; Buckner, Hyde, 1985), что позволило идентифицировать 5 основных (A, S, C, T, W) и два минорных (W’, W’’) типа пластидной ДНК среди

образцов изученных видов картофеля (Hosaka, 1986, 1995; Hosaka, Hanneman, 1988 a, b; таблица 2). Позднее RFLP-маркеры были заменены на ПЦР-маркеры, с использованием которых К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) создали новый набор для идентификации разных типов цитоплазм (таблица 2, рисунок 3).

Набор К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) включает четыре маркера хлДНК (SAC, A, H1, S) и два маркера мтДНК (ALM4/5, D-Region1). С помощью этого набора маркеров в настоящее время идентифицируют восемь типов цитоплазмы у селекционных сортов и селекционных клонов картофеля: T (T/β), D (W/α), P (S/ε), A (A/ε), M (C/ε), W/α, W/β, W/γ (рисунок 2).

Праймеры SAC и A (рисунок 3) были разработаны для локусов *cemA* и *rpl32/ccsA*, соответственно. Эти CAPS-маркеры позволяют дифференцировать типы цитоплазмы P, A, M по наличию/отсутствию рестрикционных фрагментов (Hosaka, Sanetomo, 2012).

Для идентификации T-типа пластидной ДНК был разработан SCAR-маркер H1 (Hosaka, 2002, 2003), диагностирующий делецию 241 п.н. в локусе *ndhC/trnV* (Hosaka et al., 1988). При использовании SSR-маркера S (праймеры NTCP6, локус *rps16/trnQ*) можно детектировать специфическую делецию размером 48 п.н. (амплификационный продукт 127 п.н.), соответствующую P-типу цитоплазмы (Provan et al., 1999; Hosaka, 2003).

Р. Санетомо и К. Хосака (Sanetomo, Hosaka, 2011) также разработали праймеры к разным районам (Region 1–3) химерного фрагмента Band1, включающего участок гена *rps19* мтДНК, для идентификации D-типа цитоплазмы мексиканского дикого гексаплоидного вида *S. demissum* и созданных на его основе сортов (Hosaka, Sanetomo, 2009; Sanetomo et al., 2011). Среди южноамериканских культурных и диких видов картофеля образцы с D-типом цитоплазмы не выявлены (Sanetomo et al., 2011; Sood et al., 2021).

<table>
<tr><td colspan="3" rowspan="10">Определение типов цитоплазм картофеля при помощи набора маркеров Hosaka, Sanetomo (2012)</td><td colspan="5">Идентификация типов хлДНК согласно Hosaka, Sanetomo (2012):</td></tr>
<tr><td colspan="5">Маркер SAC (локус cemA хлДНК)</td></tr>
<tr><td colspan="2">Рестрикция сайта BamHI в ПЦР-продукте праймеров SAC</td><td colspan="3">Отсутствие BamHI-рестрикции</td></tr>
<tr><td colspan="5">Маркер H1 (локус ndhC/trnV хлДНК)</td></tr>
<tr><td>Делеция 241 п.о. в ПЦР-продукте праймеров H1</td><td colspan="4">Отсутствие делеции 241 п.о.</td></tr>
<tr><td colspan="5">Маркер S (локус rps16/trnQ хлДНК)</td></tr>
<tr><td colspan="4">Отсутствие делеции 48 п.о.</td><td>Делеция 48 п.о. в ПЦР-продукте праймеров NTCP6</td></tr>
<tr><td colspan="5">Маркер A (локус rpl32/ccsA хлДНК)</td></tr>
<tr><td colspan="3">Отсутствие BamHI-рестрикции</td><td>Рестрикция сайта BamHI в ПЦР-продукте праймеров A</td><td>Отсутствие BamHI-рестрикции</td></tr>
<tr><td colspan="2" rowspan="2">Маркер D амплификация химерного фрагмента Band1 – ПЦР-продукт с праймерами D (Region 1)</td><td colspan="2">Идентификация типов мтДНК:</td><td colspan="5">Типы хлДНК:</td></tr>
<tr><td colspan="2">ПЦР с праймерами ALM_4/ALM_5 (Lössl et al., 2000), локус rps10 мтДНК</td><td>T</td><td>W</td><td>C</td><td>A</td><td>S</td></tr>
<tr><td>D</td><td>527 п.о.</td><td>α</td><td>2400 п.о.</td><td colspan="5">ТИПЫ ЦИТОПЛАЗМ:</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Другие типы</td><td rowspan="3">Нет ПЦР-продукта</td><td></td><td></td><td></td><td>D</td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td></td><td></td><td></td><td>W/α</td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>β</td><td>1600 п.о.</td><td>T</td><td>W/β</td><td>M</td><td>A</td><td>P</td></tr>
<tr><td>γ</td><td>Нет ПЦР-продукта</td><td></td><td>W/γ</td><td></td><td></td><td></td></tr>
</table>

Рисунок 3 – Определение типов цитоплазмы набором маркеров К. Хосака, Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) (из статьи Гавриленко и др., 2019).

Следует иметь в виду, что типы цитоплазм, определенные наборами А. Лоссль с коллегами (Lössl et al., 2000) и К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012), не тождественны друг другу. Так, W-тип, определяемый набором А. Лоссль с коллегами (Lössl et al., 2000), объединяет A-, M-, P-, W-типы цитоплазм, которые возможно идентифицировать только с набором К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012). Чтобы избежать путаницы, после 2012 года идентификацию типов цитоплазм картофеля принято проводить по системе К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012).

### 1.1.3. Расширение генетического разнообразия селекционных сортов картофеля по типам цитоплазм в результате межвидовой гибридизации

Начиная с середины 19 века, чилийский тип цитоплазмы T был основным среди европейских сортов (Ames, Spooner, 2008). С использованием набора маркеров типов мтДНК и пластидной ДНК были изучены сорта европейской и североамериканской селекции, включая также сорта, созданные во второй половине 19 века (Ames, Spooner, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015).

По доступным нам источникам мы собрали данные о типах цитоплазм 49 старых европейских и североамериканских селекционных сортов картофеля селекции второй

половины 19 века (Ames, Spooner, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015). Из этих 49 сортов – у 22 сортов из работы М. Амес и Д.М. Спунер (Ames, Spooner, 2008) было констатировано только наличие делеции 241 п.о. (т.е. принадлежность сортов к Т-типу цитоплазмы) или отсутствие этой делеции. Для остальных 27 сортов (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015) тип цитоплазмы был более точно определен с использованием набора маркеров К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012).

Из 49 сортов, созданных после 1850 года, только 14 (29 %) не имели Т-типа цитоплазмы, для остальных 35 сортов (71 %) был определен тип цитоплазмы Т (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015). Установлено, что сорта ‘Early Rose’, ‘Patersons Victoria’, ‘Professor Wohltman’, ‘Irish Cobbler’, ‘Eersteling’, ‘Jubel’, ‘Magnum Bonum’, входящие в число родоначальников большинства современных европейских сортов, имели Т-тип цитоплазмы (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015). В их потомстве по материнской линии насчитываются тысячи селекционных сортов (Potato Pedigree Database…; Костина, Косарева, 2017). В работах К. Хосака, Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) и Р. Санетомо, К. Гебхарт (Sanetomo, Gebhardt, 2015) получены экспериментальные доказательства сравнительно узкого генетического разнообразия сортов селекции второй половины 19 века, у которых были определены только два типа цитоплазмы – Т (21 сорт, 78 %) и А (6 сортов, 22 %).

Более высокая урожайность потомства от скрещиваний *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* x *S. tuberosum* ssp. *andigena* и мужская стерильность получающихся гибридов способствовали повышению частоты встречаемости Т-типа среди европейских сортов в 19 веке, так как чилийские аборигенные сорта и созданные на их основе клоны вовлекались в селекцию в качестве материнских форм (Sanford, Hanneman, 1982; Maris, 1989; Grun, 1973; Grun et al., 1977). Таким образом, к началу 20 века европейский селекционный генофонд по данным различных литературных источников (Salaman, 1949; Лехнович, 1973; Ross, 1986) был представлен интродукционными чилийскими и андийскими аборигенными сортами, гибридами между ними (с чилийским Т-типом цитоплазмы). В результате гибридизации чилийских и андийских аборигенных сортов в селекционный генофонд была перенесена устойчивость к вирусам X и Y картофеля, к цистообразующим картофельным

нематодам; от чилийских аборигенных сортов – устойчивость к возбудителю рака картофеля (таблица 5).

Таблица 5 – Примеры вовлечения образцов культурных и диких видов картофеля в интрогрессивную гибридизацию с целью создания сортов, устойчивых к вредным организмам

| Вид картофеля | Ген | Вредный организм | Ссылка |
|---|---|---|---|
| **Культурные и дикие виды первичного генпула** | | | |
| *S. tuberosum* ssp. *andigena* | *H1* | *G. rostochiensis* патотипы Ro1,4 | Bakker et al., 2004; Finkers-Tomczak et al., 2011 |
| *S. tuberosum* ssp. *andigena* | *Gpa2* | *G. pallida* патотипы Pa2,3 | Rouppe van der Voort et al., 1997; van der Vossen et al., 2000 |
| *S. tuberosum* ssp. *andigena* | $GpaIV^{s}_{adg}\_QTL$ | *G. pallida* патотипы Pa2,3 | Bradshaw et al. 1998 |
| *S. tuberosum* ssp. *andigena* | *Rx1* | Вирус картофеля X | Ritter et al., 1991 |
| *S. tuberosum* ssp. *andigena* | $Ry_{adg}$ | Вирус картофеля Y | Muňoz et al., 1975; Ross, 1986; Valkonen et al., 1994 |
| *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* | *Sen1* | *Synchytrium endobioticum* (Schilbersky) Percival патотип 1 (D1) | Langerfeld, 1984; Lellbach, Effmert, 1990 |
| *Solanum spegazzinii* Bitter | *Gro1–4* | *G. rostochiensis* патотип Ro1 | Paal et al., 2004 |
| *S. spegazzinii* | *GpaM1_QTL*<br>*GpaM2_QTL*<br>*GpaM3_QTL* | *G. pallida* патотипы Pa2,3 | Caromel et al., 2003 |
| *S. spegazzinii* | *Gpa_QTL* | *G. pallida* патотипы Pa2,3 | Kreike et al., 1994 |
| *S. sparsipilum* | $GpaV^{S}_{spl}\_QTL$,<br>$GpaXI^{S}_{spl}\_QTL$ | *G. pallida* патотипы Pa2,3 | Caromel et al., 2005 |
| *Solanum multidissectum* Hawkes | *H2* | *G. pallida* патотип Pa1 | Strachan et al., 2019 |
| *Solanum vernei* Bitter & Wittm. | *Grp1_QTL* | *G. pallida* патотипы Pa2,3 | Rouppe van der Voort et al., 1998; Finkers-Tomczak et al., 2009 |
| *S. vernei* | *Gpa5_QTL*,<br>*Gpa6_QTL* | *G. pallida* патотипы Pa2,3 | Rouppe van der Voort et al., 2000; van Eck et al., 2017 |
| *S. acaule* | *Rx2* | Вирус картофеля X | Ritter et al., 1991 |
| **Дикие виды вторичного генпула** | | | |
| *Solanum chacoense* Bitter | $Ry_{chc}$ | Вирус картофеля Y | Asama et al., 1982; Hosaka et al., 2001 |
| *S. demissum* | *R1-R11* | *P. infestans* | Black, 1951; Black et al., 1953; Malcolmson, Black, 1966 |
| *S. stoloniferum* | $Ry_{sto}$ | Вирус картофеля Y | Cockerham, 1943; Ross, 1986; Brigneti et al., 1997; Song et al., 2005 |
| *S. stoloniferum* | $Ry\text{-}f_{sto}$ | Вирус картофеля Y | Flis et al., 2005 |
| *S. stoloniferum* | *Rpi-sto1* | *P. infestans* | Vleeshouwers et al., 2008 |

Большинство сортов и гибридов, изученных в работах К. Хосака, Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) и Р. Санетомо, К. Гебхарт (Sanetomo, Gebhardt, 2015), были созданы в 20 веке. В работе К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) в выборке

из 748 генотипов, в основном состоящей из представителей японской, европейской, североамериканской селекции, преобладал T-тип цитоплазмы (73,9 % выборки). В этой выборке также были детектированы и другие типы цитоплазм: D (17,4 %), P (4,5 %), A (1,5 %), W/γ (1,2 %), W/β (0,7 %), W/α (0,5 %), M (0,3 %) (таблица 6). В статье Р. Санетомо и К. Гебхарт (Sanetomo, Gebhardt, 2015) приведены результаты изучения типов цитоплазм у 1216 сортов и селекционных клонов европейской селекции, среди которых были выявлены следующие типы: T (59,4 %), D (27,4 %), W/γ (10,4 %), W/β (1,5 %), A (0,7 %), M (0,3 %), W/α (0,2 %), W/αβ (0,1 %) (таблица 6). Набор маркеров К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) также был использован в работе С. Сood с коллегами (Sood et al., 2021) на выборке из 104 сортов и гибридов, выведенных в Индии, на которой также было показано преобладание T- (66,3 % выборки) и D- (26 %) типов цитоплазм. В этой работе не были задействованы праймеры ALM4/ALM5 мтДНК, поэтому генотипы с W/γ, W/α, W/β-типами цитоплазм оказались объединены в единую группу, составляющую 6,7 % выборки. Сортов и гибридов с P-, A- и M-типами цитоплазм, созданных в Индии, в изученной выборке обнаружено не было, за единичным исключением (Sood et al., 2021) (таблица 6).

Таблица 6 – Встречаемость типов цитоплазм у сортов картофеля, созданных европейскими и североамериканскими селекционерами

| Ссылки | Сорта и гибриды селекции: | Число сортов в подгруппе/процент от общего числа | Тип цитоплазмы (по Hosaka, Sanetomo, 2012) | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | T | D | P | A | M | W/γ | W/α | W/β |
| Hosaka, Sanetomo, 2012 | Япония | 488 | 352 | 87 | 31 | 6 | 1 | 2 | 4 | 5 |
| | | 100 % | **72,1** | **17,8** | **6,4** | 1,2 | 0,2 | 0,4 | 0,8 | 1,1 |
| | Европа | 144 | 117 | 20 | 0 | 2 | 0 | 5 | 0 | 0 |
| | | 100 % | **81,3** | **13,9** | 0,0 | 1,4 | 0,0 | **3,5** | 0,0 | 0,0 |
| | Северная Америка | 91 | 74 | 13 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | | 100 % | **81,3** | **14,3** | **2,2** | 0,0 | 1,1 | 1,1 | 0,0 | 0,0 |
| | Европа+ Северная Америка | 235 | 191 | 33 | 2 | 2 | 1 | 6 | 0 | 0 |
| | | 100 % | **81,3** | **14,0** | 0,9 | 0,9 | 0,4 | **2,6** | 0,0 | 0,0 |
| | Остальные | 26 | 11 | 10 | 1 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | | 100 % | **42,3** | **38,5** | 3,8 | **11,6** | 0 | 3,8 | 0 | 0 |
| | Всего | 748 | 553 | 130 | 34 | 11 | 2 | 9 | 4 | 5 |
| | | 100 % | **73,9** | **17,4** | **4,5** | 1,5 | 0,3 | 1,2 | 0,5 | 0,7 |
| Sanetomo, Gebhardt, 2015 | Европа | 1216 | 723 | 333 | 0 | 9 | 4 | 126 | 3 | 18 |
| | | 100 % | **59,5** | **27,4** | 0,0 | 0,7 | 0,3 | **10,4** | 0,2 | 1,5 |
| Sood et al., 2021 | Индия | 104 | 69 | 27 | 0 | 1 | 0 | 7 | | |
| | | 100 5 | **66,3** | **26** | 0 | 1 | 0 | **6,7** | | |

Примечание. Жирным шрифтом выделены частоты трех самых распространенных типов цитоплазм в каждой категории.

Можно констатировать, что на данный момент самые обширные выборки зарубежных сортов, изученные с использованием набора маркеров К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) были проанализированы в работах К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) и Р. Санетомо и К. Гебхарт (Sanetomo, Gebhardt, 2015). В этих работах показано, что среди зарубежных селекционных сортов наиболее широко распространены три типа цитоплазм: Т-тип, переданный от чилийских аборигенных сортов; D-тип, интрогрессированный от *S. demissum* и W/γ-тип, источником которого был *S. stoloniferum* (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015). Порядка 14-18 % проанализированных выборок составляют сорта с типами цитоплазм D и W/γ, интрогрессированными в сорта от мексиканских диких полиплоидных видов.

Согласно литературным данным, типы цитоплазм T, D, W/γ, к которым относится большая часть сортов картофеля европейской селекции (таблица 6), обуславливают мужскую стерильность у селекционных сортов (Hosaka, Sanetomo, 2012; Анисимова, Гавриленко, 2017):

1) взаимодействие генетических факторов Т-типа цитоплазмы с доминантными аллелями ядерных генов мужской стерильности (генно-цитоплазматическая мужская стерильность) приводит к нарушениям развития мужских репродуктивных органов (Grun, 1973; Grun et al., 1977);

2) сорта и селекционные клоны с цитоплазмой D-типа имеют внешне нормальные, хорошо окрашиваемые ацетокармином пыльцевые зерна, проявляющие функциональную стерильность (Dionne, 1961; Hosaka, Sanetomo, 2012);

3) для сортов и селекционных клонов с цитоплазмой W/γ характерна цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС), проявляющаяся в виде тетрадной мужской стерильности; тетрады не распадаются на микроспоры в конце микроспорогенеза и остаются объединенными в «перманентные тетрады» (Ross, 1986; Ortiz et al., 1993; Lössl et al., 2000; Song, Schwarzfischer, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012).

Как и у других видов растений, цитоплазматическая мужская стерильность картофеля основывается на взаимодействиях гибридного ядра и митохондрий (Lössl et al., 1999; Song, Schwarzfischer, 2008; Анисимова, Гавриленко, 2017).

Характерные для андийских аборигенных сортов типы цитоплазм M, A, P, ассоциированные с мужской фертильностью, среди селекционных сортов практически

не встречаются, поскольку их источники вовлекались в селекционный процесс в основном в роли опылителей (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015). Как показано в работе К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012), сорта с типом цитоплазмы P составляли 6,4 % от числа генотипов японской селекции (таблица 6). Следует отметить, что P-тип в японском генофонде появился недавно в результате целенаправленной селекции на мужскую фертильность с использованием *S. phureja* в качестве материнской формы (Hosaka, Sanetomo, 2012). В изученных выборках тип цитоплазмы M был обнаружен только у шести селекционных клонов: четырех европейских, одного японского, одного из США (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015) (таблица 6).

Важно отметить, что D и W/γ-типы цитоплазмы не были обнаружены у образцов культурных видов картофеля (Hosaka, Sanetomo, 2012, 2013). В литературе известно о шести образцах *S. demissum* (Sanetomo et al., 2011; Sood et al., 2021), проанализированных с использованием маркера D (Sanetomo et al., 2011). У всех них детектирован D-тип цитоплазмы. Несмотря на то, что в селекционные сорта тип цитоплазмы W/γ был интрогрессирован от образцов *S. stoloniferum*, для 64 генотипов *S. stoloniferum*, изученных с использованием набора маркеров К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012), в литературных источниках детектированы типы цитоплазм W/γ, W/α, D/α и D/γ (таблица 7).

Таблица 7 – Частота встречаемости разных типов цитоплазм среди образцов *S. stoloniferum*

| Ссылки | Типы цитоплазм | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | W/α | | W/γ | | D/α | | D/γ | | W(T)/α | |
| | N | % | N | % | N | % | N | % | N | % |
| Полюхович и др., 2018 | 13 | 50 | 4 | 15 | 4 | 15 | 3 | 12 | 2 | 8 |
| Sanetomo, Nashiki, 2021 | 3 | 7,5 | 10 | 25 | 7 | 17,5 | 20 | 50 | 0 | 0 |
| Сумма | 16 | **24** | 14 | **21** | 11 | 17 | 23 | **35** | 2 | 3 |

Примечание. N – число образцов с данным типом цитоплазмы.

Причиной появления среди селекционных сортов картофеля помимо A и T других типов цитоплазм является тот факт, что по мере расширения культивирования картофеля в Европе возрастала актуальность проблемы селекции на устойчивость фитофторозу (Salaman, 1949; Zuckerman, 1998), вирусным инфекциям (Salaman, 1949), возбудителю рака картофеля (Salaman, 1949; Baayen et al., 2006). В связи с этим

актуальными становились проблемы расширения генетического разнообразия сортов картофеля с целью интрогрессии генов устойчивости к вредным организмам. Для решения этой проблемы вначале были использованы устойчивые образцы культурных и диких видов картофеля первичного генпула (Castañeda-Álvarez et al., 2015; таблица 5): *S. acaule, S. chacoense, S. spegazzinii, S. vernei, Solanum microdontum* Bitter, *S. sparsipilum* (Ross, 1986). Впоследствии было установлено, что ни один из этих видов не обладал специфичным типом пластидной ДНК (Hosaka, Hanneman, 1988 b; Sukhotu et al., 2004; Sukhotu, Hosaka, 2006; Hosaka, Sanetomo, 2009; Gavrilenko et al., 2013), однако можно отметить, что у большей части образцов *S. acaule* (33 %) был детектирован C-тип пластидной ДНК (M-тип цитоплазмы) (Sukhotu et al., 2004; Hosaka, Sanetomo, 2009; Gavrilenko et al., 2013). Как отмечалось ранее, M-тип цитоплазмы был обнаружен только у шести селекционных клонов при анализе больших выборок сортов и гибридов европейской, американской и японской селекции (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015).

В Европе фитофтороз, вызываемый *P. infestans*, стал одним из экономически наиболее важных заболеваний, так как при подходящих погодных условиях он способен вызывать полную потерю урожая (Salaman, 1949; Zuckerman, 1998; Haverkort et al., 2008, 2009, 2016). С развитием методов межвидовой гибридизации в селекцию активно вовлекались дикие виды вторичного генпула, в частности мексиканские полиплоидные виды (Castañeda-Álvarez et al., 2015) в качестве источников устойчивости к фитофторозу, так как Мексика является центром происхождения и генетического разнообразия возбудителя фитофтороза картофеля – *P. infestans* (Goodwin et al., 1994; Grunwald, Flier, 2005; Goss et al., 2014; Goodwin et al., 1992; Grunwald et al., 2001; Flier et al., 2003). Таким образом в Мексике происходила совместная эволюция представителей рода *Solanum* и *P. infestans.* У многих диких мексиканских видов картофеля, например, *Solanum bulbocastanum* Dunal in Poir. (2n=2x=24, 1EBN; Niederhauser, Mills 1953; Helgeson et al., 1998; Lokossou et al., 2010), *S. demissum* (2n=6x=72, EBN=4; Black, 1951; Black et al., 1953; Malcolmson, Black, 1966), *Solanum pinnatisectum* Dunal (2n=2x=24, EBN=1; Menke et al., 1996; Chen et al., 2003), *S. stoloniferum* (2n=4x=48, EBN=2; Vleeshouwers et al., 2008; Lokossou et al., 2010), *Solanum verrucosum* Schltdl. (2n=2x=24, EBN=2; Colon, Budding, 1988; Liu, Halterman, 2006), идентифицированы гены, контролирующие различные типы устойчивость к фитофторозу.

В то же время из всего разнообразия диких мексиканских видов картофеля в селекционный процесс с использованием традиционных методов удалось вовлечь только полиплоидные виды *S. demissum* (2n=6x=72, EBN=4) и *S. stoloniferum* (2n=4x=48, EBN=2) (таблица 4). Из-за барьеров односторонней межвидовой несовместимости дикие виды *S. stoloniferum*, *S. demissum* не могли участвовать в межвидовых скрещиваниях с культурным картофелем (*S. tuberosum*, 2n=4x=48, EBN=4) как опылители, поэтому они использовались в качестве материнских форм (Dionne, 1961; Ross, 1986; Jackson, Hanneman 1999; Hayes et al., 2005; Jansky, 2006; Yermishin et al., 2017).

Односторонняя межвидовая несовместимость (unilateral incompatibility – UI) возникает в скрещиваниях растений самонесовместимых (self-incompatible – SI) и самосовместимых (self-compatible – SC) видов (SI × SC) из-за ингибирования роста пыльцевых трубок (Lewis, Crowe, 1958). В результате SC-виды могут участвовать в скрещиваниях с SI-видами как материнские формы (Abdalla, Hermsen, 1972). Отметим, что подавляющее большинство диплоидных видов картофеля самонесовместимы, тогда как большинство полиплоидных видов картофеля самосовместимы (Pushkarnath, 1942; Pandey, 1962). В основе механизма самонесовместимости картофеля лежит работа пестичных S-РНКаз, кодируемых генами, которые картированы в *S*-локусе (Tanksley, Loaiza-Figueroa, 1985; Xu et al., 1990; Rivard et al., 1996). Синтезирующиеся в столбике пестика S-РНКазы ингибируют рост трубок генетически идентичной пыльцы (Luu et al., 2000). Только в случае различия аллелей генов *S*-локуса пестика и пыльцы возможно опыление и оплодотворение.

Односторонняя межвидовая несовместимость приводила к постепенному повышению доли селекционных сортов гибридного происхождения с цитоплазмами W/γ- и D-типов, интрогрессированными от диких видов *S. stoloniferum* и *S. demissum* (Song, Schwarzfischer, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012), способствуя возрастанию доли сортов с мужской стерильностью (Ross, 1986). Это ограничивает возможности подбора родительских пар для дальнейших скрещиваний.

Следует отметить, что известны редкие исключения, когда единичные образцы *S. stoloniferum* и *S. demissum* могли выступать и как опылители. Вероятно, это были мутантные образцы по системе UI (Yermishin et al., 2017; Зотеева и др., 2017; Гавриленко и др., 2019; Gavrilenko et al., 2022). Так, например, Р. Санетомо с коллегами (Sanetomo et al., 2011) удалось использовать образцы *S. demissum* в качестве опылителей

в комбинациях с *S. tuberosum*, сорт ‘Saikai 35’. При этом частота успешных скрещиваний ‘Saikai 35’ × *S. demissum* была в четыре раза меньше, чем в реципрокных комбинациях (Sanetomo et al., 2011). Образцы *S. stoloniferum* выступали в качестве опылителей в межвидовых скрещиваниях с культурным картофелем при выведении сорта ‘Балтийский’ (T-тип), гибрида ‘1101/10’ (D-тип) (Гавриленко и др., 2018; Antonova et al., 2018), гибрида $S_vS_v$-lines x *S. stoloniferum* (D/γ-тип) (Yermishin et al., 2017).

Со второй половины 20-го века межвидовая гибридизация стала основным методом селекции картофеля (таблица 4), в результате чего в сорта от диких видов первичного и вторичного генпулов были интрогрессированы *R*-гены, контролирующие устойчивость к патогенам и вредителям (Ross, 1986; Hawkes, 1990; Симаков и др., 2005; Gebhardt, 2013; Гавриленко, Ермишин, 2017; Костина, Косарева, 2017; Рогозина, Хавкин, 2017; Gartner et al. 2021). Большинство современных сортов картофеля представлены сложными внутривидовыми и межвидовыми гибридами, в создании которых участвовали как культурные, так и дикие виды.

В нашей работе мы отдельно остановимся на интрогрессивной гибридизации с мексиканскими видами *S. demissum* и *S. stoloniferum*, поскольку типы цитоплазм этих видов выявлены у трети генофонда европейских и североамериканских селекционных сортов. На западе образцы *S. demissum* привлекались в селекцию с начала 30-х годов 20 века как источники расоспецифической устойчивости к возбудителю фитофтороза *P. infestans* (Ross, 1986; Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015; Костина, Косарева, 2017; таблица 4). Образцы вида *S. stoloniferum* вовлекались в европейскую и североамериканскую селекцию с 1960-х гг. в первую очередь как источники устойчивости к вирусу Y картофеля (Ross, 1986; Solomon-Blackburn, Barker, 2001a; Valkonen et al., 2008, 2017), и позднее – устойчивости к фитофторозу (Vleeshouwers et al., 2008; Lokossou et al., 2010). Тип цитоплазмы W/γ, интрогрессированный в сорта от *S. stoloniferum*, образуется в результате митохондриальных перестроек из-за гибридного шока при межвидовых скрещиваниях (Lössl et al., 1999).

Генетические ресурсы картофеля широко используются селекционерами. Для эффективного подбора пар для скрещиваний желательно знать типы цитоплазм родительских пар. Кроме того, в литературе есть информация о том, что тип цитоплазмы может влиять и на проявления таких важных качеств, как содержание

крахмала и урожайность (Lössl et al., 2000). На больших выборках зарубежных сортов показано превалирование T, D, W/γ-типов цитоплазм.

Для широких выборок отечественных сортов картофеля (селекции СССР, РФ, стран ближнего зарубежья) определения типов цитоплазм ранее не проводилось. Исключение составили 31 сорт в работах иностранных ученых (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015) и 63 сорта в работе Т.А. Гавриленко с коллегами (Гавриленко и др., 2007). В последней работе современной классификации соответствуют только 40 сортов с Т-типом цитоплазмы.

В настоящей работе продолжены исследования генетического разнообразия отечественных сортов картофеля по типам цитоплазм, анализируется динамика изменения этого разнообразия в связи с основными направлениями селекции на устойчивость к вредным организмам: межвидовой гибридизации *S. tuberosum* с культурными и дикими видами первичного генпула с целью интрогрессии генов, контролирующих устойчивость к цистообразующим картофельным нематодам, и межвидовой гибридизации с дикими видами вторичного генпула с целью интрогрессии генов, контролирующих устойчивость к фитофторозу и вирусу Y картофеля.

## 1.2. Межвидовая гибридизация сортов картофеля с дикими видами первичного и вторичного генпулов – интрогрессия ядерных генов, контролирующих устойчивость к вредным организмам

### 1.2.1. Интрогрессия в селекционные сорта *R*-генов/QTLs, контролирующих устойчивость к цистообразующим картофельным нематодам

#### 1.2.1.1. Идентификация генов, контролирующих устойчивость картофеля к патотипу Ro1 *Globodera rostochiensis*; разработка маркеров, ассоциированных с этими генами, молекулярный скрининг генетических ресурсов картофеля

Известны три вида цистообразующих картофельных нематод: *G. rostochiensis* (золотистая картофельная нематода, ЗКН), *G. pallida* (бледная картофельная нематода), *Globodera ellingtonae* Handoo, Carta, Skantar, & Chitwood. Первые два вида встречаются в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америках, Новой Зеландии. ЗКН обнаружена также на территории Австралии (CABI - *Globodera rostochiensis*…, 2021). Вид *G. ellingtonae* пока обнаружен только в США, Аргентине и Чили (Handoo et al.,

2012; Zasada et al., 2013; Lax et al., 2014). Так как особи вида *G. ellingtonae* пока не найдены на территории Евразии (Thevenoux et al,. 2019), в дальнейшем в обзоре информация об этом виде дана не будет.

На территории Европы выделяют пять (Ro1, Ro4, Ro2, Ro3, Ro5) патотипов вида *G. rostochiensis* и три (Pa1, Pa2, Pa3) патотипа вида *G. pallida* (Kort et al., 1977). Классификация патотипов золотистой и бледной картофельных нематод в Южной Америке отличается от европейской (Canto Saenz, Mayer de Scurrah, 1977; Franco, Gonzalez, 1990). Тем не менее, разделение представителей видов *G. rostochiensis* и *G. pallida* на патотипы согласно «европейской схеме» (Kort et al., 1977) общепризнанно, так как эта схема достаточно информативна для эффективного контроля заболеваемости (Turner, Subbotin, 2013). Вне территории Южной Америки наиболее распространенными патотипами цистообразующих картофельных нематод являются патотип Ro1 *G. rostochiensis* (Turner, Evans, 1998) и патотипы Pa2, Pa3 *G. pallida* (Canto Saenz, Mayer de Scurrah, 1977; Phillips, Trudgill, 1998; Caromel et al., 2005; Sattarzadeh et al., 2006).

Выделяют различные уровни устойчивости картофеля к цистообразующим картофельным нематодам: от низкой и средней, контролируемой взаимодействием разного числа локусов количественных признаков (QTLs), до высокой, контролируемой *R*-генами (Starr et al., 2013; Blok et al., 2018). В основе устойчивости к нематоде растений картофеля лежит реакция сверхчувствительности, проявляющаяся в том, что вокруг личинки начинается некроз ткани растения и развивающаяся нематода лишается источника питания (Rice et al., 1985; Sobczak et al., 2005; Koropacka, 2010).

Район вокруг озера Титикака в Центральных Андах рассматривается как центр происхождения и максимального разнообразия бледной и золотистой цистообразующих картофельных нематод (Grenier et al., 2010; Moens et al., 2018). Предполагают, что *G. rostochiensis* и *G. pallida* были занесены в Европу вместе с южноамериканскими образцами картофеля, интродуцированными в 1850-х годах (Spears, 1968; Evans, Brodie, 1980). Также существует мнение, что цисты заносились в эту часть света и ранее, но не получали развития из-за примитивных методов и небольших масштабов возделывания картофеля, тогда как во второй половине 19 века потребление картофеля возросло, создав благоприятные условия для распространения нематод (Spears, 1968). ЗКН впервые описана в Европе в 1881 году в местах посадок картофеля недалеко от города

Росток, Германия. Бледная картофельная нематода в Европе впервые обнаружена на территории Великобритании (Stone, 1973).

На территории СССР *G. rostochiensis* сначала была найдена в прибалтийских республиках – Литве (1948), Латвии (1949), Эстонии (1953) (Spears, 1968; Subbotin et al., 1999). Дальнейшее распространение ЗКН по территории России происходило через территорию Белоруссии и Ленинградской области на восток (Букасов, Камераз, 1972; Subbotin et al., 1999).

На территории РФ из всех цистообразующих картофельных нематод пока обнаружен только патотип Ro1 *G. rostochiensis* (Буторина и др., 2006; Симаков и др., 2009 а; Limantseva et al., 2014). Бледная картофельная нематода в России не выявлена, однако присутствует в ряде европейских стран, в том числе граничащих с РФ (Норвегия, Финляндия, Эстония; EPPO Global Database - Globodera pallida…, данные от 2022-02-18). Патотип Ro5 ЗКН выявлен на территории Польши, граничащей с Калининградской областью РФ (Przetakiewicz, 2019).

Территория, на которой выявлены очаги распространения ЗКН в России, составляет 653223 га в 51 субъекте РФ (на 31 декабря 2021 года, Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2021 году). Золотистая и бледная цистообразующие картофельные нематоды входят в актуальный перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза от 30 ноября 2016 и являются объектами внутреннего и внешнего карантина, соответственно (Об утверждении единого перечня…, 2016).

*G. rostochiensis* и *G. pallida* паразитируют на представителях семейства Solanaceae, в частности, на картофеле (Ellenby, 1945, 1954; Stelter, 1987), томатах (Mai, 1951, 1952; Winslow, 1954) и баклажанах (Mai, 1951; Stelter, 1987). Преимуществом жизненного цикла золотистой и бледной картофельных нематод является превращение женской особи после оплодотворения в защитную оболочку для находящихся внутри яиц, число которых может достигать 400 (Turner, Subbotin, 2013; Moens et al., 2018). При неблагоприятных внешних условиях или при отсутствии рядом корней подходящего растения-хозяина личинки в почве могу сохранять жизнеспособность под оболочкой цисты от 20 лет и более (Grainger, 1964; Perry et al., 2006, 2013; Masler, Perry, 2018). Цистообразующие картофельные нематоды являются причиной около 9 % ежегодных потерь урожая картофеля (Turner, Subbotin, 2013).

Первые источники устойчивости картофеля к патотипу Ro1 ЗКН были идентифицированы среди образцов культурного *S. tuberosum* ssp. *andigena* и дикого *S. vernei* видов первичного генпула (Ellenby, 1948, 1952, 1954). Первые европейские сорта картофеля, устойчивые к *G. rostochiensis*, были созданы в начале 1960-х (Potato Pedigree Database…; European Cultivated Potato Database…). На территории СССР работы по изучению устойчивости картофеля к ЗКН были начаты в середине 1950-х годов в Литовской ССР (Хижняк, Ефременко, 1956; Тыктин, 1958), Калининградской области (Тыктин, 1958) и в конце 1950-х годов в Латвийской и Эстонской ССР (Калнозолс, 1966). В 1955 году в ВИР под руководством С.М. Букасова были начаты исследования по выведению устойчивых к *G. rostochiensis* гибридов картофеля, в ходе которых в качестве родительской формы чаще всего выступали образцы видов *S. vernei, S. sparsipilum, S. tuberosum* ssp. *andigena* и сортов ‘Камераз 1’, ‘Октябренок’, ‘Фортуна’, ‘Эрика’. С 1958 г. работы по выведению нематодоустойчивых сортов были продолжены на Минской опытной станции ВИЗР (Тыктин, 1960, 1961). Первым отечественным сортом, устойчивым к ЗКН, считается сорт ‘Кристалл’, выведенный в начале 1970-х и районированный в 1980-х гг. (Симаков и др., 2005; Скорик, 1980).

Селекция на устойчивость к вредным организмам, в том числе к цистообраующим нематодам картофеля – трудоемкий процесс, требующий длительного времени. Ускорить селекционный процесс помогает применение ДНК-маркеров, ассоциированных с генами, контролирующими устойчивость к цистообразующим картофельным нематодам.

Так как патотип Ro1 является наиболее распространенным патотипом *G. rostochiensis* вне территории Южной Америки (Evans, Stone, 1977; Turner, Evans, 1998; Blok et al., 2018), усилия исследователей в основном были сконцентрированы на поиске источников устойчивости к нему.

У картофеля гены, контролирующие устойчивость ко всем пяти патотипам ЗКН, не найдены, но известны три гена (*H1, Gro1-4, GroV1*), доминантные аллели которых детерминируют устойчивость к патотипу Ro1 ЗКН.

Образцы, несущие доминантные аллели гена *H1*, вовлекались в селекцию с 1950-х после обнаружения четырех устойчивых к ЗКН образцов вида *S. tuberosum* ssp. *andigena* (клоны ‘CPC 1673’, ‘1685’, ‘1692’, ‘1595’) и трех образцов вида *S. vernei* (Ellenby, 1952, 1954). Клон ‘CPC 1673’ был использован при выведении большого числа

нематодоустойчивых сортов, например, ‘Atlantic’ (1976, США), ‘Amaryl’ (1963, Нидерланды), ‘Steuben’ (1989, США) (van Berloo et al., 2007). Перечисленные сорта и их потомки были использованы для картирования гена *H1* (таблица 8).

Таблица 8 – Информация о картировании гена *H1*, контролирующего устойчивость картофеля к патотипам Ro1, Ro4 *G. rostochiensis*

| Ссылки | Расщепляющаяся популяция из: | Родительские формы, использованные для создания картирующей популяции | | Результат картирования |
|---|---|---|---|---|
| | | Устойчивый генотип | Восприимчивый генотип | |
| Gebhardt et al., 1993 | 111 генотипов | Дигаплоидная линия, полученная из сорта ‘Amaryl’ | Диплоидный образец *Solanum phureja* L85DS3.1 | Ген *H1* картирован рядом с RFLP-маркером CPll3 |
| Pineda et al., 1993 | 101 генотип | Дигаплоидная популяция, полученная из сорта ‘Assia’ | | Ген *H1* картирован на расстоянии 2,7 сМ от RFLP-маркера CD78 |
| Pineda et al., 1993 | 50 генотипов | Сорт ‘Steuben’ | Сорт ‘Monona’ | |
| Bakker et al., 2004 | 1209 генотипов | Диплоидный клон ‘SH83-92-488’, созданный с привлечением сорта ‘Amaryl’ | Диплоидный клон RH89-039-16 | Ген *H1* картирован на расстоянии 0,2 сМ от AFLP-маркера EM1, 0,8 сМ от AFLP-маркера EM14. Не обнаружена рекомбинация между геном *H1* и AFLP-маркером CM1 |
| Bakker et al., 2004 | 120 генотипов | Диплоидный клон ‘DH84-25-2389’ | Диплоидный клон KW84-16-2396 | |

Локус *Gro1*, источником которого в селекции считается дикий южноамериканский вид *S. spegazzinii* (Ross, 1962), является первым картированным локусом устойчивости к *G. rostochiensis* (таблица 9, 11).

Таблица 9 – Информация о картировании гена *Gro1-4*, контролирующего устойчивость картофеля к *G. rostochiensis* патотипу Ro1

| Ссылки | Расщепляющаяся популяция из: | Родительские формы, использованные для создания картирующей популяции | |
|---|---|---|---|
| | | устойчивый генотип | восприимчивый генотип |
| Barone et al., 1990 | 100 диплоидных генотипов | Диплоидный клон ‘H80.696/4’ (гибрид между *S. spegazzinii* и *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*) | Диплоидный клон ‘H82.337/49’ |
| Ballvora et al., 1995 | 1105 диплоидных генотипов | | |

Ю. Пааль с коллегами (Paal et al., 2004) высказали мнение о том, что локус *Gro1* представляет собой участок тесно сцепленных генов. С помощью зонда *St332*, который представляет собой фрагмент ДНК ‘подобный гену устойчивости’ (resistance gene-like,

RGL), из геномной библиотеки были отобраны 18 генов кандидатов. Агробактериальная трансформация восприимчивого сорта ‘Desiree’ с использованием гена-кандидата ‘*gene 4*’ привела к созданию модифицированного растения устойчивого к патотипу Ro1 ЗКН. Впоследствии ‘*gene 4*’ был переименован в ген *Gro1-4* (Paal et al., 2004). Результаты секвенирования показали, что ген *Gro1-4* состоит из трех интронов и четырех экзонов. Первый интрон, в отличие от двух других, содержит ретроэлемент. Ген *Gro1-4* кодирует белок длиной 1136 аминокислот, содержащий TIR- (домен «рецептор Toll-интерлейкина-1»; toll-interleukin-1 receptor), NB- (область связывания с нуклеотидами; nucleotide binding), LRR- (содержащий лейцин-богатые повторы; leucine-rich repeat) домены, а также домен с неустановленной функцией на С-конце аминокислотной последовательности (Paal et al., 2004).

Позднее была предпринята попытка секвенирования гена *H1*. А. Финкерс-Томчак с коллегами (Finkers-Tomczak et al., 2011) построили физическую карту ассоциированного с устойчивостью к ЗКН участка длиной 341 тысяч п.н. и внутри этого фрагмента определили область длиной 160 тысяч п.н., с высокой степенью вероятности включающую ген *H1*. По результатам секвенирования была выявлена сложная структура локуса *H1*, в которой помимо гомологов генов устойчивости (RGH, resistance gene homologues) со структурой CC-NB-LRR (CC – белковый домен «суперспираль»; coiled coil) содержались также дефектные RGH-последовательности (псевдогены), мобильные элементы, а также гены, кодирующие транспортеры аминокислот и экстенсин-подобные белки. Определить точное положение гена *H1* в секвенированной области не удалось (Finkers-Tomczak et al., 2011).

В селекционно-генетических исследованиях широко используется ряд ПЦР-маркеров гена *H1*, контролирующих устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*. Например, SCAR-маркер TG689, разработанный на основе информации о последовательности одноименного сцепленного с геном *H1* RFLP-маркера (DeJong, год неизвестен; Milczarek et al., 2011), часто используется для скрининга сортов и селекционных клонов картофеля зарубежной и отечественной селекции (таблица 10), так как имеет относительно высокую диагностическую ценность (в среднем 86 %).

Другой SCAR-маркер, разработанный на базе RFLP-маркера CP113 (Niewöhner et al., 1995), показал меньшую эффективность при использовании в скрининге сортов – в

среднем 78 %, поэтому получил меньшее распространение в исследованиях (таблица 10).

CAPS-маркер 239E4left/AluI был разработан Е. Баккер с коллегами (Bakker et al., 2004) на основании сиквенса BAC-клона 239E4 устойчивого к ЗКН диплоидного клона ‘SH83-92-488’, использовавшегося при картировании гена *H1* (Bakker et al., 2004). Маркер 239E4left редко используется в скрининге селекционных сортов и гибридов (таблица 10) из-за низкой диагностический ценности (в среднем 55 %).

SCAR-маркеры N146 и N195 фланкируют локус *H1*; для них определена частота рекомбинации 0,109% и 0,207%, соответственно (Takeuchi et al., 2008). Данные маркеры, активно использующиеся в молекулярном скрининге (таблица 10), демонстрируют высокий уровень эффективности (в среднем 97 % для N146 и 96 % для N195).

SCAR-маркер 57R был разработан на основании нуклеотидной последовательности одного из BAC-клонов, использованных при секвенировании гена *H1* (Finkers-Tomczak et al., 2011). Маркер 57R локализован в области «160 тысяч п.н.» (Finkers-Tomczak et al., 2011), имеет высокую диагностическую ценность (в среднем 92 %), подтвержденную на различных выборках зарубежных сортов и селекционных клонов (таблица 10).

Первым маркером, разработанным для отбора генотипов, обладающих функциональной аллелью гена *Gro1–4*, стал одноименный SCAR-маркер Gro1–4. Разработанные праймеры расположены таким образом, что амплификационный продукт включает в себя часть третьего экзона, весь третий интрон и часть последнего экзона (Paal et al., 2004). Также на основании последовательности гена *Gro1–4* был разработан STS-маркер Gro1-4-1, который авторы считают более специфичным. Амплификационный продукт этого маркера включает в себя часть третьего интрона и весь четвертый экзон гена *Gro1-4* (Asano et al., 2012).

Диагностическая эффективность упомянутых выше маркеров гена *Gro1-4* имеет различные значения при их использовании на разных выборках: от 38 % до 92 % для маркера Gro1–4, от 17 % до 95 % для маркера Gro1-4-1. Такая разница в минимальных и максимальных значениях объясняется тем, что нематодоустойчивые образцы *S. spegazzinii* вовлекались в селекцию реже, чем устойчивые к ЗКН образцы *S. tuberosum* ssp. *andigena*. Тем не менее, маркеры Gro1–4 и Gro1-4-1 широко применяются в скрининговых исследованиях сортов и гибридов (таблица 10).

Таблица 10 – ДНК-маркеры генов *H1* и *Gro1-4*, контролирующих устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*, наиболее часто применяемые в молекулярном скрининге

| Ген | Название маркера | Тип маркера | Ссылка на разработчиков | В каких работах использовался в скрининге генотипов: | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | зарубежной селекции | отечественной селекции |
| *H1* | TG689 | SCAR | DeJong, год неизвестен | Milczarek et al., 2011, 2014; Galek et al., 2011; Schultz et al., 2012; Lopez-Pardo et al., 2013; Limantseva et al., 2014; Park et al., 2017; Meiyalaghan et al., 2018; Sudha et al., 2016, 2019; Mburu et al., 2020 | Бирюкова и др., 2008, 2016, 2017; Karelov et al., 2013; Маханько и др., 2014; Кузьминова и др., 2015; Антонова и др., 2016; Гавриленко и др., 2018; Сайнакова и др., 2018; Шанина и др., 2018; Shanina, Sergeeva, 2018; Рогозина и др., 2019; Пакуль и др., 2019; Бакулина и др., 2021; Gerieva et al., 2021 |
| *H1* | CP113 | SCAR | Niewöhner et al., 1995 | Skupinova et al., 2002; Galek et al., 2011; Milczarek et al., 2011 | Маханько и др., 2014; Zoteyeva et al., 2020; Totsky et al., 2021 |
| *H1* | 239E4left | CAPS / AluI | Bakker et al., 2004 | Milczarek et al., 2011; Limantseva et al., 2014 | Антонова и др., 2016; Гавриленко и др., 2018 |
| *H1* | 57R | SCAR | Finkers-Tomczak et al., 2011 | Finkers-Tomczak et al., 2011; Schultz et al., 2012; Milczarek et al., 2014; Park et al., 2017; Meiyalaghan et al., 2018; Sudha et al., 2019; Mburu et al., 2020 | Антонова и др., 2016; Бирюкова и др., 2016, 2017; Клименко и др., 2017, 2020; Гавриленко и др., 2018; Сайнакова и др., 2018; Рогозина и др., 2019; Пакуль и др., 2019; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b; Zoteyeva et al., 2020; Бакулина и др., 2021; Gerieva et al., 2021; Totsky et al., 2021; Fisenko et al., 2022 |
| *H1* | N146 | SCAR | Takeuchi et al., 2008 | Asano et al, 2012 | Антонова и др., 2016; Бирюкова и др., 2016, 2017; Гавриленко и др., 2018; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b; Gerieva et al., 2021 |
| *H1* | N195 | SCAR | Takeuchi et al., 2008 | Asano et al., 2012 | Антонова и др., 2016; Бирюкова и др., 2016, 2017; Клименко и др,, 2017, 2020; Гавриленко и др., 2018; Рогозина и др., 2019; Пакуль и др., 2019; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b; Сайнакова и др., 2018; Бакулина и др., 2021; Gerieva et al., 2021; Fisenko et al., 2022 |
| *Gro1-4* | Gro1-4 | SCAR | Paal et al., 2004 | Gebhardt et al., 2006; Milczarek et al., 2011; Limantseva et al., 2014 | Бирюкова и др., 2008, 2017; Усовершенствование методов отбора.., 2010; Кузьминова и др., 2015; Антонова и др., 2016; Гавриленко и др., 2018; Zoteyeva et al., 2020; Gerieva et al., 2021; Totsky et al., 2021 |
| *Gro1-4* | Gro1-4-1 | STS | Asano et al., 2012 | Asano et al., 2012; Sudha et al., 2016; 2019 | Бирюкова и др., 2016, 2017; Клименко и др., 2017, 2020; Сайнакова и др., 2018; Шанина и др., 2018; Shanina, Sergeeva, 2018; Рогозина и др., 2019; Пакуль и др., 2019; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b; Бакулина и др., 2021 |

Для гена *GroV1*, контролирующего устойчивость к *G. rostochiensis* патотипу Ro1, также были разработаны сцепленные с ним SCAR-маркеры (T08, U14, X02; Jacobs et al., 1996). Однако в работах Д. Мильчарек с коллегами (Milczarek et al., 2011) и Р. Судха с коллегами (Sudha et al., 2016) диагностические фрагменты маркеров U14 и X02 были обнаружены как у устойчивых, так и у восприимчивых сортов.

Помимо генов *H1*, *Gro1-4*, *GroV1*, у картофеля были идентифицированы также шесть QTLs, которые обуславливают частичную устойчивость к патотипу Ro1 и к патотипам Ro2 и Ro5 ЗКН. Информация о картировании генов и QTLs, контролирующих устойчивость картофеля к этим патотипам *G. rostochiensis*, суммирована в таблице 11.

Таблица 11 – Идентифицированные *R*-гены / QTLs, контролирующие устойчивость картофеля к *G. rostochiensis*

| Ген/QTL (% объясненной общей изменчивости) | Патотип | Хромосома | | Ссылки | Проводилось ли секвенирование? | Структура кодируемого белка |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Номер | Ссылка | | | |
| *Gro1.4_QTL* (19,5%) | Ro1 | III | Kreike et al., 1996 | *S. spegazzinii* | Нет данных | Не установлена |
| *Grp1_QTL* (62 %) | Ro5 | V | Rouppe van der Voort et al., 1998; Finkers-Tomczak et al., 2009 | ‘AM78-3778’ – межвидовой гибрид *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* и нескольких видов картофеля (*S. vernei*, *S. oplocense*, *S. tuberosum ssp. andigena*) | Нет данных | Не установлена |
| *H1* | Ro 1, Ro 4 | V | Gebhardt et al., 1993; Pineda et al., 1993; Bakker et al., 2004 | *S. tuberosum* ssp. *andigena*; *S. vernei* | Finkers-Tomczak et al., 2011 | Предположительно CC-NB-LRR (Finkers-Tomczak et al., 2011) |
| *GroV1* | Ro1 | V | Jacobs et al., 1996 | *S. vernei* | Нет данных | Не установлена |
| *Ro2_B_QTL* (23.8%) | Ro2 | V | Park et al., 2019 | *S. tuberosum* ssp. *andigena* и/или *S. vernei* | Нет данных | Не установлена |
| *Ro2_A_QTL* (24.4%) | Ro2 | V | Park et al., 2019 | *S. tuberosum* ssp. *andigena* и/или *S. vernei* | Нет данных | Не установлена |
| *Gro1-4* | Ro 1 | VII | Barone et al., 1990; Ballvora et al., 1995 | *S. spegazzinii* | Paal et al., 2004 | TIR-NB-LRR (Paal et al., 2004) |
| *Gro1.2_QTL* (не указан) | Ro1 | X | Kreike et al., 1993; Park et al., 2019 | *S. spegazzinii* | Нет данных | Не установлена |
| *Gro1.3_QTL* (не указан) | Ro1 | XI | Kreike et al. 1993 | *S. spegazzinii* | Нет данных | Не установлена |

В нашей работе для скрининга сортов картофеля отечественной селекции мы использовали маркеры TG689, 239E4left, 57R, N146, N195 гена *H1* и маркеры Gro1-4, Gro1-4-1 гена *Gro1-4*. Также для изучения отечественных сортов картофеля мы использовали маркер *Grp1_QTL*, представляющего особый интерес, так как локус *Grp1* ассоциирован с устойчивостью к двум объектам внешнего для РФ карантина – к патотипу Ro5 *G. rostochiensis* и патотипам Pa2, Pa3 *G. pallida.*

1.2.1.2. Идентификация генов, контролирующих устойчивость картофеля к *Globodera pallida,* и разработка маркеров, ассоциированных с этими генами, молекулярный скрининг генетических ресурсов картофеля

У картофеля определены два гена и несколько QTLs, контролирующие устойчивость к *G. pallida* (бледная картофельная нематода, БКН; таблица 14). В отличие от устойчивости к *G. rostochiensis*, устойчивость к патотипам Pa2, Pa3 БКН находится под полигенным контролем: помимо гена *Gpa2* устойчивость к *G. pallida* контролируют еще 13 QTLs с разными эффектами на проявление признака устойчивости. В селекции источниками устойчивости к цистообразующим картофельным нематодам являлись устойчивые к БКН образцы видов первичного генпула (таблица 14):

– образцы культурного андийского вида *S. tuberosum* ssp. *andigena*,

– образцы диких видов ‘*Solanum brevicaule* комплекса’ – предковых по отношению к андийским культурным видам (*S. oplocense, S. spegazzinii, S. sparsipilum, S. multidissectum*),

– образцы диких видов *S. vernei, S. tarijense*.

Первоначально при картировании гена *Gpa2* с использованием диплоидной картирующей популяции был установлен моногенный контроль устойчивости, однако позднее было показано, что на устойчивость к патотипам Pa2, Pa3 *G. pallida* также оказывают влияние QTLs с различными эффектами (таблица 14). В настоящее время считается, что эта устойчивость находится под полигенным контролем (Milczarek et al., 2011; Dalamu et al., 2012; Gartner et al., 2021). По этой причине отбор устойчивых к БКН источников гораздо сложнее, чем отбор устойчивых к ЗКН генотипов, резистентность которых находится под контролем гена *H1*.

Ген *Gpa2* стал первым картированным геном (таблица 12, таблица 14),

контролирующим устойчивость к БКН у картофеля. Также *Gpa2* на данный момент является единственным секвенированным геном (таблица 12), ассоциированным с устойчивостью к БКН.

Помимо *Gpa2* у картофеля был идентифицирован ген *H2* (Strachan et al., 2019), контролирующий устойчивость к патотипу Pa1 БКН (таблица 14). Гены, детерминирующие устойчивость ко всем трем патотипам бледной картофельной нематоды (Pa1, Pa2, Pa3), не обнаружены.

Таблица 12 – Информация о картировании гена *Gpa2*, контролирующего устойчивость картофеля к патотипам Pa2, Pa3 *G. pallida*

| Ссылки | Расщепляющаяся популяция из: | Родительские формы, использованные для создания картирующей популяции | | Результат генетического анализа |
|---|---|---|---|---|
| | | устойчивый генотип | восприимчивый генотип | |
| Rouppe van der Voort et al., 1997 | 194 генотипов | Диплоидный клон ‘SH82-93-488’, созданный с использованием ‘Amaryl’, родословная которого включает в себя клон ‘CPC 1673’ вида *S. tuberosum* ssp. *andigena* | Диплоидный клон ‘RH89-039-16’ | расщепление 1:1 при использовании популяции D383 *G. pallida* |
| Rouppe van der Voort et al., 1999 | 598 генотипов | | | |

Считается, что в селекционные сорта ген *Gpa2* изначально был интрогрессирован от клона CPC 1673 вида *S. tuberosum* ssp. *andigena*, который, как было отмечено ранее, вовлекался в скрещивания как источник устойчивости к *G. rostochiensis* (Arntzen et al., 1993; Rouppe van der Voort et al., 1997, 1999). Кроме того, на расстоянии 0,02 сМ от гена *Gpa2* в едином кластере длиной 115 тыс. п.н. был картирован и ген *Rx1* устойчивости к вирусу X картофеля (Rouppe van der Voort et al., 1999; van der Vossen et al., 2000), по всей видимости, также интрогрессированный в селекционные сорта от клона CPC 1673 (Ritter et al., 1991; Bendahmane et al., 1997). Поскольку в 20 веке устойчивость к БКН не являлась целью в селекции картофеля, можно полагать, что ген *Gpa2* мог быть интрогрессирован в сорта в процессе селекции на устойчивость к *G. rostochiensis* и/или вирусу X картофеля (van der Vossen et al., 2000).

Результаты секвенирования показали, что последовательность гена *Gpa2* включает в себя два интрона и два экзона. Предполагаемый транскрипт гена *Gpa2* составляет 3127 нуклеотидов, полипептид – 912 аминокислот. Белок включает в себя домены LZ (домен «лейциновая молния»; leucine zipper) - NB - LRR (van der Vossen et

al., 2000). Интересно, что нуклеотидные последовательности генов *Gpa2* и *Rx1* гомологичны более чем на 93 %, а кодируемые ими аминокислотные последовательности – на более чем 88 % (van der Vossen et al., 2000). Также белковая последовательность *Gpa2* на 88,7 % идентична таковой гена *Rx2*, расположенного на V хромосоме картофеля (van der Vossen et al., 2000; Bendahmane et al., 2000).

Во многих странах, в том числе и в России, БКН является объектом внешнего карантина (EPPO Global Database - Globodera pallida…, 2021). Это затрудняет проведение фенотипизации сортов и гибридов картофеля на устойчивость к БКН, поэтому в случае с *G. pallida* особую важность приобретают методы молекулярного скрининга образцов картофеля с использованием маркеров генов устойчивости. В то же время недостаток данных о группе устойчивости сортов к *G. pallida* мешает оценить диагностическую ценность маркеров генов и QTLs, ассоциированных с устойчивостью к *G. pallida*.

Разработаны несколько маркеров гена *Gpa2* (таблица 13). На основании последовательности одноименного RFLP-маркера был разработан сцепленный с геном *Gpa2* CAPS-маркер GP34/TaqI (Bendahmane et al., 1997; Rouppe van der Voort et al., 1999). Еще один сцепленный с геном *Gpa2* CAPS-маркер – 77R/HaeIII – был разработан по данным сиквенса BAC-клона BAC77, отобранного при клонировании локуса *Gpa2* (Rouppe van der Voort et al., 1999). Однако применение этих двух маркеров на сортах зарубежной селекции показало высокий процент ложноотрицательных результатов (Milczarek et al., 2011).

Более специфичные STS-маркеры Gpa2-1 и Gpa2-2 были разработаны с использованием секвенированной последовательности гена *Gpa2* (van der Vossen et al., 2000). Оба маркера соответствуют разным участкам первого экзона гена *Gpa2* (Asano et al., 2012).

Таблица 13 – ДНК маркеры генов, контролирующих устойчивость к *G. pallida*, наиболее часто применяемые в молекулярном скрининге

| Ген | Название маркера | Тип маркера | Ссылка на разработчиков | В каких работах использовался в скрининге генотипов: | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | зарубежной селекции | отечественной селекции |
| *Gpa2* | 77R | CAPS/ HaeIII | Rouppe van der Voort et al., 1997; Bendahmane et al., 1997 | Milczarek et al., 2011 | Gavrilenko et al., 2021 |
| | GP34 | CAPS/ TaqI | Rouppe van der Voort et al., 1999 | Milczarek et al., 2011 | Gavrilenko et al., 2021 |
| | Gpa2-1 | STS | Asano et al., 2012 | Asano et al., 2012 | Гавриленко и др., 2018; Gavrilenko et al., 2021 |
| | Gpa2-2 | STS | Asano et al., 2012 | Asano et al., 2012 | Бирюкова и др., 2015; Гавриленко и др., 2018; Сайнакова и др., 2018; Shanina, Sergeeva, 2018; Пакуль и др., 2019; Biryukova et al., 2020; Клименко и др., 2019 a, 2020; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b; Бакулина и др., 2021; Gerieva et al., 2021; Fisenko et al., 2022 |
| *$GpaV_{vrn}$_QTL* | HC | ASA | Sattarzadeh et al., 2006 | Sattarzadeh et al., 2006; Milczarek et al., 2011; Lopez-Pardo et al., 2013; Sudha et al. 2016, 2019 | Маханько и др., 2014; Gavrilenko et al., 2021 |
| | HC-I | CAPS/Hind III | Asano et al., 2021 | Asano et al., 2021 | Не использовался |
| | SPUD1636 | SCAR | Bryan et al., 2002 | Sattarzadeh et al., 2006; Milczarek et al., 2011; Sudha et al., 2016, 2019 | Маханько и др., 2014; Gavrilenko et al., 2021 |
| *$GpaV_{vrn}$_QTL*, *Grp1_QTL* | GP21 | CAPS/ DraI | Rouppe van der Voort et al., 1998; Meksem et al., 1995 | Не использовался | Gavrilenko et al., 2021 |
| | GP179 | CAPS/ RsaI | Rouppe van der Voort et al., 1998, 2000; Meksem et al., 1995 | Не использовался | Gavrilenko et al., 2021 |
| *Grp1_QTL* | TG432 | CAPS/ RsaI | Finkers-Tomczak et al., 2009 | Sudha et al., 2016, 2019 | Gavrilenko et al., 2021 |
| *$GpaV^{s}_{spl}$_QTL* | TG432 | CAPS/ DraI | Caromel et al., 2005 | Не использовался | Gavrilenko et al., 2021 |
| | GP179 | CAPS/ EcoRV | Meksem et al., 1995; Caromel et al., 2005 | Не использовался | Gavrilenko et al., 2021 |

Считается, что устойчивость к *G. pallida* в европейском сортовом фонде в первую очередь обеспечивается локусом $GpaV_{vrn}$*_QTL*, интрогрессированным от образцов *S. vernei* (Sattarzadeh et al., 2006; Gartner et al., 2021). Для этого QTL разработан ряд маркеров (таблица 13). Маркер HC-I/Hind III является усовершенствованной версией маркера HC (Asano et al., 2012), который позиционировался разработчиками (Sattarzadeh et al., 2006) как эффективный инструмент для различения сортов, устойчивых и восприимчивых к патотипам Pa2, Pa3 *G. pallida*. Маркер HC показал высокую диагностическую ценность в скрининге образцов немецкого и нидерландского сортового фонда, где основными источниками интрогрессии устойчивости к патотипам Pa2, Pa3 БКН считаются несколько клонов *S. vernei*. Позднее в литературе стали появляться сообщения о низкой прогностической способности этого маркера (Milczarek et al., 2011; Asano et al., 2012), что исследователи связали со сложным генетическим бэкграундом сортов, изучавшихся впоследствии с помощью маркера HC. Кроме того, К. Асано с коллегами (Asano et al., 2012) отмечали нестабильность результатов, получаемых с помощью маркера HC. Разработка нового CAPS-маркера HC-I/Hind III на основе HC, позволила решить методические проблемы (Asano et al., 2021). Так, К. Асано с коллегами (Asano et al., 2012) на сортах ‘Irish Cobbler’ и ‘May Queen’ показал наличие диагностических фрагментов маркера HC, хотя на электрофореграммах полосы сильно разнились по степени выраженности. Использованный впоследствии маркер HC-I/Hind III не был детектирован у этих сортов, что согласуется с данными о восприимчивости сортов ‘Irish Cobbler’ и ‘May Queen’ к *G. pallida* (Asano et al., 2021).

Информация о картировании различных генетических факторов (*R*-гены/QTL), контролирующих устойчивость картофеля к *G. pallida*, суммирована в таблице 14.

Таблица 14 – Идентификация генетических факторов, контролирующих устойчивость картофеля к *G. pallida*

| Ген/QTL | Патотип | % объясненной общей изменчивости | Хромосома | | Источник |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | Номер | Ссылки | |
| *Gpa4_QTL* (*GpaIV$^{S}_{adg}$_QTL*) | Pa2,3 | Менее 10 % | IV | Bradshaw et al., 1998 | *S. tuberosum* ssp. *andigena* |
| *Grp1_QTL* | Pa2,3 | 68 % | V | Rouppe van der Voort et al., 1998; Finkers-Tomczak et al., 2009 | AM78-3778 – межвидовой гибрид *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* и нескольких других видов картофеля (*S. vernei*, *S. oplocense*, *S. tuberosum ssp. andigena*) |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *H2* | Pa1 | – | V | Strachan et al., 2019 | *S. multidissectum* |
| *GpaV$^{S}_{spl}$_QTL* | Pa2,3 | 76,6 % | V | Caromel et al., 2005 | *S. sparsipilum* |
| *GpaM1_QTL* | Pa2,3 | 56 % | V | Caromel et al., 2003 | *S. spegazzinii* |
| *Gpa5_QTL* (*GpaV_QTL*, *GpaV$_{vrn}$_QTL*) | Pa2,3 | 61 % | V | Rouppe van der Voort et al., 2000; van Eck et al., 2017 | *S. vernei* |
| *Gpa_QTL* | Pa2,3 | 50 % | V | Kreike et al., 1994 | *S. spegazzinii* |
| *Pa2/3_A_QTL* | Pa2,3 | 9,2 | V | Park et al., 2019 | *S. tuberosum* ssp. *andigena* и/или *S. vernei* |
| *GpaM2_QTL* | Pa2,3 | 19 % | VI | Caromel et al., 2003 | *S. spegazzinii* |
| *Gpa6_QTL* (*GpaVI_QTL*) | Pa2,3 | 24 % | IX | Rouppe van der Voort et al., 2000 | *S. vernei* |
| *Pa2/3_B_QTL* | Pa2,3 | 6,9 | X | Park et al., 2019 | *S. tuberosum* ssp. *andigena* и/или *S. vernei* |
| *GpaXI$^{S}_{spl}$_QTL* | Pa2,3 | 12,7 % | XI | Caromel et al., 2005 | *S. sparsipilum* |
| *GpaXI$^{I}_{tar}$_QTL* | Pa3 | 81,3 % | XI | Tan et al., 2009 | *S. tarijense* |
| *Gpa2* | Pa2,3 | – | XII | Rouppe van der Voort et al., 1997, 1999 | *S. tuberosum* ssp. *andigena* |
| *GpaM3_QTL* | Pa2,3 | 15 % | XII | Caromel et al., 2003 | *S. spegazzinii* |

Таким образом, в отличие от *G. rostochiensis*, устойчивость к *G. pallida* находится под полигенным контролем, в котором участвуют несколько QTLs с различной долей объясненной общей изменчивости. Такая особенность усложняет процесс выведения устойчивых к патотипам Pa2 и Pa3 БКН сортов картофеля.

### 1.2.2. Межвидовая гибридизация картофеля с дикими мексиканскими видами вторичного и третичного генпулов

#### 1.2.2.1. Интрогрессия генов *Ry$_{sto}$/Ry-f$_{sto}$*, контролирующих устойчивость к вирусу Y картофеля, от образцов мексиканского аллотетраплоидного вида вторичного генпула – *Solanum stoloniferum*

Среди более 40 видов вирусов, поражающих картофель, Y-вирус картофеля (YBK, Potato virus Y, PVY) из рода Potyvirus семейства Potyviridae считается одним из самых вредоносных (Valkonen, 2007; Lacomme, Jacquot, 2017; Kreuze et al., 2020). В природе растениями-хозяевами этого вируса могут быть растения из 9 семейств, насекомыми-переносчиками – около 60 видов тлей (Edwardson, Christie, 1997; A literature review of insecticide…, 2010; Lacomme et al., 2017; Abd El-Aziz, 2020). У восприимчивых к PVY сортов картофеля потери урожая достигают 80 % (Edwardson, Christie, 1997; Solomon-Blackburn, Barker, 2001a, b; Valkonen, 2007). Поэтому задача создания устойчивых к PVY сортов является актуальной.

Выделяют различные типы устойчивости растений к вирусам (Solomon-Blackburn, Barker, 2001 b; Макарова и др., 2017; Pompe-Novak, Lacomme, 2017; таблица 15).

Таблица 15 – Типы устойчивости растений картофеля к вирусам (по Solomon-Blackburn, Barker, 2001 b)

<table>
<tr><td colspan="7">Устойчивость растений к вирусам</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Неспецифическая = «нехозяйская» устойчивость (nonhost resistance) Вирус не размножается, так как растение не является хозяином вируса</td><td colspan="6">Растение является хозяином вируса</td></tr>
<tr><td colspan="6">Специфическая = «хозяйская устойчивость»</td></tr>
<tr><td>Крайняя устойчивость (extreme resistance = ER) Размножение, распространение вируса из зараженных клеток в неинфицированные подавляется в самом начале</td><td>Реакция сверхчувствительности (hypersensitive response = HR) Инфекция локализуется благодаря гибели клеток растения в клетках, первыми контактирующих с вирусом</td><td>Устойчивость к распространения вируса по тканям растения Ограничение перемещения вируса по растению (HR можно считать одним из вариантов такой устойчивости)</td><td>Полевая устойчивость (field resistance) Низкая вероятность инфицирования из-за устойчивости растения к векторному переносу</td><td>Устойчивость к вирусной аккумуляции Вирус накапливается в растении в низких концентрациях</td><td>Толерантность На зараженных растениях визуально не заметны симптомы инфекции при высоком вирусном титре, то есть растение устойчиво к болезни, но восприимчиво к вирусу</td></tr>
</table>

У картофеля идентифицирован ряд генов, определяющих разные типы устойчивости к Y-вирусу. Так, *Ry*-гены контролируют крайнюю устойчивость растений картофеля, то есть неспособность вируса размножаться в растении независимо от штамма, а *Ny*-гены контролируют реакцию сверхчувствительности в ответ на инфицирование растений конкретными штаммами вируса (Ross, 1958; Muňoz et al., 1975; Hosaka et al., 2001; Solomon-Blackburn, Barker, 2001a; Mori et al., 2012).

Наиболее активно в селекции картофеля развивались программы по интрогрессии генов, контролирующих крайнюю устойчивость к PVY, от дикого мексиканского вида *S. stoloniferum* (*Ry*$_{sto}$/*Ry-f*$_{sto}$; Ross, 1958; Song, Schwarzfischer, 2008; Гаджиев и др., 2020), южноамериканского культурного вида *S. tuberosum* ssp. *andigena* (*Ry*$_{adg}$; Muňoz et al., 1975; Plaisted, 1987; Valkonen et al., 1994; Ottoman et al., 2009; Sagredo et al., 2009; Fulladolsa et al., 2015) и южноамериканского дикого вида *S. chacoense* (*Ry*$_{chc}$; Asama et al., 1982; Hosaka et al., 2001; Mori et al., 2012; Sakamoto et al., 2017; Fujimatsu et al., 2018).

***Ry*$_{sto}$/*Ry-f*$_{sto}$**. Для картирования генов, контролирующих крайнюю устойчивость к PVY, интрогрессивованных от *S. stoloniferum*, разными группами исследователей были

использованы различные расщепляющиеся популяции, полученные в скрещиваниях с устойчивыми образцами этого дикого мексиканского вида (таблица 16).

Таблица 16 – Информация о картировании *Ry*-генов, контролирующих устойчивость картофеля к PVY, интрогрессивованных в селекционный генофонд от *S. stoloniferum*

| Ссылки | Расщепляющаяся популяция из: | Родительские формы, использованные для создания картирующей популяции | | Результат картирования |
|---|---|---|---|---|
| | | устойчивый генотип | восприимчивый генотип | |
| Song et al., 2005 | 57 дигаплоидных генотипов | Получены методом культуры пыльников из сорта ‘Assia’, обладающего крайней устойчивостью к PVY | | Выявлена 100 % косегрегация маркера STM0003 (XII хромосома) и устойчивых образцов ($Ry_{sto}$ гена) |
| Flis et al., 2005 | 169 тетраплоидных гибридов | Селекционный клон ‘PW-363’ | Сорт ‘Cicero’ | Ген $Ry\text{-}f_{sto}$ картирован на XII хромосоме расстоянии 1,2 сМ от CAPS-маркера GP122, созданного на основании одноименного RFLP маркера |
| Cernak et al., 2008 | 195 тетраплоидных сеянцев | Сорт ‘White Lady’ | Селекционный клон ‘S440’ | Ген $Ry_{sto}$ картирован между маркерами STM0003 (2,96 сМ) и M1 (0,53 сМ) |
| Valkonen et al., 2008 | 112 диплоидных генотипов | Диплоидный межвидовой гибрид 86.61.26 | Диплоидный межвидовой гибрид ‘84.194.30’ | Ген $Ry_{sto}$ картирован на расстоянии 15,2 сМ от маркеров GP122 и STM0003 |
| Grech-Baran et al., 2020 | 391 диплоидный генотип | Дигаплоидный гетерозиготный клон сорта ‘Alicja’ | Клон ‘DW 83-3121’ | Ген $Ry_{sto}$ был клонирован и секвенирован |
| Kondrak et al., 2020 | 457 тетраплоидных генотипов | Сорт ‘White Lady’ | Селекционный клон ‘S440’ | Выявлены маркеры STM0003 и Cat-in2, фланкирующие ген $Ry_{sto}$; расстояние между маркерами составляет 1,75 сМ |

Гены $Ry_{sto}$ и $Ry\text{-}f_{sto}$ были картированы в одном и том же районе хромосомы XII группами немецких и польских исследователей с использованием диплоидной и тетраплоидной расщепляющихся популяций; одновременно были разработаны различные маркеры, сцепленные с этими генами (таблица 16; таблица 17). Так, маркеры YES3-3A и YES3-3B гена $Ry_{sto}$ были созданы с помощью AFLP-маркера E+ACC/M+CTC-365 (Song et al., 2005; Song, Schwarzfischer, 2008).

SSR-маркер STM0003 гена $Ry_{sto}$ был разработан Д. Милбурн с коллегами (Milbourne et al., 1998) по итогам анализа ДНК-последовательностей *S. tuberosum*, доступных в базах данных EMBL (European Nucleotide Archive – EMBL…) и GenBank

(National Center for Biotechnology…). Позднее было показано, что амплификационный продукт длиной 111 п.н. маркера STM0003 коррелирует с устойчивостью к PVY (Song et al., 2005). По последним данным расстояние между STM0003 и геном $Ry_{sto}$ оценивают как не превышающее 1,75 сМ, при этом маркер YES3-3A располагается еще ближе к гену – между STM0003 и $Ry_{sto}$ (Kondrak et al., 2020).

CAPS-маркеры GP122-718, GP122-614, GP122-564, GP122-406, GP204, GP269 и STS-маркер GP81 гена $Ry\text{-}f_{sto}$ были разработаны на основе одноименных RFLP-маркеров (Flis et al., 2005; Witek et al., 2006; Valkonen et al., 2008). Из группы CAPS-маркеров GP122, амплифицирующихся в одном и том же локусе, расстояние от маркера до гена $Ry\text{-}f_{sto}$ определено для GP122-718/EcoRV и составляет 1,2 сМ (Flis et al., 2005). Следует отметить, что И.-С. Зонг с коллегами (Song et al., 2005) не выявили сцепления маркера GP122-718/EcoRV с геном $Ry_{sto}$.

В 2019 году была показана 100 % гомология нуклеотидных последовательностей генов $Ry_{sto}$ устойчивого к PVY сорта ‘Alicja’ и $Ry\text{-}f_{sto}$ устойчивого к PVY клона ‘PW-363’. Были сопоставлены последовательности длиной 4852 нуклеотида, включающие в себя кодирующие и некодирующие участки. Также показано, что $Ry_{sto}$ кодирует белковые субъединицы NLR (нуклеотид связывающий домен, содержащий лейцин-богатые повторы; nucleotide-binding domain leucine-rich repeat) и TIR (Grech-Baran et al., 2020).

Образцы вида *S. stoloniferum* (2n=4x=48, EBN=2, геном AABB), принадлежащего к вторичному генпулу картофеля, активно использовались в селекции с 1960-х годов в первую очередь как источники устойчивости к Y вирусу картофеля (УВК, PVY, Potato virus Y) (Ross, 1986; Solomon-Blackburn, Barker, 2001a; Flis et al., 2005; Witek et al., 2006; Valkonen et al., 2008, 2017). В большинстве случаев образцы *S. stoloniferum*, устойчивые к PVY, применялись в скрещиваниях с культурным картофелем в качестве материнских форм из-за односторонней межвидовой несовместимости (Dionne, 1961; Jackson, Hanneman, 1999; Hayes et al., 2005; Yermishin et al., 2017). Поэтому большинство сортов картофеля, устойчивых к вирусу Y, созданных на основе *S. stoloniferum*, имеют цитоплазму W/γ-типа, унаследованную от данного мексиканского вида. Тип цитоплазмы W/γ не обнаружен у образцов южноамериканских культурных видов картофеля (Hosaka, Sanetomo, 2012, 2013).

Ассоциация присутствия у селекционных клонов, созданных с использованием *S. stoloniferum*, маркеров генов $Ry_{sto}/Ry\text{-}f_{sto}$ и W/γ-типа цитоплазмы была показана на

сортах и селекционных клонах немецкой, нидерландской, польской, венгерской, российской селекции (Song, Schwarzfischer, 2008; Sanetomo, Gebhardt, 2015; Antonova et al., 2018). Так, в работе И.-С. Зонг, А. Шварцфишер (Song, Schwarzfischer, 2008) на выборке 188 европейских сортов показано наличие маркеров гена $Ry_{sto}$ у 74,5 % от числа изученных сортов с W/γ-типом цитоплазмы и отсутствие этих маркеров у сортов с другими типами цитоплазм (рисунок 4).

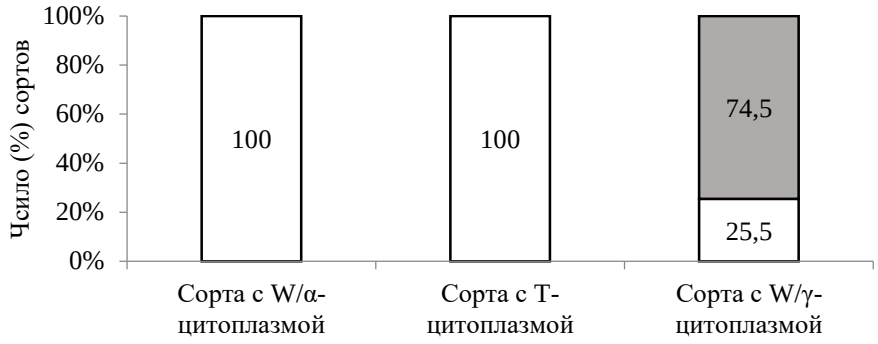



Рисунок 4 – Встречаемость маркеров YES3-3A, YES3-3B гена $Ry_{sto}$ у сортов с разными типами цитоплазм в работе И.-С. Зонг, А. Шварцфишер (Song, Schwarzfischer, 2008). Серый цвет – частота сортов, у которых найдены диагностические фрагменты этих маркеров; белый цвет – частота сортов без этих маркеров

Тип цитоплазмы W/γ, ассоциированный с тетрадной стерильностью пыльцы у межвидовых гибридов картофеля (Lössl et al., 2000; Song, Schwarzfischer, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012), был обнаружен у 10,4 % сортов и гибридов европейской селекции в работе Р. Санетомо и К. Гебхарт (Sanetomo, Gebhardt, 2015) и у 3,5 % – в работе К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012). Среди европейских сортов и клонов тип цитоплазмы W/γ является третьим по частоте встречаемости после типов T и D.

***$Ry_{adg}$***. В селекции разных стран помимо устойчивых к вирусу Y образцов *S. stoloniferum* активно использовались и другие источники устойчивости к вирусу Y. Так, от устойчивых к вирусу Y образцов *S. tuberosum* ssp. *andigena* в селекционные сорта был интрогрессирован ген $Ry_{adg}$. SCAR-маркер RYSC3, сцепленный с геном $Ry_{adg}$, часто используется в молекулярном скрининге, как зарубежных, так и отечественных сортов и селекционных клонов (таблица 17). Устойчивые образцы *S. tuberosum* ssp. *andigena* активно использовались селекционерами США и Канады, поэтому среди устойчивых к PVY североамериканских сортов сравнительно часто выявляется маркер RYSC3 (Plaisted, 1987; Ottoman et al., 2009; Sagredo et al., 2009; Fulladolsa et al., 2015).

При этом широко распространенный среди тетраплоидных андийских аборигенных сортов (*S. tuberosum* ssp. *andigena*) тип цитоплазмы А практически не встречается у селекционных сортов, так как в скрещиваниях образцы *S. tuberosum* ssp. *andigena* использовались как опылители.

***Ry$_{chc}$.*** Источники устойчивости к Y-вирусу картофеля, выделенные среди образцов дикого южноамериканского вида *S. chacoense*, активно использовались японскими селекционерами (Asama et al., 1982; Hosaka et al., 2001; Mori et al., 2012; Sakamoto et al., 2017; Fujimatsu et al., 2018), а также в отечественной селекции (Симаков, Яшина, 2012; Бирюкова и др., 2015, 2019; Клименко и др., 2019 b). Для отбора устойчивых к PVY генотипов были разработаны сцепленные с геном *Ry$_{chc}$* SCAR-маркеры: Ry186, Ry364 и RAPD-маркер 38–530 (таблица 17). Отметим, что у проанализированных образцов *S. chacoense* установлен W-тип пластидной ДНК, но митотип не был определен (Hosaka, Sanetomo, 2009).

В ряде работ показан высокий уровень корреляции между результатами молекулярного скрининга с маркерами *R*-генов, контролирующих устойчивость к PVY, и результатами фитопатологического тестирования (Song et al., 2005; Song, Schwarzfischer, 2008; Lopez-Pardo et al., 2013). Однако также встречаются сообщения о недостаточном уровне ассоциации маркеров с фитопатологической устойчивостью к вирусу Y (Tiwari et al., 2013 – RYSC3; Bhardwaj et al., 2015 – STM0003; Fulladolsa et al., 2015 – RYSC3). Это может объясняться не только недостаточно тесным сцеплением маркеров и генов, но также наличием у устойчивых генотипов функциональных аллелей других генов, контролирующих устойчивость к вирусу Y. Информация о маркерах генов устойчивости к PVY, наиболее часто используемых в молекулярном скрининге, приведена в таблице 17.

Таблица 17 – ДНК-маркеры генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$, $Ry_{adg}$ и $Ry_{chc}$, контролирующих устойчивость к Y вирусу картофеля, наиболее часто применяемые в молекулярном скрининге

| Источники *R*-генов | Ген | Название маркера | Тип маркера | Ссылка на разработчиков | В каких работах использовался в скрининге генотипов: | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | зарубежной селекции | отечественной селекции |
| *S. stoloniferum* | $Ry_{sto}$ | STM0003 | SSR | Milbourne et al. 1998; Song et al., 2005 | Song et al., 2005; Heldak et al., 2007; Cernak et al., 2008; Valkonen et al., 2008; Ortega, Lopez-Vizcon, 2012; National potato..., 2012; Bhardwaj et al., 2015 | Не использовался |
| | | YES3-3A | STS | Song, Schwarzfischer, 2008 | Song, Schwarzfischer, 2008; Schwarzfischer et al., 2010; Lindner et al., 2011; Sharma et al., 2014; Zoteyeva et al., 2014; Nie et al., 2016 | Бирюкова и др., 2015, 2016, 2019; Yermishin et al., 2016; Зотеева и др., 2017; Antonova et al., 2018; Бекетова и др., 2018; Гавриленко и др., 2018; Сайнакова и др., 2018; Шанина и др., 2018; Воронкова и др., 2019; Рогозина и др., 2019; Пакуль и др., 2019; Клименко и др., 2020; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b; Бакулина и др., 2021; Gerieva et al., 2021; Fisenko et al., 2022 |
| | | YES3-3B | STS | Song, Schwarzfischer, 2008 | Song, Schwarzfischer, 2008; Schwarzfischer et al., 2010; Lindner et al., 2011; Zoteyeva et al., 2014; Lopez et al., 2015; Fulladolsa et al., 2015; Nie et al., 2016 | Бекетова и др., 2018; Бирюкова и др., 2019; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b |
| *S. stoloniferum* | $Ry\text{-}f_{sto}$ | GP81 | STS | Flis et al., 2005 | Cernak et al., 2008 | Не использовался |
| | | GP122-718 | CAPS/ EcoRV | Flis et al., 2005 | Flis et al., 2005; Heldak et al., 2007; Valkonen et al., 2008; Nie et al., 2016 | Лукша и др., 2012; Yermishin et al., 2016; Левый и др., 2017; Воронкова и др., 2019 |
| | | GP122-614 | CAPS/ EcoRV | Valkonen et al., 2008 | Valkonen et al., 2008 | Не использовался |
| | | GP122-564 | CAPS/ | Witek et al., 2006 | Valkonen et al., 2008; Witek et al., | Павлючук и др., 2013 |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | EcoRV | | 2006; Lopez-Pardo et al., 2013; Milczarek et al., 2017 | |
| | | GP122-406 | CAPS/ EcoRV | Valkonen et al., 2008 | Heldak et al., 2007 | Гавриленко и др., 2009, 2018; Рогозина и др., 2012; Кузьминова и др., 2014, 2015; Зотеева и др., 2017; Antonova et al., 2018; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b |
| | | GP204 | CAPS/ TaqI | Flis et al., 2005 | Cernak et al., 2008 | Не использовался |
| | | GP269 | CAPS/ DdeI | Flis et al., 2005 | Cernak et al., 2008 | Не использовался |
| *S. tuberosum* ssp. *andigena* | $Ry_{adg}$ | RYSC3 | SCAR | Kasai et al., 2000 | Kasai et al., 2000; Gebhardt et al., 2006; Rizza et al., 2006; Heldak et al., 2007; Ottoman et al., 2009; Sagredo et al., 2009; Whitworth et al., 2009; Neder et al., 2010; Ortega, Lopez-Vizcon, 2012; National potato..., 2012; Kaushik et al., 2013; Lopez-Pardo et al., 2013; Tiwari et al., 2013; Sharma et al., 2014; Bhardwaj et al., 2015; Fulladolsa et al., 2015; Lopez et al., 2015; Gabriel et al., 2016; Nie et al., 2016; Li al., 2017; Herrera et al., 2018 | Гавриленко и др., 2009, 2018; Рогозина и др., 2012, 2019; Кузьминова и др., 2014; Бирюкова и др., 2015, 2016, 2019; Yermishin et al., 2016; Зотеева и др., 2017; Бекетова и др., 2018; Сайнакова и др., 2018; Воронкова и др., 2019; Пакуль и др., 2019; Клименко и др., 2020; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b; Бакулина и др., 2021; Gerieva et al., 2021 |
| *S. chacoense* | $Ry_{chc}$ | Ry186 | SCAR | Takeuchi et al., 2009; Mori et al., 2011 | Mori et al., 2011, 2012; Tomczynska al., 2014; Li al., 2017 | Бирюкова и др., 2015, 2019; Сайнакова и др., 2018; Шанина и др., 2018; Воронкова и др., 2019; Рогозина и др., 2019; Пакуль и др., 2019; Бакулина и др., 2021; Gerieva et al., 2021 |
| | | Ry364 | SCAR | Takeuchi et al., 2009; Mori et al., 2012 | Mori et al., 2012 | Гавриленко и др., 2018; Воронкова и др., 2019; Клименко и др., 2020 |
| | | 38–530 | RAPD | Hosaka et al., 2001 | Hosaka et al., 2001; Sato et al., 2006; Sakamoto et al., 2017; Fujimatsu et al., 2018 | Бирюкова и др., 2015, 2016; Воронкова и др., 2019 |

В отечественной селекции в качестве источников устойчивости к Y-вирусу картофеля активно использовались образцы *S. stoloniferum* (Яшина, 2010; Симаков, Яшина, 2012; Бирюкова и др., 2015, 2019; Гавриленко и др., 2018). Для большинства отечественных сортов известны родословные, направления скрещиваний; для ряда сортов известны данные об их устойчивости к PVY (Яшина, 2010; Российские сорта картофеля…, 2011; Костина, Королева, 2012; Маханько и др., 2018; Симаков и др., 2018 а). Маркеры генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$ ранее применялись в молекулярном скрининге сортов отечественной селекции (таблица 17), но большие выборки отечественных сортов с использованием маркеров этих генов, а также маркеров W/γ-типа цитоплазмы не изучались. Применение в молекулярном скрининге отечественных сортов маркеров генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$ и маркеров W/γ-типа цитоплазмы, созданных в разные периоды времени, позволяет проследить историю селекционного процесса, направленного на создание устойчивых к PVY сортов на основе интрогрессии генетического материала *S. stoloniferum* – дикого вида картофеля вторичного генпула.

1.2.2.2. Интрогрессия генов, контролирующих расоспецифическую устойчивость к *Phytophthora infestans*, от образцов дикого мексиканского полиплоидного вида вторичного генпула – *Solanum demissum*

*Phytophthora infestans* является одним из наиболее вредоносных патогенов картофеля (Haverkort et al., 2008, 2009, 2016). По приблизительным оценкам около трети общемировых потерь урожая картофеля вызваны фитофторозом (Haverkort et al., 2016). Первоначально усилия селекционеров были сконцентрированы на интрогрессии в селекционный генофонд генов расоспецифической устойчивости к *P. infestans*, источником которых являлись образцы дикого мексиканского вида *S. demissum*, относящегося к вторичному генпулу картофеля. *S. demissum* (2n=6x=72, EBN=4, геномная формула AAAAAA), вовлекавшийся в селекцию с начала 20-го века, использовался селекционерами разных стран в качестве источника генов *R1—R11*, контролирующих расоспецифическую устойчивость к возбудителю фитофтороза *P. infestans* (Malcolmson, Black, 1966; Ross, 1986; Plaisted, Hoopes, 1989).

Гены, контролирующие расоспецифическую устойчивость к *P. infestans*, картированы на V (*R1*), IV (*R2*), IX (*R8*), XI (*R3a*, *R3b*, *R5-R7*, *R9-R11*), XII (*R4*) хромосомах картофеля (Ballvora et al., 2002; Meksem et al., 1995; Li et al., 1998; El-

Kharbotly et al., 1996; Huang et al., 2004; Huang, 2005; van Poppel et al., 2009a, b). Часть из них, например, гены *R1, R2, R3a, R3b* клонированы. Установлено, что эти четыре гена кодируют белки, состоящие из CC-NB-LRR доменов (Ballvora et al., 2002; Huang et al., 2005; Huang, 2005; Lokossou et al. 2009).

Внутригенные маркеры, разработанные для генов *R1* и *R3a*, часто используются для скрининга в молекулярно-генетических программах как за рубежом, так и в России (таблица 18).

Таблица 18 – SCAR-маркеры генов *R1, R3a,* контролирующих расоспецифическую устойчивость к фитофторозу, наиболее часто применяемые в молекулярном скрининге

| Ген | Название маркера | Ссылка на разработчиков | Ссылки на работы, в которых данные маркеры использовались для отбора генотипов, обладающих расоспецифической устойчивостью к фитофторозу: | |
|---|---|---|---|---|
| | | | зарубежной селекции | отечественной селекции |
| *R1* | R1 | Ballvora et al., 2002 | Gebhardt et al., 2004; Sharma et al., 2014; Sanetomo, Gebhardt, 2015; Zoteyeva et al., 2016; Li et al., 2017; Fujimatsu et al., 2018; Muñoz et al., 2018 | Бекетова, Хавкин, 2006; Соколова и др., 2010; Khavkin et al., 2010; Лукша и др., 2012; Yermishin et al., 2016; Ермишин и др., 2017; Зотеева и др., 2017; Гавриленко и др., 2018, 2019; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b; Клименко и др., 2020 |
| | R1-1205 | Соколова и др., 2010 | Brown-Donovan et al., 2021 | Khavkin et al., 2010; Sokolova et al., 2011; Рогозина и др., 2013; Yermishin et al., 2016; Фадина и др, 2017; Beketova et al., 2017, 2021; Муратова и др., 2020; Rogozina et al., 2021 |
| *R3a* | RT-R3a | Huang et al., 2005 | Sanetomo, Gebhardt, 2015; Zoteyeva et al., 2016; Li et al., 2017; Muñoz et al., 2018 | Гавриленко и др., 2018, 2019; Зотеева и др., 2017; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b |
| | R3a-1380 | Sokolova et al., 2011 | Sharma et al., 2014 | Соколова и др., 2010; Khavkin et al., 2010; Sokolova et al., 2011; Рогозина и др., 2013; Фадина и др, 2017; Муратова и др., 2020; Beketova et al., 2021; Rogozina et al., 2021 |

У многих сортов отечественной селекции были детектированы маркеры генов *R1* и *R3a* сотрудниками лаборатории ДНК-маркеров растений ВНИИСБ (Бекетова, Хавкин, 2006; Соколова и др., 2010; Khavkin et al., 2010; Sokolova et al., 2011; Фадина и др., 2017; Beketova et al., 2017, 2021; Муратова и др., 2020). Мы продолжили эти исследования с расширенной выборкой отечественных сортов.

Анализ литературных данных показывает, что образцы *S. demissum* активно использовались в селекции картофеля разных стран. Так, тип цитоплазмы D, интрогрессированный в селекционный генофонд от *S. demissum*, был идентифицирован

у 27,4 % сортов и селекционных клонов европейской селекции по данным Р. Санетомо и К. Гебхарт (Sanetomo, Gebhardt, 2015). Среди сортов североамериканской селекции D-тип цитоплазмы найден у 14,3 % изученных генотипов, среди сортов и гибридов японской селекции – у 17,8 % (Hosaka, Sanetomo, 2012), среди сортов и гибридов, выведенных в Индии – у 26 % (Sood et al., 2021). Во всех случаях тип цитоплазмы D являлся вторым по частоте встречаемости после T-типа (таблица 6).

1.2.2.3. Интрогрессия генов, контролирующих устойчивость к широкому спектру рас *Phytophthora infestans*, от образцов дикого диплоидного вида третичного генпула *Solanum bulbocastanum* и образцов дикого тетраплоидного вида вторичного генпула *Solanum stoloniferum*

Расоспецифическая устойчивость картофеля к *Phytophthora infestans* быстро преодолевается патогеном (Wastie, 1991; Fry, Goodwin, 1997; Fry, 2008), поэтому с конца 20 века усилия селекционеров были направлены на поиски источников устойчивости к широкому спектру рас *P. infestans* (Haverkort et al., 2009, 2016; Vleeshouwers et al., 2011; Tiwari et al., 2013; Ivanov et al., 2021). Первые источники устойчивости к широкому спектру рас *P. infestans* были обнаружены среди диких диплоидных мексиканских видов, относящихся к третичному генпулу (*S. bulbocastanum*), а также среди образцов полиплоидных мексиканских видов, включая *S. stoloniferum*.

Первым идентифицированным *Rpi*-геном (от «***R***-gene against ***P. i****nfestans*»; «***R***-ген, контролирующий устойчивость против ***P. i****nfestans*») был *RB/Rpi-blb1 S. bulbocastanum* (2n=2x=24, EBN=1, геномная формула BB), образцы которого практически не скрещиваются с *S. tuberosum* (Naess et al., 2000; Song et al., 2003; van der Vossen et al., 2003). Впоследствии у образцов *S. bulbocastanum* были идентифицированы и другие гены устойчивости к широкому спектру рас *P. infestans* – *Rpi-blb2* (Van der Vossen et al., 2005), *Rpi-blb3, Rpi-abpt* (Park et al., 2005; Lokossou et al., 2009) и *Rpi-bt1* (Oosumi et al., 2009).

Преодоление межвидовой несовместимости *S. bulbocastanum* и *S. tuberosum* возможно при дополнительных манипуляциях: использовании ‘bridging species’ (например, *S. acaule, S. phureja*), увеличении плоидности для повышения значений EBN и последующих возвратных скрещиваниях с *S. tuberosum* (Hermsen, Ramanna, 1973, 1976; Hermsen, 1978; Hermsen et al., 1981). В результате межвидовой гибридизации и

длительного селекционного процесса ген *Rpi-blb2 S. bulbocastanum*, вовлеченный в контроль устойчивости к широкому спектру рас *P. infestans*, был интрогрессирован в селекционный генофонд. Селекционные клоны, несущие ген *Rpi-blb2*, были использованы для создания нидерландских сортов ‘Bionica’ (2008; T-тип цитоплазмы) и ‘Toluca’ (2006; T-тип цитоплазмы), процесс выведения которых занял около 46 лет (Haverkort et al., 2009). Это единственный пример, когда с использованием традиционных методов селекции – межвидовых скрещиваний и последующих возвратных скрещиваний гибридных форм – *Rpi*-ген дикого мексиканского вида третичного генпула был интрогрессирован в селекционный генофонд (Haverkort et al., 2009, 2016). Сорт ‘Bionica’ несет также гены *R3a* и *R3b*, детерминирующие расоспецифическую устойчивость к фитофторозу (Armstrong et al., 2019).

В начале 21 века для интрогрессии *Rpi*-генов диких мексиканских видов были предложены цисгенные технологии. Так, путем трансформации восприимчивых сортов ‘Désirée’ (Haesaert et al., 2015; Haverkort et al., 2016), ‘Victoria’ (Ghislain et al., 2019), ‘Atlantic’, ‘Bintje’ (Jo et al., 2014) были получены цисгенные генотипы, несущие разные комбинации *Rpi*-генов: *Rpi-blb3* – *Rpi-vnt1* – *Rpi-sto1*; *Rpi-blb3* – *Rpi-sto1*; *Rpi-vnt1.1* – *Rpi-sto1*; *Rpi-blb1* – *Rpi-blb2* – *Rpi-vnt1.1* и другие. Селекционные клоны с одним *Rpi*-геном показали меньшую устойчивость к агрессивным изолятам *P. infestans*, чем генотипы, обладающие комбинацией двух-трех *Rpi*-генов (Haverkort et al., 2016).

Цисгенный сорт ‘Fortuna’, устойчивый к широкому спектру рас, был представлен компанией BASF Plant Science GmbH в 2011 году. Данный сорт несет гены *Rpi-blb1* (также известный как ген *RB*) и *Rpi-blb2 S. bulbocastanum* (Genetically Modified Potato…, 2013). Сорт ‘Fortuna’ обладает высоким уровнем устойчивости к фитофторозу (Haverkort et al., 2016), но культивирование данного сорта на территории Европы не разрешено из-за ограничительного законодательства в отношении генетически модифицированных растений в странах ЕС (Haverkort et al., 2016; van Hove, Gillund, 2017).

Помимо цисгенных технологий, для интрогрессии *Rpi*-генов диких мексиканских видов третичного генпула также использовались методы клеточной инженерии – соматическая гибридизация. Таким образом в геном *S. tuberosum* были интрогрессированы гены *RB/Rpi-blb1, Rpi-blb3* и созданы перспективные селекционные клоны, устойчивые к фитофторозу (Helgeson et al., 1998; Rakosy-Tican et al., 2020).

*Rpi*-гены были обнаружены и у южноамериканских диких видов: *S. chacoense* (*Rpi-chc1*, *Rpi-chc2*; Cloning and exploitation of a functional R gene…, 2009), *S. berthaultii* (=*S. tarijense*) (*Rpi-ber*, *Rpi-tar1*; Park et al., 2009; Haverkort et al., 2016), *Solanum venturii* Hawkes & Hjert. (*Rpi-vnt1*; Pel et al., 2009; Foster et al., 2009), *Solanum mochiquense* Ochoa (*Rpi-mcq1*; Smilde et al., 2005), *S. ruiz-ceballosii* Cárd. (=*Solanum sparsipilum* (Bitt.) Juz. et Buk.) (*Rpi-rzc1*; Sliwka et al., 2012) и других (Paluchowska et al., 2022). Большая часть этих видов относится к вторичному генпулу, поэтому интрогрессия *Rpi*-генов от них возможна с использованием традиционных методов – межвидовых скрещиваний. Таким образом был создан британский сорт ‘Alouette’ (компания «Agrico»), несущий ген *Rpi-vnt1.3* от *S. venturii*. Данный сорт также обладает генами *R3a*, *R3b* (Armstrong et al., 2019).

Функциональный гомолог гена *RB/Rpi-blb1*, ген *Rpi-sto1* (Wang et al., 2008; Vleeshouwers et al., 2008), был выявлен у дикого аллотетраплоидного мексиканского вида вторичного генпула – *S. stoloniferum* (геномная формула AABB), относительно легко вовлекаемого в гибридизацию с селекционными клонами (Jackson, Hanneman, 1999). М. Ванг с коллегами (Wang et al., 2008) высказали предположение, что дикий диплоидный мексиканский вид *S. bulbocastanum* (геном BB) был одним из предков вида *S. stoloniferum*, послужив донором субгенома B.

Гены *RB/Rpi-blb1* и *Rpi-sto1* картированы на VIII хромосоме (van der Vossen et al., 2003; Wang et al., 2008), клонированы и секвенированы (Song et al., 2003; van der Vossen et al., 2003; Vleeshouwers et al., 2008). Установлено, что эти гены кодируют типичные для *Rpi*-генов белки, включающие в себя домены CC, NBS (сайт связывания нуклеотидов; nucleotide binding site) и LRR (Song et al., 2003; van der Vossen et al., 2003; Vleeshouwers et al., 2008). На основе известных последовательностей генов *RB/Rpi-blb1* и *Rpi-sto1* были разработаны внутригенные маркеры Rpi–sto1 (Zhu et al., 2012), 517/1519, BLB1F/R (Wang et al., 2008), 1/1’ (Colton et al., 2006), RB-629 (Pankin et al., 2011), локализация которых показана на рисунке 5.

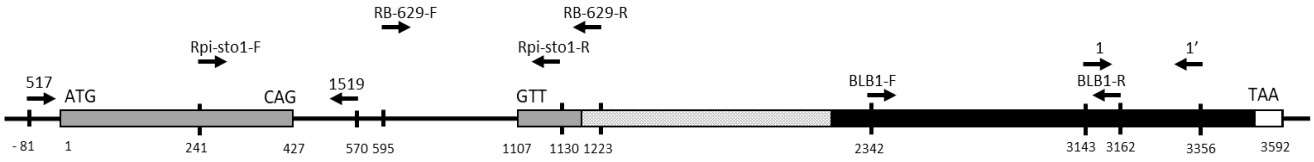



Рисунок 5 – Структура генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* и локализация пяти внутригенных маркеров, использованных в данной работе: Rpi–sto1, BLB1F/R, 1/1', 517/1519, RB-629, 1521/518 (по Lokossou et al., 2010 с изменениями: добавлена локализация мест посадки праймеров; добавлена локализация праймеров маркеров Rpi–sto1, RB-629). Широкой линией показаны экзон 1 (1–427 п.н.) и экзон 2 (1107–3592 п.н.). Узкой линией показаны интрон и фланкирующие последовательность гена участки. Нумерация нуклеотидов начинается со старт кодона и включает в себя последовательность интрона. Участки, соответствующие CC-, NBS- и LRR- доменам обозначены серым, светло серым и черным цветами, соответственно. Стрелками показаны места посадки праймеров. Число, указанное под стрелкой, соответствует позиции первого нуклеотида на 5' конце праймера. Названия праймеров указаны над стрелками.

Маркеры генов *RB/Rpi-blb1*/*Rpi-sto1* используются в интрогрессивной гибридизации, а также в молекулярном скрининге сортов и селекционных клонов в зарубежных и отечественных исследованиях (таблица 19).

Таблица 19 – SCAR-маркеры генов *RB/Rpi-blb1*/*Rpi-sto1,* контролирующих устойчивость к широкому спектру рас *P. infestans*, наиболее часто применяемые в молекулярном скрининге

| Ген | Название маркера | Тип маркера | Ссылка на разработчиков | Ссылки на работы, в которых данные маркеры использовались для отбора генотипов, обладающих устойчивостью к широкому спектру рас фитофторы: | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | зарубежной селекции | отечественной селекции |
| *RB/Rpi-blb1* | BLB1F/R | SCAR | Wang et al., 2008 | Wang et al., 2008; Lokossou et al., 2010; Chen et al., 2017; Rakosy-Tican et al., 2020 | Зотеева и др., 2017; Фадина и др, 2017; Antonova et al., 2018; Гавриленко и др., 2018; Шанина и др., 2018; Fadina et al., 2019; Муратова и др., 2020; Beketova et al., 2021; Rogozina et al., 2021 |
| | 1/1' | SCAR | Colton et al., 2006 | Wang et al., 2008; Lokossou et al., 2010; Chen et al., 2017; Brown-Donovan et al., 2021 | Antonova et al., 2018 |
| | 517/1519 | SCAR | Wang et al., 2008 | Wang et al., 2008; Lokossou et al., 2010; Chen et al., 2017 | Ермишин и др., 2017; Левый и др., 2017; Antonova et al., 2018 |
| | 1521/518 | SCAR | Wang et al., 2008 | Wang et al., 2008; Lokossou et al., 2010; Chen et al., 2017 | Ермишин и др., 2017; Левый и др., 2017 |
| | RB-629 | SCAR | Pankin et al., 2011 | Нет данных | Sokolova et al., 2011; Pankin et al., 2011; Рогозина и др., 2013; Antonova et al., 2018; Fadina et al., 2019 |
| | RB-226 | SCAR | Pankin et al., 2011 | Нет данных | Pankin et al., 2011; Fadina et al., 2019; Beketova et al., 2021; Rogozina et al., 2021 |
| *Rpi-sto1* | Rpi-sto1 | SCAR | Zhu et al., 2012 | Zhu et al., 2013; Jo et al., 2014 | Зотеева и др., 2017; Фадина и др., 2017; Antonova et al., 2018; Гавриленко и др., 2018; Шанина и др., 2018; Fadina et al., 2019; Муратова и др., 2020; Beketova et al., 2021; Rogozina et al., 2021 |

В межвидовых скрещиваниях образцы *S. stoloniferum* активно использовались в селекции во многих странах в основном как источники устойчивости к PVY и реже как источники устойчивости к широкому спектру рас *Phytophthora infestans* (Гавриленко и др., 2018). W/γ-тип цитоплазмы, интрогрессированный в селекционный генофонд от *S. stoloniferum,* являлся третьим по частоте встречаемости после T- и D- типов цитоплазм среди сортов селекции разных стран (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015).

Как отмечено выше, образцы *S. stoloniferum* использовались в скрещиваниях в качестве материнских форм из-за барьеров односторонней межвидовой несовместимости. Известны редкие случаи, когда в процессе селекции, направленной на получение устойчивых к фитофторозу гибридов, *S. stoloniferum* и интрогрессивные формы, полученные с его участием, использовались и в качестве опылителей (Yermishin et al., 2017; Зотеева и др., 2017).

## 1.3. Заключение к обзору литературы

В результате многолетних исследований был разработан набор маркеров, детектирующих различные типы цитоплазм, и большое количество маркеров ассоциированных с генами устойчивости к вредным организмам. С помощью этих маркеров уже проанализированы большие выборки зарубежных сортов картофеля. Полученные в этих исследованиях результаты позволяют оценить генетическое разнообразие селекционного генофонда разных стран и проанализировать историю селекционного процесса в разные периоды времени. Для сортов картофеля отечественной селекции такие комплексные исследования на больших выборках сортов начались относительно недавно. Данное направление исследований послужило предметом настоящей работы.

# 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

## 2.1. Материал исследования

Материалом для исследования послужили 214 сортов, созданных в СССР, РФ и странах СНГ. Материал включал в себя 177 российских сортов, 21 белорусский, 12 украинских, два латвийских, по одному сорту селекции Литвы и Молдавии. Из российских сортов выборки 34 – были созданы на территории СССР (РСФСР) и 143 – на территории РФ.

Образцы 182 сортов были получены из коллекции ВИР от куратора коллекции сортов картофеля д.б.н. Л.И. Костиной, эти образцы имеют номера постоянного каталога. Список сортов представлен в приложении 1. Растительный материал 18 сортов для выделения ДНК и изучения поступил из эколого-географических испытаний разных лет, которые проводились по Комплексному Плану Научных Исследований «Развитие селекции и семеноводства картофеля» (ЭГИ КПНИ): ЭГИ-2016 КПНИ (10 образцов), ЭГИ-2017 КПНИ (7 образцов), ЭГИ-2018 КПНИ (1 образец). Материал остальных сортов был получен из Ленинградского НИИСХ «Белогорка».

77 сортов выборки были представлены 2-3 дублетами, полученными из различных источников: из коллекции картофеля ВИР, от авторов сортов, из ЭГИ КПНИ. Для 25 сортов выборки их авторами (сотрудниками Ленинградского НИИСХ «Белогорка») также были переданы образцы для создания номенклатурных стандартов и ваучерных образцов. Эти образцы выборки имеют интродукционные номера ВИР.

118 (или 55 %) сортов выборки входят в «Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию» в 2021 году, который в настоящее время включает в себя 264 (54 %) российских, 33 (7 %) сорта селекции стран ближнего зарубежья, 193 иностранных (39 %) сорта.

Селекционные центры, представленные среди российских сортов выборки, перечислены в таблице 20.

Таблица 20 – Селекционные учреждения, представленные среди сортов российской селекции изученной выборки

| № п.п. | Селекционные учреждения, представленные среди сортов российской селекции изученной выборки |
|---|---|
| 1. | Агрофирма «КРиММ» |
| 2. | Агроцентр «Коренево» |
| 3. | Брянская ОС по картофелю |
| 4. | ВИР им. Н.И.Вавилова |
| 5. | ВНИИКХ им. А.Г.Лорха |
| 6. | Всеволожская СС |
| 7. | Горно-Алтайский государственный университет |
| 8. | Елецкая ОС по картофелю |
| 9. | ЗАО «Акросия» |
| 10. | ИОГен им. Н.И. Вавилова |
| 11. | Кабардино-Балкарский НИИСХ |
| 12. | Кабардино-Балкарский НЦ РАН |
| 13. | Калужская ОС |
| 14. | Калужский НИПТИ |
| 15. | Камчатский НИИСХ |
| 16. | Кемеровский НИИСХ |
| 17. | Курганская ОС |
| 18. | Ленинградский НИИСХ «Белогорка» (Северо-Западный НПО по селекции и растениеводству «Белогорка», Северо-Западный НИИСХ, Ленинградский НИИСХ РАСХН) |
| 19. | Московское отделение ВИР |
| 20. | Нарымская государственная СС |
| 21. | Омский аграрный НЦ |
| 22. | ОС по картофелю «Ульяновская» |
| 23. | Пензенский НИИСХ |
| 24. | Полярная опытная станция филиал ВИР |
| 25. | Приморский НИИСХ |
| 26. | Самарский НЦ РАН |
| 27. | Сахалинский опорный пункт |
| 28. | Северо-Кавказский ФНАЦ |
| 29. | Селекционная фирма «ЛиГа» |
| 30. | Семейная ферма Диво» |
| 31. | Сибирский НИИСХ |
| 32. | Сибирский федеральный НЦ агробиотехнологий РАН |
| 33. | СибНИИСХиТ |
| 34. | Ульяновская ОС по картофелю |
| 35. | Уральский НИИСХ |
| 36. | УрФАНИЦ УрО РАН |
| 37. | Фаленская СС |
| 38. | Федеральный аграрный НЦ Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого |
| 39. | Федеральный НЦ лубяных культур |
| 40. | Фермерское хозяйство «СеДеК » |
| 41. | ФИЦ Казанский НЦ РАН |
| 42. | Хабаровский ФИЦ ДВО РАН |
| 43. | Холмогорская ОС животноводства и растениеводства |
| 44. | Челябинская ОС |
| 45. | ЭХ «Большевик» |
| 46. | Южно-Уральский НИИ садоводства и картофелеводства |

В работе представлены сорта, созданные в разные годы (рисунок 6). Больше половины выборки составляют сорта, выведенные в 21 веке.

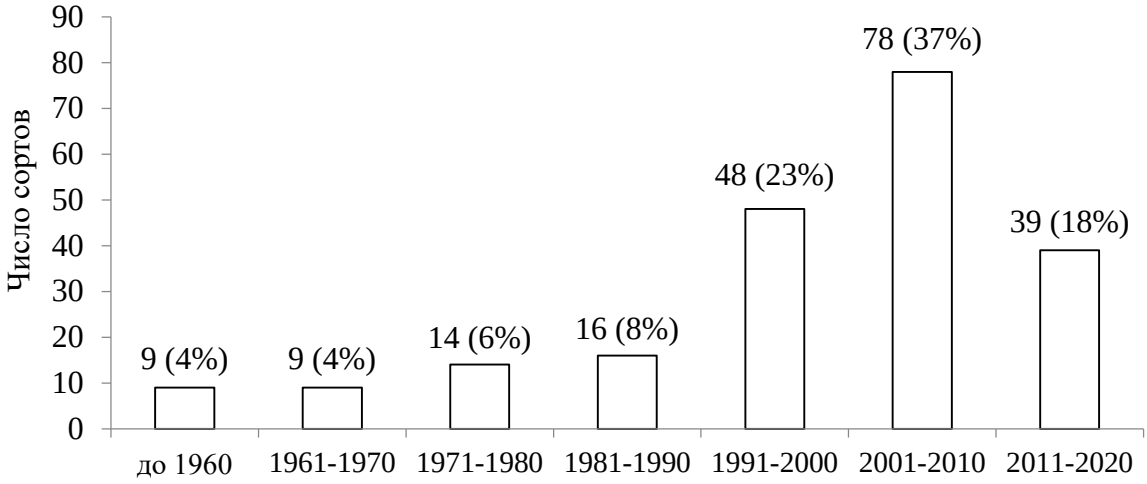



Рисунок 6 – Распределение сортов выборки в соответствии со временем их создания

## 2.2. Методы исследования

Основными методами в работе являлись молекулярный скрининг (с использованием маркеров генов, контролирующих устойчивость к вредным организмам и маркеров типов цитоплазм) и SSR-генотипирование.

### 2.2.1 Выделение тотальной ДНК

ДНК выделяли из листьев и/или кожуры клубней сортов картофеля с использованием модифицированного метода CTAB-экстракции (Gavrilenko et al., 2013). Ткань листьев и клубней растений замораживали в жидком азоте. Ткань листьев измельчали в замороженном виде в пробирках типа эппендорф с помощью пластмассовых пестиков до порошкообразного состояния. Ткань кожуры клубней растирали в фарфоровых ступках с помощью фарфоровых пестиков в жидком азоте.

Около 100 мг измельченной ткани переносили в пробирки с 600 мкл экстрагирующего CTAB-буфера (100 мМ трис-HCl, pH 8,0; 1,2 мМ NaCl; 20 мМ ЭДТА, pH 8,0; 2% CTAB; 1 % поливинилпирролидон; 0,2 % β-меркаптоэтанол). Экстракцию проводили в течение 1-2 часов при температуре 65ºС. После охлаждения полученного раствора до комнатной температуры к нему добавляли 100 мкл 12 % метабисульфита

натрия и 1 мл смеси хлороформ/изоамиловый спирт (24:1). Получившуюся смесь плавно перемешивали вращением пробирок на ротаторе ‘Multi RS-60’ фирмы BioSan при скорости 25 об/мин в течение 40 минут.

Далее смесь центрифугировали на скорости при 8000 об/мин в течение 10 минут при комнатной температуре, что приводило к разделению содержимого пробирок на две фазы и интерфазу. Верхнюю фазу, содержавшую ДНК с примесями (около 600 мкл), отбирали и смешивали с 1,5 мл 96 % этанола, предварительно охлажденного до -20ºС. Получившуюся смесь тщательно инвертировали несколько раз и оставляли на ночь при температуре -20 ºС для формирования осадка.

ДНК в виде осадка собирали центрифугированием при 8000 об/мин в течение 15 минут при температуре 4ºС. Осадок промывали три раза с помощью 80 % раствора этанола и растворяли в буфере ТЕ (10 мМ трис-HCl, pH 8,0; 1 мМ ЭДТА, pH 8,0).

В случае если полученный раствор ДНК требовал дополнительной очистки, в пробирки с раствором ДНК добавляли сухой порошок поливинилполипирролидона, перемешивали и оставляли на 1-2 часа при комнатной температуре. После этого препарат ДНК центрифугировали при 3000 об/мин в течение 15 минут. Этап очистки повторяли несколько раз до достижения прозрачности и бесцветности раствора ДНК.

### 2.2.2. ДНК маркеры, использованные в работе, ПЦР, рестрикция, электрофорез

В работе были использованы 28 ДНК-маркеров 14 *R*-генов и QTLs.

В таблице 21 перечислены использованные в работе ДНК маркеры, включая:

(а) SCAR-, STS-, CAPS-, SSR-маркеры генов/QTLs, контролирующих устойчивость к цистообразующим нематодам *G. rostochiensis* и *G. pallida*, вирусам Y и X картофеля, *P. infestans*;

(б) SCAR-, CAPS-, SSR-маркеры для определения различных типов цитоплазм;

(в) хромосомспецифичные монолокусные SSR маркеры для генотипирования сортов.

Все маркеры были отобраны из литературных источников.

Таблица 21 – ДНК-маркеры, использованные в работе

| (а) ДНК-маркеры *R*-генов, использованные в молекулярном скрининге | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Ген | Хромосома | Вид – источник интрогрессированного в сорта гена | Маркер/ рестриктаза | Последовательность праймеров (5'→ 3') | $T_m$ (°C) | Диагностический фрагмент (п.н.) | Ссылки |
| **Маркеры гена *H1*, контролирующего устойчивость к *G. rostochiensis* (патотипы Ro1, Ro4)** | | | | | | | |
| *H1* | V | adg | 57R* | F: TGCCTGCCTCTCCGATTTCT<br>R: GGTTCAGCAAAAGCAAGGACGTG | 60 | 450 | Finkers-Tomczak et al., 2011; Schultz et al., 2012 |
| *H1* | V | adg | TG689 | F: TAAAACTCTTGGTTATAGCCTAT<br>R: CAATAGAATGTGTTGTTTCACCAA | 55 | 141 | Milczarek et al., 2011 |
| *H1* | V | adg | N146 | F: AAGCTCTTGCCTAGTGCTC<br>R: AGGCGGAACATGCCATG | 55 | 506 | Takeuchi et al., 2008; Mori et al., 2011 |
| *H1* | V | adg | N195 | F: TGGAAATGGCACCCACTA<br>R: CATCATGGTTTCACTTGTCAC | 55 | 337 | |
| *H1* | V | adg | 239E4left/ AluI | F: GGCCCCACAAACAAGAAAAC<br>R:AGGTACCTCCATCTCCATTTTGTAAG | 51 | 120 + 230 | Bakker et al., 2004 |
| **Маркеры гена *Gro1-4*, контролирующего устойчивость к *G. rostochiensis* (патотип Ro1)** | | | | | | | |
| *Gro1-4* | VII | spg | Gro1-4 | F: TCTTTGGAGATACTGATTCTCA<br>R: CGACCTAAAATGAAAAGCATCT | 58 | 602 | Gebhardt et al., 2006 |
| *Gro1-4* | VII | spg | Gro 1-4-1* | F: AAGCCACAACTCTACTGGAG<br>R: GATATAGTACGTAATCATGCC | 60 | 602 | Asano et al., 2012 |
| **Маркеры гена *Gpa2*, контролирующего устойчивость к *G. pallida* (патотипы Pa2, Pa3)** | | | | | | | |
| *Gpa2* | XII | adg | Gpa2-2* | F: GCACTTAGAGACTCATTCCA<br>R: ACAGATTGTTGGCAGCGAAA | 60 | 452 | Asano et al., 2012 |
| *Gpa2* | XII | adg | Gpa2-1* | F: TTTAGCACGGAATGTGGGGA<br>R: GTTTCCCCATCAAAACTCAC | 60 | 1120 | Asano et al., 2012 |
| *Gpa2* | XII | adg | GP34/TaqI | F: CGTTGCTAGGTAAGCATGAAGAAG<br>R: GTTATCGTTGATTTCTCGTTCCG | 62 | - | Rouppe van der Voort et al., 1997; Bendahmane et al., 1997 |
| *Gpa2* | XII | adg | 77R/HaeIII | F: CTCGAGGGATTGAATCCAAATTAT<br>R: GGAAGCAGAATACTCCTGACTACT | 57 | - | Rouppe van der Voort et al., 1999 |
| $GpaV^{S}_{spl}$_QTL | V | spl | GP179/ EcoRV | F: GGTTTTAGTGATTGTGCTGC<br>R: AATTTCAGACGAGTAGGCACT | 55 | - | Caromel et al., 2005; Meksem et al., 1995 |
| *Gpa5_QTL* | V | vrn | HC | F: ACACCACCTGTTTGATAAAAAACT<br>R: GCCTTACTTCCCTGCTGAAG | 65→ 60 | 276 | Sattarzadeh et al., 2006 |
| *Gpa5_QTL* | V | vrn | HC-I/ HindIII | GTAGTACATCAACATACATTTTGCGG<br>GCCTTACTTCCCTGCTGAAG | 56 | 250 | Asano et al., 2021 |
| $GpaIV^{s}_{adg}$_QTL | IV | adg | C237-I | GCAGTCCTAATTGCACGTAACA<br>CGATCAATACCATATGGTCA | 55 | 138 | Asano et al., 2021 |
| **Маркеры ассоциированные с устойчивостью к *G. rostochiensis* (патотип Ro5) и *G. pallida* (патотипы Pa2 , Pa3)** | | | | | | | |
| *Grp1_QTL* | V | vrn, opl, adg, tbr | TG432/ RsaI | F: GGACAGTCATCAGATTGTGG<br>R: GTACTCCTGCTTGAGCCATT | 66 | 1900 | Finkers-Tomczak et al., 2009 |
| *Grp1_QTL/ Gpa5_QTL* | V | vrn, opl, adg, tbr/ vrn | GP21/ DraI | F: GGTTGGTGGCCTATTAGCCA<br>R: GCTCCAACACGGAAGGTTTTC | 55 | - | Rouppe van der Voort et al., 1998; Meksem et al., 1995 |
| *Grp1_QTL/* | V | vrn, opl, | GP179/ | F: GGTTTTAGTGATTGTGCTGC | 55 | - | Rouppe van der Voort |

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Gpa5_QTL* | | adg, tbr/ vrn | RsaI | R: AATTTCAGACGAGTAGGCACT | | | et al., 1998; Meksem et al., 1995; Rouppe van der Voort et al., 2000 |
| **Маркеры генов, контролирующих устойчивость к PVY** | | | | | | | |
| *$Ry_{sto}$* | XII | sto | YES3-3A | F: TAACTCAAGCGGAATAACCC<br>R: AATTCACCTGTTTACATGCTTCTTGTG | 55 | 341 | Song, Schwarzfischer, 2008 |
| *$Ry_{sto}$* | XII | sto | STM0003 | F: GGAGAATCATAACAACCAG<br>R: AATTGTAACTCTGTGTGTGTG | 50 | 111 | Milbourne et al., 1998; Song et al., 2005 |
| *Ry-$f_{sto}$* | XII | sto | GP122-406/ EcoRV | F: CAATTGGCTCCCGACTATCTACAG<br>R: ACAATTGCACCACCTTCTCTTCAG | 52 | 406 | Flis et al., 2005; Valkonen et al., 2008 |
| **Маркеры генов, контролирующих расоспецифическую устойчивость к *P. infestans*** | | | | | | | |
| *R1* | V | dms | R1 | F (76-2sf2): CACTCGTGACATATCCTCACTA<br>R (76-2SR): CAACCCTGGCATGCCACG | 65→58 | 1400 | Ballvora et al., 2002; Mori et al., 2011 |
| *R3a* | XI | dms | RT-R3a | F: ATCGTTGTCATGCTATGAGATTGTT<br>R: CTTCAAGGTAGTGGGCAGTATGCTT | 65→58 | 982 | Huang et al., 2005 |
| **Маркеры генов, контролирующих устойчивость к широкому спектру рас *P. infestans*** | | | | | | | |
| *Rpi-sto1* | VIII | sto | Rpi-sto1***** | F: ACCAAGGCCACAAGATTCTC<br>R: CCTGCGGTTCGGTTAATACA | 65 | 890 | Zhu et al., 2012 |
| *RB/Rpi-blb1* | VIII | blb | BLB1F/R***** | F: AACCTGTATGGCAGTGGCATG<br>R: GTCAGAAAAGGGCACTCGTG | 58 | 821 | Wang et al., 2008 |
| *RB/Rpi-blb1* | VIII | blb | 1/1'***** | F: CACGAGTGCCCTTTTCTGAC<br>R: ACAATTGAATTTTTAGACTT | 50 | 213 | Colton et al., 2006 |
| *RB/Rpi-blb1* | VIII | blb | 517/ 1519***** | F: CATTCCAACTAGCCATCTTGG<br>R: TATTCAGATCGAAAGTACAACG | 58 | 651 | Wang et al., 2008 |
| *RB/Rpi-blb1* | VIII | blb | RB-629***** | F:GAATCAAATTATCCACCCCAACTTTTAAAT<br>R:CAAGTATTGGGAGGACTGAAAGGT | 65 | 629 | Pankin et al., 2011 |

| **(б) ДНК-маркеры типов цитоплазм, использованные в молекулярном скрининге (из набора Hosaka, Sanetomo, 2012)** | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Локус | Маркер/ Рестриктаза | Праймеры | Последовательность праймеров (5'→ 3') | $T_m$ (°C) | Диагностический фрагмент | Ссылки |
| **Маркеры типов пластидной ДНК** | | | | | | |
| *ndhC/ trnV* | H1 | H1 | F: GGAGGGGTTTTTCTTGGTTG<br>R: AAGTTTACTCACGGCAATCG | 60→55 | Тип T - 202 п.н. | Hosaka, 2002 |
| *rps16/ trnQ* | S | NTCP6 | F: GGTTCGAATCCTTCCGTC<br>R: GATTCTTTCGCATCTCGATTC | 63→58 | Тип P - 127 п.н., остальные типы – 172-175 п.н. | Bryan et al., 1999 |
| *cemA* | SAC/ BamHI | SAC | F: TTGGAGTTGTTGCGAATGAG<br>R: GTTCCCTAGCCACGATTCTG | 60 | Типы A, M, P – нет рестрикции; W и T - рестрикция | Hosaka, Sanetomo, 2012 |
| *rpl32/ ccsA* | A/BamHI | A | F: AACTTTTTGAACTCTATTCCTTAATTG<br>R: ACGCTTCATTAGCCCATACC | 60 | Тип A - наличие рестрикции | Hosaka, Sanetomo, 2012 |
| **Маркеры типов митохондриальной ДНК** | | | | | | |
| *rps 10* | ALM4/5 | ALM_4<br>ALM_5 | F:AATAATCTTCCAAGCGGAGAG<br>R:AAGACTCGTGATTCAGGCAAT | 55 | α – 2400 п.н.<br>β – 1600 п.н.<br>γ – нет фрагмента | Lössl et al., 2000 |
| *Band1* | D (Region 1) | Band1-F11<br>Band1-R6 | F: CGGGAGGTGGTGTACTTTCT<br>R: ACGGCTGACTGTGTGTTTGA | 60 | 527 п.н. | Sanetomo, Hosaka, 2011 |

| **(в) ДНК-маркеры SSR локусов, использованные для генотипирования сортов** | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Название маркера у авторов праймеров | Название маркера в наборе PGI (Ghislain et al., 2009) | Хромосома | Повторяющийся мотив | Последовательность праймеров (5'→ 3') | Использованная $T_m$ (°C) | Авторы-разработчики праймеров |
| STG0016 | STG0016 | I | (AGA)n | F: AGCTGCTCAGCATCAAGAGA | *64→60* | Ghislain et al., 2009 |
| | | | | R: ACCACCTCAGGCACTTCATC | | |
| StI004 | STI0004 | VI | (AAG)n | F: GCTGCTAAACACTCAAGCAGAA | *59→55* | Feingold et al., 2005 |
| | | | | R: CAACTACAAGATTCCATCCACAG | | |
| StI032 | STI0032 | V | (GGA)n | F: TGGGAAGAATCCTGAAATGG | *64→60* | Feingold et al., 2005 |
| | | | | R: TGCTCTACCAATTAACGGCA | | |
| StI033 | STI0033 | VII | (AGG)n | F: TGAGGGTTTTCAGAAAGGGA | *64→60* | Feingold et al., 2005 |
| | | | | R: CATCCTTGCAACAACCTCCT | | |
| StI046 | -- | XI | (GAT)n | F: CAGAGGATGCTGATGGACCT | *56→52* | Feingold et al., 2005 |
| | | | | R: GGAGCAGTTGAGGGCTTCTT | | |
| STM0037 | STM0037 | XI | (TC)n(AC)n AA… (AC)n(AT)n | F: AATTTAACTTAGAAGATTAGTCTC | *52→48* | Milbourne et al., 1998 |
| | | | | R: ATTTGGTTGGGTATGATA | | |
| STM2005 | – | XI | (CTGTTG)n | F: TTTAAGTTCTCAGTTCTGCAGGG | *64→60* | Milbourne et al., 1998 |
| | | | | R: GTCATAACCTTTACCATTGCTGGG | | |
| STM5114 | STM5114 | XI | (ACC)n | F: AATGGCTCTCTCTGTATGCT | *60→56* | SCRI, Ghislain et al., 2009 |
| | | | | R: GCTGTCCCAACTATCTTTGA | | |
| StI001 | STI0001 | IV | (AAT)n | F: CAGCAAAATCAGAACCCGAT | *59→55* | Feingold et al., 2005 |
| | | | | R: GGATCATCAAATTCACCGCT | | |
| StI014 | STI0014 | IX | (TGG)n (AGG)n | F: AGAAACTGAGTTGTGTTTGGGA | *59→55* | Feingold et al., 2005 |
| | | | | R: TCAACAGTCTCAGAAAACCCTCT | | |

Примечание. Звездочкой (*) отмечены внутригенные маркеры. $T_m$ (°C) – температура отжига праймеров. Трехбуквенные сокращения названий видов картофеля: adg — *S. tuberosum* ssp. *andigenum*; blb – *S. bulbocastanum*; spg – *S. spegazzinii*; sto – *S. stoloniferum*. Подчеркнуты маркеры, программы ПЦР для которых были оптимизированы в отделе биотехнологии ВИР добавлением функции TOUCHDOWN.

Для большинства использованных нами маркеров условия реакции соответствовали описанным у разработчиков, но для ряда маркеров программы ПЦР были оптимизированы в отделе биотехнологии ВИР добавлением функции TOUCHDOWN (в таблице 21 выделены подчеркиванием). Применение функции TOUCHDOWN заключалось в добавлении к стандартной программе этапа, на котором в первом цикле температура отжига была на 5°C выше требуемой и понижалась на 1°C каждый цикл на протяжении пяти циклов. ДНК-маркеры десяти хромосомспецифичных микросателлитных локусов (таблица 21 в) использовали для генотипирования 26 образцов картофеля (21 сорта, трех селекционных клонов и двух предсортов), переданных в ВИР селекционерами Ленинградского НИИСХ «Белогорка». Из десяти задействованных маркеров восемь (StI032, STM5114, StI001, STG0016, STM0037, StI014, StI004, StI033) входили в набор PGI (Potato Genetic Identification) (Ghislain et al., 2009).

Также были использованы не входившие в этот набор маркеры StI046 (Feingold et al., 2005) и STM2005 (Milbourne et al., 1998). Результаты SSR-генотипирования, а также результаты скрининга с использованием маркеров YES3-3A, RYSC3, Ry364, 5Rx1, 106Rx2, Gpa2-2, Gro1-4-1, 57R, N195 были использованы при создании молекулярно-генетических паспортов сортов, селекционных клонов и предсортов селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка». Четыре маркера генов, контролирующих устойчивость к вирусам Y и X (RYSC3, Ry364, 5Rx1, 106Rx2), в настоящей работе использовались только при составлении молекулярно-генетических паспортов и не были задействованы для скрининга больших выборок сортов отечественной селекции (таблица 22).

Таблица 22 – ДНК-маркеры генов устойчивости, использованные в работе только при составлении молекулярно-генетических паспортов сортов, селекционных клонов и предсортов селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка»

| Ген | Хромосома | Вид – источник интрогрессированного в сорта гена | Маркер | Последовательность праймеров (5'→ 3') | $T_m$ (°C) | Диагностический фрагмент (п.н.) | Ссылки |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Маркеры генов, контролирующих устойчивость к PVY** | | | | | | | |
| *$Ry_{adg}$* | XI | adg | RYSC3 | F: ATACACTCATCTAAATTTGATGG<br>R: AGGATATACGGCATCATTTTTCCGA | 60 | 321 | Kasai et al., 2000 |
| *$Ry_{chc}$* | IX | chc | Ry364 | F: CTATTATAAGTCTGGTACTAGGACG<br>R: GGCTATATGTTCAATGAATTCATGCTAA | 60→ 55 | 298 | Takeuchi et al., 2009; Mori et al., 2012 |
| **Маркеры генов, контролирующих устойчивость к PVX** | | | | | | | |
| *Rx1* | XII | adg | 5Rx1 | F: TCAGGGCAAAACCCTAACAC<br>R: ATCGGCCTAGAGTGACATCG | 62 | 186 | Ahmadvand et al., 2013 |
| *Rx2* | V | acl | 106Rx2 | F: GGAGAAATCCTGCAATGTAAC<br>R: CTTGTCAAAGAAAGAAGGCCT | 66 | 543 | |

Примечание. $T_m$ (°C) – температура отжига праймеров. Трехбуквенные сокращения названий видов картофеля: adg – *S. tuberosum* ssp. *andigenum*; acl – *S. acaule*; chc – *S. chacoense*. Подчеркнуты маркеры, программы ПЦР для которых были оптимизированы в отделе биотехнологии ВИР добавлением функции TOUCHDOWN.

Дополнительно в молекулярный скрининг в качестве положительных контролей были включены образцы, для которых в литературе показано наличие определенных маркеров (таблица 23).

Таблица 23 – Образцы, которые были использованы в качестве положительных контролей в настоящей работе

| Ген | Маркер/рестриктаза | Положительный контроль | Ссылки |
|---|---|---|---|
| *H1* | 57R* | ‘White Lady’ | Schultz et al., 2012 |
| *H1* | TG689, 239E4left/AluI | ‘Sante’ | Limantseva et al., 2014 |
| *H1* | N146, N195 | ‘Saikai 35’ | Takeuchi et al., 2008; Mori et al., 2011 |
| *Gro1-4* | Gro1-4, Gro 1-4-1 | клон ‘i-144844’ образца k-12403 *S. gourlai* | Limantseva et al., 2014 |
| *Gpa2* | Gpa2-2 | ‘Atlantic’, ‘Живица’ | Asano et al., 2012, Маханько и др., 2014 |
| *Gpa2* | 77R/HaeIII, GP34/TaqI | ‘Cara’ | Rouppe van der Voort et al., 1997; Bendahmane et al., 1997; Rouppe van der Voort et al., 1999 |
| *Gpa5_QTL* | HC, HC-I/ HindIII | ‘Innovator’ | Sattarzadeh et al., 2006; Asano et al., 2021 |
| $Ry_{sto}$ | YES3-3A | сеянец *S. stoloniferum*, PI 205522 | Левый и др., 2017 |
| $Ry_{sto}$ | STM0003 | ‘Ania’ | Valkonen et al., 2008 |
| $Ry\text{-}f_{sto}$ | GP122-406/ EcoRV | ‘Ania’ | Valkonen et al., 2008 |
| *R1* | R1 | ‘Колобок’ | Бекетова, Хавкин, 2006 |
| *Rpi-sto1* | Rpi-sto1**,** BLB1F/R, 517/ 1519, 1/1’, RB-629 | сеянец *S. stoloniferum*, PI 205522 | Левый и др., 2017 |
| $Ry_{adg}$ | RYSC3 | ‘Эффект‘ | Бирюкова и др., 2015 |
| $Ry_{chc}$ | Ry364 | ‘Saikai 35’ | Mori et al., 2012 |
| *Rx1* | 5Rx1 | ‘Sante’ | Ahmadvand et al., 2013 |
| *Rx2* | 106Rx2 | ‘White Lady’ | Ahmadvand et al., 2013 |

Для детекции диагностических фрагментов маркеров TG432/RsaI, GP21/DraI, GP179/RsaI, GP179/EcoRV, RT-R3a нами были использованы данные, показанные на электрофореграммах авторами-разработчиками этих маркеров (Meksem et al., 1995; Rouppe van der Voort et al., 1998, 2000; Caromel et al., 2005; Huang et al., 2005; Finkers-Tomczak et al., 2009).

**ПЦР для амплификации диагностических фрагментов ДНК-маркеров типов SCAR, CAPS и STS** проводили в 20 мкл реакционной смеси. В эту группу вошли маркеры генов, контролирующих устойчивость к различным вредным организмам, кроме маркера STM0003 (таблица 21 а), и маркеры для определения типов цитоплазм (таблица 21 б). Реакционная смесь содержала:

– 10 нг тотальной ДНК картофеля,

– 1× реакционный буфер («Диалат», Москва),

– 2,5 мМ $MgCl_2$,

– 0,5 мМ каждого из dNTPs,

– 0,2 мкМ прямого и обратного праймера,

– 1 ед. Taq-полимеразы («Диалат», Москва).

Все реакции при работе со SCAR и STS-маркерами осуществляли не менее чем в трех повторностях.

**ПЦР для амплификации диагностических фрагментов ДНК маркеров типа SSR** проводили в 14 мкл реакционной смеси, содержащей:

– 40 нг тотальной ДНК картофеля,

– 1× реакционный буфер («Диалат», Москва),

– 2,5 мМ $MgCl_2$,

– 0,4 мМ каждого из dNTPs,

– 0,25 мкМ прямого SSR праймера с комплементарной праймеру M13 последовательностью на 5’-конце,

– 0,25 мкМ обратного SSR праймера,

– 70 нМ меченного красителем (флуоресцентной меткой) IRD-700/800 прямого праймера M13,

– 1 ед. Taq-полимеразы («Диалат», Москва).

Все реакции при работе со SCAR и STS-маркерами осуществляли не менее чем в трех повторностях.

**Рестрикция.** Обработку ПЦР-продуктов рестриктазами при использовании CAPS-маркеров проводили согласно протоколам фирмы-производителя («СибЭнзим», http://sibenzyme.com). Реакционная смесь объемом 30 мкл содержала: 20 мкл ПЦР смеси, 1× реакционный буфер («Диалат», Москва), при необходимости 100 мкг/мл BSA (bovine serum albumin, бычий сывороточный альбумин) и 1 ед. рестриктазы Обработку рестриктазой проводили в течение ночи.

**Электрофорез диагностических фрагментов ДНК маркеров типов SCAR, CAPS и STS** проводили в горизонтальных 2 % агарозных гелях в буфере TBE (0,089 М трис, 0,089 М $H_3BO_3$, 2 мМ ЭДТА, pH 8,2-8,4). Гели окрашивали бромистым этидием

с последующей визуализацией в УФ-свете. Маркерами молекулярного веса служили стандарты «100-1000 bp» и «100 bp+1,5Kb+3Kb» («СибЭнзим»).

**Разделение ПЦР-продуктов амплификации SSR-маркеров** выполняли в 6,5 % денатурирующих полиакриламидных гелях на приборе Li-Cor 4300S DNA Analyzer с лазерной детекцией фрагментов. Маркерами молекулярного веса служили маркеры фирмы Li-Cor «50-350 b.p.» (www.licor.com). Размеры фрагментов для каждого локуса определяли с использованием пакета программ Saga2.

### 2.2.3. Статистическая обработка полученных данных

Корреляцию между наличием маркеров генов и данными об устойчивости сортов оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона (Ивантер, Коросов, 2010).

Эффективность маркеров гена *H1* оценивали по совпадению/различию данных фенотипизации и молекулярного анализа по формулам:

$$\frac{\text{Число R с маркером } + \text{ Число S без маркера}}{\text{Общее число сортов}} * 100 = \text{процент совпадения данных}$$

и

$$\frac{\text{Число R без маркера } + \text{ Число S с маркером}}{\text{Общее число сортов}} * 100 = \text{процент различия данных}$$

где R – сорта устойчивые к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* по данным фенотипизации; S – сорта восприимчивые к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* по данным фенотипизации.

Статистический анализ частот отечественных сортов, созданных в разные годы, проводили с использованием точного критерия Фишера ($p<0,05$) и поправки Бонферрони (Ивантер, Коросов, 2010).

### 2.2.4. Сопоставление результатов молекулярного скрининга с опубликованными результатами фитопатологических тестов устойчивости к вредным организмам

Данные об устойчивости 147 сортов к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* были взяты из результатов Государственного испытания сортов («Государственный реестр селекционных достижений...», 2010–2021), для остальных сортов – из каталогов сортов

картофеля разных лет (Симаков и др., 2005, 2008, 2009 b, 2010, 2018 a, b; Костина, Королева, 2012; Анисимов и др., 2013; Костина и др., 2016). Данные об устойчивости образцов к патотипу Ro5 *G. rostochiensis* и патотипу Pa3 *G. pallida* были получены в результате совместной с сотрудниками Лаборатории иммунитета растений к болезням ВИЗР О.С. Афанасенко и А.В. Хютти работы по заражению сортов картофеля.

Данные об устойчивости образцов к PVY были взяты из тематических статей и каталогов сортов картофеля (Яшина, 2010; каталог «Российские сорта картофеля…», 2011; Костина, Королева, 2012; Valkonen et al., 2017; Маханько и др., 2018; Симаков и др., 2018 a, b; Бирюкова и др., 2019).

### 2.2.5. Оценка мужской фертильности растений

Фертильность пыльцы оценивали с помощью ацетокарминового метода (Паушева, 1988) под световым микроскопом (Axio Scope. ZEISS A1, Германия) при увеличении ×200. Для каждого сорта просматривали не менее 300 пыльцевых зерен в двух повторностях.

### 2.2.6. Создание номенклатурных стандартов сортов картофеля селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка»

Сбор и передачу растительного материала 26 образцов картофеля (21 сорта, трех селекционных клонов и двух предсортов), выведенных селекционерами Ленинградского НИИСХ «Белогорка», оформление номенклатурных стандартов и ваучерных образцов картофеля в Гербарии культурных растений, их диких родичей и сорных растений ВИР (WIR) проводили согласно протоколу, разработанному Т.А. Гавриленко и И.Г. Чухиной (Гавриленко, Чухина, 2020). При передаче побегов и клубней в ВИР авторы селекционного материала также предоставляли копии официальных документов каждого сорта, предсорта, селекционного клона: «Авторское свидетельство», «Анкета сорта – Форма N 378», «Описание селекционного достижения», «Патент» (если был оформлен) и Акты передачи растительного материала.

**Описание морфологических признаков растений и их фоторегистрация.** При поступлении материала в гербарий WIR основное внимание уделяли признакам цветка, соцветия, листа, клубня (и позднее – признакам светового ростка), которые

фотографировали и описывали. Полученные описания сопоставляли с признаками сортов, перечисленными в официальных документах («Анкетах сортов» и «Описаниях селекционного достижения»).

Кроме того, мы документировали ряд дополнительных морфологических признаков, не указанных в перечисленных выше документах: положение сочленения на цветоножке, тип окраски внутренней и внешней сторон венчика. Их описание проводили согласно «Классификатору СЭВ» (Букасов и др., 1977). Признак «Форма венчика» учитывали по Дж. Хоксу (Hawkes, 1990) на расправленных высушенных цветках. Признак «Окраска венчика» указывали в соответствии с цветовой палитрой RHS Colour Chart Edition V Fan 2.

**Гербаризация** побегов и цветков была проведена в соответствии с методическими указаниям «Гербаризация культурных растений» (Белозор, 1989). Для гербаризации клубней использовали только один из трех полученных от авторов клубней. Отпечаток среза впоследствии был зафиксирован на гербарном листе. Одновременно были сделаны фото, демонстрирующие форму клубня, окраску кожуры и цвет мякоти, которые размещали на гербарном листе. Тонкий плоский срез клубня высушивали и также помещали на гербарный лист с высушенным побегом.

**Оформление номенклатурных стандартов** проведено в соответствии с требованиями МККР (Brickell et al., 2016). На гербарной этикетке указаны название сорта, происхождение (название организации, в которой был создан сорт), место репродукции (где было выращено гербаризируемое растение), дата сбора побегов и клубней, Ф.И.О. коллектора/ов и Ф.И.О. определившего сорт лица, интродукционный номер с префиксом «и-» (присваиваемый генбанком при поступлении живых образцов), гербарный номер образца в Гербарии ВИР «WIR-». На гербарном листе также представлены фото клубней, соцветий и цветков, сделанные как в момент гербаризации, так и позднее на растениях, полученных при клубневой репродукции того же самого клона. На всех гербарных листах размещен стандартный Colour Chart X-rite. Гербарные этикетки ваучерных образцов оформляли аналогичным образом.

**Создание генетических паспортов.** Генетические паспорта содержат результаты SSR генотипирования с использованием ДНК-маркеры десяти хромосомспецифичных микросателлитных локусов и 12 ДНК-маркеров для 11 *R*-генов, контролирующих устойчивость к вредным организмам. Данные молекулярного анализа были получены с

использованием ДНК образцов номенклатурных стандартов и ваучерных образцов. Также в генетические паспорта была внесена информация о названии каждого сорта, об учреждении, где был создан сорт (приведено название института, актуальное на дату выдачи официальных документов); о годе внесения сорта в «Государственный реестр селекционных достижений допущенных к использованию»; о коде сорта в Госреестре; о номере патента в случае, если патент был оформлен; об авторах сорта и методе выведения. Перечисленная информация была получена из официальных документов: «Авторских свидетельств», «Анкет сортов», «Описаний селекционных достижений», патентов, а также «Государственного реестра селекционных достижений, допущенных к использованию» (2020). Из Госреестра в генетические паспорта 20 из 26 сортов также была включена информация о фитопатологической устойчивости к патотипу Ro 1 *G. rostochiensis*, для трех образцов (‘Сиверский’, ‘Калибр’, ‘Сердолик’) эта информация пока отсутствует. Для селекционных клонов ‘Алый парус’, ‘Жемчужина’ и 1604/16 данные фенотипической оценки на устойчивость к патотипу Ro 1 ЗКН предоставлены их авторами.

# 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

## 3.1. Оценка генетического разнообразия отечественных сортов картофеля по типам цитоплазм

### 3.1.1. Результаты анализа генетического разнообразия отечественных сортов картофеля с использованием набора маркеров, специфичных к разным локусам пластидной и митохондриальной ДНК

Разными группами исследователей были охарактеризованы большие выборки европейских, японских и североамериканских сортов (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015) с использованием набора специфичных к разным локусам органельной ДНК маркеров. Этот набор был представлен в 2012 году К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012). Сравнительно небольшая выборка отечественных сортов была охарактеризована с первым поколением ПЦР-маркеров (Гавриленко и др., 2007), разработанных в конце 1990-х – начале 2000-х (Bryan et al., 1999; Lössl et al., 1999, 2000). В настоящей работе мы впервые охарактеризовали большую выборку отечественных сортов с набором маркеров К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012).

Анализируемая выборка составила 214 отечественных сортов, включая 177 сортов российской селекции и 34 сорта селекции республик СССР и стран ближнего зарубежья (таблица 24, приложение 1, приложение 2.1). Для определения типов цитоплазм у 214 сортов картофеля отечественной селекции в настоящей работе был использован набор маркеров, отобранных японскими исследователями К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012). С использованием данного набора в изученной выборке были идентифицированы четыре типа цитоплазм: D, T, W/γ, A (таблица 24, приложение 2.1) из восьми (D, A, T, P, M, W/α, W/β, W/γ), известных по литературным источникам у селекционных сортов.

Таблица 24 – Типы цитоплазм, идентифицированные в экспериментальной выборке из 214 отечественных сортов картофеля в настоящей работе по классификации К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012)

| Тип цитоплазмы | N (%) | Сорт |
|---|---|---|
| D | 108 (50,5%) | Алена, Алый парус, Альпинист, Амур, Антошка, Арина, Архидея, Барин, Барон, Белогорский ранний, Белоснежка, Белуха, Болвинский, Большевик, Бородянский розовый, Брянский юбилейный, Букет, Веселовский 2-4, Весна белая, Ветеран, Виза, Владикавказский, Вымпел, Выток, Гарант, Горянка, Губернатор, Даная, Дельфин, Диво, Дина, Донцовский, Жаворонок, Жемчужина, Живица, Жигулевский, Жуковский ранний, Звездочка, Зов, Ирбитский, Калибр, Каменский, Кемеровчанин, Кормилец, Кортни, Красавица, Красная роза, Кузнечанка, Ладожский, Лазарь, Лазурит, Ласунак, Лига, Ломоносовский, Любава, Майский цветок, Манифест, Марс, Матушка, Маугли, Нальчикский, Наяда, Невский, Нестеровский, Никулинский, Очарование, Парус, Пранса, Престиж, Призер, Пролисок, Рамзай, Рапсодия, Рассвет, Регги, Резерв, Рождественский, Ромашка, Росинка (Расінка), Румянка, Русич, Русская красавица, Самба, Сапрыкинский, Саровский, Свенский, Синтез, Сиреневый туман, Сказка, Скарб, Скороплодный, Снегирь, Солнышко, Суйдинский ранний, Танго, Теща, Томич, Тулеевский, Удача, Украинский розовый, Успех, Утенок, Фермер, Холмогорский, Чародей, Чароит, Чая, Эффект |
| T | N=84 (39%) | Аврора, Алиса, Аметист, Балтийский, Бежицкий, Брат-2, Брянский деликатес, Брянский надежный, Брянский приусадебный, Брянский ранний, Варсна, Вдохновение, Вираж, Волжский, Вятка, Гарт, Гатчинский, Горизонт, Горноуральский, Гранат, Дружный, Елизавета, Загадка, Загадка Питера, Зарево, Зауральский, Зольский, Имандра, Искра, Кабардинский, Калинка, Катюша (РФ), Кемеровский, Киви, Колпашевский, Кореневский, Красная горка, Красная заря, Красноуфимский, Кристалл, Кустаревский, Лаймдота, Лакомка, Лекарь, Лидер, Луговской, Лыбидь, Люкс, Мурманский, Мусинский, Надежда, Нарочь, Нарт 1, Нарымка, Наука, Огниво, Оредежский, Памяти Осиповой, Петербургский, Прибрежный, Пригожий 2, Приекульский ранний, Приморский (При-12), Россиянка, Русалка, Рябинушка, Светлячок, Северянин, Сентябрь, Синева, Смена, Столовый 19, Сузорье, Фаленский, Филатовский, Фиолетовый, Хибинский ранний, Чайка, Шаман, Шурминский 2, Энергия, Юбилейный Осетии, Юпитер, Явар |
| W/γ | N=21 (10%) | Брянская новинка, Брянский красный, Вектар, Гусар, Евразия, Здабытак, Ильинский, Колобок, Корона, Метеор, Москворецкий, Накра, Одиссей, Олимп, Погарский, Ресурс, Сердолик, Сиверский, Сокольский, Сударыня, Юбилей Жукова |
| A | N=1 (0,5%) | Катюша (Украина) |

Примечание. «N» – число сортов с определенным типом цитоплазмы

Полученные нами данные можно суммировать в виде круговой диаграммы (рисунок 7). Преобладающим типом цитоплазмы среди отечественных сортов был D-тип (108 сортов, 50,5 % выборки, таблица 24, рисунок 7), который, согласно литературным данным, интрогрессирован в сорта от дикого мексиканского вида *S. demissum* (Sanetomo,

Hosaka, 2011; Hosaka, Sanetomo, 2012). Результаты анализа доступных нам данных родословных отечественных сортов подтвердили *S. demissum* в качестве источника цитоплазмы D-типа (приложение 3).

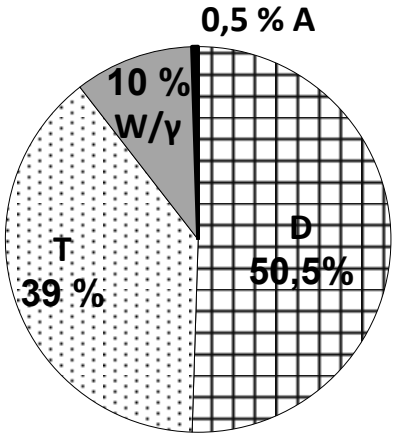



Рисунок 7 – Типы цитоплазм, идентифицированные в экспериментальной выборке из 214 отечественных сортов картофеля.

Вторым по численности в изученной выборке был T-тип цитоплазмы, типичный для чилийских аборигенных сортов (Hosaka, Hanneman, 1988 a; Hosaka, 2004; Sukhotu et al., 2004, 2005; Sukhotu, Hosaka, 2006; Spooner et al., 2007; Hosaka, Sanetomo, 2009; Gavrilenko et al., 2013) и характерный для старых европейских сортов, созданных во второй половине 19 века (Гавриленко и др., 2007; Ames, Spooner, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015); T-тип цитоплазмы имели 84 сорта, или 39 % от числа изученных в настоящей работе (таблица 24, рисунок 7).

У 21 сорта (10 %) изученной выборки был детектирован W/γ-тип цитоплазмы (таблица 24, рисунок 7). Проведенный нами анализ родословных этих сортов (приложение 3) подтвердил литературные данные о том, что W/γ-тип цитоплазмы был интрогрессирован в сорта от дикого мексиканского аллотетраплоидного вида *S. stoloniferum* (Lössl et al., 1999; Song, Schwarzfischer, 2008).

Типы цитоплазм A-, P- и M-, которые идентифицированы у андийских культурных и близкородственных им видов и для носителей которых характерна мужская фертильность, в изученной выборке обнаружены не были, за исключением одного сорта ‘Катюша’ (украинской селекции), у которого был детектирован A-тип цитоплазмы.

В состав выборки 214 сортов отечественной селекции входят 177 сортов российской селекции; для них мы отдельно подсчитали частоту встречаемости разных типов цитоплазм, которая соответствовала общей выборке. Среди сортов российской селекции выявлены три из восьми типа цитоплазм – D- (50%), T- (40%), W/γ- (10%) – то есть суммарно превалировали (60%) сорта с типами цитоплазмам диких мексиканских видов *S. demissum* (D-тип) и *S. stoloniferum* (W/γ-тип), которые К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) рассматривают как источник мужской стерильности. Остальные сорта выборки имели тип цитоплазмы T, характерный для чилийских аборигенных сортов. В изученной выборке не выявлены российские сорта с типами цитоплазм (A, M, P) андийских культурных видов, для сортов-носителей которых характерна мужская фертильность.

Для 196 из 214 сортов изученной выборки тип цитоплазмы был определен впервые в настоящей работе. Для 18 сортов мы подтвердили тип, опубликованный ранее. Так, типы цитоплазмы для сортов ‘Катюша’ (украинская селекция, A-тип), ‘Жуковский ранний’ (D-тип), ‘Невский’ (D-тип) и ‘Кабардинский’ (T-тип) уже были определены в работах К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) и Р. Санетомо и К. Гебхарт (Sanetomo, Gebhardt, 2015) с помощью того же набора маркеров К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012), какой был использован и нами. Для 14 сортов ‘Гатчинский’, ‘Горизонт’, ‘Елизавета’, ‘Зарево’, ‘Имандра’, ‘Луговской’, ‘Лыбидь’, ‘Мурманский’, ‘Нарочь’, ‘Оредежский’, ‘Петербургский’, ‘Приекульский ранний’, ‘Сузорье’, ‘Энергия’ тип цитоплазмы T ранее уже был определен по наличию делеции 241 п.н. локуса *ndhC/trnV* в работе Т.А. Гавриленко с коллегами (Гавриленко и др., 2007), но с использованием другой пары праймеров – ALC_1/ALC_3 (Lössl et al., 2000).

Также отметим, что сорта отечественной селекции, сохраняемые в генбанках других стран, в небольшом количестве были проанализированы в работах К. Хосака, Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) и Р. Санетомо, К. Гебхарт (Sanetomo, Gebhardt, 2015; таблица 25). Кроме того, в последние годы были проанализированы типы цитоплазм современных российских сортов, созданных в 21 веке (таблица 25).

Таблица 25 – Сорта отечественной селекции (73), для которых тип цитоплазмы был опубликован в литературе, но не был определен в нашей работе

| Ссылки | Сорта | Число сортов | Тип цитоплазмы | Разработчики использованных маркеров типов цитоплазм |
|---|---|---|---|---|
| Гавриленко и др., 2007 | Агрономический, Атлант, Бронницкий, Детскосельский*, Журавинка, Заравшан, Зарина, Исток, Камераз*, Комсомолец 20, Катунский, Лорх*, Лошицкий, Матрешка, Милавица, Победа, Повировец, Прамень, Приобский, Радуга, Северная Роза, Синеглазка, Талисман, Темп, Фитофтороустойчивый, Янтарный | 26 | T | Bryan et al., 1999; Lössl et al., 1999, 2000 |
| Hosaka, Sanetomo, 2012 | Пушкинский | 1 | D | Hosaka, Sanetomo, 2012 |
| Sanetomo, Gebhardt, 2015 | Вармас, Верба, Воротынский ранний, Голубизна, Житомирянка, Львовянка, Люберецкий, Матс, Мостовский, Незабудка, Октябренок, Сорка, Сотка, Степановский | 14 | T | Hosaka, Sanetomo, 2012 |
| | Ариадна, Прикарпатский, Свитанок киевский, Вита, Радуга полесья, Мавка, Татьянка | 7 | D | |
| Рыбаков и др., 2020 | Василек, Великан, Красавчик, Купец, Русский сувенир, Северное сияние | 6 | T | Hosaka, Sanetomo, 2012 |
| | Арлекин, Бабушка, Варяг, Дебют, Краса Мещеры, Крепыш, Третьяковка, Утро, Фаворит, Фрителла | 10 | D | |
| | Гранд, Пламя | 2 | W/γ | |
| Фомина и др., 2020 a | Зумба, Сальса | 2 | D | Hosaka, Sanetomo, 2012 |
| Фомина и др, 2020 b | Терра, Памяти Рогачева, Солнечный | 3 | T | Hosaka, Sanetomo, 2012 |
| | Аляска, Браво | 2 | D | |

Примечание. *Для сортов ‘Детскосельский’, ‘Камераз’, ‘Лорх’ тип цитоплазмы T впервые был установлен в работе Гавриленко с коллегами (Гавриленко и др., 2007) с использованием первого поколения ПЦР-маркеров, разработанных в конце 1990-х – начале 2000-х (Bryan et al., 1999; Lössl et al., 1999, 2000). Позже тип цитоплазмы для этих сортов был подтвержден с помощью набора маркеров К. Хосака, Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012) в работе К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012).

Сопоставление результатов, полученных в настоящей работе, со всеми литературными данными (Гавриленко и др., 2007; Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015; Рыбаков и др., 2020; Фомина и др., 2020 a, b) позволило увеличить выборку отечественных сортов, для которых тип цитоплазмы был определен согласно системе К. Хосака и Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012), до 287. В этой расширенной

выборке не появились сорта с новыми типами цитоплазмы, хотя доли сортов с T- и D-типами цитоплазм фактически сравнялись: D (45,3 %), T (46,3 %), W/γ (8 %), A (0,4 %).

Согласно литературным данным, в больших выборках европейских сортов выявлена сходная тенденция – доминируют те же типы цитоплазм T, D, W/γ (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015; таблица 6). Однако в этих исследованиях, в отличие от нашего, T-тип цитоплазмы был преобладающим, поскольку в состав выборок иностранных исследователей вошли более старые сорта.

### 3.1.2. Анализ соотношения типов цитоплазм у отечественных сортов картофеля, созданных в разные годы

Как было отмечено в обзоре литературы (глава 1), из-за односторонней межвидовой несовместимости мексиканские полиплоидные виды вторичного генпула – *S. demissum* и *S. stoloniferum* – за редким исключением используются в межвидовых скрещиваниях с культурным картофелем как материнские формы. Согласно литературным данным, активное вовлечение в отечественную селекцию устойчивых к фитофторозу и к Y вирусу картофеля образцов этих видов и их гибридов привело к возрастанию в селекционном генофонде частот сортов с D- и W/γ-типами цитоплазм, причем начало интрогрессивной гибридизации с этими дикими видами происходило в разные периоды – в середине 20 века для *S. demissum* и в 1980-е годы для *S. stoloniferum* (Симаков и др., 2005; Костина, Косарева, 2017).

На основании полученных нами результатов о типах цитоплазм сортов, мы разбили нашу выборку на группы сортов, созданных в разные годы («до 1960», «с 1961 по 1970» , «с 1971 по 1980» , «с 1981 по 1990» , «с 1991 по 2000» , «с 2001 по 2010» , «с 2011 по 2020») и провели статистический анализ отличий этих групп по типам цитоплазм. Результаты отражены на графике (рисунок 8). Выборка включала 212 сортов – в нее не вошли сорт ‘Катюша’ (единственный сорт выборки с A-типом цитоплазмы) и сорт ‘Нестеровский’, для которого установить время создания не удалось. Оказалось, что соотношение их типов цитоплазм – T, D и W/γ – у сортов, созданных в разные периоды времени, существенно менялось (рисунок 8).

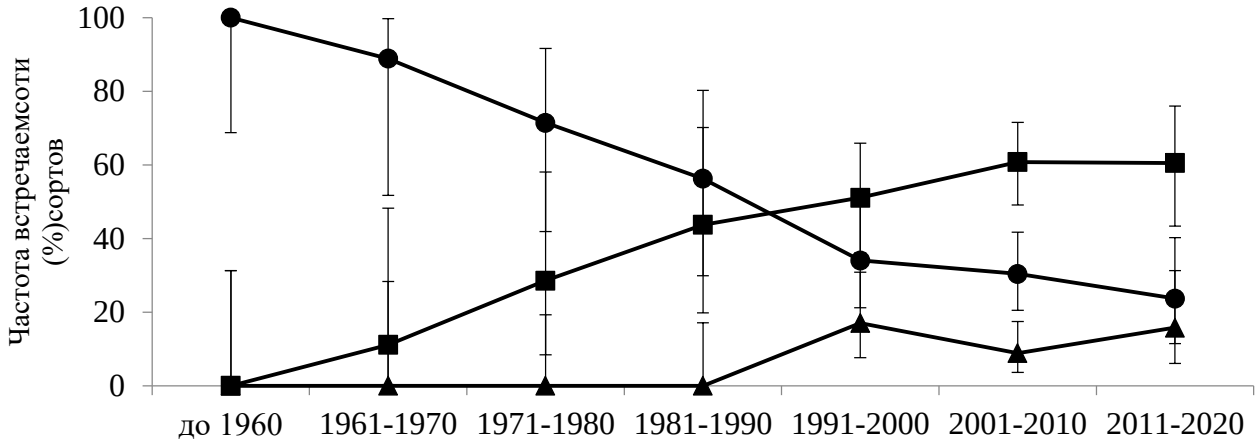



Рисунок 8 – Частота встречаемости сортов с разными типами цитоплазм среди отечественных сортов картофеля, созданных в разные годы.
● – Сорта с цитоплазмой Т-типа
■ – Сорта сортов с цитоплазмой D-типа
▲ – Сорта сортов с цитоплазмой W/γ-типа

Среди сортов изученной выборки, созданных до 80-х годов 20 века, чилийский Т-тип цитоплазмы был преобладающим (рисунок 8). Дальнейшее снижение частоты встречаемости сортов с цитоплазмой Т-типа связано с расширением генетического разнообразия отечественного селекционного материала в результате межвидовой гибридизации с мексиканскими дикими видами *S. stoloniferum* и *S. demissum* (использованными в качестве материнских форм). Среди сортов, созданных в последнее десятилетие, Т-тип цитоплазмы составил чуть больше 20 % (рисунок 8).

Противоположная тенденция отмечена для сортов с D-типом цитоплазмы, которые преобладают среди сортов, созданных в 21 веке. В изученной выборке первые сорта с этим типом цитоплазмы появились в 1960-х годах в результате активного вовлечения в селекцию образцов *S. demissum* с целью передачи расоспецифической устойчивости к *P. infestans*. Далее частота сортов с D-типом возрастала (рисунок 8). Сорта с D-типом преобладают среди созданных в 21 веке отечественных сортов, их доля превышает 50 %.

Первые сорта с W/γ-типом в нашей выборке датированы 1990-ми годами, что объясняется начатым в 1980-х процессом привлечения в отечественную селекцию зарубежного генетического материала, созданного с использованием образцов *S. stoloniferum*, с целью выведения российских сортов, устойчивых к вирусу Y картофеля (Симаков, Яшина, 2012; рисунок 8). Среди отечественных сортов, созданных в последнее десятилетие, доля сортов с W/γ-типом цитоплазмы достигает 15 %.

Мы провели попарное сравнение частот отечественных сортов с различными типами цитоплазм, созданных в разные годы. Для этого мы использовали точный критерий Фишера и поправку Бонферрони (таблица 26, таблица 27). Статистический анализ показал достоверное ($p<0,05$) отличие в частоте встречаемости Т-типа цитоплазмы между выборками сортов, созданных до 1970-х годов, и сортов, созданных в 21 веке (таблица 26).

Таблица 26 –Уровни значимости при попарном сравнении частот отечественных сортов, созданных в разные годы, обладающих Т-типом цитоплазмы

| | до 1960 | 1961-1970 | 1971-1980 | 1981-1990 | 1991-2000 | 2001-2010 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1961-1970 | 1 | | | | | |
| 1971-1980 | 1 | 1 | | | | |
| 1981-1990 | 1 | 1 | 1 | | | |
| 1991-2000 | **0,01** | 0,1 | 0,3 | 1 | | |
| 2001-2010 | **0,004** | **0,02** | 0,1 | 1 | 1 | |
| 2011-2020 | **0,002** | **0,01** | 0,1 | 1 | 1 | 1 |

Примечание. Жирным шрифтом обозначены уровни значимости менее 0,05. Уровни значимости приведены с учетом поправки Бонферрони.

Таблица 27 – Уровни значимости при попарном сравнении частот отечественных сортов, созданных в разные годы, обладающих D-типом цитоплазмы

| | до 1960 | 1961-1970 | 1971-1980 | 1981-1990 | 1991-2000 | 2001-2010 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1961-1970 | 1 | | | | | |
| 1971-1980 | 1 | 1 | | | | |
| 1981-1990 | 1 | 1 | 1 | | | |
| 1991-2000 | 0,2 | 1 | 1 | 1 | | |
| 2001-2010 | **0,02** | 0,2 | 1 | 1 | 1 | |
| 2011-2020 | **0,008** | 0,2 | 1 | 1 | 1 | 1 |

Примечание. Жирным шрифтом обозначены уровни значимости менее 0,05. Уровни значимости приведены с учетом поправки Бонферрони.

При сравнении сортов, выведенных в 21 веке, с сортами, созданными во второй половине 20 века, нами обнаружены статистически достоверные ($p<0,05$) изменения**:** увеличение частоты сортов с D-типом цитоплазмы с 37,5 % до 61 % и снижение частоты сортов с Т-типом с 53 % до 28 %.

### 3.1.3. Оценка фертильности пыльцы сортов картофеля отечественной селекции с идентифицированными типами цитоплазм

По данным литературы, полученным для выборок иностранных селекционных сортов картофеля, три типа цитоплазм – D, T, W/γ – ассоциированы с мужской стерильностью (Lössl et al., 2000; Hosaka, Sanetomo, 2012; Анисимова, Гавриленко, 2017). Для 126 сортов отечественной селекции с этими типами цитоплазм мы провели

оценку фертильности пыльцы (таблица 28). В соответствии с полученными результатами сорта были условно разделены на группы: сорта со стерильной пыльцой (процент окрашенных пыльцевых зерен равен 0-5 %), с низкими значениями фертильности пыльцы (процент окрашенных пыльцевых зерен равен 5,1-10 %), со средней фертильностью пыльцы (10,1-50% окрашенных пыльцевых зерен равен), сорта с высокой фертильностью пыльцы (50,1-100 % окрашенных пыльцевых зерен равен).

Таблица 28 – Фертильность пыльцы (процент окрашенных пыльцевых зерен) у 126 сортов картофеля отечественной селекции с разными типами цитоплазм

| Тип цитоплазмы | Сорта |
|---|---|
| D<br>N=**68**<br>(54 %) | Процент окрашенных пыльцевых зерен: 1-5 % (N=2; 3 %)<br>Престиж, Суйдинский ранний |
| | Процент окрашенных пыльцевых зерен: 5,1-50 % (N=38; 56 %)<br>5,1 – 10,0% (N=1)<br>Брянский юбилейный<br>10, 1 – 20,0% (N=7)<br>Белогорский ранний, Большевик, Букет, Жаворонок, Кормилец, Красавица, Маугли<br>20,1 – 50,0% (N=30)<br>Алый парус, Антошка, Арина, Барон, Белоснежка, Белуха, Вектар, Весна белая, Горянка, Губернатор, Диво, Дина, Донцовский, Ирбитский, Каменский, Красная роза, Любава, Матушка, Наяда, Никулинский, Очарование, Пранса, Сапрыкинский, Сказка, Томич, Тулеевский, Удача, Утенок, Фермер, Чародей |
| | Процент окрашенных пыльцевых зерен: 50,1-100 % (N=28; 41 %)<br>Барин, Веселовский 2-4, Ветеран, Владикавказский, Даная, Жигулевкий, Жуковский ранний, Ладожский, Лазарь, Ласунак, Ломоносовский, Нальчикский, Невский, Погарский, Пролисок, Рассвет, Рамзай, Резерв, Русич, Румянка, Русская красавица, Сиреневый туман, Солнышко, Танго, Теща, Холмогорский, Чая, Эффект |
| T<br>N=**44**<br>(34,9 %) | Процент окрашенных пыльцевых зерен: 1 – 5 % (N=13; 30 %)<br>Брянский ранний, Варсна, Гатчинский, Горизонт, Зольский, Имандра, Калинка, Надежда, Прибрежный, Русалка, Северянин, Синева, Чайка |
| | Процент окрашенных пыльцевых зерен: 5,1 – 50 % (N=20; 45 %)<br>5,1 – 10,0% (N=2)<br>Дружный, Кустаревский<br>10, 1 – 20,0 % (N=6)<br>Брат-2, Брянский деликатес, Колпашевский, Красная горка, Нарт-1, Филатовский<br>20,1 – 50,0% (N=12)<br>Аврора, Балтийский, Вдохновение, Кабардинский, Катюша (РФ), Киви, Красная заря, Лаймдота, Памяти Осиповой, Петербургский, Россиянка, Шаман |
| | Процент окрашенных пыльцевых зерен: 50,1 – 100 % (N=11; 25 %)<br>Алиса, Брянский надежный, Брянский приусадебный, Горноуральский, Кристалл, Зауральский, Мусинский, Приекульский ранний, Сентябрь, Смена, Юпитер |
| W/γ<br>N=**14**<br>(11,1%) | Процент окрашенных пыльцевых зерен: 1-5 % (N=14; 100 %)<br>Брянская новинка, Брянский красный, Гусар, Евразия, Колобок, Корона, Москворецкий, Накра, Олимп, Погарский, Ресурс, Сокольский, Сударыня, Юбилей Жукова |

Примечание. «N» – число сортов с определенным типом цитоплазмы и процентом окрашенных пыльцевых зерен

Оказалось, что среди 68 изученных сортов с D-типом цитоплазмы у трех сортов (4 %) процент окрашенных пыльцевых зерен был низким (1-10%), у 37 (54,4 %) – варьировал от 10,1% до 50% и у 28 (41 %) проанализированных сортов были выявлены высокие показатели – выше 50% (таблица 28). Причем среди них, по данным литературы, были выявлены эффективные опылители, например, сорта ‘Невский’, ‘Наяда’, ‘Эффект’ (Склярова и др., 2008; Костина, Косарева, 2017; Гавриленко и др., 2018; Бирюкова и др., 2019; Клименко и др., 2020; приложение 3), что указывает на функциональную фертильность их пыльцы.

Среди 44 изученных нами сортов с цитоплазмой T-типа только треть (13 сортов или 30%) имели неокрашенные, морфологически аномальные пыльцевые зерна (например, ‘Брянский ранний’, ‘Зольский’, ‘Прибрежный’, ‘Русалка’, ‘Северянин’); у 20 (45%) сортов фертильность пыльцы варьировала от 5,1 до 50% и у 11 (25 %) сортов с T-типом цитоплазмы фертильность пыльцы была выше 50%. Анализ родословных сортов и литературных данных показал, что среди сортов с T-типом цитоплазмы встречаются «эффективные опылители», т.е. сорта, часто использованные в качестве опылителей в селекционном процессе, например, ‘Приекульский ранний’, ‘Смена’ (Склярова и др., 2008; Костина, Косарева, 2017).

У всех 14 сортов с W/γ-типом цитоплазмы, для которых проведена оценка фертильности пыльцы, выявлена тетрадная стерильность пыльцы, но степень проявления данного признака варьировала между сортами (таблица 28). Например, у сортов ‘Москворецкий’, ‘Накра’, ‘Олимп’, ‘Сокольский’ до 100 % зрелых пыльцевых зерен оставались объединенными в «перманентные тетрады» (рисунок 9), а у сортов ‘Колобок’, ‘Ресурс’ были выявлены и «перманентные тетрады» и стерильные, неокрашенные монады. У сортов ‘Брянский красный’, ‘Погарский’, ‘Корона’ наблюдалось около 50 % «перманентных тетрад», остальное составили стерильные монады. Результаты анализа доступных нам родословных согласуются с литературными данными (полученными ранее для сортов зарубежной селекции) о том, что *S. stoloniferum* являлся источником цитоплазмы W/γ-типа и у отечественных сортов (Hosaka, Sanetomo, 2012).

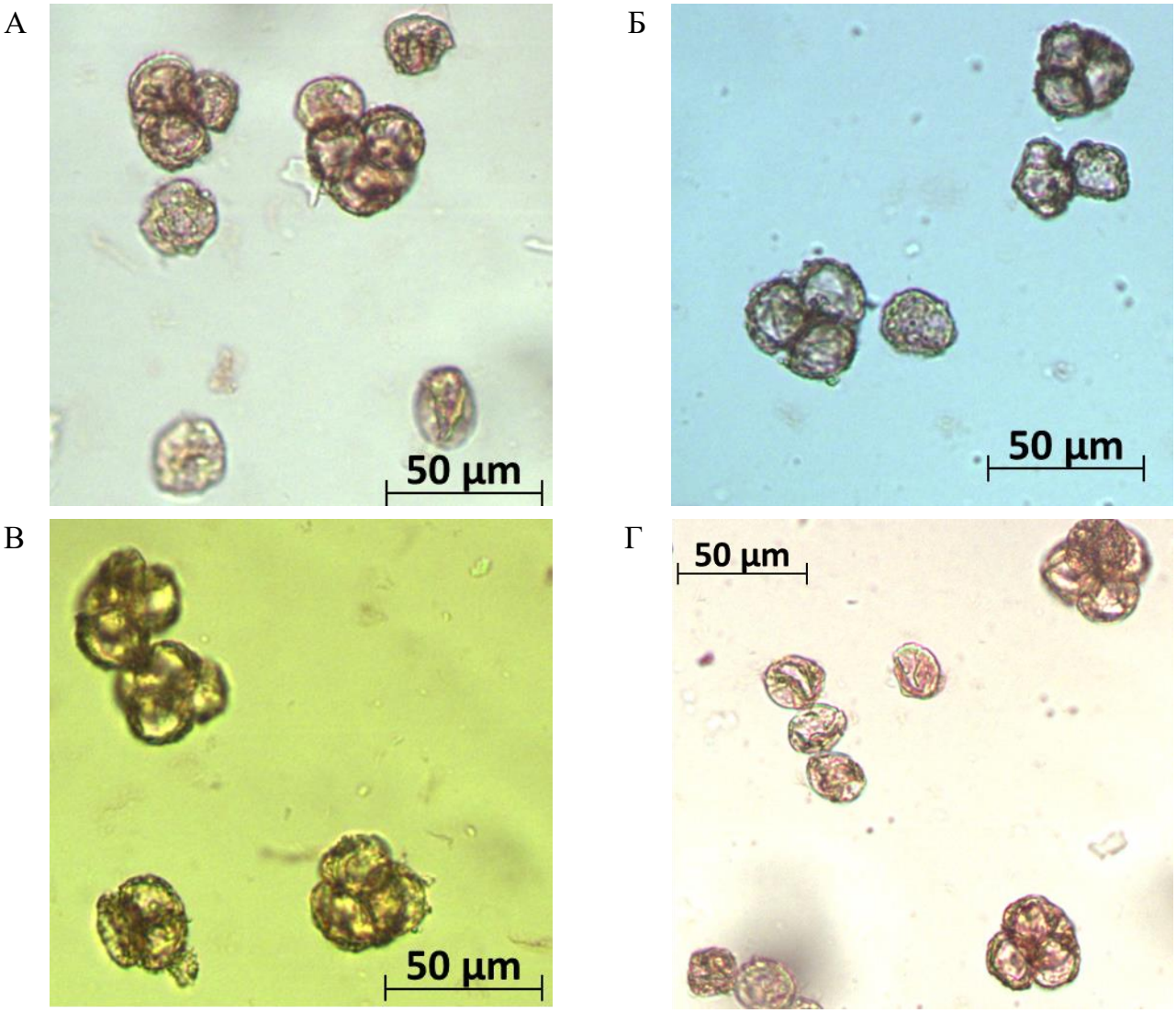



Рисунок 9 – Пыльца сортов, обладающих W/γ-типом цитоплазмы: А) ‘Брянская новинка’, Б) ‘Брянский красный’, В) ‘Гусар’, Г) ‘Корона’. На рисунках А, Б, Г видны тетрады и стерильные монады; на рисунке В – тетрады.

Таким образом, наши результаты согласуются с данными литературы о тетрадной стерильности пыльцы сортов с W/γ-типом цитоплазмы, но не подтверждают данные литературы об ассоциации D-типа с мужской стерильностью, и также согласуются с данными о том, что среди сортов с T-типом цитоплазмы есть генотипы как с мужской стерильностью, так и фертильностью.

### 3.1.4. Анализ родословных сортов с идентифицированными типами цитоплазм

Анализ родословных сортов с установленными типами цитоплазм не всегда удавалось завершить, поскольку во многих случаях родословные сортов были

зашифрованы. В случае сортов, созданных селекционерами Ленинградского НИИСХ «Белогорка», авторы предоставили нам подробные родословные, по которым можно проследить наследование типа цитоплазмы (приложение 3). Анализ родословных сортов с W/γ-типом цитоплазмы подтвердил литературные данные о том, что данный тип цитоплазмы был интрогрессирован в сорта от дикого мексиканского аллотетраплоидного вида *S. stoloniferum*. Например, сорт ‘Евразия’ наследовал W/γ-тип цитоплазмы от немецкого сорта ‘Barbara’, для которого W/γ-тип известен из литературы (Song, Schwarzfischer, 2008; Гавриленко и др., 2018). В свою очередь родословная сорта ‘Barbara’ по материнской линии восходит к устойчивому к PVY образцу *S. stoloniferum*. Подобная ситуация установлена нами для сорта ‘Гусар’, материнской формой которого является немецкий сорт ‘Arosa’ с W/γ-типом цитоплазмы (Song, Schwarzfischer, 2008; Гавриленко и др., 2018). Сорт ‘Arosa’ по материнской линии также берет свое начало от *S. stoloniferum*. Родословная белогорского сорта ‘Сиверский’ по женской линии также восходит к образцу *S. stoloniferum* через сорт ‘Grot’ с W/γ-типом (Клименко и др 2020; Potato Pedigree Database…).

О сорте ‘Накра’ с W/γ-типом цитоплазмы, выведенном при участии ВНИИКХ, известно, что его родословная по материнской линии берет начало от образца *S. stoloniferum*, а одна из предковых форм сорта по женской линии, сорт ‘Bison’, также имеет W/γ-тип (Song, Schwarzfischer, 2008; Бирюкова и др., 2019). В отношении ряда других сортов селекции ВНИИКХ, обладающих по нашим данным W/γ-типом цитоплазмы, известно, что они произошли по материнской линии от межвидовых венгерских гибридов, созданных с привлечением *S. stoloniferum*: ‘Колобок’ от ‘KE 1001’, ‘Москворецкий’ от ‘KZ 1001’, ‘Сокольский’ от ‘Ke-23’, ‘Ресурс’, ‘Погарский’, ‘Корона’, ‘Брянский красный’ и ‘Юбилей Жукова’ от гибрида ‘69.5403.259’ (Бирюкова и др., 2015; 2019).

Для сортов ‘Брянская новинка’, ‘Сердолик’ и ‘Сударыня’ с W/γ-типом цитоплазмы, известно об участии образцов *S. stoloniferum* в их родословных, но известные нам родословные неполные (Гавриленко и др., 2018; Костина и др., 2016; Potato Pedigree Database…; Клименко и др 2020). Для сорта ‘Олимп’ известная нам родословная ограничена родительскими формами – ‘Сож’ и ‘946-3’ (Костина и др., 2016). В родословной сорта ‘Одиссей’ указания на использование *S. stoloniferum* мы не нашли, при этом женская линия родословной упирается в зашифрованный генотип

(Костина и др., 2016; Potato Pedigree Database…). Для двух сортов с W/γ-типом цитоплазмы родословные найти не удалось (‘Вектар’, ‘Здабытак’).

При этом у сортов ‘Сударыня’, ‘Олимп’, ‘Вектар’ обнаружены также маркеры STM0003, YES3-3A, GP122-406/EcoRV генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$, контролирующих устойчивость к вирусу Y картофеля (глава 3.4 результатов). У сорта ‘Сударыня’, кроме того были детектированы маркеры Rpi–sto1, BLB1F/R, 1/1’, 517/1519, RB-629, 1521/518 гена *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1*. Наличие у сортов ‘Сударыня’, ‘Олимп’, ‘Вектар’ маркеров генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$ и *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* и W/γ-типа цитоплазмы подтверждает участие в их родословных образцов *S. stoloniferum*.

Таким образом, для трех сортов выборки с тетрадной стерильностью пыльцы (‘Гусар’, ‘Евразия’, ‘Накра’) показано наследование W/γ-типа цитоплазмы по материнской линии от *S. stoloniferum* (таблица 28). Для 10 сортов с тетрадной стерильностью и W/γ-типом цитоплазмы (‘Брянский красный’, ‘Брянская новинка’, ‘Колобок’, ‘Корона’, ‘Москворецкий’, ‘Погарский’, ‘Ресурс’, ‘Сокольский’, ‘Сударыня’, ‘Юбилей Жукова’) известно о наличии в их родословных образцов *S. stoloniferum* (таблица 28). Полученные данные согласуются с результатами разных авторов, которые в своих работах показали соответствие тетрадной стерильности пыльцы и наследования W/γ-типа цитоплазмы от *S. stoloniferum* (Lössl et al., 2000; Song, Schwarzfischer, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012; Гавриленко и др., 2018, 2019).

Согласно полученным нами данным на выборке 214 отечественных сортов, только один тип цитоплазмы – W/γ, переданный сортам от *S. stoloniferum*, обуславливает мужскую стерильность у всех его носителей. Выявление эффективных опылителей среди сортов с D-типом цитоплазмы не согласуется в полной мере с литературными данными о функциональной стерильности японских сортов с этим типом цитоплазмы (Hosaka, Sanetomo, 2012), что может быть объяснено гетерогенностью указанных типов цитоплазмы за счет привлечения в отечественную селекцию источников T- и D- типов цитоплазм, отличных от зарубежных. По литературным данным, только один сорт отечественной селекции (‘Сказка’) с D-типом цитоплазмы характеризуется функциональной стерильностью пыльцы, поскольку скрещивания с его участием в качестве опылителя были безуспешны (Гавриленко и др., 2019).

Отдельно остановимся на данных об отсутствии у отечественных сортов картофеля характерных для андийских аборигенных сортов M-, A-, P- типов цитоплазм

(за единичным исключением для А-типа). При этом образцы андийских культурных видов картофеля, среди которых данные типы преобладают, активно использовались в селекции, например, для интрогрессии генов устойчивости к цистообразующим картофельным нематодам. Этот факт можно объяснить тем, что данные типы цитоплазм ассоциированы с мужской фертильностью, поэтому их носители вовлекались в скрещивания с *S. tuberosum* в качестве опылителей. Таким образом, информация о встречаемости в селекционном генофонде маркеров разных типов цитоплазм и маркеров генов устойчивости к вредным организмам может дополнить данные о генетическом разнообразии отечественных сортов картофеля и представления об истории селекции картофеля в нашей стране.

## 3.2. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов *H1* и *Gro1-4*, контролирующих устойчивость к объекту внутреннего карантина – патотипу Ro1 *Globodera rostochiensis*

Одной из задач настоящей работы была оценка защищенности/уязвимости отечественных сортов картофеля по отношению к цистообразующим нематодам – объектам внутреннего и внешнего карантина. Как уже было отмечено в обзоре литературы (обзор литературы, глава 1.2.1.1), для генов *H1* и *Gro1-4*, контролирующих устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* и интрогрессированных в селекционные сорта от андийских диких и культурных видов картофеля, был разработан ряд маркеров, для которых была показана различная диагностическая ценность в молекулярном скрининге разных выборок. В связи с этим была поставлена задача оценки эффективности маркеров генов *H1* и *Gro1-4*, а также их встречаемости в выборке отечественных сортов.

### 3.2.1. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами гена *H1*, контролирующего устойчивость к патотипу Ro1 *Globodera rostochiensis*

Для отбора генотипов, обладающих функциональной аллелью гена *H1*, контролирующего устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* золотистой цистообразующей картофельной нематоды (ЗКН) (объект внутреннего карантина), был разработан ряд маркеров (обзор литературы, глава 1.2.1.1). Согласно данным

литературы, наиболее эффективными маркерами (характеризующимися высокой диагностической ценностью, предсказуемостью – ‘predictive value’, то есть маркерами, демонстрирующими высокий процент совпадения между результатами молекулярного скрининга, проведенного с их участием, и данными фитопатологического анализа – 90 % и более) для диагностики устойчивых генотипов являются четыре SCAR-маркера: 57R, TG689, N146, N195 (таблица 10). Отметим, что в литературе отмечается более низкая эффективность маркера TG689 в сравнении с маркером 57R в молекулярном скрининге сортов (Schultz et al., 2012; Park et al., 2017) и селекционных клонов (Milczarek et al., 2014). Л. Шульц с коллегами (Schultz et al., 2012) сообщали о выявлении ложно позитивных результатов при использовании маркера TG689.

Для оценки эффективности маркеров гена *H1*, мы использовали меньшую выборку 107 сортов картофеля отечественной селекции. Среди этих 107 сортов по данным Госреестра (Государственная комиссия Российской Федерации …) и литературы (European Cultivated Potato Database…; Костина, Фомина, 1999; Костина, Королева, 2012; Костина и др., 2016; Симаков и др., 2008, 2010, 2018 b) 28 сортов фенотипически устойчивы к патотипу Ro1 ЗКН и 79 – восприимчивы (таблица 29).

Результаты молекулярного скрининга с использованием пяти маркеров: 57R, TG689, N146, N195 и 239E4left/AluI представлены в таблице 29 (приложение 2.2).

Согласно полученным в молекулярном скрининге данным из этих 107 сортов, 31 сорт имел маркеры 57R и TG689 гена *H1*, 29 сортов – маркер N146, 26 сортов – маркер N195, а маркер 239E4left/AluI в изученной выборке детектирован не был.

Таблица 29 – Результаты молекулярного скрининга 107 сортов отечественной селекции с использованием пяти маркеров гена *H1*

| Устойчивость/ восприимчивость (по литературным данным) | Число сортов | Ген | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | *H1* | | | | |
| | | Маркер | | | | |
| | | 57R | TG689 | N146 | N195 | 239E4left/AluI |
| Устойчивые (N=28) | N=22 | + | + | + | + | 0 |
| | N=2 | + | + | + | 0 | 0 |
| | N=2 | + | + | 0 | 0 | 0 |
| | N=2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Итого устойчивых по данным | 26 (93%) | 26 (93%) | 24 (86%) | 22 (79%) | 0 (0%) |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | фитопатологических тестов с маркером (% от числа устойчивых сортов) | | | | | |
| Восприимчивые (N=79) | N=4 | + | + | + | + | 0 |
| | N=1 | + | + | + | 0 | 0 |
| | N=74 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Итого восприимчивых по данным фитопатологических тестов без маркера (% от числа восприимчивых сортов) | 74 (94%) | 74 (94%) | 74 (94%) | 75 (95%) | 79 (100%) |

Примечание. «+» – наличие маркера; «0» – отсутствие маркера. «N» – число сортов с определенным гаплотипом.

Полученные нами результаты были сопоставлены с данными фитопатологических тестов, найденными в литературе (Государственная комиссия Российской Федерации…; European Cultivated Potato Database…; Костина, Фомина, 1999; Костина, Королева, 2012; Костина и др., 2016; Симаков и др., 2008, 2010, 2018 b). Среди устойчивых сортов выборки 26 (93%) имели хотя бы один маркер гена *H1*. Из числа 79 неустойчивых сортов 74 (94%) не имели маркеров гена *H1*, использованных в настоящей работе. Всего для 100 из 107 сортов выборки (95 %) результаты скрининга с пятью маркерами гена *H1* совпали с данными фенотипизации (таблица 29). Среди использованных в скрининге маркеров гена *H1* максимальное совпадение с данными фенотипической оценки демонстрировали SCAR-маркеры 57R и TG689 (рисунок 10).

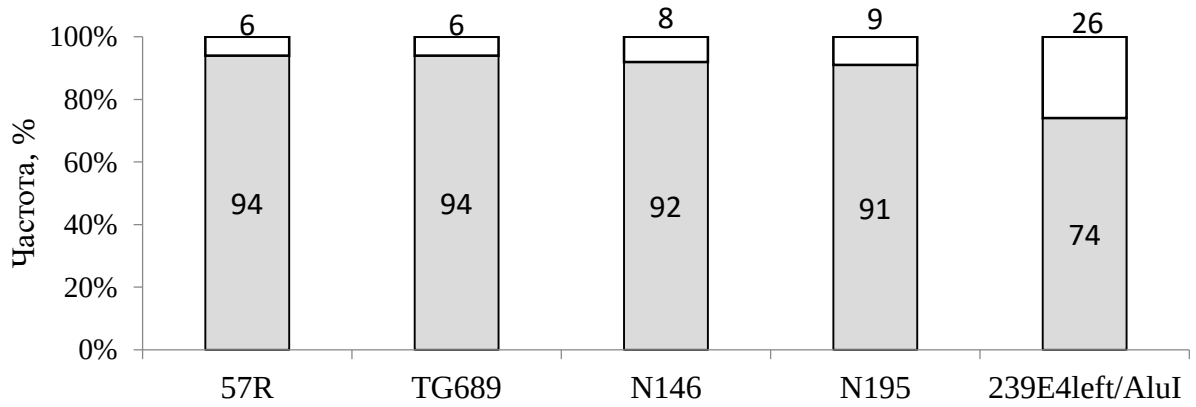



Рисунок 10 – Частота (%) совпадения данных фитопатологического анализа и молекулярного скрининга, проведенного с использованием пяти маркеров гена *H1*, контролирующего устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*; N=107. Серый цвет – частота сортов с совпадениями данных фенотипизации и молекулярного анализа; белый цвет – частота сортов с различиями этих данных.

Результаты скрининга с маркерами TG689 и 57R полностью совпали (таблица 29), однако при применении маркера TG689 требовалась постановка дополнительных повторностей, поскольку результаты нескольких повторностей в ряде случаев различались.

Высокая частота совпадения данных фенотипизации и молекулярного скрининга отмечена также для SCAR-маркеров N146 и N195 (рисунок 10). Статистически значимых ($p<0,05$) различий (согласно точному критерию Фишера) в результатах скрининга с маркерами N146, N195, TG689 и 57R не выявлено.

В сравнении с этими данными, эффективность использования в скрининге CAPS маркера 239E4left/AluI, изученная на выборке из 107 сортов отечественной селекции, согласно точному критерию Фишера была достоверно ниже (рисунок 10) согласно точному критерию Фишера. Маркер 239E4left/AluI в дальнейший молекулярный скрининг мы не включали также и по причине его низкой встречаемости (3 %) у изученных нами нематодоустойчивых отечественных сортов. Отметим, что в статье Д. Мильчарек с соавторами (Milczarek et al., 2011) доля устойчивых сортов иностранной селекции с маркером 239E4left/AluI составила 23 %.

Таким образом, для дальнейшего скрининга были отобраны два маркера – 57R и N195, которые активно используются в селекционно-генетических исследованиях (таблица 30).

Молекулярный скрининг с отобранными маркерами 57R и N195 был продолжен для оставшихся 98 сортов выборки. Таким образом, суммарно мы получили данные о наличии-отсутствии маркеров 57R и N195 гена *H1* для 205 сортов отечественной селекции (таблица 30, приложение 1, приложение 2.2), для которых ранее были определены типы цитоплазм (таблица 24).

Суммарные результаты представлены в таблице 30. Из 205 изученных сортов 58 (28 %) имели маркеры гена *H1* (таблица 30), причем 53 (26 %) из них имели оба маркера (57R и N195), у пяти выявлен только маркер 57R; 147 (72 %) сортов не имели маркеров гена *H1*.

Таблица 30 – Результаты молекулярного скрининга 205 сортов отечественной селекции с использованием маркеров 57R и N195 гена *H1*

| Устойчивость/ восприимчивость (по литературным данным) | Сорта | Ген | |
|---|---|---|---|
| | | *H1* | |
| | | Маркер | |
| | | 57R | N195 |
| Устойчивые (N=45) | N=38<br>Аврора, Альпинист, Архидея, Балтийский, Бежицкий, Вдохновение, Вектар, Вираж, Владикавказский, Вымпел, Гранат, Гусар, Даная, Евразия, Жемчужина, Живица, Жуковский ранний, Ирбитский, Кемеровчанин, Кортни, Красавица, Лига, Люкс, Манифест, Метеор, Наяда, Очарование, Пригожий 2, Пролисок, Рождественский, Росинка (Расінка), Россиянка, Рябинушка, Саровский, Скарб, Сударыня, Холмогорский, Шурминский 2 | + | + |
| | N=4<br>Дина, Кристалл, Ладожский, Нарочь | + | 0 |
| | N=3<br>Калинка, Лазурит, Сузорье | 0 | 0 |
| | Итого устойчивых по данным фитопатологических тестов с маркером (% от числа устойчивых сортов) | 42 (93%) | 38 (84%) |
| Восприимчивые (N=146) | N=12<br>Амур, Барон, Брянский приусадебный, Загадка, Киви, Олимп, Погарский, Румянка, Самба, Сапрыкинский, Тулеевский, Утенок | + | + |
| | N=1<br>Гарант | + | 0 |
| | N=133<br>Алена, Алиса, Антошка, Арина, Барин, Белогорский ранний, Белоснежка, Белуха, Болвинский, Большевик, Бородянский розовый, Брянская новинка, Брянский деликатес, Брянский красный, Брянский надежный, Брянский ранний, Брянский юбилейный, Букет, Варсна, Веселовский 2-4, Весна белая, Ветеран, Виза, Волжский, Выток, Вятка, Гарт, Гатчинский, Горянка, Губернатор, Диво, Донцовский, Дружный, Елизавета, Жаворонок, Загадка Питера, Зарево, Зауральский, Здабытак, Зольский, Ильинский, Имандра, Искра, Кабардинский, Каменский, Катюша (Украина), Кемеровский, Колобок, Колпашевский, Кореневский, Кормилец, Корона, Красная горка, Красная заря, Красная роза, Красноуфимский, Кустаревский, Лазарь, Лаймдота, Лакомка, Ласунак, Лидер, Ломоносовский, Луговской, Лыбидь, Любава, Майский цветок, Матушка, Маугли, Москворецкий, Мурманский, Мусинский, Надежда, Накра, Нальчикский, Нарт 1, Нарымка, Невский, Никулинский, Огниво, Одиссей, Оредежский, Памяти Осиповой, Парус, Петербургский, Престиж, Прибрежный, Приекульский ранний, Призер, Приморский (При-12), Рамзай, Регги, Резерв, Ресурс, Ромашка, Русич, Русская красавица, Свенский, Светлячок, Северянин, Сентябрь, Синева, Синтез, Сиреневый туман, Сказка, Скороплодный, Смена, Снегирь, Сокольский, Солнышко, Столовый 19, Суйдинский ранний, Танго, Теща, Томич, Удача, Украинский розовый, Успех, Фаленский, Филатовский, Фиолетовый, Хибинский ранний, Чайка, Чародей, Чароит, Чая, Шаман, Энергия, Эффект, Юбилей Жукова, Юбилейный Осетии, Юпитер, Явар | 0 | 0 |
| | Итого восприимчивых по данным фитопатологических тестов без | 133 | 134 |

| | маркера (% от числа восприимчивых сортов) | (91%) | (92%) |
|---|---|---|---|
| Неизвестно (N=14) | N=3<br>Алый парус, Пранса, Сердолик | + | + |
| | N=11<br>Аметист, Брат-2, Горизонт, Горноуральский, Звездочка, Калибр, Лекарь, Наука, Рассвет, Сиверский, Фермер | 0 | 0 |

Примечание. «+» – наличие маркера; «0» – отсутствие маркера. «N» – число сортов с определенным гаплотипом.

Полученные результаты молекулярного скрининга были сопоставлены с данными фенотипизации из Госреестра и результатами фитопатологических тестов, известными из литературы. Из 205 изученных сортов 45 (22 %) были устойчивы к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* по данным фитопатологических тестов, 146 (71 %) – восприимчивы (European Cultivated Potato Database…; Государственная комиссия Российской Федерации…; Костина, Фомина, 1999; Костина, Королева, 2012; Костина и др., 2016; Симаков и др., 2008, 2010, 2018 b). Для 14 сортов (7 %) нашей выборки не удалось найти опубликованные данные об их группе устойчивости.

Среди 191 сорта, для которых по литературным данным была известна группа устойчивости к ЗКН, у 175 сортов данные ДНК-маркирования коррелировали с данными об устойчивости к патотипу Ro1 ЗКН; для 16 сортов мы обнаружили несоответствие результатов ДНК-маркирования и фенотипизации (таблица 30). Уровень совпадения данных фенотипизации и результатов молекулярного скрининга с использованием маркеров 57R и N195 на выборке 191 сорта был высоким и составил 92 % и 90 %, соответственно, что при оценке точным критерием Фишера достоверно ($p<0,05$) не отличается от доли совпадений, полученных при оценке эффективности этих маркеров на меньшей выборке из 107 сортов. Коэффициент корреляции Пирсона между данными фитопатологической оценки и результатами ДНК-маркирования составил 0,8.

Из 45 сортов выборки, устойчивых к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*, 38 (84 %) сортов имели оба маркера гена *H1*. Еще у четырех устойчивых сортов присутствовал маркер 57R, но не был обнаружен N195. На трех устойчивых сортах – ‘Калинка’, ‘Лазурит’, ‘Сузорье’ – маркеры гена *H1* обнаружены не были (таблица 30). Важно отметить, что у сортов ‘Калинка’, ‘Лазурит’, ‘Сузорье’ также не амплифицировались и маркеры гена *Gro1-4* (таблица 30).

Из 146 сортов, поражаемых патотипом Ro1 *G. rostochiensis*, 133 (91 %) не имели маркеров гена *H1* (таблица 30). Остальные 13 сортов обладали маркером 57R, хотя по

литературным данным они поражаются патотипом Ro1 *G. rostochiensis* (9 сортов – ‘Амур’, ‘Барон’, ‘Гарант’, ‘Загадка’, ‘Олимп’, ‘Погарский’, ‘Самба’, ‘Тулеевский’, ‘Утенок’ – восприимчивы согласно Госреестру селекционных достижений; четыре сорта – ‘Брянский приусадебный’, ‘Румянка’, ‘Сапрыкинский’, ‘Киви’ – поражаются ЗКН согласно Л.И. Костиной с коллегами, 2016).

Несоответствие группы устойчивости, указанной для 13 сортов в Госреестре, и результатов молекулярного скрининга может объясняться жесткостью шкалы, используемой в России при оценке сортов на устойчивость к ЗКН (Симаков и др., 2009 a). По этой шкале при фитопатологическом анализе только сорта без цист на корнях относят к устойчивым, сорта с 1-5 цистами – к слабопоражаемым, остальные – к восприимчивым (Понин, Гладкая, 1985). Однако слабопоражаемые сорта фигурируют в Госреестре РФ как восприимчивые (Симаков и др., 2009 a). Европейская шкала оценки имеет более широкую градацию от 1 до 9 баллов (OEPP/EPPO, 2006); по ней устойчивыми считаются сорта, имеющие балл 8-9, у которых на корнях присутствуют до 5 цист (Симаков и др., 2009 a). Такие различия в шкалах оценки создает трудности в трактовке результатов фенотипизации для некоторых сортов.

Так, сорта ‘Барон’ и ‘Загадка’ (оба с маркерами 57R и N195) в Госреестре селекционных достижений отнесены к группе восприимчивых к ЗКН сортов. В то же время для сорта ‘Барон’ в каталогах «Сорта картофеля, возделываемые в России» (Симаков и др., 2008; 2009 b; 2010; Анисимов и др., 2013) указано: «слабо поражается золотистой картофельной цистообразующей нематодой». В работе Е.П. Шаниной с коллегами (Шанина и др., 2011) сорт ‘Барон’ назван слабопоражаемым. Также сорт ‘Загадка’ в некоторых каталогах фигурирует как «устойчивый к картофельной нематоде» (Симаков и др., 2008; 2009 b; 2010), а в статье Е.А. Симакова с коллегами (Симаков и др., 2009 a) этот сорт входит в список «слабопоражаемых нематодой сортов…, внесенных в Госреестр селекционных достижений как неустойчивые». Таким образом, по европейской шкале фитопатологической оценки эти сорта считались бы устойчивыми, что коррелирует с полученными нами данными о наличии у них маркеров гена *H1*.

Представляет интерес оценить встречаемость сортов с наиболее эффективным маркером 57R гена *H1* в зависимости от года их выведения. Результаты сопоставления частоты сортов с маркером 57R, созданных в разные годы, представлены на рисунке 11.

Подсчеты проводились для 205 сортов выборки, для которых была известна дата их создания.

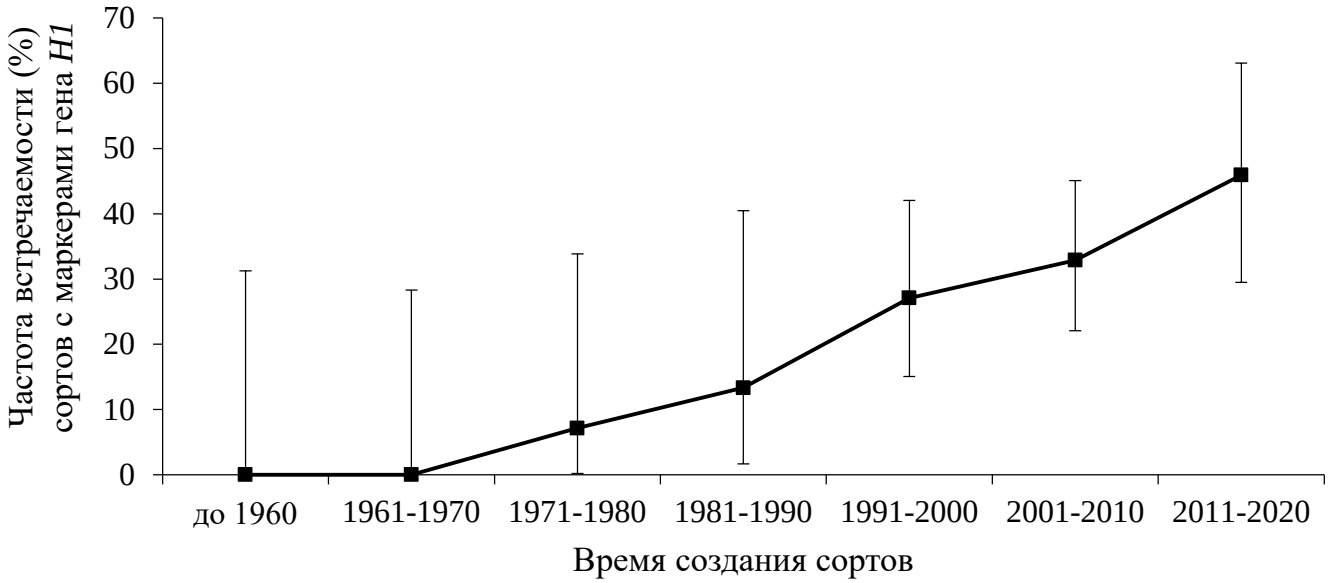



Рисунок 11 – Частота встречаемости сортов, созданных в разные годы, с маркером 57R гена *H1*

Первое появление сортов с маркерами гена *H1* относится к концу 1970-х гг. (рисунок 11). В дальнейшем наблюдается положительная динамика создания устойчивых к ЗКН сортов. Среди современных сортов, созданных в последнее десятилетие, частота встречаемости маркера 57R составляет 46 % (рисунок 11), что указывает на невысокий уровень защищенности отечественных сортов против *G. rostochiensis* (патотип Ro1) – объекта внутреннего карантина.

Мы провели попарное сравнение частот созданных в разные годы отечественных сортов, у которых детектирован маркер 57R гена *H1*. Использованный для этого точный критерий Фишера показал отличие ($p<0,05$) только между выборками сортов, созданных в последнее десятилетие (2011-2020 гг.), и сортов, созданных до 1991 года (таблица 31). В то же время выявленное различие нивелировалось при использовании поправки Бонферрони.

Таблица 31 – Уровни значимости при попарном сравнении частот отечественных сортов, созданных в разные годы, обладающих маркером 57R гена *H1*

| | до 1960 | 1961-1970 | 1971-1980 | 1981-1990 | 1991-2000 | 2001-2010 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1961-1970 | 1 | | | | | |
| 1971-1980 | 1 | 1 | | | | |
| 1981-1990 | 0,51 | 0,51 | 1 | | | |
| 1991-2000 | 0,10 | 0,10 | 0,16 | 0,49 | | |
| 2001-2010 | 0,05 | 0,05 | 0,59 | 0,21 | 0,55 | |
| 2011-2020 | **0,02** | **0,02** | **0,01** | **0,03** | 0,11 | 0,21 |

Примечание. Жирным шрифтом обозначены уровни значимости менее 0,05. Уровни значимости приведены без учета поправки Бонферрони.

Создание устойчивых к *G. rostochiensis* сортов является одним из приоритетных направлений отечественной селекции картофеля со второй половины 20 века (Симаков и др., 2009 а). Это связано с постепенным распространением вредителя – впервые ЗКН обнаружена на российской территории в 1948, а к 2021 г. карантинные фитосанитарные зоны по *G. rostochiensis* (патотип Ro1) были установлены в 51 субъекте РФ (Федеральная служба по ветеринарному и фитосанитарному надзору, 2022). В списке сортов картофеля, допущенных к использованию в РФ, на 3 марта 2021 года большинство (192 из 280) нематодоустойчивых сортов созданы за рубежом (Государственный реестр селекционных достижений…, 2021). Такая ситуация указывает на актуальность интенсификации усилий по созданию сортов картофеля, устойчивых к ЗКН (Симаков и др., 2005; 2009 а). Отбор ДНК маркеров с высокой диагностической ценностью и включение их в селекционный процесс может повысить эффективность работ по созданию нематодоустойчивых сортов.

### 3.2.2. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с использованием маркеров гена *Gro1-4*, контролирующего устойчивость к патотипу Ro1 *Globodera rostochiensis*

Молекулярный скрининг той же самой экспериментальной выборки из 205 отечественных сортов картофеля был продолжен с разработанными на разных выборках маркерами Gro1-4 и Gro1-4-1 гена *Gro1-4,* контролирующего устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* (обзор литературы, глава 1.2.1.1). По информации К. Асано с коллегами (Asano et al, 2012), маркер Gro1-4-1 не дает при ПЦР неспецифичных амплификационных фрагментов, в отличие от маркера Gro1-4. Кроме того, маркер Gro1-

4-1 широко используется в зарубежных и российских исследованиях для скрининга сортов и селекционных клонов (таблица 10).

Для 106 сортов мы провели скрининг с использованием обоих маркеров Gro1-4 и Gro1-4-1, результаты которого приведены в таблице 32. Расхождений при использовании двух маркеров гена *Gro1-4* на одних и тех же сортах обнаружено не было (таблица 32). Среди изученных 106 сортов, четыре сорта имели маркеры Gro1-4 и Gro1-4-1 гена *Gro1-4*, 102 – не имели.

Таблица 32 – Результаты молекулярного скрининга 106 сортов отечественной селекции с использованием маркеров гена *Gro1-4*

| Устойчивость/ восприимчивость (по литературным данным) | Число сортов | Ген | |
|---|---|---|---|
| | | *Gro1-4* | |
| | | Маркер | |
| | | Gro1-4 | Gro1-4-1 |
| Устойчивые (N=28) | N=2 | + | + |
| | N=26 | 0 | 0 |
| | Итого устойчивых по данным фитопатологических тестов с маркером (% от числа устойчивых сортов) | 2 (7 %) | 2 (7 %) |
| Восприимчивые (N=78) | N=2 | + | + |
| | N=76 | 0 | 0 |
| | Итого восприимчивых по данным фитопатологических тестов без маркера (% от числа восприимчивых сортов) | 76 (97 %) | 76 (97 %) |

Примечание. «+» – наличие маркера; «0» – отсутствие маркера. «N» – число сортов с определенным гаплотипом.

Полученные нами результаты были сопоставлены с данными фитопатологических тестов, найденными в литературе (European Cultivated Potato Database…; Государственная комиссия Российской Федерации…; Костина, Фомина, 1999; Костина, Королева, 2012; Костина и др., 2016; Симаков и др., 2008, 2010, 2018 b). Среди устойчивых сортов выборки два (7%) имели маркеры гена *Gro1-4*. Из числа 78 неустойчивых сортов 76 (97%) не имели маркеров гена *Gro1-4*. Всего для 78 (73,5 %) из 106 сортов выборки результаты скрининга с маркерами Gro1-4 и Gro1-4-1 совпали с данными фенотипизации (таблица 32).

Далее скрининг был продолжен на оставшихся 99 сортах выборки с использованием маркера Gro1-4-1 (таблица 33). В общей сложности мы получили суммарные результаты скрининга с использованием маркеров гена *Gro1-4* для 205 сортов отечественной селекции (таблица 33, приложение 2.2).

Из 205 сортов маркеры гена *Gro1-4* были детектированы у восьми – ‘Брянский деликатес’, ‘Живица’, ‘Погарский’, ‘Самба’, ‘Сапрыкинский’, ‘Сердолик’, ‘Сиверский’,

‘Сударыня’, что составляет 4 % изученной выборки. Не имели маркеров гена *Gro1-4* 197 (96 %) сортов (таблица 33).

Из 205 изученных сортов 45 (22 %) были фенотипически устойчивы к патотипу Ro1 *G. rostochiensis,* 146 (71 %) – восприимчивы (European Cultivated Potato Database…; Государственная комиссия Российской Федерации…; Костина, Фомина, 1999; Костина, Королева, 2012; Костина и др., 2016; Симаков и др., 2008, 2010, 2018 b). Для 14 сортов (7 %) нашей выборки не удалось найти опубликованные данные об их группе устойчивости.

Таблица 33 – Результаты молекулярного скрининга 205 сортов отечественной селекции с использованием маркера Gro1-4-1 гена *Gro1-4*

| Устойчивость/ восприимчивость (по литературным данным) | Сорта | Ген *Gro1-4* Маркер Gro1-4-1 |
|---|---|---|
| Устойчивые (N=45) | N=2<br>**Живица**, **Сударыня** | + |
| | N=43<br>Аврора, **Альпинист**, **Архидея**, **Балтийский**, **Бежицкий**, **Вдохновение**, Вектар, Вираж, **Владикавказский**, Вымпел, **Гранат**, **Гусар**, **Даная**, **Дина**, **Евразия**, **Жемчужина**, Жуковский ранний, Ирбитский, Калинка, Кемеровчанин, Кортни, Красавица, **Кристалл**, **Ладожский**, Лазурит, **Лига**, Люкс, Манифест, Метеор, **Нарочь**, **Наяда**, **Очарование**, **Пригожий 2**, **Пролисок**, **Рождественский**, **Росинка (Расінка)**, **Россиянка**, Рябинушка, Саровский, Скарб, **Сузорье**, **Холмогорский**, **Шурминский 2** | 0 |
| | Итого устойчивых по данным фитопатологических тестов с маркером (% от числа устойчивых сортов) | 2 (4 %) |
| Восприимчивые (N=146) | N=4<br>Брянский деликатес, **Погарский**, Самба, **Сапрыкинский** | + |
| | N=142<br>**Алена**, **Алиса**, Амур, Антошка, **Арина**, Барин, Барон, **Белогорский ранний**, Белоснежка, Белуха, Болвинский, Большевик, **Бородянский розовый**, **Брянская новинка**, **Брянский красный**, **Брянский надежный**, Брянский приусадебный, Брянский ранний, **Брянский юбилейный**, **Букет**, Варсна, Веселовский 2-4, **Весна белая**, **Ветеран**, **Виза**, **Волжский**, **Выток**, **Вятка**, **Гарант**, **Гарт**, **Гатчинский**, **Горянка**, Губернатор, Диво, Донцовский, Дружный, **Елизавета**, Жаворонок, **Загадка**, **Загадка Питера**, Зарево, Зауральский, **Здабытак**, Зольский, **Ильинский**, Имандра, **Искра**, Кабардинский, Каменский, Катюша (Украина), **Кемеровский**, Киви, Колобок, Колпашевский, **Кореневский**, Кормилец, Корона, Красная горка, Красная заря, Красная роза, Красноуфимский, Кустаревский, Лазарь, Лаймдота, **Лакомка**, **Ласунак**, **Лидер**, **Ломоносовский**, Луговской, **Лыбидь**, **Любава**, **Майский цветок**, Матушка, Маугли, Москворецкий, Мурманский, Мусинский, Надежда, **Накра**, Нальчикский, Нарт 1, **Нарымка**, **Невский**, **Никулинский**, Огниво, **Одиссей**, Олимп, **Оредежский**, **Памяти Осиповой**, Парус, **Петербургский**, Престиж, **Прибрежный**, **Приекульский ранний**, Призер, Приморский (При-12), **Рамзай**, Регги, **Резерв**, **Ресурс**, **Ромашка**, **Румянка**, Русич, **Русская** | 0 |

| | | |
|---|---|---|
| | **красавица**, Свенский, **Светлячок**, Северянин, **Сентябрь**, **Синева**, **Синтез**, **Сиреневый туман**, **Сказка**, **Скороплодный**, Смена, **Снегирь**, **Сокольский**, Солнышко, **Столовый 19**, **Суйдинский ранний**, Танго, Теща, **Томич**, Тулеевский, **Удача**, **Украинский розовый**, **Успех**, Утенок, **Фаленский**, **Филатовский**, Фиолетовый, **Хибинский ранний**, **Чайка**, **Чародей**, **Чароит**, Чая, Шаман, Энергия, **Эффект**, **Юбилей Жукова**, **Юбилейный Осетии**, Юпитер, **Явар** | |
| | Итого восприимчивых по данным фитопатологических тестов без маркера (% от числа восприимчивых сортов) | 142 (97 %) |
| Неизвестно (N=14) | N=2<br>Сердолик, Сиверский | + |
| | N=12<br>Алый парус, Аметист, Брат-2, Горизонт, Горноуральский, Звездочка, Калибр, Лекарь, Наука, Пранса, Рассвет, Фермер | 0 |

Примечание. «+» – наличие маркера; «0» – отсутствие маркера. «N» – число сортов с определенным гаплотипом. Жирным шрифтом выделены сорта, для которых использовались маркеры Gro1-4 и Gro1-4-1 гена *Gro1-4*

Полученные результаты молекулярного скрининга были сопоставлены с данными фитопатологических тестов. У 144 сортов данные ДНК-маркирования коррелировали с данными об устойчивости к патотипу Ro1 ЗКН; для 47 сортов мы обнаружили несоответствие результатов ДНК-маркирования и фенотипизации (таблица 33). Уровень совпадения данных фенотипизации и результатов молекулярного скрининга с использованием маркеров гена *Gro1-4* на выборке 191 сорта был высоким и составил 70,2 %, что при оценке точным критерием Фишера достоверно ($p<0,05$) не отличается от доли совпадений, полученных при оценке эффективности этих маркеров на меньшей выборке из 106 сортов.

Из 45 сортов выборки, устойчивых к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*, два (4 %) сорта имели маркеры гена *Gro1-4*. У 43 устойчивых сортов маркеры гена *Gro1-4* обнаружены не были (таблица 33).

Из 146 сортов, поражаемых патотипом Ro1 *G. rostochiensis*, 142 (97 %) сорта не имели маркеров гена *Gro1-4* (таблица 33). Остальные четыре восприимчивых сорта обладали маркерами гена *Gro1-4* (сорта ‘Брянский деликатес’, ‘Погарский’, ‘Самба’, ‘Сапрыкинский’ неустойчивы к ЗКН согласно Госреестру селекционных достижений).

Объективно оценить эффективность маркеров гена *Gro1-4* сложно, так как 42 из 45 нематодоустойчивых сортов (за исключением сортов ‘Калинка’, ‘Лазурит’, ‘Сузорье’) (Государственная комиссия Российской Федерации…; Костина и др., 2016), одновременно несут маркеры гена *H1*, что может объяснять устойчивость этих сортов к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*. Меньшая по сравнению с маркерами гена *H1*

распространенность маркеров гена *Gro1-4* среди отечественных нематодоустойчивых сортов может объясняться более редким использованием в селекции гибридных клонов, полученных с участием устойчивых образцов дикого южно-американского вида картофеля *S. spegazzini* (источники гена *Gro1-4*), по сравнению с источниками нематодоустойчивости, созданными на основе устойчивых клонов культурного вида *S. tuberosum* ssp. *andigenum* (источники гена *H1*) (Бирюкова и др., 2008; Schultz et al., 2012).

По результатам скрининга 205 сортов картофеля отечественной селекции с использованием маркеров гена *H1* и маркеров гена *Gro1-4* следует отметить нематодоустойчивые сорта ‘Живица’ и ‘Сударыня’, у которых обнаружены маркеры обоих этих генов. Для пяти сортов выборки с неизвестной группой устойчивости можно предполагать наличие устойчивости к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*, так как в этих сортах амплифицировались маркеры гена *H1* (‘Алый парус’, ‘Пранса’), либо гена *Gro1-4* (‘Сиверский’), либо маркеры обоих этих генов (‘Сердолик’).

Таким образом, оценка эффективности пяти маркеров гена *H1*, контролирующего устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis,* на выборке отечественных сортов показала, что наибольшей диагностической ценностью обладает маркер 57R. Оценить результативность маркеров гена *Gro1-4*, контролирующего устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*, не представлялось возможным.

## 3.3. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генетических факторов, контролирующих устойчивость к цистообразующим нематодам – объектам внешнего карантина: патотипу Ro5 *Globodera rostochiensis* и патотипам Pa2, Pa3 *Globodera pallida*

### 3.3.1. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов, контролирующих устойчивость к патотипу Ro5 *Globodera rostochiensis*

В Лаборатории иммунитета растений к болезням ВИЗР была проведена фенотипическая оценка 26 отечественных сортов и семи иностранных контрольных сортов картофеля путем заражения их патотипом Ro5 ЗКН – *G. rostochiensis*. Устойчивыми к патотипу Ro5 ЗКН были 16 сортов выборки (таблица 34). В рамках совместных исследований, которые мы проводили с сотрудниками ВИЗР, с тех же

растений, которые использовались для проведения фитопатологических тестов, был взят растительный материал для выделения ДНК и проведения скрининга с использованием ДНК-маркеров, ассоциированных с локусом *Grp1_QTL*, вовлеченным в контроль устойчивости к патотипу Ro5 ЗКН. Данные фенотипизации были сопоставлены с результатами молекулярного скрининга, проведенного нами с использованием трех CAPS-маркеров (TG432/RsaI, GP21/DraI, GP179/RsaI) локуса *Grp1_QTL,* контролирующего устойчивость к патотипу Ro5 *G. rostochiensis* (таблица 34, приложение 2.3). Более подробная информация о маркерах и их разработчиках дана в таблице 21 а в разделе Материалы и методы.

Таблица 34 – Результаты молекулярного анализа с использованием маркеров QTLs, ассоциированных с устойчивостью к патотипу Ro5 *G. rostochiensis*.

| № | Сорта | Группа устойчивости | Результаты молекулярного скрининга с маркером | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | TG432/ RsaI | GP179/ RsaI | GP21/ DraI |
| *Отечественные сорта* | | | | | |
| 1-3 | Алый парус, Сиреневый туман, Red Scarlett | R | + | + | 0 |
| 4-6 | Антонина, Гранд, Колобок | MR | 0 | + | + |
| 7-11 | Варяг, Красавчик, Ломоносовский, Любава, Пламя | S | + | + | + |
| 12-17 | Вымпел, Ильинский, Крепыш, Лига, Метеор, Холмогорский | R | + | + | + |
| 18-20 | Гусар, Евразия, Наяда | R | 0 | + | + |
| 21-22 | Даная, Утро | R | + | 0 | + |
| 23-24 | Накра, Самба | MR | + | + | + |
| 25 | Невский | S | + | 0 | 0 |
| 26 | Танго | S | 0 | + | + |
| 27 | Чароит | S | 0 | 0 | 0 |
| 28 | Alouette | MR | + | + | 0 |
| *Контрольные сорта* | | | | | |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 29 | Damaris | R | + | + | 0 |
| 30 | Estrella | R | + | 0 | 0 |
| 31 | Labella, Queen Anne | S | + | 0 | 0 |
| 33 | Red Lady | S | + | + | + |
| Всего изучено 33 сорта (N=33), включая: 16 R (балл 9), 6 MR (балл 5-6), 11 S (балл 1-4) сортов, из них: | | | | | |
| Число (%) высокоустойчивых (балл 9) сортов с маркером | | | 13 из 16(81,3%) | 13 из 16(81,3%) | 11 из 16 (68,8%) |
| Число (%) высокоустойчивых (балл 9) сортов без маркера | | | 3 из 16(18,7%) | 3 из 16(18,7%) | 5 из 16(31,2%) |
| Число (%) восприимчивых (балл 1-4) сортов с маркером | | | 9 из 11(81,8%) | 7 из 11(63.6%) | 7 из 11 63,6%) |
| Число (%) восприимчивых (балл 1-4) сортов без маркера | | | 2 из 11 (18,2%) | 4 из 11 (36,4%) | 4 из 11(36,4%) |
| Число среднеустойчивых (балл 5-6) сортов с маркером | | | 3 из 6 | 6 из 6 | 5 из 6 |
| Число среднеустойчивых (балл 5-6) сортов без маркера | | | 3 из 6 | 6 из 6 | 1 из 6 |

Примечание. «N» – число сортов в группе устойчивости. «+» – наличие маркера; «0» – отсутствие маркера. R – высокоустойчивый, MR – среднеустойчивый, S – восприимчивый

Все 16 устойчивых сортов выборки имели те или иные маркеры локуса *Grp1_QTL* (таблица 34). Из них у 6 сортов были выявлены диагностические фрагменты всех трех маркеров. У 13 сортов выявлены диагностические фрагменты маркеров TG432/RsaI и GP179/RsaI и у 11 сортов – маркера GP21/DraI. Эти же маркеры в различных сочетаниях были найдены у всех восприимчивых к патотипу Ro5 *G. rostochiensis* сортов, кроме сорта ‘Чароит’. Применение точного теста Фишера не показало значимой ассоциации ($p<0,05$) между наличием/отсутствием маркеров и устойчивостью/восприимчивостью сортов (без учета среднеустойчивых сортов). Таким образом, ни один из трех маркеров и ни одна из комбинаций этих маркеров не показали соответствия фенотипическим данным изученной выборки по устойчивости к патотипу Ro5 *G. rostochiensis*. Необходимо продолжать работу по идентификации маркеров генов/QTLs, ассоциированных с устойчивостью к патотипу Ro5 *G. rostochiensis*.

### 3.3.2. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов, контролирующих устойчивость к патотипам Pa2, Pa3 *Globodera pallida*

В таблице 35 представлены результаты молекулярного скрининга той же выборки сортов отечественной селекции, проведенного с использованием маркера Gpa2-2 гена *Gpa2*, контролирующего устойчивость к патотипам Pa2, Pa3 *G. pallida* – бледной картофельной цистообразующей нематоде (БКН).

Таблица 35 – Результаты молекулярного скрининга 202 отечественных сортов с использованием маркера Gpa2-2 гена *Gpa2*, вовлеченного в контроль устойчивости к патотипу Pa2, Pa3 *G. pallida*

| Сорта | Ген *Gpa2* |
|---|---|
| | Маркер Gpa2-2 |
| N=29 (14%)<br>Алиса, Алый парус, Бежицкий, Болвинский, Бородянский розовый, Букет, Вектар, Вираж, Вымпел, Даная, Дина, Живица, Жуковский ранний, Калибр, Метеор, Одиссей, Оредежский, Пранса, Приморский (При-12), Пролисок, Рамзай, Россиянка, Сердолик, Сиреневый туман, Теща, Утенок, Чайка, Чароит, Юбилейный Осетии | + |
| N=173 (86%) | 0 |

Примечание. «N» – число сортов с определенным гаплотипом. Список сортов соответствует выборке, изученной с помощью маркеров генов *H1* и *Gro1-4* (таблица 30, таблица 33), за исключением сортов ‘Владикавказский’, ‘Вытюк’, ‘Сузорье’, ДНК-препараты которых из-за методических проблем не удалось использовать в этом варианте скрининга.

Только у 29 (14%) сортов изученной выборки был детектирован маркер Gpa2-2. В связи со сложностью работы с БКН, являющейся для РФ объектом внешнего карантина, данные фенотипизации по устойчивости к *G. pallida* для отечественных сортов отсутствуют. Подтвердить или опровергнуть наши результаты пока не представлялось возможным из-за неизвестной группы устойчивости сорта к патотипам Pa2, Pa3 *G. pallida*.

С 2020 года у нас появилась возможность оценить эффективность маркеров генов и QTLs, вовлеченных в контроль устойчивости к *G. pallida*, на отечественных сортах, благодаря проведению совместной работы с сотрудниками ВИЗР. В Лаборатории иммунитета растений к болезням ВИЗР была проведена фенотипическая оценка 16 отечественных и трех иностранных сортов, служивших контролями, путем заражения их патотипом Pa3 *G. pallida*. Два из 16 сортов – Даная и Вымпел – оказались устойчивыми к БКН (таблица 36).

Результаты фенотипизации 16 сортов были сопоставлены с данными молекулярного скрининга, который мы провели с использованием 12 ДНК маркеров пяти локусов, вовлеченных в контроль устойчивости к бледной картофельной цистообразующей нематоде (БКН) – патотипам Pa2, Pa3 *G. pallida* (таблица 36, приложение 2.3).

Таблица 36 – Результаты молекулярного скрининга 16 сортов, проведенного с использованием 12 маркеров пяти локусов, ассоциированных с устойчивостью к патотипу Ра3 *G. pallida*

| № | Сорта | Группа устойчивости к патотипу Ра3 *G. pallida*[1] | QTLs/ маркеры | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *Gpa2* | | | | *Grp1_QTL* | | | $GpaV^{S}_{spl}$_QTL | $GpaV_{vrn}$_QTL | | $GpaIV^{S}_{adg}$_QTL |
| | | | Gpa2-1, Gpa2-2 | 77R/ HaeIII | GP34/ TaqI – 520 пн | GP34/ TaqI – 550 пн | TG432/ RsaI | GP21/ DraI | GP179/ RsaI | GP179/Eco RV | HC | HC-I/ Hind III | C237-I |
| *Отечественные сорта* | | | | | | | | | | | | | |
| 1 | Алый парус | S | + | + | + | + | + | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 |
| 2 | Антонина | S | 0 | 0 | + | + | 0 | + | + | + | * | 0 | 0 |
| 3 | Вымпел | R | + | + | + | + | + | + | + | + | * | 0 | 0 |
| 4 | Гранд | S | 0 | 0 | + | + | 0 | + | + | + | 0 | 0 | 0 |
| 5 | Гусар | S | 0 | 0 | 0 | + | 0 | + | + | + | 0 | 0 | 0 |
| 6 | Даная | R | + | + | + | 0 | + | + | 0 | 0 | + | 0 | + |
| 7 | Красавчик | S | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | + | * | 0 | 0 |
| 8 | Крепыш | S | 0 | 0 | + | + | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 |
| 9 | Ломоносовский | S | 0 | 0 | + | + | + | + | + | + | + | 0 | 0 |
| 10 | Наяда | S | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | + | + | * | 0 | 0 |
| 11 | Невский | S | 0 | 0 | + | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 12 | Пламя | S | 0 | 0 | + | + | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 |
| 13 | Самба | MR | 0 | 0 | + | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 |
| 14 | Танго | S | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 |
| 15 | Утро | S | + | + | 0 | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 16 | Чароит | S | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Контрольные сорта* | | | | | | | | | | | | | |
| 17 | Alouette | S | 0 | 0 | + | 0 | + | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 |
| 18 | Cara | S** | нд | + | + | + | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд |
| 19 | Innovator | R** | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | + | + | нд |
| 20 | Red Lady | S | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | * | 0 | 0 |
| 21 | Red Scarlett | S | 0 | 0 | + | + | + | 0 | + | + | * | 0 | 0 |
| Всего изучено сортов (N) включая: N = 19: 2 R (балл 9), 1 MR (балл 6), 16 S (балл 1-4) | | | | | | | | | | | | | |
| Число высокоустойчивых (балл 9) сортов с маркером | | | 2 из 2 | 2 из 2 | 2 из 2 | 1 из 2 | 2 из 2 | 2 из 2 | 1 из 2 | 1 из 2 | – | 0 | 1 из 2 |
| Число высокоустойчивых (балл 9) сортов без маркера | | | 0 | 0 | 0 | 1 из 2 | 0 | 0 | 1 из 2 | 1 из 2 | – | 2 из 2 | 1 из 2 |
| Число восприимчивых (балл 1-4) сортов с маркером | | | 3 из 16 | 3 из 16 | 10 из 16 | 9 из 16 | 10 из 16 | 11 из 16 | 13 из 16 | 13 из 16 | – | 0 | 0 |
| Число (%) восприимчивых (балл 1-4) сортов без маркера | | | 13 из 16 (81,3%) | 13 из 16 (81,3%) | 6 из 16 (37,5%) | 7 из 16 (43,8%) | 6 из 16 (37,5%) | 5 из 16 (31,3%) | 3 из 16 (18,8%) | 3 из 16 (18,8%) | – | 16 из 16 | 16 из 16 |

Примечание. «N» – число сортов в группе устойчивости. «+» – наличие маркера; «0» – отсутствие маркера; «нд» – нет данных. R – высокоустойчивый, MR – среднеустойчивый, S – восприимчивый. * – невозможно однозначно оценить результат. ** – по информации «Potato Variety Database» (Potato Variety Database…).

Ни один из 12 участвовавших в скрининге маркеров не показал значимой ассоциации ($p<0,05$) результатов молекулярного скрининга и фенотипизации при использовании точного теста Фишера (таблица 36). Каждый из использованных маркеров (кроме HC-I/Hind III и C237-I) был детектирован у тех или иных восприимчивых сортов. В то же время комбинация пяти маркеров (Gpa2-1/Gpa2-2, 77R/HaeIII, GP34/TaqI – 520 п.н. (*Gpa2*), TG432/RsaI, GP21/DraI (*Grp1_QTL*)) была обнаружена только у двух устойчивых сортов выборки (‘Даная’ и ‘Вымпел’) и отсутствовала у всех восприимчивых сортов. Для дальнейшего использования этого перспективного гаплотипа в исследованиях необходима его верификация большей выборке фенотипированных сортов.

Важно отметить, что два сорта ‘Даная’ и ‘Вымпел’, устойчивые к патотипу Ра3 *G. pallida*, были также устойчивы и к патотипам Ro1 и Ro5 *G. rostochiensis*. Эти отечественные сорта являются примером пирамидирования генов/QTLs, контролирующих устойчивость к разным патотипам двух видов цистообразующих картофельных нематод.

В ряде работ уже приводился скрининг сортов отечественной селекции с использованием одного маркера – Gpa2-2 гена *Gpa2* (Бирюкова и др., 2015; Shanina, Sergeeva, 2018; Клименко и др 2019; Бакулина и др., 2021; Fisenko et al., 2022), поскольку этот маркер позиционировался как перспективный для выявления генотипов, устойчивых к патотипам Ра2, Ра3 БКН. Полученные нами результаты показывают, что применения только одного маркера одного гена для отбора устойчивых к БКН генотипов недостаточно.

## 3.4. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$, контролирующих иммунитет к Y вирусу картофеля

В изученной выборке было выявлено 10 % сортов отечественной селекции с W/γ-типом цитоплазмы (таблица 24), полученным сортами от образцов *S. stoloniferum*, участвовавших в межвидовой гибридизации с *S. tuberosum* в качестве материнских форм в селекционных программах по созданию сортов, устойчивых к вирусу Y картофеля (PVY) (результаты и обсуждение, глава 3.1.1). В сорта, созданные на основе межвидовой гибридизации с образцами *S. stoloniferum* интрогрессированы гены $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$, контролирующие иммунитет к PVY. Для оценки встречаемости таких сортов

в генофонде отечественных сортов был проведен скрининг с использованием маркеров генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$.

Выборка сортов картофеля отечественной селекции, изученных ранее с помощью маркеров типов цитоплазм (список сортов указан в таблице 24), была скринирована с помощью трех маркеров, сцепленных с генами $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$ – маркерами STM0003 и YES3-3A гена $Ry_{sto}$ и маркером GP122-406/EcoRV гена $Ry\text{-}f_{sto}$ (таблица 37, , приложение 1, приложение 2.4). Маркеры STM0003 и GP122-406/EcoRV для скрининга отечественных сортов были использованы впервые. Диагностические фрагменты этих трех маркеров были выявлены только среди сортов, обладающих мужской стерильностью и W/γ-типом цитоплазмы (таблица 37, рисунок 12), интрогрессированным в селекционные сорта от *S. stoloniferum.*

Таблица 37 – Частота сортов с генетическим материалом *S. stoloniferum* по результатам молекулярного скрининга 211 сортов отечественной селекции с использованием маркеров типов цитоплазм и маркеров генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$

| Сорта | *Гены* | | |
|---|---|---|---|
| | $Ry_{sto}$ | | $Ry\text{-}f_{sto}$ |
| | Маркеры | | |
| | STM0003 | GP122-406/EcoRV | YES3-3A |
| Тип цитоплазмы W/γ<br>N=15<br>Гусар, Ильинский<br>**сорта с высокой и очень высокой устойчивостью:** Брянский красный, Вектар, Колобок, Корона, Метеор, Москворецкий, Накра, Олимп, Погарский, Ресурс, Сокольский, Сударыня, Юбилей Жукова | + | + | + |
| Всего сортов с маркерами генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$: 15 (7,2 %) | 15 | 15 | 15 |
| Тип цитоплазмы D<br>N=105 | 0 | 0 | 0 |
| Тип цитоплазмы T<br>N=84 | | | |
| Тип цитоплазмы W/γ<br>N=6<br>Брянская новинка, Евразия, Здабытак, Одиссей, Сердолик*, Сиверский* | | | |
| Тип цитоплазмы A<br>N=1 | | | |
| Всего сортов без маркеров генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$: 194 (92,8 %) | 201 | 203 | 203 |

Примечание. «+» – наличие маркера; «0» – отсутствие маркера. «N» – число сортов с определенным гаплотипом. Список изученных сортов соответствует выборке, изученной с помощью маркеров типов цитоплазм (таблица 24), за исключением сортов ‘Дельфин’, ‘Зов’, ‘Марс’, ДНК-препараты которых из-за методических проблем не удалось использовать в этом варианте скрининга. Звездочкой (*) и жирным шрифтом обозначены сорта, для которых данные с использованием маркера STM0003 получены не были.

Из 21 сорта с W/γ-типом цитоплазмы ДНК-маркеры генов $Ry_{sto}/Ry\text{-}f_{sto}$ обнаружены у 15 (71,4 %) сортов и у шести сортов с W/γ-типом они отсутствовали (таблица 37). У 105 сортов с D-типом цитоплазмы, 84 сортов с T-типом и одного сорта с A-типом цитоплазмы маркеры STM0003, YES3-3A, GP122-406/EcoRV отсутствовали (рисунок 12).

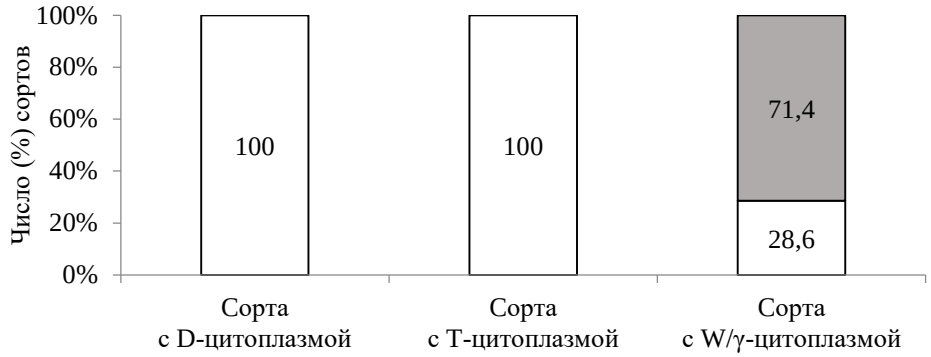



Рисунок 12 – Встречаемость маркеров STM0003, YES3-3A, GP122-406/EcoRV генов $Ry_{sto}/Ry\text{-}f_{sto}$ у сортов с разными типами цитоплазм. Серый цвет – частота сортов, у которых найдены диагностические фрагменты этих маркеров; белый цвет – частота сортов без этих маркеров

Все три маркера STM0003, YES3-3A, GP122-406/EcoRV одновременно были обнаружены у каждого из 15 сортов с W/γ-типом цитоплазмы (таблица 37), что, вероятно, связано с тесным сцеплением указанных маркеров с $Ry_{sto}/Ry\text{-}f_{sto}$ (Valkonen et al, 2017) и с отсутствием рекомбинации между ними.

Значение коэффициента корреляции Пирсона (0,83) указывает на наличие сильной положительной связи между присутствием диагностических фрагментов маркеров генов $Ry_{sto}/Ry\text{-}f_{sto}$ и W/γ-типом цитоплазмы.

Сорта с маркерами генов $Ry_{sto}/Ry\text{-}f_{sto}$ появляются в отечественном селекционном фонде в начале 1990-х годов (рисунок 13).

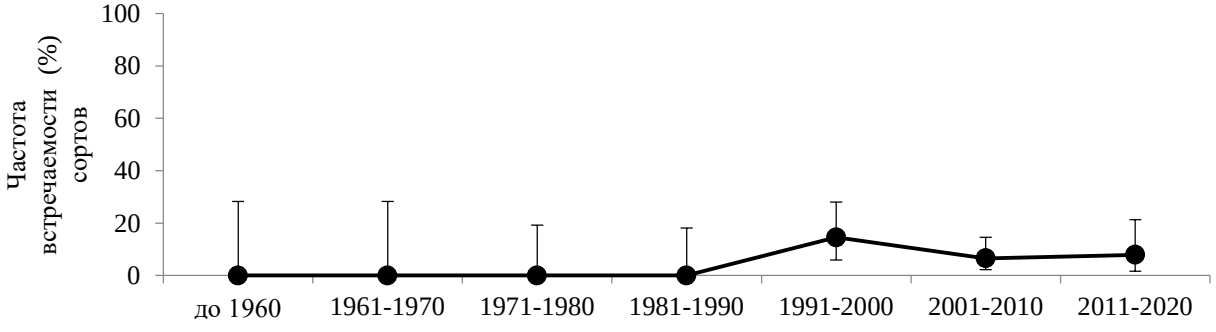


Рисунок 13 – Частота встречаемости сортов с маркерами генов $Ry_{sto}/Ry\text{-}f_{sto}$ среди отечественных сортов картофеля (N=210; в анализ не вошел сорт ‘Нестеровский’, так как для него не удалось установить год создания)

Согласно данным литературы, в родословных 11 (‘Брянский красный’, ‘Гусар’, ‘Колобок’, ‘Корона’, ‘Москворецкий’, ‘Накра’, ‘Погарский’, ‘Ресурс’, ‘Сокольский’, ‘Сударыня’, ‘Юбилей Жукова’) из 15 сортов с маркерами генов, контролирующих устойчивость к PVY, участвовали межвидовые гибриды с *S. stoloniferum* (Song, Schwarzfischer, 2008; Гавриленко и др., 2018; Бирюкова и др., 2015; 2019; Клименко и др., 2020) (результаты и обсуждение, глава 3.1). Кроме того, согласно полученным нами данным, 11 перечисленным выше сортам и сорту ‘Олимп’ характерна тетрадная стерильность пыльцы (таблица 28).

Для 13 из 15 сортов выборки, у которых найдены маркеры $Ry_{sto}/Ry\text{-}f_{sto}$, в литературе сообщается о высокой и очень высокой устойчивости к PVY (таблица 38).

Таблица 38 – Информация об устойчивости сортов с маркерами генов $Ry_{sto}/Ry\text{-}f_{sto}$

| Ссылки | Сорта | Информация об устойчивости перечисленных сортов к вирусу Y |
|---|---|---|
| Яшина, 2010 | Колобок, Ресурс, Сокольский, Юбилей Жукова | Иммунны к вирусу Y |
| Каталог «Российские сорта картофеля» (Чебоксары, 2011) | Корона, Москворецкий, Олимп | Высокая устойчивость (8 баллов по 9-балльной шкале) |
| | Колобок, Сударыня, Юбилей Жукова | Очень высокая устойчивость (9 баллов по 9-балльной шкале) |
| | Ильинский | Средняя устойчивость (5 баллов по 9-балльной шкале) |
| «Каталог мировой коллекции ВИР, выпуск 809» (Костина, Королева, 2012) | Брянский красный, Накра, Погарский | Высокая устойчивость (7 баллов по 9-балльной шкале) |
| | Ресурс и Сокольский | Очень высокая устойчивость (9 баллов по 9-балльной шкале) |
| Каталог «Сорта картофеля белорусской селекции» (Маханько и др., 2018) | Вектар | Высокая устойчивость (8 балл по 9-балльной шкале) |
| Каталог «Сорта картофеля российской селекции» (Симаков и др., 2018 а) | Метеор | Очень высоко устойчив к вирусу Y |
| | Гусар | Средне устойчив к вирусу Y |
| Бирюкова и др., 2019 | Ресурс, Погарский, Корона, Брянский красный, Юбилей Жукова, Сокольский, Москворецкий, Колобок, Накра, Метеор, Ильинский | Относительно высокий уровень устойчивости к YBK |

Примечание. В перечисленных литературных источниках метод оценки генотипов на устойчивость к вирусам не указан.

Для ряда сортов выборки, у которых не были найдены маркеры генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$, также сообщалось об устойчивости к PVY (Яшина, 2010; Российские сорта картофеля…, 2011; Костина, Королева, 2012; Valkonen et al., 2017; Симаков и др., 2018 b). Это связано с наличием у них других генов, контролирующих устойчивость к вирусу Y – $Ry_{adg}$ (‘Брянский ранний’, ‘Живица’, ‘Эффект’) и $Ry_{chc}$ (‘Брянский ранний’, ‘Резерв’, ‘Живица’), интрогресированных в селекционные сорта от устойчивых андийских аборигенных сортов *S. tuberosum* ssp. *andigenum* и от устойчивых образцов *S. chacoense,* соответственно (Бирюкова и др., 2015, 2019; Клименко и др., 2019 b).

Таким образом, у 15 из 211 сортов анализируемой выборки были выявлены маркеры генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$, детерминирующих иммунный ответ растений к инфекции PVY; все эти сорта имели W/γ-тип цитоплазмы. У 11 из них литературные данные подтвердили участие в их родословных образцов *S. stoloniferum* или межвидовых гибридов с этим диким видом. Полученные нами данные согласуются с результатами Сонг, А. Шварцфишер (Song, Schwarzfischer, 2008) о совместном наследовании типа цитоплазмы W/γ, маркеров YES3-3A и YES3-3B, тетрадной стерильности пыльцы у гибридов и сортов европейской селекции, созданных на основе *S. stoloniferum.*

## 3.5. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов *R1, R3a*, контролирующих расоспецифическую устойчивость к фитофторозу, интрогрессированных в селекционные сорта от *Solanum demissum*

Согласно полученным нами данным, D-тип цитоплазмы от *S. demissum* широко распространен среди селекционных сортов картофеля – большинство современных отечественных сортов этот тип цитоплазмы (результаты и обсуждение, глава 3.1.1), что объясняется односторонней межвидовой несовместимостью в скрещиваниях этого мексиканского вида с *S. tuberosum.* Также отметим, что японские исследователи опубликовали данные о функциональной стерильности пыльцы носителей D-типа цитоплазмы (Sanetomo et al., 2011; Hosaka, Sanetomo, 2012). В этом случае, гибриды, селекционные клоны и сорта с D-типом цитоплазмы могли быть использованы в скрещиваниях только как материнские формы, и, можно ожидать, что ядерные гены *R1*, *R3a*, контролирующие расоспецифическую устойчивость к фитофторозу, будут выявляться только у носителей D-типа цитоплазмы. Если же среди сортов с D-типом

цитоплазмы встречаются формы с мужской фертильностью, то ядерные гены *R1*, *R3a*, интрогрессированные в селекционный генофонд от *S. demissum*, будут встречаться у сортов с разными типами цитоплазм.

Кроме того, согласно литературным данным, некоторые образцы *S. demissum* в ряде случаев использовались в межвидовых скрещиваниях и как опылители (Костина, Косарева, 2017; Sanetomo et al., 2011). В этих случаях гены *R1*, *R3a*, также будут встречаться у сортов с разными типами цитоплазм.

Исходя из двух последних предположений, можно ожидать, что среди селекционных сортов может быть гораздо больше генотипов с интрогрессией генетического материала *S. demissum* и такие сорта «демиссоиды» могут иметь разные типы цитоплазм.

Для проверки этих предположений был проведен молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля, имеющих разные типы цитоплазм, с использованием внутригенных маркеров генов *R1* и *R3a,* которые были картированы на хромосомах V и XI, соответственно. В скрининге участвовали 80 сортов картофеля отечественной селекции с D-типом цитоплазмы, 67 сортов с T-типом, 10 – с W/γ-типом и один сорт с A-типом цитоплазмы (таблица 39, приложение 2.5).

Таблица 39 – Результаты молекулярного скрининга сортов картофеля отечественной селекции, несущих различные типы цитоплазм, с использованием маркеров генов *R1* и *R3a*

| Сорта | *Гены* | |
|---|---|---|
| | *R1* | *R3a* |
| | Маркеры | |
| | R1 | RT-R3a |
| **Тип цитоплазмы D (N=16)**<br>Амур, Бородянский розовый, Виза, Горянка, Жигулевский, Звездочка, Кормилец, Лазарь, Лига, Престиж, Рождественский, Ромашка, Саровский, Снегирь, Солнышко, Танго | + | + |
| **Тип цитоплазмы T (N=10)**<br>Бежицкий, Елизавета, Красная заря, Петербургский, Рябинушка, Сентябрь, Филатовский, Шаман, Юпитер, Русалка | | |
| **Тип цитоплазмы W/γ (N=2)**<br>Вектар, Накра | | |
| ВСЕГО: 28 сортов (18 %) | | |
| **Тип цитоплазмы D (N=19)**<br>Барин, Болвинский, Даная, Жемчужина, Ладожский, Ломоносовский, Любава, Майский цветок, Манифест, Маугли, Наяда, Нестеровский, Очарование, | + | 0 |

| | | |
|---|---|---|
| Пролисок, Сказка, Суйдинский ранний, Томич, Успех, Чародей | | |
| **Тип цитоплазмы T (N=19)**<br>Аврора, Вдохновение, Гарт, Горизонт, Горноуральский, Гранат, Дружный, Зауральский, Зольский, Искра, Колпашевский, Кристалл, Лекарь, Люкс, Нарт 1, Памяти Осиповой, Северянин, Энергия, Юбилейный Осетии | | |
| **Тип цитоплазмы W/γ (N=2)**<br>Гусар, Москворецкий | | |
| ВСЕГО: 40 сортов (24 %) | | |
| **Тип цитоплазмы D (N=25)**<br>Алена, Альпинист, Антошка, Арина, Белогорский ранний, Белуха, Большевик, Букет, Ирбитский, Каменский, Кемеровчанин, Красавица, Нальчикский, Невский, Парус, Призер, Рамзай, Рапсодия, Рассвет, Регги, Росинка (Расінка), Русич, Сиреневый туман, Украинский розовый, Чароит | 0 | + |
| **Тип цитоплазмы T (N=16)**<br>Аметист, Балтийский, Брат-2, Загадка Питера, Кореневский, Красная горка, Красноуфимский, Кустаревский, Лаймдота, Лыбидь, Нарымка, Огниво, Оредежский, Прибрежный, Приморский (При-12), Синева | | |
| **Тип цитоплазмы W/γ (N=3)**<br>Олимп, Погарский, Сударыня | | |
| **Тип цитоплазмы A (N=1)**<br>Катюша (Украина) | | |
| ВСЕГО: 45 сортов (29 %) | | |
| **Тип цитоплазмы D (N=20)**<br>Алый парус, Барон, Веселовский 2-4, Весна белая, Вымпел, Гарант, Губернатор, Донцовский, Жаворонок, Живица, Кортни, Матушка, Румянка, Русская красавица, Самба, Скарб, Тулеевский, Фермер, Холмогорский, Чая | 0 | 0 |
| **Тип цитоплазмы T (N=22)**<br>Алиса, Варсна, Вираж, Волжский, Гатчинский, Загадка, Имандра, Кабардинский, Катюша (РФ), Лидер, Мурманский, Мусинский, Нарочь, Наука, Светлячок, Столовый 19, Фаленский, Фиолетовый, Хибинский ранний, Чайка, Шурминский 2, Явар | | |
| **Тип цитоплазмы W/γ (N=3)**<br>Евразия, Метеор, Сиверский | | |
| ВСЕГО: 45 сортов (29 %) | | |

Примечание. «+» – наличие маркера; «0» – отсутствие маркера. «N» – число сортов с определенным гаплотипом и типом цитоплазмы. Тип цитоплазмы сортов, указанных в таблице, идентифицирован нами (см. результаты и обсуждение, глава 3.1.1).

В изученной выборке у 113 сортов был найден как минимум один из маркеров R1 и/или RT-R3a. Из них 28 сортов имели оба указанных маркера, остальные 85 – по одному из них. У 45 сортов маркеры R1 и RT-R3a обнаружены не были.

Важно отметить, что данные маркеры генов *R1* и *R3a*, контролирующих расоспецифическую устойчивость к фитофторозу, интрогрессированных от *S. demissum*, встречались у сортов с разными типами цитоплазм примерно в равном соотношении (рисунок 14) – эти маркеры выявлены не только у сортов с D-, но и с T-, W/γ-типами

цитоплазм. Достоверных различий в частотах сортов с маркерами R1, RT-R3a у генотипов с типами цитоплазм (D, T и W/γ) согласно точному критерию Фишера не выявлено.

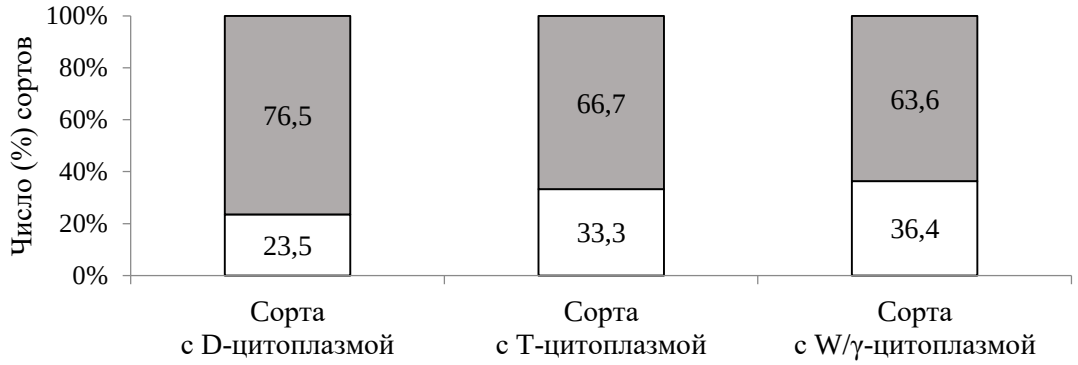



Рисунок 14 – Частота (%) маркеров R1 и/или R3a генов *R1* и *R3a* у сортов с разными типами цитоплазм. Серый цвет – частота сортов, у которых найдены диагностические фрагменты маркеров R1 и/или R3a; белый цвет – сорта без этих маркеров.

Наличие маркеров R1 и/или RT-R3a у сортов с T- и W/γ-типами цитоплазм можно объяснить использованием в селекционном процессе доноров соответствующих генов *R1, R3a S. demissum* в качестве опылителей. Это заключение согласуется с нашими данными о выявлении «эффективных» опылителей среди сортов с цитоплазмой D-типа (результаты и обсуждение, глава 3.1). В то же время наше заключение противоречит данным японских исследователей о функциональной стерильности пыльцы носителей D-типа цитоплазмы (Sanetomo et al., 2011; Hosaka, Sanetomo, 2012), что может быть объяснено гетерогенностью генетических детерминант и привлечением в отечественную селекцию источников D-типа цитоплазмы, отличающихся от зарубежных.

Таким образом, результаты молекулярного скрининга сортов с маркерами генов *R1* и *R3a* косвенно подтверждают, что среди сортов с цитоплазмой D-типа есть генотипы с мужской фертильностью.

### 3.6. Молекулярный скрининг отечественных сортов картофеля с маркерами генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1*, вовлеченных в контроль устойчивости к широкому спектру рас *Phytophthora infestans*

Согласно литературным данным, у образцов дикого мексиканского вида *S. stoloniferum* был идентифицирован ген *Rpi-sto1*, который является функциональным гомологом гена *RB/Rpi-blb1*, контролирующего устойчивость к широкому спектру рас *P. infestans* (Wang et al., 2008; Lokossou et al., 2010). Поскольку в анализируемой выборке были обнаружены сорта с генетическим материалом *S. stoloniferum* (цитоплазма W/γ-типа, маркеры генов $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$), мы также провели скрининг выборки с 5 внутригенными маркерами Rpi–sto1, BLB1F/R, 1/1', 517/1519, RB-629 *Rpi*-генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1*.

В ряде западноевропейских стран активно развивались программы по вовлечению устойчивых к вирусу Y образцов *S. stoloniferum* в селекцию. Созданные гибриды целенаправленно использовались для создания вирусоустойчивых сортов польской, немецкой, венгерской, датской, нидерландской селекции (Flis et al., 2005; Song, Schwarzfischer, 2008; Valkonen et al., 2017). В России гибриды, созданные на основе образцов *S. stoloniferum*, использовались селекционерами Всероссийского научно-исследовательского института картофельного хозяйства имени А.Г. Лорха (ВНИИКХ) для создания вирусоустойчивых сортов и селекционерами Ленинградского научно-исследовательского института сельского хозяйства «Белогорка» (Ленинградского НИИСХ «Белогорка»). Ленинградский НИИСХ «Белогорка» находится в Северо-Западном регионе России, климатические особенности которого обуславливают частое возникновение эпифитотий фитофтороза, поэтому важнейшей задачей этого центра является создание сортов с полевой устойчивостью к фитофторозу. Было высказано предположение, что именно в селекционном материале, созданном селекционерами Ленинградского НИИСХ «Белогорка» с привлечением гибридов с *S. stoloniferum,* могут быть обнаружены сорта с интрогрессией гена *Rpi-sto1* (Гавриленко и др., 2018).

В таблице 40 (приложение 2.6) приведены результаты молекулярного скрининга, выполненного с помощью маркеров генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* выборки из 209 генотипов, включая 207 сортов и два (1101/10, 1604/16) перспективных селекционных

клона картофеля отечественной селекции; данная выборка включила 38 сортов и селекционных клонов, выведенных в Ленинградском НИИСХ «Белогорка».

Таблица 40 – Результаты молекулярного скрининга 207 сортов и двух перспективных селекционных клонов отечественной селекции с использованием маркеров генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1*

| Сорта/ селекционные клоны | *Гены* *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* Маркеры | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Rpi–sto1 | BLB1F/R | 1/1’ | 517/1519 | RB-629 |
| **N=8 (3,8 %)**<br><br>Аврора, *Балтийский, Евразия*, Огниво, *Сиверский*, *Сударыня, 1101/10, 1604/16* | + | + | + | + | + |
| **N=201 (96,2 %)**<br><br>**167 сортов**<br>Алена, Алиса, Альпинист, Аметист, Амур, Антошка, Архидея, Барин, Барон, Бежицкий, Белоснежка, Белуха, Болвинский, Большевик, Бородянский розовый, Брат-2, Брянская новинка, Брянский деликатес, Брянский красный, Брянский надежный, Брянский приусадебный, Брянский ранний, Букет, Варсна, Вектар, Веселовский 2-4, Ветеран, Виза, Вираж, Волжский, Вымпел, Вятка, Гарант, Гарт, Горизонт, Горноуральский, Горянка, Гранат, Губернатор, Диво, Дина, Донцовский, Дружный, Жаворонок, Живица, Жигулевский, Жуковский ранний, Загадка, Зарево, Зауральский, Звездочка, Здабытак, Зольский, Ильинский, Имандра, Ирбитский, Искра, Кабардинский, Калинка, Каменский, Катюша (РФ), Катюша (Украина), Кемеровский, Кемеровчанин, Киви, Колобок, Колпашевский, Кореневский, Кормилец, Корона, Кортни, Красавица, Красная горка, Красная заря, Красная роза, Красноуфимский, Кристалл, Кузнечанка, Кустаревский, Ладожский, Лазарь, Лазурит, Лаймдота, Лакомка, Ласунак, Лекарь, Лидер, Луговской, Лыбидь, Любава, Люкс, Манифест, Матушка, Маугли, Метеор, Москворецкий, Мурманский, Мусинский, Надежда, Накра, Нальчикский, Нарочь, Нарт 1, Нарымка, Наука, Нестеровский, Никулинский, Одиссей, Олимп, Парус, Погарский, Пранса, Престиж, Прибрежный, Пригожий 2, Приекульский ранний, Призер, Приморский (При-12), Пролисок, Рамзай, Рапсодия, Рассвет, Резерв, Ресурс, Ромашка, Росинка (Расінка), Россиянка, Румянка, Русалка, Русич, Рябинушка, Самба, Сапрыкинский, Саровский, Свенский, Светлячок, Северянин, Сентябрь, Синева, Синтез, Скарб, Скороплодный, Смена, Сокольский, Солнышко, Танго, Теща, Томич, Удача, Украинский розовый, Успех, Утенок, Фаленский, Фермер, Филатовский, Фиолетовый, Хибинский ранний, Чайка, Чая, Шаман, Шурминский 2, Энергия, Эффект, Юбилей Жукова, Юбилейный Осетии, Юпитер, Явар<br><br>**34 сорта**<br>*Алый парус, Арина, Белогорский ранний,* Брянский юбилейный, *Вдохновение, Весна белая, Гатчинский, Гусар, Даная, Елизавета, Жемчужина, Загадка Питера, Калибр, Лига, Ломоносовский, Майский* | 0<br><br>0 | 0<br><br>0 | 0<br><br>0 | 0<br><br>- | 0<br><br>- |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *цветок, Наяда, Невский, Оредежский, Очарование, Памяти Осиповой, Петербургский, Рождественский, Русская красавица, Сердолик, Сиреневый туман, Сказка, Снегирь, Столовый 19, Суйдинский ранний,* Тулеевский, *Холмогорский, Чародей, Чароит* | | | | | |

Примечание. «+» – наличие маркера; «0» – отсутствие маркера. «N» – число сортов с определенным гаплотипом. Сорта и селекционные клоны, выведенные селекционерами Ленинградского НИИСХ «Белогорка», выделены курсивом

В изученной выборке диагностические фрагменты всех 5 маркеров (Rpi–sto1, 1/1', 517/1519, RB-629 и BLB1F/R) были обнаружены у шести сортов ('Евразия', 'Сиверский', 'Сударыня', 'Балтийский', 'Аврора', 'Огниво', и у двух селекционных клонов 1604/16 и 1101/10, дополнительно привлеченных в исследования, поскольку они имели общее происхождения с первыми четырьмя сортами).

Таким образом, по результатам скрининга 207 сортов и двух перспективных селекционных клонов только 8 (3,8%) генотипов изученной выборки имели маркеры функциональных аллелей генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1*.

Анализ родословных показывает, что из восьми генотипов с маркерами генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* – шесть были созданы в Ленинградском НИИСХ «Белогорка», включая: четыре сорта ('Балтийский', 'Евразия', 'Сиверский', 'Сударыня') и два гибрида (1101/10, 1604/16), которые были выведены селекционером этого института З.З. Евдокимовой с привлечением одной и той же интрогрессивной формы 8889/3, отобранной в потомстве межвидового гибрида с *S. stoloniferum* (приложение 3).

Сорта 'Аврора' и 'Огниво' также созданы в разных селекционных центрах на севере европейской части РФ (Государственная комиссия Российской Федерации…). Однако, в родословной сорта 'Огниво' нам не удалось найти информации об использовании образцов *S. stoloniferum* при создании этого сорта (Костина, Косарева, 2017; Potato Pedigree Database…). Хотя часть гибридов в родословной сорта 'Огниво' зашифрованы и их происхождение неизвестно, не исключено, что образец *S. stoloniferum* мог быть использован при создании одного из этих гибридов (Костина, Косарева, 2017). Родословная сорта 'Аврора' ('Eersteling' х 'Приекульский ранний') из литературных источников нам известна полностью, однако в ней мы также не нашли участия гибридов с *S. stoloniferum* (Костина, Косарева, 2017; Potato Pedigree Database…). В случае с сортом 'Аврора' возможно речь идет о неконтролируемом скрещивании или некорректной информации о родословной.

По данным Н.М. Зотеевой, сорта ‘Сударыня’, ‘Балтийский’ и селекционный клон 1604/16 характеризуются полевой устойчивостью к фитофторозу, тогда как сорт ‘Евразия’ и клон 1101/10 показали лишь умеренную устойчивость к *P. infestans* (Гавриленко и др., 2018). В лабораторных тестах устойчивость сортов ‘Сударыня’, ‘Сиверский’ и селекционного клона 1604/16 к изоляту VIZR18 (1.2.3.4.6.7.10.11.) была продемонстрирована коллегами из ВИЗРа (Kochetov et al., 2021). В этих лабораторных тестах сорта ‘Евразия’, ‘Аврора’ и клон 1101/10 данным изолятом поражались.

Не исключено, что перечисленные генотипы могут нести разные аллели гена *Rpi-sto1*; другой причиной различий в уровне устойчивости может быть взаимодействие генов. Так, сорта ‘Сударыня’ и ‘Балтийский’ несут комбинацию генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* и *R3a*; клон 1604/16 – комбинацию генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* и *R1*. Поэтому на следующем этапе исследований было выполнено клонирование и секвенирование ампликонов, полученных с генспецифичными праймерами у отобранных генотипов. Продукты амплификации, полученные с праймерами Rpi-sto1 и BLB1F/R (амплифицируют участки гена, кодирующие CC- и LRR-домены белка-эффектора), у шести сортов (‘Аврора’, ‘Балтийский’, ‘Евразия’, ‘Огниво’, ‘Сударыня’, ‘Сиверский’) и у двух селекционных клонов (‘1101/10’, ‘1604/16’), а также у устойчивого к фитофторозу контрольного образца *S. stoloniferum* PI 205522 (Левый и др., 2017) были секвенированы. В качестве референсных были использованы полные последовательности гена *RB/Rpi-blb1* образца дикого мексиканского вида *S. bulbocastanum* (AY426259, van der Vossen et al., 2003) и гена *Rpi-sto1* образца вида *S. stoloniferum* (EU884421, Vleeshouwers et al., 2008); оба образца устойчивы к широкому спектру рас патогена.

Результаты выравнивания последовательностей показали, что амплификационные продукты праймеров BLB1F/R всех 8 отобранных нами в молекулярном скрининге генотипов были идентичны соответствующему участку обоих референсных генов, то есть уровень гомологии составил 100 %.

Все секвенированные последовательности фрагментов, амплифицированных праймерами Rpi-sto1, у изученных образцов и у контрольного устойчивого образца *S. stoloniferum* PI 205522, оказались одинаковыми, но они отличались от референсной последовательности EU884421 *S. stoloniferum* тремя однонуклеотидными заменами (рисунок 15). Уровень сходства с референсной последовательностью составил 99 %.

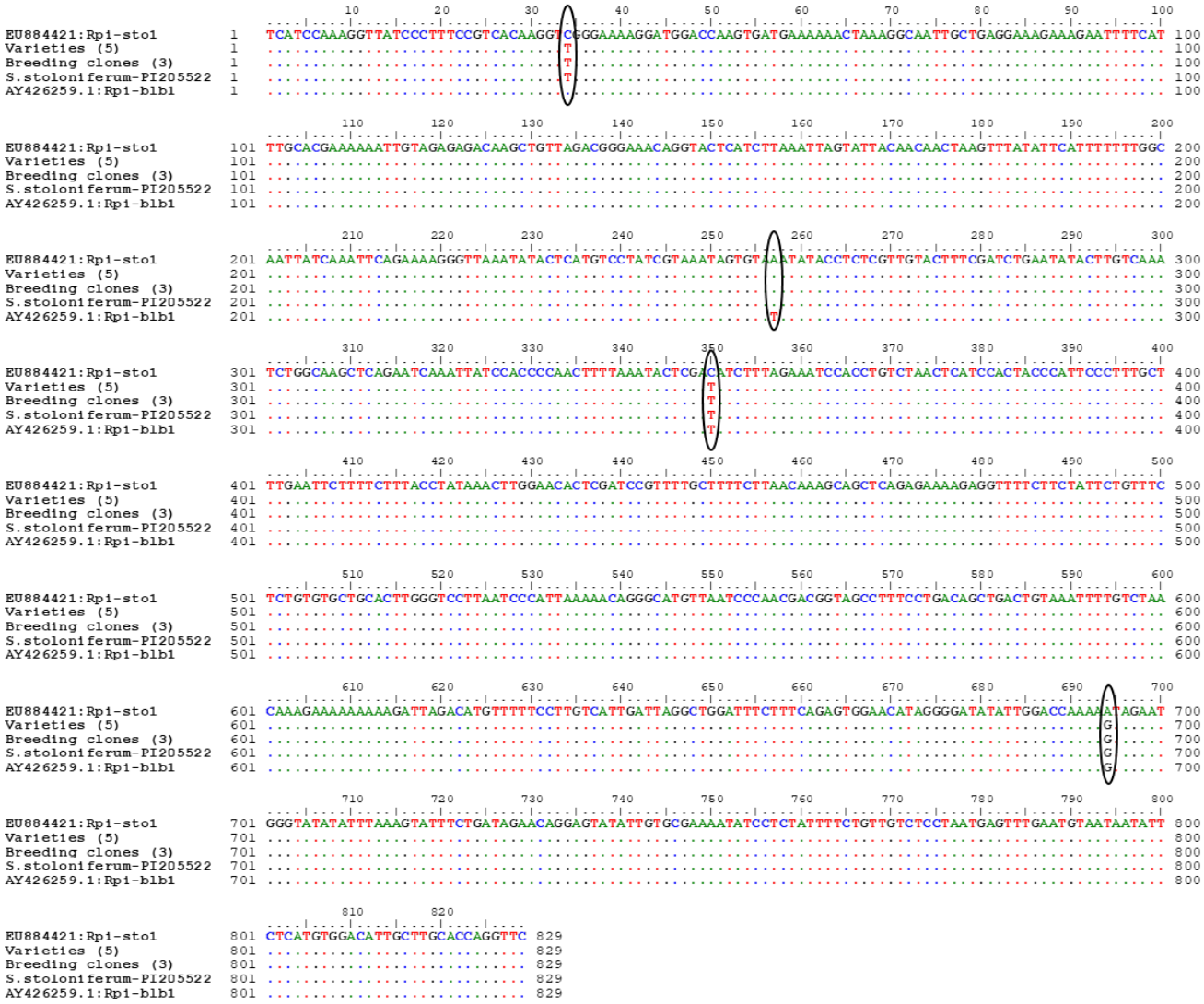



Рисунок 15 – Последовательности ампликонов маркера Rpi-sto1 восьми генотипов, выровненные относительно референсных последовательностей AY426259.1 и EU884421. Сорта (6): ‘Аврора’, ‘Балтийский’, ‘Евразия’, ‘Огниво’, ‘Сударыня’, ‘Сиверский’ (на рисунке фигурирует как гибрид 3602/28); селекционные гибриды (2): 1101/10, 1604/16. Обведены позиции с однонуклеотидным полиморфизмом (SNP).

Одна замена (C на T, позиция 315) была выявлена в области первого экзона, но была синонимичной и приводила к образованию другого кодона для аминокислоты валин (GTC → GTT). Две другие замены произошли в интроне (позиции 631 и 975). При сопоставлении полученных с использованием праймеров Rpi-sto1 последовательностей с референсом AY426259 *S. bulbocastanum*, были установлены две однонуклеотидные замены: в позиции 315 (как и в случае с референсной последовательностью EU884421 *S. stoloniferum*) и в позиции 538, находящейся в интроне.

Таким образом, последовательности амплифицированных фрагментов Rpi-sto1 и BLB1F/R у отобранных 6 сортов и двух селекционных клонов соответствовали

референсным последовательностям участков функциональных аллелей генов *Rpi-sto1* и *RB/Rpi-blb1*, контролирующих устойчивость к широкому спектру рас фитофторы диких мексиканских видов картофеля.

Проанализированный нами материал впоследствии участвовал в транскриптомном анализе, выполненном коллегами из Института цитологии и генетики СО РАН (Kochetov et al., 2021). В работе А.В. Кочетова с коллегами (Kochetov et al., 2021) была показана индукция транскрипции генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* у сортов ‘Сиверский’ и ‘Сударыня’ спустя сутки после заражения *P. infestans* (изолят VZR18), что говорит о наличии у этих сортов функциональной копии этих генов.

В то же время транскрипция генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* у сорта ‘Евразия’ не возросла спустя сутки после заражения. Авторы статьи заключают, что сама по себе интрогрессия генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* не обязательно приводит к созданию устойчивого к фитофторозу сорта, так как, по всей видимости, экспрессия гена зависит других факторов, например, промоторной области.

Кроме того, оценка полевой устойчивости сортов ‘Сиверский’ и ‘Сударыня’, в 2016-2017 и 2020 годах показала, что уровень устойчивости каждого из них снизился с 7-8 баллов (устойчивость) до 1-3 баллов (восприимчивость) (Гавриленко и др., 2018; Kochetov et al., 2021). Потеря полевой устойчивости на примере сортов ‘Сиверский’, ‘Сударыня’ свидетельствует о необходимости пирамидирования различных *Rpi*-генов в одних и тех же генотипах, так как это позволяет добиваться более длительной устойчивости сортов картофеля (Haverkort et al., 2016).

Насколько нам известно, это первый пример селекционных сортов, выведенных традиционными методами, у которых амплифицируются участки генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1*. Из восьми генотипов с маркерами генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* – четыре сорта (‘Балтийский’, ‘Евразия’, ‘Сиверский’, ‘Сударыня’) и два гибрида (1101/10, 1604/16) были созданы селекционером Ленинградского НИИСХ «Белогорка» З.З. Евдокимовой с участием одной и той же интрогрессивной формы 8889/3, отобранной в потомстве межвидового гибрида с *S. stoloniferum*. Анализ родословных этих сортов показал, что селекционный клон 8889/3, обладавший геном *Rpi/sto1*, характеризовался мужской фертильностью, поэтому сорта, созданные с его участием, имеют разные типы цитоплазм: ‘Балтийский’ (Т-тип), ‘Евразия’ (W/γ-тип), ‘Сиверский’ (W/γ-тип),

‘Сударыня’ (W/γ-тип), 1101/10 (D-тип), 1604/16 (W/γ-тип) (Гавриленко и др., 2018, приложение 3).

В приложении 1 приведены суммарные данные молекулярного скрининга образцов сортов картофеля отечественной селекции из коллекции ВИР со всеми маркерами, использованными в работе. В соответствии с полученными нами данными, около 25 % сортов изученной выборки имеют маркеры генов, интрогрессированных от разных культурных и диких видов (как мексиканских, так и южноамериканских), то есть являются многовидовыми гибридами. Первые такие сорта в рамках нашей выборки появляются в начале 1980-х годов. Тренд появления сортов–многовидовых гибридов характерен для конца 20 – начала 21 века (приложение 1).

## 3.7. Сопоставление результатов молекулярного скрининга образцов отечественных сортов картофеля из коллекции ВИР с результатами, полученными для образцов из других источников

Для подавляющего большинства изученных нами сортов результаты скрининга с маркерами генов *H1*, *Gro1-4*, *Gpa2*, $Ry_{sto}$/$Ry\text{-}f_{sto}$, *R1* были получены впервые. Для части сортов, изученных в настоящей работе, полученные нами данные совпали с ранее опубликованными в литературе данными (приложения 4-7, таблица 41).

Таблица 41 – Информация о сортах изученной выборки, для которых информация о скрининге была представлена в работах других авторов

| Число проанализированных нами сортов | Ген | Маркер | Число сортов, для которых полученные нами результаты | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | были получены впервые | совпали с ранее опубликованными в литературе | противоречили результатам, приведенным в литературе |
| 205 | *H1* | 57R, TG689, N146, N195, 239E4left/AluI | 165 | 36 | 4 |
| | *Gro1-4* | Gro1-4, Gro1-4-1 | 174 | 25 | 6 |
| 202 | *Gpa2* | Gpa2-2 | 172 | 26 | 4 |
| 211 | $Ry_{sto}$/ $Ry\text{-}f_{sto}$ | YES3-3A | 193 | 18 | - |
| 207 | *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* | BLB1F/R, Rpi-sto1 | 205 | - | 2 |
| 158 | *R1* | R1 | 154 | 4 | - |

Маркер RT-R3a гена *R3a* для скрининга 158 сортов выборки был использован впервые в настоящей работе.

Список сортов, для которых более поздние публикации других авторов подтвердили наши уже опубликованные результаты (Антонова и др., 2016; Клименко и др., 2017, 2020; Antonova et al., 2018; Гавриленко и др., 2019), приведен в приложениях 4-7.

Для ряда сортов, приведенных в таблице 42, мы выявили несовпадения полученных нами результатов скрининга образцов из коллекции ВИР с литературными данными. Кроме того, ДНК-маркирование дублетных образцов одного и того же сорта, полученных из коллекции ВИР и ЭГИ-2017 КПНИ по картофелю, в отдельных случаях выявило несовпадения результатов молекулярного скрининга (таблица 42).

Таблица 42 – Несовпадения между образцами сортов изученной выборки из коллекции ВИР и образцами одноименных сортов из других источников

| Сорта, для которых было выявлено несовпадение | Противоречия выявлены с использованием | | Результат, полученый для | | Источник для сравнения с полученными нами результатами |
|---|---|---|---|---|---|
| | маркера | гена | образцов сортов из коллекции ВИР | образцов из другого источника | |
| Сравнение с образцами одноименных сортов из литературных источников | | | | | |
| Амур | Gro1-4-1 | *Gro1* | отсутствует | присутствует | Shanina, Sergeeva, 2018 |
| Барон | Gro1-4-1 | *Gro1* | отсутствует | присутствует | Shanina, Sergeeva, 2018 |
| | Gpa2-2 | *Gpa2* | отсутствует | присутствует | Shanina, Sergeeva, 2018 |
| Бежицкий | TG689 | *H1* | присутствует | отсутствует | Бирюкова и др., 2008 |
| Гранат | 57R | *H1* | присутствует | отсутствует | Totsky et al., 2021 |
| Елизавета | TG689 | *H1* | отсутствует | присутствует | Кузьминова и др., 2015 |
| | Gro1-4-1 | *Gro1* | отсутствует | присутствует | Кузьминова и др., 2015 |
| Ирбитский | Gro1-4-1 | *Gro1* | отсутствует | присутствует | Shanina, Sergeeva, 2018 |
| | Rpi-sto1 | *Rpi-sto1* | отсутствует | присутствует | Шанина и др., 2018 |
| Каменский | Gro1-4-1 | *Gro1* | отсутствует | присутствует | Shanina, Sergeeva, 2018 |
| Ладожский | 57R | *H1* | присутствует | отсутствует | Totsky et al., 2021 |
| Люкс | Gro1-4-1 | *Gro1* | отсутствует | присутствует | Shanina, Sergeeva, 2018 |
| Огниво | Gpa2-2 | *Gpa2* | отсутствует | присутствует | Бакулина и др., 2021 |
| Приекульский ранний | BLB1F/R | *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* | отсутствует | присутствует | Rogozina et al., 2021 |
| Удача | Gpa2-2 | *Gpa2* | отсутствует | присутствует | Fisenko et al., 2022 |
| Шурминский 2 | Gpa2-2 | *Gpa2* | отсутствует | присутствует | Бакулина и др., 2021 |
| Сравнение с образцами из программы ЭГИ-2017 КПНИ по картофелю | | | | | |
| Амур | Gro1-4-1 | *Gro1* | отсутствует | присутствует | ЭГИ-2017 КПНИ |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Люкс | Gro1-4-1 | *Gro1* | отсутствует | присутствует | ЭГИ-2017 КПНИ |
| Тулеевский | 57R | *H1* | отсутствует | присутствует | ЭГИ-2017 КПНИ |

Для решения подобных спорных вопросов необходимо создание контрольных образцов – эталонов, которые помогут решать вопросы идентичности разных образцов одного и того же сорта. Такой подход может быть реализован при создании номенклатурных стандартов, соответствующих положениям Международного кодекса номенклатуры культурных растений (МКНКР) (Brickell et al., 2016).

## 3.8. Оформление и регистрация в Гербарии ВИР номенклатурных стандартов сортов, выведенных сотрудниками Ленинградского НИИСХ «Белогорка», а также разработка молекулярно-генетических паспортов этих сортов

Задачей МКНКР является приведение в порядок номенклатуры культурных растений, присвоенной в прошлом, и обеспечение ее порядка в будущем. МКНКР содержит рекомендации по названию сортов «для обеспечения единообразия, точности и стабильности номенклатуры культурных растений» (Brickell et al., 2016; Международный кодекс …перевод, 2021). В случае несоблюдения положений МКНКР возможно неправильное документирование растительного материала, например, повторное использование названий сортов, чреватое путаницей и утрачиванием эффективной коммуникации между всеми заинтересованными лицами. Создание номенклатурного стандарта сорта по рекомендациям МКНКР включает в себя следующие этапы: сбор растительного материала автором сорта; передачу материала в научный гербарий; фотофиксацию внешнего вида частей растения; гербаризацию; размещение фотоизображений на гербарном листе; оформление гербарной этикетки; присвоение регистрационных номеров гербарным листам. В итоге осуществляется обнародование номенклатурного стандарта сорта в виде научной публикации.

В статье Т.А. Гавриленко и И.Г. Чухиной (Гавриленко, Чухина, 2020) была предложена новая стратегия создания эталонных образцов сортов вегетативно размножаемых культур. Авторы стратегии разработали протокол сбора и подготовки растительного материала для оформления номенклатурных стандартов, выделения ДНК и его генетической паспортизации, адаптированный для сортов картофеля с учетом особенностей этой вегетативно-размножаемой культуры. Согласно этой стратегии необходимо строго следовать положениям МКНКР по получению от авторов материала

(побега и клубней одного и того же растения) с сопроводительными документами: Актами о передаче растительного материала; копией «Описания селекционного достижения»; копией формы RTG/0023/2 «Оценка отличимости, однородности и стабильности»; копией «Анкеты сорта»; копией «Авторского свидетельства»; копией Патента (при наличии). Важным этапом при создании номенклатурных стандартов является сопоставление внешних признаков растительного материала, передаваемого в гербарий, и описания сорта, приведенного в перечисленных выше документах, что помогает предотвратить технические ошибки, которые могут произойти при передаче побегов и клубней в гербарий.

Новый подход предполагает дополнение методов гербаризации при создании номенклатурных стандартов:

– молекулярно-генетическими методами, а именно – разработкой генетического паспорта сорта с использованием препарата ДНК, полученного из растительного материала, переданного в Гербарий ВИР автором для создания номенклатурного стандарта,

– биотехнологическими методами – сохранением в живом виде растительного материала, использованного при создании гербарного образца, в *in vitro* и в крио коллекциях.

Предложенная в статье Гавриленко Т.А. и Чухиной И.Г. (Гавриленко, Чухина, 2020) стратегия была реализована в рамках настоящей работы с использованием сортов, созданных в Ленинградском НИИСХ «Белогорка».

В нашей работе представлен результат совместных исследований сотрудников ВИР с селекционерами Ленинградского НИИСХ «Белогорка» – номенклатурные стандарты 21 сорта картофеля, а также дана информация о пяти ваучерных образцах предсортов и селекционных клонов.

Номенклатурные стандарты 21 сорта, зарегистрированные в базе данных «Гербарий ВИР» и переданные на хранение в типовой фонд гербария ВИР, были опубликованы (Клименко и др., 2020).

### 3.8.1. Получение растительного материала от авторов, гербаризация

#### 3.8.1.1. Передача растительного материала в ВИР

Растительный материал для гербаризации, включавший побег с соцветиями и клубни одного и того же индивидуального растения каждого сорта, были отобраны лично авторами (к.с.- х.н. Н.М. Гаджиев, к.с.-х.н. З.З. Евдокимова и д.с.- х.н. В.А. Лебедева) на опытном поле Ленинградского НИИСХ «Белогорка» и вместе с актами передачи переданы в ВИР в Гербарий культурных растений, их диких родичей и сорных растений (WIR) для оформления номенклатурных стандартов (таблица 43). В исследования также были включены два предсорта, которые находятся в Госсортоиспытании, и три селекционных клона, для них оформляли ваучерные образцы. Вместе с растительным материалом в ВИР передавались подписанные авторами акты передачи и пакет официальных документов, перечисленных выше. Наличие всего пакета документов к оформленному номенклатурному стандарту, в том числе актов передачи, подписанных авторами сортов, позволяет нам позиционировать этот материал в качестве эталонных образцов.

Таблица 43 – Материал, использованный для создания номенклатурных стандартов и ваучерных образцов

| № п.п. | Название сорта | Год включения в Госреестр | Статус в гербарии | Номер гербарного образца «WIR-» | *Интродукционный № ВИР «и-» | Кто передавал в ВИР |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Сорта* | | | | | | |
| 1 | ‘Вдохновение’ | 2006 | Номенклатурный стандарт | 53861 | o161645 | Гаджиев Н.М. |
| 2 | ‘Весна белая’ | 1994 | Номенклатурный стандарт | 53862 | o161646 | Гаджиев Н.М. |
| 3 | ‘Гусар’ | 2017 | Номенклатурный стандарт | 53863 | o161647 | Гаджиев Н.М. |
| 4 | ‘Даная’ | 2011 | Номенклатурный стандарт | 53864 | o161648 | Гаджиев Н.М. |
| 5 | ‘Евразия’ | 2017 | Номенклатурный стандарт | 53865 | o161649 | Евдокимова З.З. |
| 6 | ‘Лига’ | 2007 | Номенклатурный стандарт | 53867 | o161651 | Гаджиев Н.М. |
| 7 | ‘Ломоносовский’ | 2011 | Номенклатурный стандарт | 53868 | o161652 | Евдокимова З.З. |
| 8 | ‘Майский цветок’ | 2016 | Номенклатурный стандарт | 53869 | o161653 | Гаджиев Н.М. |
| 9 | ‘Наяда’ | 2004 | Номенклатурный стандарт | 53870 | o161654 | Гаджиев Н.М. |
| 10 | ‘Невский’ | 1982 | Номенклатурный стандарт | 53871 | o161655 | Евдокимова З.З. |
| 11 | ‘Очарование’ | 2009 | Номенклатурный стандарт | 53872 | o161656 | Гаджиев Н.М. |
| 12 | ‘Памяти Осиповой’ | 2005 | Номенклатурный стандарт | 53873 | o161657 | Евдокимова З.З. |
| 13 | ‘Русская красавица’ | 2011 | Номенклатурный стандарт | 53875 | o161659 | Гаджиев Н.М. |
| 14 | ‘Сиверский’ | 2020 (в реестре Охраняемых …) | Номенклатурный стандарт | 53879 | o161660 | Евдокимова З.З. |
| 15 | ‘Сиреневый туман’ | 2011 | Номенклатурный стандарт | 53876 | o161661 | Гаджиев Н.М. |
| 16 | ‘Сказка’ | 2004 | Номенклатурный стандарт | 53877 | o161662 | Гаджиев Н.М. |
| 17 | ‘Снегирь’ | 2001 | Номенклатурный стандарт | 53878 | o161663 | Гаджиев Н.М. |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 18 | ‘Сударыня’ | 2009 | Номенклатурный стандарт | 53880 | o161664 | Евдокимова З.З. |
| 19 | ‘Холмогорский’ | 2005 | Номенклатурный стандарт | 53881 | o161665 | Евдокимова З.З. |
| 20 | ‘Чародей’ | 2000 | Номенклатурный стандарт | 53882 | o161666 | Гаджиев Н.М. |
| 21 | ‘Чароит’ | 2014 | Номенклатурный стандарт | 53883 | o161667 | Гаджиев Н.М. |
| *Селекционные клоны* | | | | | | |
| 22 | ‘Алый парус’ | 2011** | Ваучерный образец | 53860 | o161644 | Гаджиев Н.М. |
| 23 | ‘Жемчужина’ | 2006** | Ваучерный образец | 53866 | o161650 | Гаджиев Н.М. |
| 24 | 1604/16 | 2004** | Ваучерный образец | 53979 | o161668 | Евдокимова З.З. |
| *Предсорта* | | | | | | |
| 25 | ‘Калибр’ | в Госсорто-испытании | Ваучерный образец | 53979 | - | Гаджиев Н.М. |
| 26 | ‘Сердолик‘ | в Госсорто-испытании | Ваучерный образец | 53980 | - | Гаджиев Н.М. |

*Интродукционные номера присвоены живым образцам, клоны которых в настоящее время сохраняются в *in vitro* коллекции ВИР. Для введения в *in vitro* культуру этих образцов использовались или пазушные почки побегов или световые ростки клубней, переданных авторами сортов в гербарий ВИР. **Год создания селекционного клона указан его авторами.

Побеги с соцветиями сортов и селекционных клонов № 1-24 (таблица 43) были переданы в гербарий ВИР 20.07.2018. Позднее (13-14.09.2018) в ВИР были переданы по три клубня от того же самого растения каждого сорта и клона. Аналогично побеги и клубни предсортов ‘Калибр’ и ‘Сердолик’ были переданы в два этапа в 2019 году. В сборе материала также принимали участие сотрудники Отдела агроботаники и *in situ* сохранения генетических ресурсов растений и Отдела биотехнологии ВИР, включая автора настоящей работы.

### 3.8.1.2. Фотодокументация морфологических признаков побегов

Непосредственно перед гербаризацией побегов мы проводили фоторегистрацию и описание морфологических признаков переданного растительного материала. Морфологические характеристики полученных растений были сопоставлены с данными, приведенными в официальных документах: «Анкете сорта» и в «Описании селекционного достижения».

Также нами были описаны морфологические признаки, характеризующиеся стабильным проявлением, но отсутствующие в документах сортов: тип окраски венчика (внутренней и наружной сторон), форма венчика, положение сочленения на цветоножке. Для сортов ‘Лига’ и ‘Ломоносовский’ нами также были описаны дополнительные характеристики, отличающие их от других генотипов: плющелистность, наружная махровость венчика. Описанные дополнительные морфологические характеристики сортов приведены в приложении 8.

В результате проведенной работы по изучению морфологических характеристик было подтверждено соответствие переданного в ВИР растительного материала признакам, указанным в официальных документах для всех селекционных сортов и клонов: в «Анкете сорта», в «Описании селекционного достижения».

Из 21 изученного сорта, у 14 венчики были окрашены. В официальных документах сортов («Анкете сорта», «Описание селекционного достижения») окраска венчика оценивается по «интенсивности антоциановой окраски внутренней стороны венчика», «доле синевы в антоциановой окраске внутренней стороны венчика», «размеру антоциановой окраски внутренней стороны венчика», в отдельных случаях – по «окраске внутренней части околоцветника». В настоящей работе мы дополнили признак окраски венчика данными цветовой шкалы RHS Colour Chart (приложение 8) (Royal Horticultural Society Colour Charts, Королевского Общества Садоводов Великобритании). У семи сортов (‘Вдохновение’, ‘Гусар’, ‘Ломоносовский’, ‘Невский’, ‘Очарование’, ‘Сударыня’, ‘Чародей’) окраска венчиков отсутствовала, что соответствует описаниям из официальных документов (приложение 8).

Нами были отмечены дополнительные морфологические признаки цветка, которые характеризовались стабильным проявлением по результатам наблюдений в 2018–2020 годах: тип окраски внутренней стороны венчика, тип окраски наружной стороны венчика, форма венчика и положение сочленения цветоножки (приложение 8).

#### 3.8.1.3. Фотодокументация морфологических признаков клубней и световых ростков

Важно отметить, что из-за физиологических особенностей картофеля проводить одновременный сбор цветущих побегов и сформированных клубней не представлялось возможным. Следуя протоколу, разработанному Гавриленко Т.А. и Чухиной И.Г. (Гавриленко, Чухина, 2020), авторы сортов, навешивая пластиковую бирку, отмечали растения, с которых были собраны побеги. Осенью авторы собирали клубни у тех же растений каждого сорта, отмеченных бирками, и передавали в гербарий ВИР.

Также мы изучали морфологические характеристики клубней. Три клубня от одного растения каждого сорта или клона были необходимы нам, так как:

– один клубень мы использовали для гербаризации, которую проводили, следуя методическим указаниям Н.И. Белозор (Белозор, 1989). Также мы фотографировали

клубень снаружи и в разрезе для документирования окраски мякоти, кожуры, глазков (фотографии частей клубня размещали на гербарном листе, приложение 9);

– неразрезанные два клубня мы оставляли на хранение, а после инициации световых ростков клубней описывали и фотографировали их, так как морфологические признаки световых ростков важны для сортовой идентификации (эти фотографии также размещали на гербарном листе). Кроме того, световые ростки использовали для вычленения эксплантов и введения материала в культуру *in vitro* сотрудниками отдела биотехнологии ВИР.

### 3.8.1.4. Этикетирование гербарных образцов, регистрация номенклатурных стандартов в гербарии ВИР

Растительный материал каждого сорта – гербаризированные побеги, клубни, венчики – были размещены нами на одном листе. Сотрудники отдела агроботаники и *in situ* сохранения генетических ресурсов растений ВИР присваивали номера каждому гербарному образцу и включали его в базу данных.

Гербарная этикетка содержала информацию о (приложение 9):

– названии сорта;

– названии организации/ий, в которой/-ых был создан сорт;

– месте репродукции;

– дате сбора побегов;

– дате сбора клубней;

– Ф.И.О. коллектора/-ов и специалиста, определившего сорт;

– интродукционном номере с префиксом «и-»;

– регистрационном номере образца с префиксом «WIR-» в гербарной коллекции.

Гербарную этикетку распечатывали и приклеивали в правом нижнем углу гербарного листа. Далее проводили сканирование гербарного образца с разрешением ~ 400 dpi; при этом на гербарный лист помещали стандартную цветовую шкалу X-rite Colour Chart.

Номенклатурные стандарты сортов картофеля и ваучерные образцы регистрировали в электронной базе данных «Гербарий ВИР» и передавали на постоянное хранение в типовой фонд.

### 3.8.2. Разработка генетических паспортов образцов сортов, использованных для создания номенклатурных стандартов

Следуя протоколу, разработанному Гавриленко Т.А. и Чухиной И.Г. (Гавриленко, Чухина, 2020), перед гербаризацией часть растительного материала отбирали для выделения ДНК с целью проведения молекулярно-генетической паспортизации. Ценность разработанных генетических паспортов состоит не только в привлечении для их создания разных типов ДНК маркеров (SSR-, SCAR- и CAPS- маркеры, специфичные к разным локусам ядерного и органельных геномов), но прежде всего в самом материале – молекулярно-генетический анализ был выполнен с образцами ДНК растений, которые использовали для создания номенклатурного стандарта каждого сорта.

#### 3.8.2.1. SSR-генотипирование сортов селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка»

Генетические паспорта содержат информацию о полиморфизме 10 хромосомспецифичных однокопийных микросателлитных локусов. Полиморфизм 10 SSR-локусов изучали с использованием 10 пар праймеров, отобранных по литературным источникам: восьми пар праймеров (STG0016, StI001, StI004, StI014, StI032, StI033, STM5114, STM0037) из набора PGI (potato genetic identification kit) (Ghislain et al., 2009), а также двух дополнительных маркеров STM2005 (Milbourne et al., 1998), StI046 (Feingold et al., 2005).

Разное число SSR-маркеров из набора PGI часто используются в генбанках и селекционных центрах для генотипирования и изучения генетического разнообразия образцов аборигенных южно-американских сортов (Ghislain et al., 2004, 2006, 2009; Spooner et al., 2005 b; Spooner et al., 2007; Gavrilenko et al., 2010), местных и селекционных сортов (Favoretto et al., 2011; Кондратюк и др., 2012; Швачко, 2012; Есимсеитова и др., 2015; Антонова и др., 2016; Ghebreslassie et al., 2016; Bali et al., 2017; Колобова и др., 2017; Prysiazhniuk et al., 2018; Tiwari et al., 2018).

Микросателлитные маркеры из набора PGI, использованные нами при составлении генетических паспортов номенклатурных стандартов, ранее участвовали в изучении полиморфизма микросателлитных локусов на больших выборках

отечественных сортов в отделе биотехнологии ВИР (Швачко, 2012; Антонова и др., 2016), куда вошли сорта селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка» из полевой коллекции ВИР (таблица 44). Разное число использованных нами микросателлитных маркеров из набора PGI были задействованы при генотипировании больших выборок селекционных сортов в работе Н.А. Швачко (Швачко, 2012) и О.Ю. Антоновой с коллегами (Антонова и др., 2016). В этих работах подтвержден высокий уровень полиморфизма этих микросателлитных локусов, который позволил различить каждый сорт. По отдельным SSR-локусам были охарактеризованы и сорта селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка» (таблица 44).

Таблица 44 – Образцы сортов картофеля селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка» из полевой коллекции ВИР, которые ранее участвовали в SSR-анализе

| Ссылка | Весь материал исследования | SSR-маркеры | Сорта селекции ЛенНИИСХ «Белогорка» |
|---|---|---|---|
| Швачко, 2012 | 118 сортов картофеля отечественной селекции | STG0016, StI001, StI014, StI032, StI033, STM5114 | N=6<br>Наяда, Памяти Осиповой, Сказка, Снегирь, Холмогорский, Чародей |
| Антонова О.Ю., Швачко Н.А., Новикова Л.Ю., Шувалов О.Ю., Костина Л.И., Клименко Н.С., Шувалова А.Р., Гавриленко Т.А., 2016 | 113 сортов картофеля отечественной селекции | STG0016, StI001, StI014, StI032, StI033, STM0037 | N=16<br>Алый парус, Вдохновение, Даная, Лига, Ломоносовский, Наяда, Невский, Очарование, Памяти Осиповой, Русская красавица, Сиреневый туман, Сказка, Снегирь, Сударыня, Чародей, Чароит |

Генетические паспорта содержат информацию об аллельном составе 10 хромосомспецифичных микросателлитных локусов. Из 26 проанализированных образцов, 24 имеют индивидуальный набор SSR-аллелей использованных микросателлитов. Только у сортов ‘Сказка’ и ‘Майский цветок’ SSR-спектры совпали, что было ожидаемо, поскольку сорт ‘Майский цветок’ (селекционный номер ЛГ 22/22) является сомаклональным вариантом сорта ‘Сказка’ (Лебедева, 2014).

Сопоставление SSR-спектров сортов, имеющих общие родительские формы (например, ‘Евразия’ и ‘Сиверский’; ‘Снегирь’ и ‘Алый парус’), и у пар «сорт – одна из его родительских форм» (например, ‘Гусар’ и ‘Вдохновение’; ‘Даная’ и ‘Наяда’) показало четкие различия индивидуальных SSR-профилях с использованным набором микросателлитных маркеров, что подтверждает высокий уровень полиморфизма изученных локусов.

### 3.8.2.2. Информация о маркерах генов, контролирующих устойчивость к вредным организмам, сортов селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка»

Генетические паспорта были дополнены данными о наличии/отсутствии диагностических фрагментов 12 маркеров 11 генов, контролирующих устойчивость к вредным организмам (приложение 9).

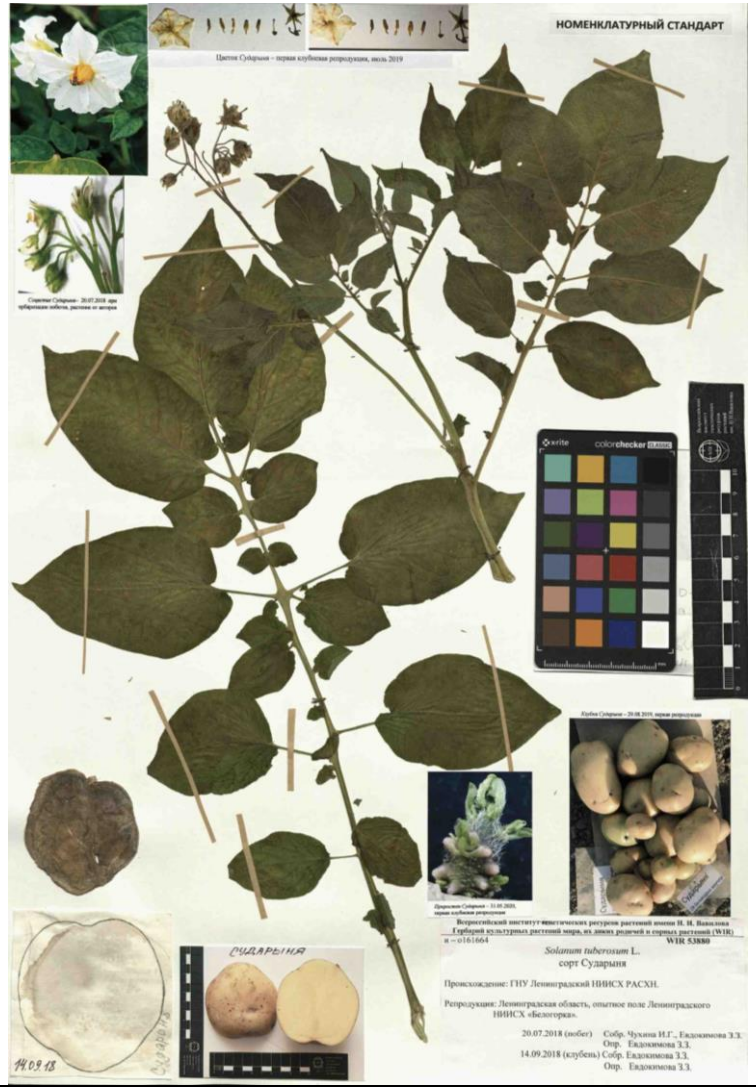
Следует отметить, что сорт ‘Сиверский’ и предсорта ‘Сердолик’, ‘Калибр’ впервые участвовали в молекулярном скрининге в рамках работы по составлению генетических паспортов. Для образцов других сортов селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка» молекулярный скрининг ранее уже проводился с использованием 22 маркеров 13 генов, контролирующих устойчивости к болезням и вредителями (Гавриленко и др., 2018). Сопоставление результатов скрининга с маркерами генов устойчивости, полученных с использованием ДНК-препаратов номенклатурных стандартов и ДНК-препаратов образцов из полевой коллекции ВИР, не выявило противоречий.

В генетические паспорта также была включена информация о фитопатологической устойчивости сортов к патотипу Ro1 ЗКН из Госреестра. Результаты молекулярного анализа с использованием маркеров 57R и N195 гена *H1* не противоречили данным об устойчивости/восприимчивости сортов к ЗКН.

Только сорт ‘Холмогорский’, у которого выявлены маркеры 57R и N195, в Госреестре (2021) указан как «восприимчивый к ЗКН (Ro1)». В каталогах «Сорта картофеля, возделываемые в России» (Симаков и др., 2008, 2009 b, 2018 a; Анисимов и др., 2013) для сорта ‘Холмогорский’ приведена характеристика «слабо поражался золотистой картофельной цистообразующей нематодой». В каталоге Е.А. Симакова с коллегами (Симаков и др., 2010) ‘Холмогорский’ охарактеризован как «устойчивый к картофельной нематоде». Данные о нематодоустойчивости сорта ‘Сиверский’, проходящего госсортоиспытание, пока отсутствуют, но по результатам молекулярного скрининга можно прогнозировать его устойчивость к патотипу Ro1 ЗКН.

Пример номенклатурного стандарта (WIR - 53880) и генетического паспорта сорта картофеля ‘Сударыня’ приведен в таблице 43.

Таблица 45 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53880) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Сударыня’




**Номенклатурный стандарт / Nomenclatural standard (WIR - 53880)**

| **Генетический паспорт / Genetic passport** | |
|---|---|
| Происхождение | ГНУ Ленинградский НИИСХ РАСХН |
| Год внесения в Госреестр | 2009 |
| Код сорта в Госреестре | 9359269 |
| № патента | 5391 |
| Авторы: | Евдокимова З.З., Гадаборшев Р.Н., Головина Л.Н., Котова З.П., Царьков Н.И., Шелабина Т.А. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | межвидовой гибридизации, контролируемого скрещивания 89181/6 х 8889/3.В происхождении сорта принимали участие: dms, sto, chc, adg и нематодоустойчивые сорта Gitte*, Frila, Miranda. |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 121; 124 |
| STM2005 | – |
| STM5114 | 286; 289; 295 |
| StI001 | 179; 185; 191 |
| StI046 | 179; 194; 203; 206 |
| STG0016 | 135 |
| STM0037 | 72; 74; 78; 80 |
| StI014 | 129 |
| StI004 | 76; 100 |
| StI033 | 113; 131 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| *Ген:* | *Ry$_{sto}$* | *Ry$_{adg}$* | *Ry$_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | + | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | 0 | 0 | + | + | + | R |

3.8.3. Использование данных генетических паспортов эталонных образцов для проверки подлинности и однородности образцов белогорских сортов, полученных из различных источников

Результаты SSR-генотипирования образцов номенклатурных стандартов с использованием 10 микросателлитных хромосомспецифичных маркеров, приведенные в генетических паспортах, были использованы для верификации 35 образцов белогорских сортов и селекционных клонов, полученных из пяти различных источников. Сопоставление микросателлитных профилей номенклатурных стандартов и образцов одноименных сортов выявили совпадение аллельного состава 10 изученных SSR-локусов в большинстве случаев – для 30 из 35 образцов (таблица 46).

Таблица 46 – Образцы (N=30), для которых аллельный состав 10 SSR локусов совпал с микросателлитным профилем соответствующего образца номенклатурного стандарта или ваучерного образца

| Источник поступления образца | Число образцов | Название сорта, селекционного клона |
|---|---|---|
| Полевая коллекция ВИР | 13 | Алый парус, k-24701; Вдохновение, k-12192; Весна белая, k-11895; Наяда, k-12157; Невский, k-10736; Памяти Осиповой, k-12105; Русская красавица, k-25142; Сиреневый туман, k-25143; Сказка, k-11987; Снегирь, k-11984; Холмогорский, k-12111; Чародей, k-11908; Чароит, k-25221 |
| ЭГИ-2016 КПНИ | 7 | Гусар, Евразия, Ломоносовский, Невский, Сударыня, Чароит, 1604/16 |
| ЭГИ-2017 КПНИ | 3 | Гусар, Ломоносовский, Чароит |
| ЭГИ-2018 КПНИ | 2 | Гусар, Чароит |
| ЭГИ-2019 КПНИ | 4 | Калибр, Сердолик, Сиверский, Сударыня |
| Банка здоровых сортов картофеля (*in vitro* образец) | 1 | Невский |

Различия с SSR-спектрами номенклатурных стандартов выявлены для пяти образцов, переданных в отдел биотехнологии ВИР из двух источников – ЭГИ2017 КПНИ и ЭГИ-2018 КПНИ (таблица 46).

Таблица 47 – Образцы (N=5), для которых аллельный состав 10 SSR локусов отличался от микросателлитного профиля образцы соответствующего номенклатурного стандарта

| Источник поступления образца | Число образцов | Название сорта, селекционного клона |
|---|---|---|
| ЭГИ-2017 КПНИ | 2 | Сударыня, Невский |
| ЭГИ-2018 КПНИ | 3 | Ломоносовский, Невский, Сударыня |

Таким образом, по результатам SSR-генотипирования были выявлены два различных генотипа, обозначенных как сорт ‘Ломоносовский’; три отличающихся генотипа, обозначенных как сорт ‘Сударыня’, и три разных генотипа под названием сорт ‘Невский’. Можно заключить, что наличие генетического паспорта номенклатурного стандарта позволяет оценить генетическую однородность сорта, верифицировать подлинность образцов определенного сорта, полученных из различных источников, и эффективно выявлять варианты технических ошибок («засорения»).

В результате проведенной работы, нами были созданы, оформлены и зарегистрированы в гербарии ВИР 21 номенклатурный стандарт сортов селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка» и ООО Селекционная фирма «ЛиГа», а также ваучерные образцы для двух предсортов и трех селекционных клонов, созданных в этих организациях. Разработаны генетические паспорта 26 образцов: 21 сорта, трех селекционных клонов и двух предсортов. В генетические паспорта вошли данные о полиморфизме 10 SSR-локусов и данные о наличии/отсутствии диагностических фрагментов 12 маркеров 11 генов, контролирующих устойчивость к вредным организмам. Генетические паспорта номенклатурных стандартов позволили оценить подлинность 35 образцов белогорских сортов, полученных из различных источников.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. С использованием маркеров разных локусов пластидной и митохондриальной ДНК охарактеризовано генетическое разнообразие по типам цитоплазм 214 сортов картофеля отечественной селекции; в изученной выборке выявлены четыре из восьми известных типов цитоплазм – чилийский T-тип (у 39 % сортов) и интрогрессированные от диких мексиканских видов вторичного генпула D-тип от *S. demissum* (у 50,5%) и W/γ-тип от *S. stoloniferum* (у 10%). За единичным исключением для A-типа (0,5%) в проанализированной выборке не выявлены сорта с A-, M-, P- типами цитоплазм андийских культурных видов.

2. Выявлена положительная динамика в изменении частоты встречаемости сортов с генетическим материалом, интрогрессированным от мексиканских диких видов вторичного генпула. При сравнении сортов, выведенных в 21 веке, с сортами селекции второй половины 20 века частота сортов с D-типом цитоплазмы увеличилась с 37,5 % до 61 %, тогда как частота сортов с «культурным» чилийским T-типом снизилась с 53 % до 28 %.

3. Выявлен низкий уровень защищенности изученных отечественных сортов по отношению к патотипу Ro1 золотистой цистообразующей картофельной нематоды (*G. rostochiensis*) по данным молекулярного скрининга с маркерами генов *H1* и *Gro1-4*, контролирующих устойчивость к данному патотипу. Маркеры гена *H1* детектированы у 28% сортов выборки, маркеры гена *Gro1-4* детектированы только у 4 % изученных сортов.

4. В изученной выборке отечественных сортов отмечена низкая частота (14 %) встречаемости маркера Gpa2-2 гена *Gpa2*, детерминирующего устойчивость к патотипу Pa3 бледной цистообразующей картофельной нематоды (*G. pallida*). На ограниченной выборке, включающей 21 сорт, показано отсутствие связи между наличием/отсутствием данного маркера и фитопатологической устойчивостью. С использованием в скрининге 11 ДНК-маркеров, ассоциированных с 5 локусами, вовлеченными в контроль к этому патотипу, выявлен перспективный гаплотип для молекулярной селекции на устойчивость к бледной нематоде, при этом диагностическая эффективность каждого из 11 ДНК-маркеров была низкой.

5. Все сорта изученной выборки с маркерами ядерных генов $Ry_{sto}$/$Ry$-$f_{sto}$, контролирующих устойчивость к Y вирусу картофеля, интрогрессированных от мексиканского дикого вида *S. stoloniferum*, имели W/γ-тип цитоплазмы и характеризовались тетрадной мужской стерильностью; данные сорта могут использоваться в дальнейших скрещиваниях только как материнские формы.

6. Маркеры генов *R1* и *R3a*, контролирующих расоспецифическую устойчивость к фитофторозу, интрогрессированных в селекционные сорта от мексиканского дикого вида *S. demissum*, выявлены у 23,5 % сортов с цитоплазмой D-типа, у 33,3 % сортов с цитоплазмой T-типа и у 36,4 % сортов с цитоплазмой W/γ-типа, что не подтверждает литературные данные о функциональной стерильности пыльцы носителей D-типа цитоплазмы. Среди сортов с D-типом цитоплазмы выявлены формы с мужской фертильностью.

7. Впервые среди селекционных сортов, выведенных традиционными методами, обнаружены генотипы с маркерами генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1*, контролирующих устойчивость к широкому спектру рас возбудителя фитофтороза (*P. infestans*), которые согласно литературным данным были идентифицированы у диких мексиканских видов *S. bulbocastanum* и *S. stoloniferum*. Структурный анализ участков генов *RB/Rpi-blb1* и *Rpi-sto1* отобранных в молекулярном скрининге сортов выявил их гомологию с представленными в GeneBank нуклеотидными последовательностями функциональных аллелей этих генов у устойчивых образцов диких мексиканских видов.

8. Оформлены номенклатурные стандарты и генетические паспорта 21 сорта картофеля селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка», которые могут быть использованы в качестве контроля в изучении генетической идентичности и однородности образцов одного и того же сорта, полученных из различных источников.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. A literature review of insecticide and mineral oil use in preventing the spread of nonpersistent viruses in potato crops: report / Al-Mrabeh A., Anderson E., Torrance L., Evans A., Fenton B. – Stoneleigh Park, United Kingdom : Potato council, Agriculture and Horticulture Development Board, 2010. – 65 p.

2. Abd El-Aziz, M.H. The Importance of Potato virus Y Potyvirus /M.H. Abd El-Aziz // J Plant Sci Phytopathol. – 2020. – № 4. – P. 009-015.

3. Abdalla, M.M.F. Plasmons and male sterility types in Solanum verrucosum and its interspecific hybrid derivatives / M.M.F. Abdalla, J.G.T. Hermsen // Euphytica. – 1972. – № 21. – P. 209–220.

4. Ahmadvand, R. Biological and Molecular Screening of Some Potato Cultivars and Promising Clones for Resistance to Potato Virus X (PVX) / R. Ahmadvand, T.H. Javanmard, G.A. Mousapour // Seed and plant. – 2021. – Vol. 37, N 1. – P. 63–82.

5. Ames, M. DNA from herbarium specimens settles a controversy about origins of the European potato / M. Ames, D.M. Spooner // American Journal of Botany. – 2008. – Vol. 95, N 2. – P. 252–257.

6. Antonova, O.Y. Finding RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1-like sequences in conventionally bred potato varieties / O.Y. Antonova, N.S. Klimenko, Z.Z. Evdokimova, L.I. Kostina, T.A. Gavrilenko // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. – 2018. – Vol. 22, N 6. – P. 693-702.

7. Armstrong, M.R. Tracking disease resistance deployment in potato breeding by enrichment sequencing / M.R. Armstrong, J. Vossen, T.Y. Lim, R.C.B. Hutten, J. Xu, S.M. Strachan, B. Harrower, N. Champouret, E.M. Gilroy, I. Hein // Plant Biotechnol. J. – 2019. – № 17. – P. 540-549.

8. Arntzen, F.K. Inheritance, level and origin of resistance to Globodera pallida in the potato cultivar ‘Multa’, derived from Solanum tuberosum ssp. andigena CPC 1673 / F.K. Arntzen, J.H.M. Visser, J. Hoogendoorn // Fundam Appl Nematol. – 1993. – № 16. – P. 155–162.

9. Asama, K. New potato variety Konafubuki / K. Asama, H. Ito, N. Murakami, T. Itoh // Bull Hokkaido Pre Agr Exp Stn. – 1982. – № 48. – P. 75–84.

10. Asano, K. DNA marker-assisted evaluation of potato genotypes for potential resistance to potato cyst nematode pathotypes not yet invading into Japan / K. Asano, A. Kobayashi, S. Tsuda, M. Nishinaka, S. Tamiya // Breeding Science. – 2012. – Vol. 62, N 2. – P. 142-150.

11. Asano, K. Improvement of diagnostic markers for resistance to Globodera pallida and application for selection of resistant germplasms in potato breeding / K. Asano, E. Shimosaka, Y. Yamashita, T. Narabu, S. Aiba, I. Sakata, K. Akai, S. Okamoto, S. Tamiya // Breed. Sci. – 2021. – № 71. – P. 354–364.

12. Baayen, R.P. History of potato wart disease in Europe – a proposal for harmonisation in defining pathotypes / R.P. Baayen, G. Cochius, H. Hendriks, J.P. Meffert, J. Bakker, M. Bekker, P.H.J.F. van den Boogert, H. Stachewicz , G.C.M. van Leeuwen // European Journal of Plant Pathology. – 2006. – Vol. 116, N 1. – P. 21–31.

13. Bakker, E. A high-resolution map of the H1 locus harbouring resistance to the potato cyst nematode Globodera rostochiensis / E. Bakker, U. Achenbach, J. Bakker, J. van Vliet, J.

Peleman, B. Segers, S. van der Heijden, P. van der Linde, R. Graveland, R. Hutten, H. van Eck, E. Coppoolse, E. van der Vossen, J. Bakker, A. Goverse // Theor. Appl. Genet. – 2004. – № 109. – P. 146–152.

14. Bali, S. Genetic Fingerprinting of Potato Varieties from the Northwest Potato Variety Development Program / S. Bali, V. Sathuvalli, C. Brown, R. Novy, L. Ewing, J. Debons, D. Douches, J. Coombs, D. Navarre, J. Whitworth, B. Charlton, S. Yilma, C. Shock, J. Stark, M. Pavek, N.R. Knowles // American Journal of Potato Research. – 2017. – Vol. 94, N 1. – C. 54–63.

15. Ballvora, A. The R1 gene for potato resistance to late blight (Phytophthora infestans) belongs to the leucine zipper/NBS/LRR class of plant resistance genes / A. Ballvora, M.R. Ercolano, J. Weiss, K. Meksem, C.A. Bormann, P. Oberhagemann, F. Salamini, C. Gebhardt // Plant J. – 2002. – № 30. – P. 361–371.

16. Ballvora, A. Marker enrichment and high-resolution map of the segment of potato chromosome VII harbouring the nematode resistance gene Gro1 / A. Ballvora, J. Hesselbach, J. Niewohner, D. Leister, F. Salamini, C. Gebhardt // MGG Molecular & General Genetics. – 1995. – Vol. 249, N 1. – P. 82–90.

17. Barone, A. Localization by restriction fragment length polymorphism mapping in potato of a major dominant gene conferring resistance to the potato cyst nematode Globodera rostochiensis / A. Barone, E. Ritter, U. Schachtschabel, T. Debener, F. Salamini, C. Gebhardt // Mol. Gen. Genet. – 1990. – № 224. – P. 177–182.

18. Beketova, M.P. Combination Breeding and Marker-Assisted Selection to Develop Late Blight Resistant Potato Cultivars / M.P. Beketova, N.A. Chalaya, N.M. Zoteyeva, A.A. Gurina, M.A. Kuznetsova, M. Armstrong, I. Hein, P.E. Drobyazina, E.E. Khavkin, E.V. Rogozina // Agronomy. – 2021. – № 11. – 2192. https://doi.org/10.3390/agronomy11112192.

19. Beketova, M.P. Two orthologs of late blight resistance gene R1 in wild and cultivated potato / M.P. Beketova, E.A. Sokolova, E.V. Rogozina, M.A. Kuznetsova, E.E. Khavkin // Russian Journal of Plant Physiology. – 2017. – Vol. 64, N 5. – P. 718–727.

20. Bendahmane, A. Agrobacterium transient expression system as a tool for the isolation of disease resistance genes: application to the Rx2 locus in potato / A. Bendahmane, M. Querci, K. Kanyuka, D.C. Baulcombe // Plant J. – 2000. – № 21. – P. 73–81.

21. Bendahmane, A. High-resolution genetical and physical mapping of the Rx gene for extreme resistance to potato virus X in tetraploid potato / A. Bendahmane, K. Kanyuka, D. Baulcombe // Theor. Appl. Genet. – 1997. – № 95. – P. 153–162.

22. Bhardwaj, V. Molecular characterization of potato virus Y resistance in potato (Solanum tuberosum L.) / V. Bhardwaj, R. Sharma, S.A.K. Dalamu, R. Baswaraj, R. Singh, B.P. Singh // Indian Journal of Genetics and Plant Breeding. – 2015. – № 75. – P. 389-392.

23. Black, W. A proposal for an international nomenclature of races of Phytophthora infestans and of genes controlling immunity in Solanum demissum derivatives / W. Black, C. Mastenbroek, W.R. Mills, L.C. Peterson // Euphytica. – 1953. – № 2. – P. 173–179.

24. Black, W. XVII.—inheritance of resistance to blight (Phytophthora infestans) in potatoes: inter-relationships of genes and strains / W. Black // Proc. R. Soc. Edinb. – 1951. – № 64. – P. 312–352.

25. Blok, V. Resistance breeding / V. Blok, G. Tylka, R. Smiley, W. deJong, M. Taub // Cyst Nematodes / R.N. Perry, M. Moens, J.T. Jones. – Wallingford : CAB International, 2018. – P. 174–214.

26. Bradshaw, J.E. Identification of AFLP and SSR markers associated with quantitative resistance to Globodera pallida (Stone) in tetraploid potato (Solanum tuberosum subsp. tuberosum) with a view to marker-assisted selection / J.E. Bradshaw, R.C. Meyer, D. Milbourne, J.W. McNicol, M.S. Phillips, R. Waugh // Theor. Appl. Genet. – 1998. – № 97. – P. 202–210.

27. Brickell, C.D. International code of nomenclature for cultivated plants. Ed. 9. Scripta Horticulturae / C.D. Brickell, C. Alexander, J.J. Cubey, J.C. David, M.H.A. Hoffman, A.C. Leslie, V. Malécot, J. Xiaobai. – Katwijk aan Zee, The Netherlands : Drukkerij Station Drukwerk, 2016. – 190 p.

28. Brown-Donovan, K.M. Late Blight Resistance Profiles of Elite Potato Germplasm in the United States / K.M. Brown-Donovan, G.A. Porter, E.H. Tan // American Journal of Potato Research. – 2021. – Vol. 98, N 3 . – P. 232–245.

29. Bryan, G.J. Mapping QTLs for resistance to the cyst nematode Globodera pallida derived from the wild potato species Solanum vernei / G.J. Bryan, K. McLean, J.E. Bradshaw, W.S. De Jong, M. Phillips, L. Castelli, R. Waugh // Theor. Appl. Genet. – 2002. – № 105. – P. 68–77.

30. Bryan, G.J. Polymorphic simple sequences repeat markers in chloroplast genomes of Solanaceous plants / G.J. Bryan, J. McNicoll, G. Ramsay, R.C. Meyer, W.S. De Jong // Theor. Appl. Genet. – 1999. – № 99. – P. 859–867.

31. Buckner, B. Chloroplast DNA variation between the common cultivated potato (SoIanum tuberosum ssp. tuberosum) and several South American relatives / B. Buckner, B.B. Hyde // Theor Appl Genet. – 1985. – № 71. – P. 527-531.

32. CABI - Globodera rostochiensis [электронный ресурс]: база данных. – URL: https://www.cabi.org/isc/datasheet/27034

33. Canto Saenz, M. Races of the potato cyst nematode in the Andean region and a new system of classification / M. Canto Saenz, M. Mayer de Scurrah // Nematologica. – 1977. – № 23. – P. 340–349.

34. Caromel, B. Mapping QTLs for resistance against Globodera pallida (Stone) Pa2/3 in a diploid potato progeny originating from Solanum spegazzinii / B. Caromel, D. Mugniery, V. Lefebvre, S.Andrzejewski, D. Ellisseche, M.C. Kerlan, P. Rousselle, F. Rousselle-Bourgeois // Theor. Appl. Genet. – 2003. – № 106. – P. 1517–1523.

35. Caromel, B. Resistance quantitative trait loci originating from Solanum sparsipilum act independently on the sex ratio of Globodera pallida and together for developing a necrotic reaction / B. Caromel, D. Mugniéry, M.-C. Kerlan, S. Andrzejewski, A. Palloix, D. Ellisseche, F. Rousselle-Bourgeois, V. Lefebvre // Mol. Plant-Microbe Interact. – 2005. – № 18. – P. 1186–1194.

36. Castañeda-Álvarez, N.P. Ex Situ Conservation Priorities for the Wild Relatives of Potato (Solanum L. Section Petota) / N. P. Castañeda-Álvarez, S. de Haan, H. Juárez, C.K. Khoury, H.A. Achicanoy, C.C. Sosa, V. Bernau, A. Salas, B. Heider, R. Simon , N. Maxted,

D.M. Spooner // PLOS ONE [Electronic resource]. – 2015. – Vol. 10, N 4. – P. e0122599. Access: doi:10.1371/journal.pone.0122599.

37. Cernák, I. Analysis of the applicability of molecular markers linked to the PVY extreme resistance gene Rysto, and the identification of new markers / I. Cernák, J. Taller, I. Wolf, E. Fehér, G. Babinszky, Z. Alföldi, G. Csanádi, Z. Polgár // Acta Biologica Hungarica. – 2008. – Vol. 59, N 2. – P. 195-203.

38. Chen, Q. Identification of late blight, Colorado potato beetle, and blackleg resistance in three Mexican and two south American wild 2x (1EBN) Solanum species / Q. Chen, L. M. Kawchuk, D. R. Lynch, M. S. Goettel, D. K. Fujimoto // Am. J. Potato Res . – 2003. – № 80. – P. 9–19.

39. Chen, S.H. DNA markers for selection of late blight resistant potato breeding lines / S.H. Chen, T. Borza, B. Byun, R. Coffin, J. Coffin, R. Peters, G. Wang-Pruski // American Journal of Plant Sciences. – 2017. – Vol. 8, N 6. – P. 1197-1209.

40. Cloning and exploitation of a functional R gene from Solanum chacoense : patent 2010760791 European Patent Office : WO/2011/034433 / Vossen J.H., Nijenhuis M., Arens-de Reuver M.J.B., van der Vossen E.A.G., Jacobsen E., Visser R.G.F. ; applicant Wageningen Universiteit ; entry date 17.04.2012 ; published 25.07.2012. www.epo.org.

41. Colon, L.T. Partial resistance to late blight (Phytophthora infestans) in hybrid progenies of four South American Solanum species crossed with diploid S. tuberosum / L.T. Colon, R.C. Jansen, D.J. Budding // Theoretical and Applied Genetics. – 1995. – Vol. 90, N 5. – P. 691-698.

42. Colon, L.T. Resistance to late blight (Phytophthora infestans) in ten wild Solanum species / L.T. Colon, D.J. Budding // Euphytica. – 1988. – № 39. – P. 77-86.

43. Colton, L.M. Marker-Assisted Selection for the Broad-Spectrum Potato Late Blight Resistance Conferred by Gene Derived from a Wild Potato Species / L.M. Colton, H.I. Groza, S.M. Wielgus, J. Jiang // Crop Science. – 2006. – Vol. 46, N 2. – P. 589–594.

44. Côté, M.-J. Evaluation of Simple Sequence Repeat (SSR) Markers Established in Europe as a Method for the Identification of Potato Varieties Grown in Canada. / M.-J. Côté, L. Leduc, A. Reid // American Journal of Potato Research. – 2013. – Vol. 90, N 4. – P. 340–350.

45. Dalamu, V.B. Potato cyst nematode (PCN) resistance: Genes, genotypes and markers – An update / V.B. Dalamu, R. Umamaheshwari, R. Sharma, S. Kaushik, T. Joseph, B. Singh, C. Gebhardt // SABRAO J. Breed. Genet. – 2012. – № 44. – P. 202–228.

46. Diekmann, K. Diversity studies in genetic resources of Solanum spp. (section Petota) by comparative application of ISAP markers / K. Diekmann, K. M. Seibt, K. Muders, T. Wenke, H. Junghans, T. Schmidt, K. J. Dehmer // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2017. – Vol. 64, N 8. – P. 1937–1953.

47. Dionne, L.A. Cytoplasmic sterility in derivatives of Solanum demissum / L.A. Dionne // American Potato Journal. – 1961. – Vol. 38, N 4 – P. 117–120.

48. Edwardson, J.R. Potyviruses / J.R. Edwardson, R.G. Christie // Florida Agricultural Experiment Station Monograph Series 18-II — viruses infecting pepper and other Solanaceous crops. – Gainesville : University of Florida, 1997. – P. 424-524.

49. Eijlander, R. Occurrence of self-compatibility, self-incompatibility and unilateral incompatibility after crossing diploid S. tuberosum (SI) with S. verrucosum (SC): I. Expression and inheritance of self-compatibility / R. Eijlander, W. ter Laak, J. G. T. Hermsen, M.S. Ramanna, E. Jacobsen // Euphytica. – 2000. – № 115. – P. 127–139.

50. El-Kharbotly, A. R6 and R7 alleles of potato conferring race-specific resistance to Phytophthora infestans (Mont.) de Bary identified genetic loci clustering with the R3 locus on chromosome XI / A. El-Kharbotly, C. Palomino-Sánchez, F. Salamini, E. Jacobsen, C. Gebhardt // Theor. Appl. Genet. – 1996. – № 92. – P. 880–884.

51. Ellenby, C. Resistance to the potato root eelworm. Heterodera rostochiensis Wollenweber / C. Ellenby // Nature. – 1952. – № 170. – P. 1016. https://doi.org/10.1038/1701016a0.

52. Ellenby, C. Resistance to the Potato-Root Eelworm / C. Ellenby // Nature. – 1948. – № 162. – P. 704-704.

53. Ellenby, C. Susceptibility of South American tuber-forming species of Solanum to the potato-root eelworm Heterodera rostochiensis Wollenweber / C. Ellenby // Epn. J. exp. Agric. – 1945. – № 13. – P. 158-168.

54. Ellenby, C. Tuber forming species and varieties of the genus Solanum tested for resistance to the potato cyst eelworm Heterodera rostochiensis Wollenweber / C. Ellenby // Euphytica. – 1954. – № 3. – P. 195-202.

55. Ellis, D. Ex Situ Conservation of Potato [Solanum Section Petota (Solanaceae)] Genetic Resources in Genebanks / D. Ellis, A. Salas, O. Chavez, R. Gomez, N. Anglin // The Potato Crop / H. Campos, O. Ortiz. – Cham, Switzerland : Springer, 2020. – P. 109–138.

56. EPPO Global Database - Globodera pallida [электронный ресурс]: база данных. – https://gd.eppo.int/taxon/HETDPA

57. European Cultivated Potato Database[электронный ресурс]: база данных. – URL: https://www.europotato.org/

58. European Nucleotide Archive - EMBL [электронный ресурс]: база данных. – URL: http://www.ebi.ac.uk/embl/

59. Evans, K. A Review of the Distribution and Biology of the Potato Cyst-Nematodes Globodera rostochiensis and G. pallida / K. Evans, A.R. Stone // International Journal of Pest Management. – 1977. – Vol. 23, N 2. – P. 178–189.

60. Evans, K. The origin and distribution of the golden nematode and its potential in the U.S.A. / K. Evans, B.B. Brodie // American Potato Journal. – 1980. – № 57. – P. 79–89.

61. Fadina, O.A. Polymorphisms and Evolution of Solanum bulbocastanum Genes for Broad-Spectrum Resistance to Phytophthora infestans / O.A. Fadina, M.P. Beketova, M.A. Kuznetsova, E.V. Rogozina, E.E. Khavkin // Russian Journal of Plant Physiology. – 2019. – Vol. 66, N 6. – P. 950–957.

62. FAO. World Food and Agriculture – Statistical Yearbook / FAO. – Rome, Italy, 2021. – 368 p.

63. Favoretto, P. Molecular characterization of potato cultivars using SSR markers / P. Favoretto, E.A. Veasey, P.C.T. Melo // Horticultura Brasileira. – 2011. – Vol. 29, N 4. – P. 542–547.

64. Feingold, S. Mapping and characterization of new EST-derived microsatellites for potato (Solanum tuberosum L.) / S. Feingold, J. Lloyd, N. Norero, M. Bonierbale, J. Lorenzen // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111, N 3. – P. 456–466.

65. Finkers-Tomczak, A. A high-resolution map of the Grp1 locus on chromosome V of potato harbouring broad-spectrum resistance to the cyst nematode species Globodera pallida and Globodera rostochiensis / A. Finkers-Tomczak, S. Danan, T. van Dijk, A. Beyene, L. Bouwman, H. Overmars, H. van Eck, A. Goverse, J. Bakker, E. Bakker // Theor. Appl. Genet. – 2009. – № 119. – P. 165–173.

66. Finkers-Tomczak, 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.) / A. Finkers-Tomczak, E. Bakker, J. de Boer, E. van der Vossen, U. Achenbach, T. Golas, S. Suryaningrat, G. Smant, J. Bakker, A. Goverse // Theor. Appl. Genet . – 2011. – № 122. – P. 595–608.

67. Fisenko, P. Screening of Potato Cultivars (Solanum Tuberosum L.) and Identification of Markers of Fesistance Genes to PVX, PVY, Globodera Pallida and Globodera Rostochiensis / P. Fisenko, O. Sobko, I. Kim, N. Matsishina, D. Volkov // Fundamental and Applied Scientific Research in the Development of Agriculture in the Far East (AFE-2021) / A. Muratov, S. Ignateva. – Cham, Switzerland : Springer, 2022. – P. 1-8.

68. Flier, W.G. The population structure of Phytophthora infestans from the Toluca valley in central Mexico suggests genetic differentiation between populations from cultivated potato and wild Solanum species / W.G. Flier, N.J. Grunwald, L.P.N.M. Kroon, A.K. Sturbaum, G.B.M. van den Bosch, E. Garay-Serrano, H. Lozoya-Saldaña, W.E. Fry, L.J. Turkensteen // Phytopathology. – 2003. – № 93. – P. 382–390.

69. Flis, B. The Ry-fsto gene from Solanum stoloniferum for extreme resistant to Potato virus Y maps to potato chromosome XII and is diagnosed by PCR marker GP122718 in PVY resistant potato cultivars / B. Flis, J. Hennig, D. Strzelczyk-Żyta, C. Gebhardt, W. Marczewski // Mol. Breed. – 2005. – Vol. 15, N 1. – P. 95-101.

70. Foster, S.J. Rpi-vnt1.1, a Tm-2(2) homolog from Solanum venturii, confers resistance to potato late blight / S.J. Foster, T.H. Park, M. Pel, G. Brigneti, J. Sliwka, L. Jagger, E. van der Vossen, J.D.G. Jones // Molecular Plant–Microbe Interactions. – 2009. – № 22. – P. 589–600.

71. Franco, J. A new race of Globodera pallida attacking potatoes in Peru / J. Franco, A. Gonzalez // Revue de Nématologie. – 1990. – Vol. 13, N 2. – P. 181–184.

72. Fry, W. Phytophthora infestans: the plant (and R gene) destroyer / W. Fry // Molecular plant pathology. – 2008. – Vol. 9, N 3. – P. 385-402.

73. Fry, W.E. Re-emergence of Potato and Tomato Late Blight in the United States / W.E. Fry, S.B. Goodwin // Plant Disease. – 1997. – Vol. 81, N 12. – P. 1349–1357.

74. Fujimatsu, M. Harimaru: a new potato variety for a local specialty / M. Fujimatsu, H. Hashizume, T. Fudan, Y. Koma, R. Sanetomo, S. Ono, K. Hosaka // Breeding Science. – 2018. – Vol. 68, N 2 . – P. 284-288.

75. Fulladolsa, A.C. Application of marker assisted selection for Potato virus Y resistance in the University of Wisconsin potato breeding program / A.C. Fulladolsa, F.M. Navarro, R. Kota, K. Severson, J.P. Palta, A.O. Charkowski // American Journal of Potato Research. – 2015. – Vol. 92, N 3. – P. 444-450.

76. Gabriel, J. Associations of molecular markers with diseases resistance, morphological and agronomic characters in potato diploid families (Solanum tuberosum L.) / J. Gabriel, S. Veramendi, L. Pinto, L. Pariente, A. Angulo // Revista Colombiana de Biotecnologa. – 2016. – Vol. 18, N 1. – P. 17-32.

77. Galek, R. Application of DNA markers linked to the potato H1 gene conferring resistance to pathotype Ro1 of Globodera rostochiensis / R. Galek, M. Rurek, W.S. De Jong, G. Pietkiewicz, H. Augustyniak, E. Sawicka-Sienkiewicz // J. Appl. Genet. – 2011. – № 52. – P. 407–411.

78. Gartner, U. Resisting Potato Cyst Nematodes With Resistance / U. Gartner, I. Hein, L.H. Brown, X. Chen, S. Mantelin, S.K. Sharma, L.-M. Dandurand, J.C. Kuhl, J.T. Jones, G.J. Bryan, V.C. Blok // Front. Plant Sci. – 2021. – № 12. – P. 661194. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.661194

79. Gavrilenko, T. A microsatellite and morphological assessment of the Russian National cultivated potato collection / T. Gavrilenko, O. Antonova, A. Ovchinnikova, L. Novikova, E. Krylova, N. Mironenko, G. Pendinen, A. Islamshina, N. Shvachko, S. Kiru, L. Kostina, O. Afanasenko, D. Spooner // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2010. – Vol. 57, N 8. – P. 1151–1164.

80. Gavrilenko, T. Genetic diversity and origin of cultivated potatoes based on plastid microsatellite polymorphism / T. Gavrilenko, O. Antonova, A. Shuvalova, E. Krylova, N. Alpatyeva, D. Spooner, L. Novikova // Genet. Resour. Crop Evol. – 2013. – Vol. 60, N 7. – P. 1997-2015.

81. Gavrilenko, T.A. GISH Analysis of the Introgression of the B Subgenome Genetic Material of Wild Allotetraploid Species Solanum stoloniferum into Backcrossing Progenies with Potato / T.A. Gavrilenko, G.I. Pendinen, A.P. Yermishin // Agronomy. – 2022. – № 12. – 787. https://doi.org/10.3390/agronomy12040787

82. Gavrilenko, T.A. Phenotypic and DNA Marker-Assisted Characterization of Russian Potato Cultivars for Resistance to Potato Cyst Nematodes / T.A. Gavrilenko, A.V. Khiutti, N.S. Klimenko, O.Y. Antonova, N.A. Fomina, O.S. Afanasenko // Agronomy. – 2021. – № 11. – 2400. https://doi.org/10.3390/agronomy11122400

83. Gavrilenko, T.A. Study of genetic diversity in potato cultivars using PCR analysis of organelle DNA / T.A. Gavrilenko, O.Yu. Antonova, L.I. Kostina // Russ. J. Genet. – 2007. – Vol. 43, N 11. – P. 1301-1305.

84. Gebhardt, C. Assessing genetic potential in germplasm collections of crop plants by marker-trait association: a case study for potatoes with quantitative variation of resistance to late blight and maturity type / C. Gebhardt, A. Ballvora, B. Walkemeier, P. Oberhagemann, K. Schüler // Mol.Breed. – 2004. – Vol. 13, N 1. – P. 93-102.

85. Gebhardt, C. Bridging the gap between genome analysis and precision breeding in potato / C. Gebhardt // Trends in Genetics. – 2013. – Vol. 29, N 4. – P. 248–256.

86. Gebhardt, C. Identification of RFLP markers closely linked to the H1 gene conferring resistance to Globodera rostochiensis in potato / C. Gebhardt, D. Mugniery, E. Ritter, F. Salamini, E. Bonnel // Theor. Appl. Genet. – 1993. – № 85. – P. 541–544.

87. Gebhardt, C. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato / C. Gebhardt, D. Bellin, H. Henselewski, W. Lehmann, J. Schwarzfischer, J.P.T. Valkonen // Theoretical and Applied Genetics. – 2006. – Vol. 112, N 8. – P. 1458-1464.

88. Genetically Modified Potato with Increased Resistance to P. infestans - Selecting Testing Species for Environmental Impact Assessment on Non-Target Organisms : report / Gillund F., Hilbeck A., Wikmark O.G., Nordgård L., Bøhn T. – Tromsø, Norway : GenØk, 2013. – 53 p.

89. Gerieva, F. Comprehensive Assessment of Promising Potato Hybrids of Breeding VSC RAS / F. Gerieva, V. Biryukova, I. Gazdanova // International research conference on Challenges and Advances in Farming, Food Manufacturing, Agricultural Research and Education. – Rostov-on-Don : KnE Life Sciences, 2021. – P. 826–836.

90. Ghebreslassie, B.M. Genetic diversity assessment of farmers' and improved potato (Solanum tuberosum) cultivars from Eritrea using simple sequence repeat (SSR) markers / B.M. Ghebreslassie, S.M. Githiri, T. Mehari, R.W. Kasili, M. Ghislain, E. Magembe // African Journal of Biotechnology. – 2016. – Vol. 15, N 35. – C. 1883–1891.

91. Ghislain, M. Selection of highly informative and user-friendly microsatellites (SSRs) for genotyping of cultivated potato / M. Ghislain, D.M. Spooner, F. Rodríguez, F. Villamón, J. Núñez, C. Vásquez, R. Waugh, M. Bonierbale // Theoretical and Applied Genetics. – 2004. – Vol. 108, N 5. – P. 881–890.

92. Ghislain, M. Genetic analysis of the cultivated potato Solanum tuberosum L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs / M. Ghislain, D. Andrade, F. Rodríguez, R. Hijmans, D.M Spooner // Theoretical and Applied Genetics. – 2006. – № 113. – P. 1515 –1527.

93. Ghislain, M. Robust and highly informative microsatellite-based genetic identity kit for potato / M. Ghislain, J. Nunez, M. del R. Herera, J. Pignataro, F. Guzman, M. Bonierbale, D.M. Spooner // Molecular Breeding. – 2009. – № 23. – P. 377–388.

94. Ghislain, M. Stacking three late blight resistance genes from wild species directly into African highland potato varieties confers complete field resistance to local blight races / M. Ghislain, A.A. Byarugaba, E. Magembe, A. Njoroge, C. Rivera, M.L. Román, J.C. Tovar, S. Gamboa, G.A. Forbes, J.F. Kreuze, A. Barekye, A. Kiggundu // Plant Biotechnol J. – 2019. – № 17. – P. 1119–1129.

95. Global Biodiversity Information Facility [электронный ресурс]: база данных. – URL: https://www.gbif.org/ru/grscicoll/collection/11eb9331-598e-4189-8bdd-ce7b221f3ad8

96. Goodwin, S.B. Clonal diversity and genetic differentiation of Phytophthora infestans populations in northern and central Mexico / S.B. Goodwin, L.J. Spielman, J.M. Matuszak, S.N. Bergeron, W.E. Fry // Phytopathology. – 1992. – № 82. – P. 955–961.

97. Goodwin, S.B. Panglobal distribution of a single clonal lineage of the Irish potato famine fungus / S.B. Goodwin, B.A. Cohen, W.E. Fry // Proc Natl Acad Sci USA. – 1994. – Vol. 91, N 24 – P. 11591–11595.

98. Goss, E.M. The Irish potato famine pathogen Phytophthora infestans originated in central Mexico rather than the Andes / E.M.Goss, J.F. Tabima, D.E.L. Cooke, S. Restrepo, W.E. Fry, G.A. Forbes, V.J. Fieland , M. Cardenas, N.J. Grunwald // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2014. – Vol. 111, N 24. – P. 8791–8796.

99. Grainger, J. Factors affecting the control of eelworm diseases / J. Grainger //

Nematologica. – 1964. – № 10. – P. 5-20.

100. Grech-Baran, M. Extreme resistance to Potato virus Y in potato carrying the Rysto gene is mediated by a TIR-NLR immune receptor / M. Grech-Baran, K. Witek, K. Szajko, A.I. Witek, K. Morgiewicz, I. Wasilewicz-Flis, H. Jakuczun, W. Marczewski, J.D.G. Jones, J. Hennig // Plant biotechnology journal. – 2020. – Vol. 18, N 3. – P. 655–667.

101. Grenier, E. A cyst nematode 'species factory' called the andes / E. Grenier, S. Fournet, E. Petit, G. Anthoine // Nematology. – 2010. – № 12. – P. 163–169.

102. Grun, P. Cytoplasmic sterilities that separate the Group Tuberosum cultivated potato from its putative tetraploid ancestor / P. Grun // Evolution. – 1973. – № 27. – P. 633-643.

103. Grun, P. Evolution of cytoplasmic factors in tetraploid cultivated potatoes (Solanaceae) / P. Grun, C. Ochoa, D. Capage // Am. J. Bot. – 1977. – Vol. 64, N 4. – P. 412-420.

104. Grunwald, N.J. Population structure of Phytophthora infestans in the Toluca valley region of Central Mexico / N.J. Grunwald, W.G. Flier, A.K. Sturbaum, E. Garay-Serrano, T.B.M. van den Bosch, C.D. Smart, J.M. Matuszak, H. Lozoya-Saldana, L.J. Turkensteen, W.E. Fry // Phytopathology. – 2001. – № 91. – P. 882–890.

105. Grunwald, N.J. The biology of Phytophthora infestans at its center of origin / N.J. Grünwald, W.G. Flier // Annu Rev Phytopathol. – 2005. – № 43. – P. 171–190.

106. Haesaert, G. Transformation of the potato variety Desiree with single or multiple resistance genes increases resistance to late blight under field conditions / G. Haesaert, J.H. Vossen, R. Custers, M. De Loose, A. Haverkort, B. Heremans, R. Hutten, G. Kessel, S. Landschoot, B. van Droogenbroeck, R.G.F. Visser, G. Gheysen // Crop Prot. – 2015. – № 77. – P. 163–175.

107. Handoo, Z.A. Description of Globodera ellingtonae n. sp. (Nematoda: Heteroderidae) from oregon / Z.A. Handoo, L. K. Carta, A. M. Skantar, D. J. Chitwood // J. Nematol. – 2012. – № 44. – P. 40–57.

108. Haverkort, A.J. Applied Biotechnology to Combat Late Blight in Potato Caused by Phytophthora Infestans / A.J. Haverkort, P.C. Struik, R.G.F. Visser, E. Jacobsen // Potato Research. – 2009. – Vol. 52, N 3. – P. 249–264.

109. Haverkort, A.J. Durable Late Blight Resistance in Potato Through Dynamic Varieties Obtained by Cisgenesis: Scientific and Societal Advances in the DuRPh Project / A.J. Haverkort, P.M. Boonekamp, R. Hutten, E. Jacobsen, L.A.P. Lotz, G.J.T. Kessel, J.H. Vossen, R.G.F. Visser // Potato Research. – 2016. – Vol. 59, N 1. – P. 35–66.

110. Haverkort, A.J. Societal Costs of Late Blight in Potato and Prospects of Durable Resistance Through Cisgenic Modification / A.J. Haverkort, P.M. Boonekamp, R. Hutten, E. Jacobsen, L.A.P. Lotz, G.J.T. Kessel, R.G.F. Visser, E.A.G. van der Vossen // Potato Research. – 2008. – Vol. 51, N 1. – P. 47–57.

111. Hawkes, J.G. Taxonomic studies on the tuber-bearing Solanums. I. Solanum tuberosum and the tetraploid species complex / J.G. Hawkes // Proceedings Linnean Society London. – 1956. – Vol. 166, N 1/2. – P. 97–144.

112. Hawkes, J.G. Potato Collecting Expeditions in Mexico and South America. II. Systematic classification of the collections / J.G. Hawkes. – Cambridge, UK : Imperial Bureau of Plant Breeding and Genetics, 1944. – 141 p.

113. Hawkes, J.G. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources / J.G. Hawkes. – Washington, D.C. : Smithsonian Institution Press, 1990. – 259 p.

114. Hayes, R.J. Unilateral and bilateral hybridization barriers in inter-series crosses of 4x 2EBN Solanum stoloniferum, S. pinnatisectum, S. cardiophyllum, and 2x 2EBN S. tuberosum haploids and haploid-species hybrids / R.J. Hayes, I.I. Dinu, C.A. Thill // Sexual Plant Reproduction. – 2005. – Vol. 17, N 6. – P. 303–311.

115. Heldak, J. Selection of DNA markers for detection of extreme resistance to potato virus Y in tetraploid potato (Solanum tuberosum L.) F1 progenies / J. Heldak, M. Bezo, V. Stefunova, A. Gallikova // Czech Journal of Genetics and Plant Breeding . – 2007. – Vol. 43, N 4. – P. 125-134.

116. Helgeson, J.P. Somatic hybrids between Solanum bulbocastanum and potato: a new source of resistance to late blight. / J.P. Helgeson, J.D. Pohlman, S. Austin, G.T. Haberlach, S.M. Wielgus, D. Ronis, L. Zambolim, P. Tooley, J.M. McGrath, R.V. James, W.R Stevenson // TAG Theoretical and Applied Genetics. – 1998. – Vol. 96, N 6/7. – P. 738–742.

117. Hermsen, J.G.T. Barriers to hybridization of Solanum bulbocastanum Dun. and S. verrucosum Schlechtd. and structural hybridity in their F1 plants / J.G.T. Hermsen, M.S. Ramanna // Euphytica. – 1976. – № 25. – P. 1–10.

118. Hermsen, J.G.T. Chromosome doubling through adventitious shoot formation on in vitro cultivated leaf explants from diploid interspecific potato hybrids / J.G.T. Hermsen, M.S. Ramanna, S. Roest, G.S. Bokelmann // Euphytica. – 1981. – № 30. – P. 239–246.

119. Hermsen, J.G.T. Double-bridge hybrids of Solanum bulbocastanum and cultivars of Solanum tuberosum / J.G.T. Hermsen, M.S. Ramanna // Euphytica. – 1973. – Vol. 22, N 3. – P. 457–466.

120. Hermsen, J.G.T. Factors controlling interspecific crossability and their bearing on the strategy for breaking barriers to intercrossing of tuber-bearing Solanum species / Hermsen, J.G.Th. // Proceedings of the Conference on Broadening the Genetic Base of Crops. – Wageningen. The Netherlands : Pudoc, 1978. – P. 311–318.

121. Herrera, M. del R. Molecular and genetic characterization of the Ryadg locus on chromosome XI from Andigena potatoes conferring extreme resistance to potato virus Y / M. del R. Herrera, L.J. Vidalon, J.D. Montenegro, C. Riccio, F. Guzman, I. Bartolini, M. Ghislain // Theoretical and Applied Genetics. – 2018. – Vol. 131, N 9. – P. 1925–1938.

122. Hijmans, R.J. Atlas of wild potatoes / R.J. Hijmans, D.M. Spooner, A.R. Salas, L. Guarino, J. de la Cruz. – Maccarese, Italy : IPGRI, 2002. –130 p.

123. Hoopes, R.W. Yield and fertility of reciprocal-cross Tuberosum-Andigena hybrids / R.W. Hoopes, R.L. Plaisted, A.G. Cubillos // American Potato Journal. – 1980. – Vol. 57, N 6. – P. 275–284.

124. Hosaka, K . Evolutionary pathway of T-type chloroplast DNA in potato / K . Hosaka // American Journal of Potato Research. – 2004. – № 81. – P. 153–158.

125. Hosaka, K. Detection of a simplex RAPD marker linked to resistance to potato virus Y in a tetraploid potato / K. Hosaka, Y. Hosaka, M. Mori, T. Maida, H. Matsunaga // Am J Potato Res. – 2001. – № 78. – P. 191–196.

126. Hosaka, K. Application of a PCR-Based Cytoplasm Genotyping Method for Phylogenetic Analysis in Potato / K. Hosaka, R. Sanetomo // Am. J. Potato Res. – 2013. – № 91. – P. 246–253.

127. Hosaka, K. Comparative differentiation in mitochondrial and chloroplast DNA among cultivated potatoes and closely related wild species / K. Hosaka, R. Sanetomo // Genes & Genetic Systems. – 2009. – Vol. 84, N 5. – P. 371–378.

128. Hosaka, K. Cultivated potato chloroplast DNA differs from the wild type by one deletion – evidence and implications / K. Hosaka, G.A. de Zoeten, R.E. Hanneman // Theoret. Appl. Genetics. – 1988. – № 75. – P. 741–745.

129. Hosaka, K. Development of a rapid identification method for potato cytoplasm and its use for evaluating Japanese collections / K. Hosaka, R. Sanetomo // Theor. Appl. Genet. – 2012. – Vol. 125, N 6. – P. 1237-1251.

130. Hosaka, K. Distribution of the 241 bp deletion of chloroplast DNA in wild potato species / K. Hosaka, // American Journal of Potato Research. – 2002. – Vol. 79, N 2. – P. 119–123.

131. Hosaka, K. Origin of chloroplast DNA diversity in the Andean potatoes / K. Hosaka, R.E. Hanneman Jr // Theor Appl Genet. – 1988(b). – № 76. – P. 333-340

132. Hosaka, K. Phylogenetic relationship between the tuberous Solarium species as revealed by restriction endonuclease analysis of chloroplastDNA / K. Hosaka, Y. Ogihara, M. Matsubayashi, K. Tsunewaki // Jpn J Genet. – 1984. – № 59. – P. 349-369.

133. Hosaka, K. Successive domestication and evolution of the Andean potatoes as revealed by chloroplast DNA restriction endonuclease analysis / K. Hosaka // Theoret. Appl. Genetics. – 1995. – № 90. – P. 356–363.

134. Hosaka, K. The origin of the cultivated tetraploid potato based on chloroplast DNA / K. Hosaka, R.E. Hanneman Jr // Theor Appl Genet. – 1988(a). – № 76. – P. 172-176.

135. Hosaka, K. T-type chloroplast DNA inSolarium tuberosum L. ssp.tuberosum was conferred from some populations ofS. tarijense Hawkes / K. Hosaka // American Journal of Potato Research. – 2003. – Vol. 80, N 1. – P. 21–32.

136. Hosaka, K. Who is the mother of the potato? Restriction endonuclease analysis of chloroplast DNA of cultivated potatoes / K. Hosaka // Theor Appl Genet. – 1986. – № 72. – P. 606-618.

137. Huang, S. The discovery and characterization of the major late blight resistance complex in potato: genomic structure, functional diversity and implications. Chapter 5: high allelic diversity of the potato R3 complex locus suggests a novel strategy for late blight control. PhD Thesis / Sanwen Huang; Wageningen University. – Wageningen, 2005. – 136 p.

138. Huang, S. The R3 resistance to Phytophthora infestans in potato is conferred by two closely linked R genes with distinct specificities / S. Huang, V.G.A. Vleeshouwers, J.S. Werij, R.C.B. Hutten, H.J. van Eck, R.G.F. Visser, E. Jacobsen // Mol. Plant–Microbe Interact. – 2004. – № 17. – P. 428–435.

139. Huang, S. Comparative genomics enabled the isolation of the R3a late blight resistance gene in potato / S. Huang, E.A.G. van der Vossen, H. Kuang, V.G.A.A. Vleeshouwers, N.

Zhang, T.J.A. Borm, H.J. van Eck, B. Baker, E. Jacobsen, R.G.F. Visser // The Plant Journal. – 2005. – Vol. 42, N 2. – P. 251–261.

140. Ivanov, A.A. Phytophthora infestans: An Overview of Methods and Attempts to Combat Late Blight / A.A. Ivanov, E.O. Ukladov, T.S. Golubeva // Journal of Fungi. – 2021. – Vol. 7, N 12 . – 1071. https://doi.org/10.3390/jof7121071

141. Jackson, S. Crossability between cultivated and wild tuber-and non-tuber-bearing Solanums / S. Jackson, R. Hanneman // Euphytica. – 1999. – № 109. – P. 51–67.

142. Jacobs, J.M.E. Mapping of resistance to the potato cyst nematode Globodera rostochiensis from the wild potato species Solanum vernei / Jacobs, J. M. E., van Eck, H. J., Horsman, K., Arens, P. F. P., Verkerk-Bakker, B., Jacobsen, E., Pereira A., Stiekema W. J. // Mol. Breed. – 1996. – № 2. – P. 51–60..

143. Jansky, S. Overcoming hybridization barriers in potato / S. Jansky // Plant Breeding. – . – 2006. – Vol. 125, N 1. – P. 1–12.

144. Jo, K.R. Development of late blight resistant potatoes by cisgene stacking / K.R. Jo, C.J. Kim, S.J. Kim, T.Y. Kim, M. Bergervoet, M.A. Jongsma, R.G. Visser, E. Jacobsen, J.H. Vossen // BMC Biotechnol. – 2014. – № 14. – 50. https://doi.org/10.1186/1472-6750-14-50

145. Karelov, A.V. Allelic state of the molecular marker for golden nematode (Globodera rostochiensis) resistance gene H1 among Ukrainian and world potato (Solanum tuberosum ssp. tuberosum) cultivars / A.V. Karelov, L.A. Pylypenko, N.O. Kozub, R.O. Bondus, O.I. Borzykh, I.A. Sozinov, Ya.B. Blume, A.A. Sozinov // Cytology and Genetics. – 2013. – Vol. 47, N 5. – P. 294–297.

146. Kasai, K. Development of SCAR markers to the PVY resistance gene Ryadg based on a common feature of plant disease resistance genes / K. Kasai, Y. Morikawa, V.A. Sorri, J.P.T. Valkonen, C. Gebhardt, K.N. Watanabe // Genome. – 2000. – Vol. 43, N 1. – P. 1–8.

147. Kaushik, S.K. Development of a triplex (YYYy) parental potato line with extreme resistance to potato virus Y using marker assisted selection / S.K. Kaushik, R. Sharma, I.D. Garg, B.P. Singh, S.K. Chakrabarti, V. Bhardwaj, S. K. Pandey // J Hortic Sci Biotechnol. – 2013. – № 88. – P. 580–584.

148. Kawagoe, Y. Chloroplast DNA evolution in potato (Solanum tuberosum L.) / Y. Kawagoe, Y. Kikuta // Theoretical and Applied Genetics. – 1991. – Vol. 81, N 1. – P. 13–20.

149. Khavkin, E.E. Potato resistance to late blight as related to the R1 and R3 genes introgressed from Solanum demissum / E.E. Khavkin, E.A. Sokolova, M.P. Beketova, A.A. Pankin, M.A. Kuznetsova, I.N. Kozlovskaya, S.Y. Spiglazova, N.V. Statsyuk, I.M. Yashina // PPO-Special Report. – 2010. – № 14. – P. 231–238.

150. Khiutti, A. Characterization of resistance to Synchytrium endobioticum in cultivated potato accessions from the collection of Vavilov Institute of Plant Industry / A. Khiutti, O. Afanasenko, O. Antonova, O. Shuvalov, L. Novikova, E. Krylova, N. Chalaya, N. Mironenko, D.M. Spooner, T. Gavrilenko // Plant Breeding. – 2012. – Vol. 131, N 6. – P. 744-750.

151. Kochetov, A.V. NLR Genes Related Transcript Sets in Potato Cultivars Bearing Genetic Material of Wild Mexican Solanum Species / A.V. Kochetov, D.A. Afonnikov, N. Shmakov, G.V. Vasiliev, O.Y. Antonova, N.V. Shatskaya, A.Y. Glagoleva, S.M. Ibragimova, A. Khiutti, O.S. Afanasenko, T.A. Gavrilenko // Agronomy. – 2021. – № 11. – 2426. https://doi.org/10.3390/agronomy11122426

152. Kondrák, M. Mapping and DNA sequence characterisation of the Rysto locus conferring extreme virus resistance to potato cultivar ‘White Lady’ / M. Kondrák, A. Kopp, C. Uri, A. Sós-Hegedűs, E. Csákvári, M. Schiller, E. Barta, I. Cernák , Z. Polgár, J. Taller, Z. Bánfalvi // PLoS ONE [Electronic resource]. – 2020. – Vol. 15, N 3. – P. e0224534. Access: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224534.

153. Koropacka, K.B. Molecular contest between potato and potato cyst nematode Globodera pallida, modulation of Gpa2-mediated resistance: PhD thesis / Kamila Barbara Koropacka; Wageningen University. – Wageningen, 2010. – 132 p.

154. Kort, J. International scheme for identifying and classifying pathotypes of potato cyst nematodes Globodera rostochiensis and G. pallida / J. Kort, H. Ross, H.J. Rumpenhorst, A.R. Stone // Nematologica. – 1977. – № 23. – P. 333–339.

155. Kreike, C.M. Mapping of loci involved in quantitatively inherited resistance to the potato cyst nematode Globodera rostochiensis pathotype Ro1 / C.M. Kreike, J.R.A. Dekoning, J.H. Vinke, J.W. Vanooijen, C. Gebhardt, W.J. Stiekema // Theor. Appl. Genet. – 1993. – № 87. – P. 464–470.

156. Kreike, C.M. Mapping of QTLs involved in nematode resistance, tuber yield and root development in Solanum sp. / C.M. Kreike, A.A. Kok-Westeneng, J.H. Vinke, W.J. Stiekema // Theor. Appl. Genet. – 1996. – № 92. – P. 463–470.

157. Kreike, C.M. Quantitatively-inherited resistance to Globodera pallida is dominated by one major locus in Solanum spegazzinii / C.M. Kreike, J.R.A. Dekoning, J.H. Vinke, J.W. Vanooijen, W.J. Stiekema // Theor. Appl. Genet. – 1994. – № 88. – P. 764–769.

158. Kreuze, J.F. Viral Diseases in Potato / J.F. Kreuze, J.A.C. Souza-Dias, A. Jeevalatha, A.R. Figueira, J.P.T. Valkonen, R.A.C. Jones // The Potato Crop / H. Campos, O. Ortiz. – Cham, Switzerland : Springer, 2020. – P. 389–430.

159. Lacomme, C. General characteristics of Potato virus Y (PVY) and its impact on potato production: an overview / C. Lacomme, E. Jacquot // Potato virus Y: biodiversity, pathogenicity, epidemiology and management / C. Lacomme, L. Glais, D. Bellstedt, B. Dupuis, A. Karasev, E. Jacquot. – Cham, Switzerland : Springer, 2017. – P. 1-19.

160. Lacomme, C. Transmission and Epidemiology of Potato virus Y / C. Lacomme, J. Pickup, A. Fox, L. Glais, B. Dupuis, T. Steinger, J.-L. Rolot, J.P.T. Valkonen, K. Kruger, X. Nie, S. Modic, N. Mehle, M. Ravnikar, M. Hullé // Potato Virus Y: Biodiversity, Pathogenicity, Epidemiology and Management / C. Lacomme, L. Glais, D. U. Bellstedt, B. Dupuis, A. V. Karasev, E. Jacquot. – Cham, Switzerland : Springer, 2017. – P. 141–176.

161. Langerfeld, E. Potato Wart in the Federal Republic of Germany / E. Langerfeld // Bull. OEPP. – 1984. – № 14. – P. 135–139.

162. Lax, P. Morphology and DNA sequence data reveal the presence of Globodera ellingtonae in the andean region / P. Lax, J.C.R. Dueñas, J. Franco-Ponce, C.N. Gardenal, M.E. Doucet, J.W. Arntzen // Contrib. Zool. – 2014. – Vol. 83, N 4. – P. 227-243.

163. Lellbach, H. Ergebnisse einer Diallelanalyse zur Vererung der Resistenz gegen Synchytrium endobioticum (Schilb.) Perc., pathotype 1 (D1) bei Kartoffeln (Solanum tuberosum L.) / H. Lellbach, M. Effmert // Potato Res. – 1990. – № 33. – P. 251–256.

164. Lewis, D. Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants / D. Lewis, L.K. Crowe // Heredity. – 1958. – Vol. 12, N 2. – P. 233–256.

165. Li, W.L. Germplasm evaluation and molecular selection of potato (Solanum tuberosum L.) cultivars with disease resistance in China / W.L. Li, W. Guo, J.P. Xiao, L. Bai, H.C. Guo // Czech Journal of Genetics and Plant Breeding. – 2017. – Vol. 53, N 3. – P. 114–121.

166. Li, X. Autotetraploids and genetic mapping using common AFLP markers: the R2 allele conferring resistance to Phytophthora infestans mapped on potato chromosome 4 / X. Li, H.J. van Eck, J.N.A.M. Rouppe van der Voort, D.-J. Huigen, P. Stam, E. Jacobsen // Theor. Appl. Genet. – 1998. – № 96. – P. 1121–1128.

167. Li, X.-Q. A simplified procedure for verifying and identifying potato cultivars using multiplex PCR / X.-Q. Li, M. Haroon, S. E. Coleman, A. Sullivan, M. Singh, L. Ward, S.H. De Boer, T. Zhang, D. J. Donnelly // Canadian Journal of Plant Science. – 2008. – Vol. 88, N 4. – P. 583–592.

168. Limantseva, L. Characterization of resistance to Globodera rostochiensis pathotype Ro1 in cultivated and wild potato species accessions from the Vavilov Institute of Plant Industry / L. Limantseva, N. Mironenko, O. Shuvalov, O. Antonova, A. Khiutti, L. Novikova, O. Afanasenko, D. Spooner, T. Gavrilenko, P. Wehling // Plant Breeding. – 2014. – Vol. 133, N 5. – P. 660–665.

169. Lindner, K. Extreme Y-Resistenz im Aktuellen Deutschen Kartoffelsortiment / K. Lindner, A. Behn, A. Schwarzfischer, Y.-S. Song // Journal Für Kulturpflanzen. – 2011. – Vol. 63, N 4. – P. 97-103.

170. Liu, Z. Identification and characterization of RB orthologous genes from the late blight resistant wild potato species Solanum verrucosum / Z. Liu, D. Halterman // Physiological and Molecular Plant Pathology. – 2006. – № 69. – P. 230–239.

171. Lokossou, A.A. Diversity, Distribution, and Evolution ofSolanum bulbocastanumLate Blight Resistance Genes / A.A. Lokossou, H. Rietman, M. Wang, P. Krenek, H. van der Schoot, B. Henken, R. Hoekstra, V.G.A.A. Vleeshouwers, E.A.G. van der Vossen, R.G.F. Visser, E. Jacobsen, B. Vosman // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2010. – Vol. 23, N 9. – P. 1206–1216.

172. Lokossou, A.A. Exploiting knowledge of R/Avr genes to rapidly clone a new LZ-NBSLRR family of late blight resistance genes from potato linkage group IV / A.A. Lokossou, T.-H. Park, G. van Arkel, M. Arens, C. Ruyter-Spira, J. Morales, S.C. Whisson, P.R.J. Birch, R.G.F. Visser, E. Jacobsen, E.A.G. van der Vossen // Mol. Plant–Microbe Interact. – 2009. – № 22. – P. 630–641.

173. Lopez, M. Identification of virus and nematode resistance genes in the Chilota Potato Genebank of the Universidad Austral de Chile / M. Lopez, R. Riegel, C. Lizana, A. Behn // Chilean Journal of Agricultural Research. – 2015. – Vol. 75, N 3. – P. 320–327.

174. Lopez-Pardo, R. Validation of molecular markers for pathogen resistance in potato / R. Lopez-Pardo, L. Barandalla, E. Ritter, J.I. Ruiz de Galarreta // Plant Breeding. – 2013. – № 132. – P. 246–251.

175. Lössl, A. Chondriome-type characterization of potato: mt α, β, γδε and novel plastid-mitochondrial configurations in somatic hybrids / A. Lössl, N. Adler, R. Horn, U. Frei, G. Wenzel // Theor. Appl. Genet. – 1999. – Vol. 99, N 1/2. – P. 1–10.

176. Lössl, A. Molecular markers for cytoplasm in potato: male sterility and contribution of different plastidmitochondrial configurations to starch production / A. Lössl, M. Götz, A. Braun, G. Wenzel // Euphytica. – 2000. – Vol. 116, N 3. – P. 221–230.

177. Luu, D.-T. S-RNase uptake by compatible pollen tubes in gametophytic self-incompatibility / D.-T. Luu, X. Qin, D. Morse, M. Cappadocia // Nature. – 2000. – Vol. 407, N 6804. – P. 649–651.

178. Mai, W.F. Solanum xanti Gray and Solanum integrifolium Poir., new hosts of he golden nematode, Heterodera rostochiensis Wollenweber / W.F. Mai // American Potato Journal. – 1951. – Vol. 28, N 4. – P. 578–579.

179. Mai, W.F. Susceptibilityof Lycopersicon species to the golden nematode / W.F. Mai // Phytopathology. – 1952. – № 42. – 461.

180. Malcolmson, J.F. New R genes in Solanum demissum lindl. And their complementary races of Phytophthora infestans (Mont.) de bary / J. F. Malcolmson, W. Black // Euphytica. – 1966. – № 15. – P. 199–203.

181. Maris, M. Analysis of an incomplete diallel cross among three ssp. tuberosum varieties and seven long-day adapted ssp. andigena clones of the potato (Solanum tuberosum L.) / Maris, M. // Euphytica. – 1989. – № 41. – P. 163–182.

182. Masler, E.P. Hatch, survival and sensory perception / E.P. Masler, R.N. Perry // Cyst nematodes / R.N. Perry, M. Moens, J.T. Jones. – Wallingford : CAB International, 2018. – P. 44–73.

183. Mburu, H. Potato Cyst Nematodes: A New Threat to Potato Production in East Africa / H. Mburu, L. Cortada, S. Haukeland, W. Ronno, M. Nyongesa, Z. Kinyua, J.L. Bargul, D. Coyne // Front. Plant Sci. – 2020. – № 11. – P. 670. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00670

184. Meiyalaghan, S. High resolution DNA melting markers for identification of H1-linked resistance to potato cyst nematod / S. Meiyalaghan, M. Paget, S. Thompson, S. Thomson, S. Baldwin, J. Anderson, R. Genet, S. Lewthwaite // Molecular Breeding. – 2018. – Vol. 38, N 6. – P. 79. https://doi.org/10.1007/s11032-018-0832-z

185. Meksem, K. A high-resolution map of the vicinity of the R1 locus on chromosome V of potato based on RFLP and AFLP markers / K. Meksem, D. Leister, J. Peleman, M. Zabeau, F. Salamini, C. Gebhardt // Mol. Gen. Genet. – 1995. – № 249. – P. 74–81.

186. Menke, U. Somatic hybrids between the cultivated potato Solanum tuberosum L and the 1EBN wild species Solanum pinnatisectum Dun: morphological and molecular characterization / U. Menke, L. SchildeRentschler, B. Ruoss, C. Zanke, V. Hemleben, H. Ninnemann // Theor. Appl. Genet . – 1996. – № 92. – P. 617–626.

187. Milbourne, D. Isolation, characterisation and mapping of simple sequence repeat loci in potato / D. Milbourne, R.C. Meyer, A.J. Colli, L.D. Ramsay, C. Gebhardt, R. Waugh // Molecular and General Genetics MGG. – 1998. – Vol. 259, N 3. – P. 233–245.

188. Milczarek, D. Early selection of potato clones with the H1 resistance gene—the relation of nematode resistance to quality characteristics / D. Milczarek, A. Przetakiewicz, P. Kaminski, B. Flis // Czech J. Genet. Plant Breed. – 2014. – № 50. – P. 278–284.

189. Milczarek, D. Early selection of potato clones with resistance genes: the relationship between combined resistance and agronomical characteristics / D. Milczarek, J. Plich, B. Tatarowska, B. Flis // Breeding Science. – 2017. – № 67. – P. 416-420.

190. Milczarek, D. Suitability of molecular markers for selection of potatoes tesistant to Globodera spp. / D. Milczarek, B. Flis, A. Przetakiewicz // Am. J. Potato Res. – 2011. – № 88. – P. 245–255.

191. Moens, M. Cyst nematodes—Life cycle and economic importance / M. Moens, R.N. Perry, J.T. Jones // Cyst Nematodes / M. Moens, R.N. Perry, T.J. Jones. – Wallingford, UK : CABI, 2018. – P. 1–26.

192. Mori, K. Development of a multiplex PCR method for simultaneous detection of diagnostic DNA markers of five disease and pest resistance genes in potato / K. Mori, Y. Sakamoto, N. Mukojima, S. Tamiya, T. Nakao, T. Ishii, K. Hosaka // Euphytica. – 2011. – Vol. 180, N 3. – P. 347-355.

193. Mori, K. Germplasm Release: Saikai 35, a Male and Female Fertile Breeding Line Carrying Solanum Phureja-Derived Cytoplasm and Potato Cyst Nematode Resistance (H1) and Potato Virus Y Resistance (Rychc) Genes / K. Mori, N. Mukojima, T. Nakao, S. Tamiya, Y. Sakamoto, N. Sohbaru, K. Hayashi, H. Watanuki, K. Nara, K. Yamazaki, T. Ishii, K. Hosaka // American Journal of Potato Research. – 2012. – № 89. – P. 63-72.

194. Muňoz, F.J. Resistance to potato virus Y in Solanum tuberosum ssp. Andigena / F.J. Muňoz, R.L. Plaisted, H.D. Thurston // Am Potato J. – 1975. – № 52. – P. 107–115.

195. Muñoz, M.A. The Use and Impact of Biotechnology in Potato Breeding: Experience of the Potato Breeding Program at INIA, Chile / M.A. Muñoz, J.C. Kalazich, V.C. Folch, S.V. Orena, A. Winkler // Potato - From Incas to All Over the World / M. Yildiz. – London : IntechOpen, 2018. – P. 3-17.

196. Naess, S.K. Resistance to late blight in Solanum bulbocastanum is mapped to chromosome 8 / S.K. Naess, J.M. Bradeen, S.M. Wielgus, G.T. Haberlach, J.M. McGrath, J.P. Helgeson // Theoretical and Applied Genetics. – 2000. – Vol. 101, N 5/6. – P. 697–704.

197. Nagel, M. Global Strategy for the Conservation of Potato / M. Nagel, E. Dulloo, P. Bissessur, T. Gavrilenko, D. Ellis, P. Giovannini. – Bonn, Germany : Global Crop Diversity Trust, 2022. – 185 p.

198. National Center for Biotechnology Information [электронный ресурс]: база данных. – URL: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/

199. National potato breeding program: strategic trait development : Final Report for Horticulture Australia / Slater T. – Sydney, Australia : Horticulture Innovation Australia Limited, 2012. – 80 p.

200. Neder, D.G. Seleção de clones de batata com resistкncia múltipla a pinta preta e aos vírus X e Y / D.G. Neder, C.A.B.P. Pinto, D.S. Melo, A.L. Lepre, L. dos S. Peixouto // Ciência Rural. – 2010. – Vol. 40, N 8. – P. 1702–1708..

201. Nie, X. Rutaecarpine ameliorates hyperlipidemia and hyperglycemia in fat-fed, streptozotocintreated rats via regulating the IRS-1/PI3K/Akt and AMPK/ACC2 signaling pathways / X. Nie, H. Chen, J. Zhang, Y. Zhang, J. Yang, H. Pan, W.X. Song, F. Murad, Y.Q. He, K. Bian // Acta Pharmacologica Sinica. – 2016. – Vol. 37, N 4. – P. 483–496.

202. Niederhauser, J.S. Resistance of Solanum species to Phytophthora infestans in Mexico / J.S. Niederhauser, W.R. Millis // Phytopathology. – 1953. – № 43. – P. 456–457.

203. Niewöhner, J. Development of PCR assays diagnostic for RFLP marker alleles closely linked to allelesGro1 andH1, conferring resistance to the root cyst nematodeGlobodera

rostochiensis in potato / J. Niewöhner, F. Salamini, C. Gebhardt // Molecular Breeding. – 1995. – Vol. 1, N 1. – P. 65–78.

204. OEPP/EPPO. Phytosanitary procedures: Testing of potato varieties to assess resistance to Globodera rostochiensis and Globodera pallida / OEPP/EPPO // OEPP/EPPO Bulletin. – 2006. – Vol. 36, N 3. – P. 419–420.

205. Ortega, F. Application of molecular marker-assisted selection (MAS) for disease resistance in a practical potato breeding programme / F. Ortega, C. Lopez-Vizcon // Potato Research. – 2012. – Vol. 55, N 1. – P. 1–13.

206. Ortiz, R. Male sterility and 2n pollen in 4x progenies derived from 4x×2x and 4x×4x crosses in potatoes / R. Ortiz, M. Iwanaga, S.J. Peloquin // Potato Research. – 1993. – Vol. 36, N 3. – P. 227–236.

207. Ottoman, R.J. Validation and implementation of marker-assisted selection (MAS) for PVY resistance (Ryadg gene) in a tetraploid potato breeding program / R.J. Ottoman, D.C. Hane, C.R. Brown, S. Yilma, S.R. James, A.R. Mosley, J.M. Crosslin, M.I. Vales // Am J Potato Res. – 2009. – № 86. – P. 304–314.

208. Ovchinnikova, A. Taxonomy of cultivated potatoes (Solanum section Petota: Solanaceae) / A. Ovchinnikova, E. Krylova, T. Gavrilenko, T. Smekalova, M. Zhuk, S. Knapp, D. M. Spooner // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2011. – № 165. – P. 107–155.

209. Paal, J. Molecular cloning of the potato Gro1-4 gene conferring resistance to pathotype Ro1 of the root cyst nematode Globodera rostochiensis, based on a candidate gene approach / J. Paal, H. Henselewski, J. Muth, K. Meksem, C.M. Menendez, F. Salamini, A. Ballvora, C. Gebhardt // Plant J. – 2004. – № 38. – P. 285–297.

210. Paluchowska, P. Late blight resistance genes in potato breeding / P. Paluchowska, J. Śliwka, Z. Yin // Planta. – 2022. – Vol. 255, N 6. – P. 1–20.

211. Pandey, K.K. Interspecific incompatibility in Solanum species / K.K. Pandey // American Journal of Botany. – 1962. – Vol. 49, N 8. – P. 874–882.

212. Pankin, A. Allele mining in the gene pool of wild Solanum species for homologues of late blight resistance gene RB/Rpi-blb1 / A. Pankin, E. Sokolova, E. Rogozina, M. Kuznetsova, K. Deahl, R. Jones, E. Khavkin // Plant Genetic Resources. – 2011. – Vol. 9, N 2. – P. 305–308.

213. Park, J. An Evaluation of two H1-Linked Markers and their Suitability for Selecting Globodera rostochiensis Resistant Potatoes in the New York Breeding Program / J. Park, H. Yang, W. S. De Jong, X. Wang // American Journal of Potato Research. – 2017. – Vol. 95, N 2. – P. 170–177.

214. Park, J. QTL for resistance to Globodera rostochiensis pathotype Ro2 and G. pallida pathotype Pa2/3 in autotetraploid potato / J. Park, C. Hackett, L. Dandurand, X. Wang, W.D.D. Jong // Am. J. Potato Res. – 2019. – № 96. – P. 552–563.

215. Park, T.H. Two distinct potato late blight resistance genes from Solanum berthaultii are located on chromosome 10 / T.H. Park, S. Foster, G. Brigneti, J.D.G. Jones // Euphytica. – 2009. – № 165. – P. 269–278.

216. Pel, M.A. Mapping and cloning of late blight resistance genes from Solanum venturii using an interspecific candidate gene approach / M.A. Pel, S.J. Foster, T.H. Park, H. Rietman,

G. van Arkel, J.D.G. Jones, H.J. van Eck, E. Jacobsen, R.G.F. Visser, E.A. van der Vossen // Molecular Plant–Microbe Interactions. – 2009. – № 22. – P. 601–615.

217. Perry, R.N. Reproduction, Physiology and Biochemistry / R.N. Perry, D.J. Wright, D.J. Chitwood // Plant Nematology / R.N. Perry, M. Moens. – Wallingford : CAB International, 2006. – P. 219–301.

218. Perry, R.N. Reproduction, physiology and biochemistry / R.N. Perry, D.J. Wright, D.J. Chitwood // Plant nematology, 2nd edition / R.N. Perry, M. Moens. – Tarxien, Malta : Gutenberg Press Ltd., 2013. – P. 219–245.

219. Phillips, M.S. Variation in virulence, in terms of quantitative reproduction of Globodera pallida populations, from Europe and South America, in relation to resistance from Solanum vernei and S. tuberosum ssp. andigena CPC 2802 / M.S. Phillips, D.L. Trudgill // Nematologic. – 1998. – № 44. – P. 409–423.

220. Pineda, O. Identification of RFLP markers linked to the H1 gene conferring resistance to the potato cyst nematode Globodera rostochiensis / O. Pineda, M.W. Bonierbale, R.L. Plaisted, B.B. Brodie, S.D. Tanksley // Genome. – 1993. – Vol. 36, N 1. – P. 152–156.

221. Plaisted, R.L. Advances and limitations in the utilization of Neotuberosum in potato breeding / R.L. Plaisted // The production of new potato varieties. Technological advances / G.J. Jellis, D.E. Richardson. – Cambridge : Cambridge University Press, 1987. – P. 186–196.

222. Plaisted, R.L. The past record and future prospects for the use of exotic potato germplasm / R.L. Plaisted, R.W. Hoopes // American Potato Journal. – 1989. – Vol. 66, N 10. – P. 603–627.

223. Pompe-Novak, M. Molecular and Cellular Events During Infection of Potato by PVY. / M. Pompe-Novak, C. Lacomme // Potato Virus Y: Biodiversity, Pathogenicity, Epidemiology and Management / C. Lacomme, L. Glais, D. U. Bellstedt, B. Dupuis, A. V. Karasev, E. Jacquot. – Cham, Switzerland : Springer, 2017. – P. 21–42.

224. Potato Pedigree Database [электронный ресурс]: база данных. – URL: https://www.plantbreeding.wur.nl/PotatoPedigree/index.html

225. Potato Variety Database [электронный ресурс]: база данных. – URL: https://potatoes.agricrops.org/

226. Provan, J. An extreme cytoplasmic bottleneck in the modern European cultivated potato (Solanum tuberosum) is not reflected in decreased levels of nuclear diversity / J. Provan, W. Powell, H. Dewar, G. Bryan, G.C. Machray, R. Waugh // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 1999. – Vol. 266, N 1419. – P. 633–639..

227. Prysiazhniuk, L.M. Analysis of diversity and genetic interactions of potato varieties (Solanum tuberosum L.) based on morphological characteristics and SSR markers / L.M. Prysiazhniuk, O.L. Klyachenko, I.O. Dikhtiar, N.V. Symonenko // Plant Varieties Studying and protection. – 2018. – Vol. 14, N 3. – P. 277–284.

228. Przetakiewicz, A. Distribution of PCN pathotypes in Poland / A. Przetakiewicz // Plant Breed. Seed Sci. – 2019. – № 79. –P. 3–8.

229. Pushkarnath, P. Studies on sterility in potatoes. 1. The genetics of self-and cross-incompatibilities / P. Pushkarnath // Indian Journal of Genetics and Plant Breeding. – 1942. – № 2. – P. 11–36.

230. Rakosy-Tican, E. Introgression of Two Broad-Spectrum Late Blight Resistance Genes, Rpi-Blb1 and Rpi-Blb3, From Solanum bulbocastanum Dun Plus Race-Specific R Genes Into Potato Pre-breeding Lines / E. Rakosy-Tican, R. Thieme, J. König, M. Nachtigall, T. Hammann, T.-E Denes, K. Kruppa, M. Molnár-Láng // Frontiers in Plant Science. – 2020. – № 11.

231. Ramakrishnan, A.P. Review of Potato Molecular Markers to Enhance Trait Selection / A.P. Ramakrishnan, C.E. Ritland, R.H. Blas Sevillano, A. Riseman // American Journal of Potato Research. – 2015. – Vol. 92, N 4. – P. 455–472.

232. Rice, S.L. Changes in cell structure in roots of resistant potatoes parasitzed by potato cyst-nematodes. I. Potatoes with resistance gene H1 derived from Solanum tuberosum ssp. andigena / S.L. Rice, B.S.C. Leadbeater, A.R. Stone // Physiology and Molecular Plant Pathology . – 1985. – № 27. – P. 219–234.

233. Rigney, B. Consistent action of two partially effective loci conferring resistance to Globodera pallida Pa2/3 across multiple nematode field populations / B. Rigney, V. Blok, D. Griffin, E. Dalton, D. Milbourne // Plant Pathology. – 2017. – Vol. 66, N 6. – P. 1031–1040.

234. Ritter, E. RFLP mapping on potato chromosomes of two genes controlling extreme resistance to potato virus X(PVX) / E. Ritter, T. Debener, A. Barone, F. Salamini, C. Gebhardt // Mol Gen Genet. – 1991. – № 227. – P. 81–85.

235. Rivard, S.R. A comparison of RFLP maps based on anther culture derived, selfed, and hybrid progenies of Solanum chacoense / S.R. Rivard, M. Cappadocia, B.S. Landry // Genome. – 1996. – № 39. – P. 611–621.

236. Rizza, D.M. Detection of PVY extreme resistance genes in potato germplasm from the Uruguayan breeding program / D.M. Rizza, F.L. Vilary, D.G. Torres, D. Maeso // American Journal of Potato Research. – 2006. – Vol. 83, N 4. – P. 297-304.

237. Rogozina, E.V. Stacking Resistance Genes in Multiparental Interspecific Potato Hybrids to Anticipate Late Blight Outbreaks / E.V. Rogozina, M.P. Beketova, O.A. Muratova, M.A. Kuznetsova, E.E. Khavkin // Agronomy. – 2021. – № 11. – 115. https://doi.org/10.3390/agronomy11010115

238. Ross, H. Inheritance of extreme resistance to virus Y in Solanum stoloniferum and its hybrids with Solanum tuberosum / H. Ross // Proc. of the 3rd. Conf. on potato virus diseases. – Wageningen: Lisse, 1958. – P. 204–211.

239. Ross, H. Potato Breeding – Problems and Perspectives / H. Ross. – Berlin : Paul Parey Scientific Pub, 1986. – 132 p.

240. Ross, H. Uber die Vererbung der Resistenz gegen den Kartoffelnematoden (Heteroder a rostochiensis Wol.) in Kreuzungen von Solanumfamatinae Bitt. et Wittm. mit Solamum tuberosum L. und mit S. chacoense Bitt / H. Ross // Der Ziichter. – 1962. – № 32. – P. 74-80.

241. Rouppe van der Voort, J. A QTL for broad-spectrum resistance to cyst nematode species (Globodera spp.) maps to a resistance gene cluster in potato / J. Rouppe van der Voort, W. Lindeman, R. Folkertsma, R. Hutten, H. Overmars, E. van der Vossen, E. Jacobsen; J. Bakker // Theor. Appl. Genet. – 1998. – № 96. – P. 654–661.

242. Rouppe van der Voort, J. Mapping of the cyst nematode resistance locus Gpa2 in potato using a strategy based on comigrating AFLP markers / J. Rouppe van der Voort, P. Wolters, R.

Folkertsma, R. Hutten, P. van Zandvoort, H. Vinke, K. Kanyuka, A. Bendahmane, E. Jacobsen, R. Janssen, J. Bakker // Theor. Appl. Genet. – 1997. – № 95. – P. 874–880

243. Rouppe van der Voort, J. Tight Physical Linkage of the Nematode Resistance Gene Gpa2 and the Virus Resistance Gene Rx on a Single Segment Introgressed from the Wild Species Solanum tuberosum subsp. Andigena CPC 1673 into Cultivated Potato / J. Rouppe van der Voort, K. Kanyuka, E. van der Vossen, A. Bendahmane, P. Mooijman, R. Klein-Lankhorst, W. Stiekema, D. Baulcombe, J. Bakker // Mol. Plant Microbe Interact. – 1999. – № 12. – P. 197–206.

244. Rouppe van der Voort, J. Two additive QTLs conferring broadspectrum resistance in potato to Globodera pallida are localized on resistancegene clusters / J. Rouppe van der Voort, E. van der Vossen, E. Bakker, H. Overmars, P. van Zandvoort, R. Hutten, R. Klein Lankhorst, J. Bakker // Theor. Appl. Genet. – 2000. – № 101. – P. 1122–1130.

245. Sagredo, D.B. 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 / D.B. Sagredo, R.M. Mathias, P.C. Barrientos, B.I. Acuña, B.J. Kalazich, J. R. Santos // Chilean J Agric Res. – 2009. – № 69. – P. 305–315.

246. Sakamoto, Y. Breeding of a new potato variety “Nagasaki Kogane” with high eating quality, high carotenoid content, and resistance to diseases and pests / Y. Sakamoto, K. Mori, Y. Matsuo, N. Mukojima, W. Watanabe, N. Sobaru, S. Tamiya, T. Nakao, K. Hayashi, H. Watanuki, K. Nara, K. Yamazaki, M. Chaya // Breeding Science. – 2017. – Vol. 67, N 3. – P. 320–326.

247. Salaman, R.N. The character of the early European potato / R.N. Salaman, J.G. Hawkes // Proceedings of the Linnean Society of London. – 1949. – № 161. – P. 71–84.

248. Salaman, R.N. The History and Social Influence of the Potato / R.N. Salaman. – Cambridge : Cambridge University Press, 1949. – 768 p.

249. Salaman, R.N. The potato in its early home and its introduction into Europe / R.N. Salaman // Journal of the Royal Horticultural Society. – 1937. – № 62. – P. 61–67, 112–113, 156–62, 253–266.

250. Sandbrink, J.M. Two related genotypes of Solanum microdontum carry different segregating alleles for field resistance to Phytophthora infestans / J.M. Sandbrink, L.T. Colon, P.J.C.C. Wolters, W.J. Stiekema // Molecular Breeding. – 2000. – Vol. 6, N 2. – P. 215–225.

251. Sanetomo, R. Identification of the tetrad-sterility-causing Solanum stoloniferum Schltdl. & Bouché cytoplasm in interspecific hybrids with S. tuberosum L. / R. Sanetomo, A. Nashiki // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2021. – Vol. 68, N. 8 . – P. 3383–3397.

252. Sanetomo, R. A maternally inherited DNA marker, descended from Solanum demissum (2n = 6x = 72) to S. tuberosum (2n = 4x = 48) / R. Sanetomo, K. Hosaka // Breed. Sci. – 2011. – Vol. 61, N 4. – P. 426–434.

253. Sanetomo, R. Characterization of Crossability in the Crosses between Solanum demissum and S. tuberosum, and the F1 and BC1 Progenies / R. Sanetomo, S. Ono, K. Hosaka // American Journal of Potato Research. – 2011. – Vol. 88, N 6. – P. 500–510.

254. Sanetomo, R. Cytoplasmic genome types of European potatoes and their effects on complex agronomic traits / R. Sanetomo, C. Gebhardt // BMC Plant Biol. – 2015. – Vol. 15, N 1. – P. 1–16.

255. Sanford, J.C. Large yield differences between reciprocal families of Solanum tuberosum / J.C. Sanford, R.E. Hanneman Jr. // Euphytica. – 1982. – № 31. – P. 1–12.

256. Sato, M. Potato virus Y resistance gene, Rychc, mapped to the distal end of potato chromosome 9 / M. Sato, K. Nishikawa, K. Komura, K. Hosaka // Euphytica. – 2006. – № 149. – P. 367–372.

257. Sattarzadeh, A. Single nucleotide polymorphism (SNP) genotyping as basis for developing a PCR based marker highly diagnostic for potato varieties with high resistance to Globodera pallida pathotype Pa2/3 / A. Sattarzadeh, U. Achenbach, J. Lübeck, J. Strahwald, E. Tacke, H.-R. Hofferbert, T. Rothsteyn, C. Gebhardt //Mol. Breed. – 2006. – № 18. – P. 301–312.

258. Schultz, L. Evaluation and implementation of a potential diagnostic molecular marker for H1-conferred potato cyst nematode resistance in potato (Solanum tuberosum L.) / L. Schultz, N. O. I. Cogan, K. McLean, M.F.B. Dale, G.J. Bryan, J.W. Forster, A.T. Slater // Plant Breeding. – 2012. – Vol. 131, N 2. – P. 315–321.

259. Schwarzfischer, A. Marker-assisted selection in practical potato breeding - experience and outlook / A. Schwarzfischer, A. Behn, J. Groth, M. Reichmann, A. Kellermann, Y. Song // 60. Tagung der Vereinigung der Pflfl anzenzüchter und Saatgutkauflfl eute Österreichs. 24-26 November 2009. – St. Pölten, Österreich : Vereinigung der Pfl anzenzüchter und Saatgutkaufl eute Österreichs, 2010. – P. 81–85.

260. Shanina, E.P. Applying DNA marker to detect R-genes of nematode-resistance among potato varieties and interspecies hybrids / E.P. Shanina, L.S. Sergeeva // Advances in Engineering Research. – 2018. – № 151. – P. 636-640.

261. Sharma, R.. Identification of elite potato genotypes possessing multiple disease resistance genes through molecular approaches / R. Sharma, V. Bhardwaj, D. Dalamu, S.K. Kaushik, B.P. Singh, S. Sharma, R. Umamaheshwari, R. Baswaraj, V. Kumar, C. Gebhardt // Scientia Horticulturae. – 2014. – № 179. – P. 204- 211.

262. Simmonds, N.W. Potatoes – Solanum tuberosum (Solanaceae) / N.W. Simmonds // Evolution of crop plants, Essex, UK : Longman Scientific and Technical. – 1995. – P. 466–471.

263. Simmonds, N.W. Studies of the tetraploid potatoes II: Factors in the evolution of the Tuberosum group / N.W. Simmonds // Journal of the Linnean Society of Botany. – 1964. – № 59. – P. 43–56.

264. Skupinová, S. Segregation of DNA markers of potato (Solanum tuberosum ssp. tuberosum L.) resistance against Ro1 pathotype Globodera rostochiensis in selected F1 progeny / S. Skupinová, P. Vejl, P. Sedlák, J. Domkářová // Rostlinná Výroba. – 2002. – № 48. – P. 480–485.

265. Slater, A.T. Screening for Resistance to PVY in Australian Potato Germplasm / A. T. Slater, L. Schultz, M. Lombardi, B.C. Rodoni, C. Bottcher, N.O.I. Cogan, J.W. Forster // Genes. – 2020. – Vol. 11, N 4. – P. 429. https://doi.org/10.3390/genes11040429

266. Sliwka, J. Late blight resistance gene from Solanum ruizceballosii is located on potato chromosome X and linked to violet flower colour / J. Sliwka, H. Jakuczun, M. Chmielarz, A. Hara-Skrzypiec, I. Tomczynska, A. Kilian, E. Zimnoch-Guzowska // BMC Genetics. – 2012. – Vol. 13, N 1. – P. 11. https://doi.org/10.1186/1471-2156-13-11

267. Smilde, W.D. Solanum mochiquense chromosome IX carries a novel late blight resistance gene Rpi-moc1 / W.D. Smilde, G. Brigneti, L. Jagger, S. Perkins, J.D. Jones // Theoretical and Applied Genetics. – 2005. – № 110. – P. 252–258.

268. Sobczak, M. Characterization of susceptibility and resistance responses to potato cyst nematode (Globodera spp.) infection of tomato lines in the absence and presence of the broad-spectrum nematode resistance Hero gene / M. Sobczak, A. Avrova, J. Jupowicz, M.S. Phillips, K. Ernst, A. Kumar // Molecular Plant Microbe Interactions. – 2005. – № 18. – P. 158–168.

269. Sokolova, E. SCAR markers of the R-genes and germplasm of wild Solanum species for breeding late blight-resistant potato cultivars / E. Sokolova, A. Pankin, M. Beketova, M. Kuznetsova, S. Spiglazova, E. Rogozina, I. Yashina, E. Khavkin // Plant Genetic Resources. – 2011. – Vol. 9, N 2. – P. 309–312.

270. Solomon-Blackburn, R.M. A review of host major-gene resistance to Potato viruses X, Y, A and V in potato: genes, genetics and mapped locations / R.M. Solomon-Blackburn, H. Barker // Heredity. – 2001(a). – Vol. 86, N 1. – P. 8–16.

271. Solomon-Blackburn, R.M. Breeding virus resistant potatoes (Solanum tuberosum): a review of traditional and molecular approaches / R.M. Solomon-Blackburn, H. Barker // Heredity. – 2001(b). – Vol. 86, N 1. – P. 17–35.

272. Song, J. Gene RB cloned from Solanum bulbocastanum confers broad spectrum resistance to potato late blight / J. Song, J.M. Bradeen, S.K. Naess, J.A. Raasch, S.M. Wielgus, G.T. Haberlach, J. Liu, H. Kuang, S. Austin-Phillips, C.R. Buell, J.P. Helgeson, J. Jiang // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2003. – Vol. 100, N 16. – P. 9128–9133.

273. Song, Y.-S. Development of STS markers for selection of extreme resistance (Rysto) to PVY and maternal pedigree analysis of extremely resistant cultivars / Y.-S. Song, A. Schwarzfischer // American Journal of Potato Research. – 2008. – Vol. 85, N 2. – P. 159–170.

274. Song, Y.-S. Mapping of extreme resistance to PVY (Ry sto) on chromosome XII using anther-culture-derived primary dihaploid potato lines / Y.-S. Song, L. Hepting, G. Schweizer, L. Hartl, G. Wenzel, A. Schwarzfischer // Theor Appl Genet. – 2005. – № 111. – P. 879–887.

275. Sood, S. Cytoplasmic genome of Indian potato varieties and breeding lines vis a vis prospects in potato breeding / S. Sood, A. Kumar, B. Singh, V. Bhardwaj // Heliyon [Electronic resource]. – 2021. – Vol. 7, N 3. – P. e06365. Access: https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e06365

276. Spears, J.F. The Golden Nematode Handbook: Survey, Laboratory, Control and Quarantine Procedures. USDA Handbook No. 353 / J.F. Spears. – Washington, D.C. : Agricultural Research Service, United States Department of Agriculture, 1968. – 81 p.

277. Spooner, D.M. Nuclear and chloroplast DNA reassessment of the origin of Indian potato varieties and its implications for the origin of the early European potato / D.M. Spooner, J. Nuñez, F. Rodríguez, P.S. Naik, M. Ghislain // Theoretical and Applied Genetics. – 2005(b). – № 110. – P. 1020–1026.

278. Spooner, D.M. A single domestication for potato based on mutilocus amplified fragment length polymorphism genotyping / D.M. Spooner, K. McLean, G. Ramsay, R. Waugh, G.J. Bryan // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America . – 2005(a). – № 102 . – P. 14694–14699.

279. Spooner, D.M. Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification / D. M Spooner, J. Núñez, G. Trujillo, M. del Rosario Herrera, F. Guzmán, M. Ghislain // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2007. – № 104. – P. 19398–19403.

280. Spooner, D.M. Systematics, diversity, genetics, and evolution of wild and cultivated potatoes / D.M. Spooner, M. Ghislain, R. Simon, S.H. Jansky, T. Gavrilenko // The botanical review. – 2014. – Vol. 80, N 4. – P. 283–383.

281. Starr, J.L. Nematode resistance in crops / J.L. Starr, A.H. McDonald, A.O. Claudius-Cole // Plant nematology, 2nd edition / R.N. Perry, M. Moens. – Tarxien, Malta : Gutenberg Press Ltd., 2013. – P. 411–436.

282. Stefańczyk, E. Marker-assisted pyramiding of potato late blight resistance genes Rpi-rzc1 and Rpi-phu1 on di-and tetraploid levels / E. Stefańczyk, J. Plich, M. Janiszewska, P. Smyda–Dajmund, S. Sobkowiak, J. Śliwka // Mol Breeding [Electronic resource]. – 2020. – № 40. – P. 89. Access: https://doi.org/10.1007/s11032-020-01169-x.

283. Stelter, H. Die Wirtseignung Von Solanum-Species Für Drei Globodera-Art En / H. Stelter // Nematologica. – 1987. – Vol. 33, N 3. – P. 310–315.

284. Stone, A.R. Heterodera Pallida N. Sp. (Nematoda: Heteroderidae), a Second Species of Potato Cyst Nematode / A.R. Stone // Nematologica. – 1973. – Vol. 18, N 4. – P. 591–606.

285. Strachan, S.M. Mapping the H2 resistance effective against Globodera pallida pathotype Pa1 in tetraploid potato / S.M. Strachan, M.R. Armstrong, A. Kaur, K.M. Wright, T.Y. Lim, K. Baker, J. Jones, G. Bryan, V. Blok, I. Hein // Theor. Appl. Genet. – 2019. – № 132. – P. 1283–1294.

286. Subbotin, S.A. Identification of populations of potato cyst nematodes from Russia using protein electrophoresis, rDNA-RFLP and RAPDs / S.A. Subbotin, P.D. Halford, R.N. Perry // Russian Journal of Nematology. – 1999. – № 7. – P. 57–63.

287. Sudha, R. Identification of potato cyst nematode resistant genotypes using molecular markers / R. Sudha, E.P. Venkatasalam, A. Bairwa, V. Bhardwaj, Dalamu, R. Sharma // Sci. Hortic. – 2016. – № 198. – P. 21–26.

288. Sudha, R. Phenotypic and molecular characterization of potato germplasm for potato cyst nematode resistance / R. Sudha, P.H. Mhatre, D.K. Lekshmanan, E.P. Venkatasalam, A. Bairwa, V. Bhardwaj, Dalamu, R. Sharma // Indian J. Genet. Plant Breed. – 2019. – № 79. – P. 394–403.

289. Sukhotu, T. Genetic diversity of the Andean tetraploid cultivated potato (Solanum tuberosum L. subsp. andigena Hawkes) evaluated by chloroplast and nuclear DNA markers / T. Sukhotu, O. Kamijima, K. Hosaka // Genome. – 2005. – Vol. 48, N 1. – P. 55–64.

290. Sukhotu, T. Nuclear and chloroplast DNA differentiation in Andean potatoes / T. Sukhotu, O. Kamijima, K. Hosaka // Genome. – 2004. – Vol. 47, N 1. – P. 46–56.

291. Sukhotu, T. Origin and evolution of Andigena potatoes revealed by chloroplast and nuclear DNA markers / T. Sukhotu, K. Hosaka // Genome. – 2006. – Vol. 49, N 6. – P. 636–647.

292. Takeuchi, T. DNA markers for efficient selection of disease and pests resistance genes in potato / T. Takeuchi, J. Sasaki, T. Suzuki, H. Horita, S. Hiura, S. Iketani, R. Fujita, K. Senda // Hokkaido Nogyo-Shiken-Kaigi-Shiryo 2008. – Hokkaido, 2009. – P. 1–26.

293. Takeuchi, T. High-resolution maps and DNA markers of the Potato virus Y resistance gene Rychc and the potato cyst nematode resistance gene H1 / T. Takeuchi, J. Sasaki, T. Suzuki, H. Horita, S. Iketani // Breed Res. – 2008. – Vol. 10, N 1. – P. 148.

294. Tan, A.M.Y. GpaXIl tar originating from Solanum tarijense is a major resistance locus to Globodera pallida and is localised on chromosome 11 of potato / A.M.Y. Tan, T.H. Park, R. Alles, R.C. Hutten, R.G. Visser, H.J. van Eck // Theor. Appl. Genet. – 2009. – № 119. – P. 1477–1487.

295. Tanksley, S.D. Gametophytic self-incompatibility is controlled by a single major locus on chromosome 1 in Lycopersicon peruvianum / S.D. Tanksley, F. Loaiza-Figueroa //. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1985. – № 82. – P. 5093–5096.

296. Thevenoux, R. The hidden diversity of the potato cyst nematode Globodera pallida in the south of Peru / R. Thevenoux, L. Folcher, M. Esquibet, D. Fouville, J. Montarry, E. Grenier // Evol Appl. – 2019. – Vol. 13, N 4. – P. 727–737.

297. Tiwari, J.K. Development of microsatellite markers set for identification of Indian potato varieties / J.K. Tiwari, N. Ali, S. Devi, V. Kumar, R. Zinta, S.K. Chakrabarti // Scientia Horticulturae. – 2018. – № 231. – P. 22–30.

298. Tiwari, J.K. Marker-assisted selection for virus resistance in potato: options and challenges / J.K. Tiwari, J. Gopal, B.P. Singh // Potato Journal. – 2012. – Vol. 39, N 2. – P. 101–117.

299. Tiwari, J.K. Molecular markers of Ryadg gene and serological assay reveal potato virus Y (PVY) resistance in the tetraploid Indian potato (Solanum tuberosum) germplasm / J.K. Tiwari, S.K. Pandey, Poonam, S.K. Chakrabarti, J. Gopal, V. Kumar // Indian Journal of Agricultural Sciences. – 2013. – № 83. – P. 397–401.

300. Tiwari, J.K. Genomics in Management and Genetic Enhancement of Potato Germplasm / J.K. Tiwari, V. Kumar, S. Devi, S.K. Luthra, S.K. Chakrabarti, S. Rawat, M. Nagesh // The Potato Genome. – 2017. – P. 123–142.

301. Tomczyńska, I. Hypersensitive response to Potato virus Y in potato cultivar is conferred by the Ny-Smira gene located on long arm of chromosome IX / I. Tomczyńska, F. Jupe, I. Hein, W. Marczewski, J. Śliwka // Molecular Breeding. – 2014. – № 34. – P. 471–480.

302. Totsky, I.V. Genotyping of potato samples from the GenAgro ICG SB RAS collection using DNA markers of genes conferring resistance to phytopathogens / I.V. Totsky, I.V. Rozanova, A.D. Safonova, A.S. Batov, Yu.A. Gureeva, E.K. Khlestkina, A.V. Kochetov // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. – 2021. – Vol. 25, N 6. – P. 677–686.

303. Turner, S.J. Cyst nematodes / S.J. Turner, S.A Subbotin // Plant Nematology. – Wallingford, UK : CAB International, 2013. – P. 109–143.

304. Turner, S.J. The origins, global distribution and biology of potato cyst nematodes (Globodera rostochiensis (Woll.) and Globodera pallida (Stone) / S.J. Turner, K. Evans //

Potato Cyst Nematode. Biology, Distribution and Control. – Wallingford, UK : CAB International, 1998. – P. 7–26.

305. Valkonen, J.P.T. Resistance to Potato virus Y in Potato / J.P.T. Valkonen, C. Gebhardt, E. Zimnoch-Guzowska, K.N. Watanabe // Potato Virus Y: Biodiversity, Pathogenicity, Epidemiology and Management / C. Lacomme, L. Glais, D. U. Bellstedt, B. Dupuis, A. V. Karasev, E. Jacquot. – Cham, Switzerland : Springer, 2017. – P. 207–241.

306. Valkonen, J.P.T. Evidence for utility of the same PCR-based markers for selection of extreme resistance to Potato virus Y controlled by Rysto of Solanum stoloniferum derived from different sources / J.P.T. Valkonen, K. Wiegmann, J.H. Hämäläinen, W. Marczewski, K.N. Watanabe // Annals of Applied Biology. – 2008. – № 152. – P. 121–130.

307. Valkonen, J.P.T. Extreme resistance is epistatic to hypersensitive resistance to potato virus Yo in a Solanum tuberosum ssp. andigena -derived potato genotype / J.P.T. Valkonen, S.A. Slack, R.L. Plaisted, K. Watanabe // Plant Dis. – 1994. – № 78. – P. 1177–1180.

308. Valkonen, J.P.T. Viruses: economical losses and biotechnological potential / J.P.T. Valkonen // Potato biology and biotechnology, advances and perspectives. – Oxford : Elsevier, 2007. – P. 619–633.

309. Van Berloo, R. An Online Potato Pedigree Database Resource / R. Van Berloo, R.C.B. Hutten, H.J. van Eck, R.G.F. Visser // Potato Research. – 2007. – Vol. 50, N 1. – P. 45–57.

310. Van der Vossen, E. An ancientRgene from the wild potato speciesSolanum bulbocastanumconfers broad-spectrum resistance toPhytophthora infestansin cultivated potato and tomato / E. van der Vossen, A. Sikkema, B. te L. Hekkert, J. Gros, P. Stevens, M. Muskens, D. Wouters, A. Pereira, W. Stiekema, S. Allefs // The Plant Journal. – 2003. – Vol. 36, N 6. – P. 867–882.

311. Van der Vossen, E.A. Homologues of a single resistance-gene cluster in potato confer resistance to distinct pathogens: a virus and a nematode / E.A. van der Vossen, J.N. van der Voort, K. Kanyuka, A. Bendahmane, H. Sandbrink, D.C. Baulcombe, J. Bakker, W.J. Stiekema, R.M. Klein-Lankhorst // Plant J. – 2000. – № 23. – P. 567–576.

312. Van Eck, H.J. Graphical genotyping as a method to map $Ny_{(o,n)sto}$ and Gpa5 using a reference panel of tetraploid potato cultivars / H.J. van Eck, P.G. Vos, J.P.T. Valkonen, J.G.A.M.L. Uitdewilligen, H. Lensing, N. de Vetten, R.G.F. Visser // Theor. Appl. Genet. – 2017. – № 130. – P. 515–528.

313. Van Hove, L. Is it only the regulatory status? Broadening the debate on cisgenic plants / L. van Hove, F. Gillund // Environmental Sciences Europe. – 2017. – Vol. 29, N 1. – P. 22. https://doi.org/10.1186/s12302-017-0120-2

314. Van Poppel, P.M.J. Differential recognition of Phytophthora infestans races in potato R4 breeding lines / P.M.J. van Poppel, D.J. Huigen, F. Govers // Phytopathology. – 2009(b). – № 99. – P. 1150–1155.

315. Van Poppel, P.M.J. Recognition of Phytophthora infestans Avr4 by potato R4 is triggered by C-terminal domains comprising W motifs / P.M.J. van Poppel, R.H.Y. Jiang, J. Sliwka, F. Govers // Mol. Plant Pathol. – 2009(a). – № 10. – P. 611–620.

316. Vleeshouwers, V.G.A.A. Effector genomics accelerates discovery and functional profiling of potato disease resistance and Phytophthora infestans avirulence genes / V.G.A.A. Vleeshouwers, H. Rietman, P. Krenek, N. Champouret, C. Young, S.-K. Oh , M. Wang , K.

Bouwmeester, B. Vosman, R.G. F. Visser, E. Jacobsen, F. Govers, S. Kamoun, E.A.G. van der Vossen // PLoS ONE [Electronic resource]. – 2008. – Vol. 3, N 8. – P. e2875. Access: https://doi:10.1371/journal.pone.0002875.

317. Vleeshouwers, V.G.A.A. Understanding and Exploiting Late Blight Resistance in the Age of Effectors. / V.G.A.A. Vleeshouwers, S. Raffaele, J.H. Vossen, N. Champouret, R. Oliva, M.E. Segretin, H. Rietman, L.M. Cano, A. Lokossou, G. Kessel, M.A. Pel, S. Kamoun // Annual Review of Phytopathology. – 2011. – Vol. 49, N 1. – P. 507–531.

318. Wang, M. Allele mining in Solanum: conserved homologues of Rpi-blb1 are identified in Solanum stoloniferum / M. Wang, A. Sjefke, R.G. van den Berg, V.G.A.A. Vleeshouwers, E.A.G. van der Vossen, B. Vosman // Theor. Appl. Genet. – 2008. – Vol. 116, N 7. – P. 933–943.

319. Wastie, R.L. Breeding for Resistance / R.L. Wastie // Phytophthora infestans, the Cause of Late Blight of Potato. Advances in Plant Pathology, Vol. 7 / D.S. Ingram, P.H. Wiliams. – London : Academic Press Ltd., 1991. – P. 193–224.

320. Whitworth, J.L. Characterization of broad spectrum potato virus Y resistance in a Solanum tuberosum ssp. andigena-derived population and 969 select breeding clones using molecular markers, grafting, and field inoculations / J.L. Whitworth, R.G. Novy, D.G. Hall, J.M. Crosslin, C.R. Brown // American JourJournal of Potato Research. – 2009. – Vol. 86, N 4. – P. 286–296.

321. Winslow, R.D. Provisional lists of host plants of some root eelworms (Heterodera spp.) / R.D. Winslow // Annals of Applied Biology. – 1954. – Vol. 41, N 4. – P. 591–605.

322. Witek, K. A multiplex PCR approach to simultaneously genotype potato towards the resistance alleles Ry-fsto and Ns / K. Witek, D. Strzelczyk-Żyta, J. Hennig, W. Marczewski // Molecular Breeding . – 2006. – № 18. – P. 273–275.

323. Xu, B.B. Cloning and sequencing of cDNAs encoding two self-incompatibility associated proteins in Solanum chacoense / B.B. Xu, J.H. Mu, D.L. Nevins, P. Grun, T.H. Kao // Mol. Gen. Genet. – 1990. – № 224. – P. 341–346.

324. Yermishin, A.P. Determination of the composition and the allelic state of disease and pest resistance genes in potato parental lines using DNA markers / A.P. Yermishin, O.V. Svitoch, E.V. Voronkova, O.N. Gukasian, V.I. Luksha // Russian Journal of Genetics. – 2016. – № 52. – P. 498–506.

325. Yermishin, A.P. Overcoming unilateral incompatibility in crosses with wild allotetraploid potato species Solanum stoloniferum Schldtl. & Bouchet / A.P. Yermishin, A.V. Levy, E.V. Voronkova, Y.V. Polyukhovich, A.S. Ageeva // Euphytica. – 2017. – № 213. – P. 249. https://doi.org/10.1007/s10681-017-2041-y

326. Zasada, I.A. Host Status of Different Potato (Solanum tuberosum) Varieties and Hatching in Root Diffusates of Globodera ellingtonae / I.A. Zasada, A. Peetz, N. Wade, R.A. Navarre, R.E. Ingham // J Nematol. – 2013. – Vol. 45, N 3. – P. 195–201.

327. Zhu, S. Functional stacking of three resistance genes against Phytophthora infestans in potato / S. Zhu, Y. Li, J.H. Vossen, R.G. F. Visser, E. Jacobsen // Transgenic Research. – 2012. – Vol. 21, N 1. – P. 89–99.

328. Zhu, S. Vector integration in triple R gene transformants and the clustered inheritance of resistance against potato late blight / S. Zhu, A. Duwal, Q. Su, J.H. Vossen, R.G.F. Visser, E. Jacobsen // Transgenic Res. – 2013. – № 22. – P. 315–325.

329. Zoteyeva, N. Assessment of Genes R1 and R3 Conferring Resistance to Late Blight and of Gene R Ysto Conferring Resistance to Potato Virus Y in Two Wild Species Accessions and their Hybrid Progenies / N. Zoteyeva, I. Mežaka, D. Vilcâne, U. Carlson-Nilsson, I. Skrabule, N. Rostoks // Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. Natural, Exact, and Applied Sciences. – 2014. – Vol. 68, N 3/4. – P. 133–141.

330. Zoteyeva, N. Identification of interspecific potato hybrids with combined resistance to late blight (Phytophthora infestans) and nematode (Globodera rostochiensis) / N. Zoteyeva, G. Sprude, N. Klimenko, I. Mezaka // Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. – 2020. – Vol. 74, N 3. – P. 188–195.

331. Zoteyeva, N. The impact of R1and R3a genes on tuber resistance to late blight of the potato breeding clones / N. Zoteyeva, I. Skrabule, I. Mežaka, D. Vilcāne, G. Usele, N. Rostoks // Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. Natural, Exact, and Applied Sciences. – 2016. – Vol. 70, N 2. – P. 58–63.

332. Zuckerman, L. The potato: How the humble spud rescued the western world / L. Zuckerman. – Boston : Faber and Faber, 1998. – 320 p.

333. Анисимов, Б.В. Сорта картофеля, возделываемые в России / Б.В. Анисимов, С.Н. Еланский, В.Н.Зейрук, М.А. Кузнецова, Е.А. Симаков, Н.П. Склярова, С.Н. Филиппов, И.М. Яшина. – М. : Агроспас, 2013. – 144 с.

334. Анисимова, И.Н. Цитоплазматическая мужская стерильность и перспективы ее использования в селекционногенетических исследованиях и семеноводстве картофеля / И.Н. Анисимова, Т.А. Гавриленко // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21, вып. 1. – С. 83–95.

335. Антонова, О.Ю. Генетическое разнообразие сортов картофеля российской селекции и стран ближнего зарубежья по данным полиморфизма SSR-локусов и маркеров R-генов устойчивости / О.Ю. Антонова, Н.А. Швачко, Л.Ю. Новикова, О.Ю. Шувалов, Л.И. Костина, Н.С. Клименко, А.Р. Шувалова, Т.А. Гавриленко // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2016. – Т. 20, вып. 5. – С. 596–606.

336. База данных растительных генетических ресурсов ВИР [электронный ресурс]: база данных. – URL: http://db.vir.nw.ru/virdb/maindb

337. Бакулина, А.В. Молекулярный скрининг сортов картофеля Фаленской селекционной станции на устойчивость к фитопатогенам / А.В. Бакулина, Л.С. Савинцева, О.Н. Башлакова, Н.Ф. Синцова // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2021. – Т. 22, вып. 3. – С. 340–350.

338. Бекетова, М.П. Ген R1 устойчивости к фитофторозу у восприимчивых и устойчивых сортов картофеля / М.П. Бекетова, Э.Е. Хавкин // С.-х. биология. – 2006. – № 3. – С. 109–114.

339. Бекетова, М.П. Маркеры генов экстремальной устойчивости к у вирусу картофеля у дикорастущих видов секции Petota рода Solanum L / М.П. Бекетова, Е.В. Рогозина, Н.А. Чалая, Э.Е. Хавкин // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. – 2018. – № 4. – С. 99–106.

340. Белозор, Н.И. Гербаризация культурных растений: (методические указания) / Н.И. Белозор. – Ленинград : ВИР, 1989. – 54 с.

341. Бирюкова, В.А. Изучение генетических коллекций ВНИИ картофельного хозяйства с помощью молекулярных маркеров / В.А. Бирюкова, И.В. Шмыгля, А.А. Мелёшин, А.В. Митюшкин, В.В. Мананков, С.Б. Абросимова // Достижения науки и техники АПК. – 2016. – Т. 30, вып. 10. – С. 22–26.

342. Бирюкова, В.А. Использование молекулярных маркеров генов H1 и Gro1 устойчивости Globodera rostochiensis / В.А. Бирюкова, А.А. Журавлев, С.Б. Абросимова, Л.И. Костина, Л.М. Хромова, И.В. Шмыгля, Н.Н. Морозова, С.Н. Кирсанова // Докл. РАСХН. – 2008. – № 6. – С. 3–6.

343. Бирюкова, В.А. Молекулярные маркеры генов экстремальной устойчивости к Y вирусу картофеля в сортах и гибридах Solanum tuberosum L / В.А. Бирюкова, И.В. Шмыгля, В.А. Жарова, М.П. Бекетова, Е.В. Рогозина, А.В. Митюшкин, А.А. Мелёшин // Российская сельскохозяйственная наука. – 2019. – № 5. – С. 17–22.

344. Бирюкова, В.А. Поиск источников генов устойчивости к патогенам среди образцов селекционно-генетических коллекций ВНИИКХ с использованием молекулярных маркеров / В.А. Бирюкова, И.В. Шмыгля, С.Б. Абросимова, Т.И. Запекина, А.А. Мелешин, А.В. Митюшкин, В.В. Мананков // Защита картофеля. – 2015. – № 1. – С. 3–7.

345. Бирюкова, В.А. Применение молекулярных маркеров в селекции на устойчи-вость к картофельной цистообразующей нематоде / В.А. Бирюкова, И.В. Шмыгля, С.Б. Абросимова, В.В. Мананков, А.В. Митюшкин, Е.В. Рогозина, С.Д. Киру, Н.А. Чалая, А.А. Мелешин, В.А. Жарова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2017. – № 178. – № 1. – С. 92–103.

346. Будин, К.З. Методические указания по изучения и поддержанию образцов мировой коллекции картофеля / К.З. Будин, А.Я. Камераз, Н.Ф. Бавыко, Л.И. Костина, Е.В. Морозова, Л.М. Турулева. – Л. : ВИР, 1986. – 23 с.

347. Букасов, С.М. Картофели Южной Америки и их селекционное использование / С.М. Букасов. – Л. : ВИР, 1933. – 146 с.

348. Букасов, С.М. Принципы систематики картофеля / С.М. Букасов // Труды по прикл. бот., ген. и селекции. – 1978. – Т. 62, вып. 1. – С. 3–35.

349. Букасов, С.М. Селекция и семеноводство картофеля / С.М. Букасов, А.Я. Камераз. – Л. : Колос, 1972. – 359 с.

350. Букасов, С.М. Широкий унифицированный классификатор СЭВ и международный классификатор СЭВ видов картофеля секции Tuberarium (Dun.) Buk. рода Solanum L. / С.М. Букасов, А.Я. Камераз, В.С. Лехнович, В.А. Корнейчук, Л.И. Костина. – Л. : ВИР, 1977. – 60 с.

351. Буторина, Н.Н. Прикладная нематология / Н.Н. Буторина, С.В. Зиновьева, О.А. Кулинич, К.А. Перевертин, Н.Д. Романенко, А.Ю. Рысс, С.Э. Спиридонов, С.А. Субботин, Н.И. Суменкова, Ж.В. Удалова, В.Н. Чижов. – М. : Наука, 2006. – 350 с.

352. Вавилов, Н.И. Великие земледельческие культуры доколумбовой Америки и их взаимоотношения / Н.И. Вавилов // Изв. ГГО. – 1939. – Т. 71, вып. 10. – С. 1487–1515.

353. Вавилов, Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям / Н.И. Вавилов. – М.-Л. : Огиз, Сельхозгиз, 1935. – 102 с.

354. Валовой сбор сельскохозяйственных культур в сельскохозяйственных организациях. Федеральная служба государственной статистики [электронный ресурс]: база данных. – URL: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/Tnv9Sv99/val_2.xls

355. Воронкова, Е.В. Маркер-опосредованный отбор селекционных линий картофеля с комбинацией генов устойчивости к PVY от разных диких видов / Е.В. Воронкова, Н.В. Русецкий, В.И. Лукша, О.Н. Гукасян, В.М. Жарич, А.П. Ермишин // Биотехнология и селекция растений. – 2019. – Т. 2, вып. 4. – С. 6–14.

356. Гавриленко, Т.А. Генетическое разнообразие сортов картофеля российской селекции и стран ближнего зарубежья по типам цитоплазм / Т.А. Гавриленко, Н.С. Клименко, Н.В. Алпатьева, Л.И. Костина, В.А. Лебедева, З.З. Евдокимова, О.В. Апаликова, Л.Ю. Новикова, О.Ю. Антонова // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2019. – Т. 23, вып. 6. – С. 753–764.

357. Гавриленко, Т.А. Изучение генетического разнообразия сортов картофеля с использованием ПЦР-анализа ДНК органелл / Т.А. Гавриленко, О.Ю. Антонова, Л.И. Костина // Генетика. – 2007. – Т. 43, вып. 11. – С. 1550–1555.

358. Гавриленко, Т.А. Межвидовая гибридизация картофеля: теоретические и прикладные аспекты / Т.А. Гавриленко, А.П. Ермишин // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21, вып. 1. – С. 16–29.

359. Гавриленко, Т.А. Молекулярный скрининг сортов и гибридов картофеля северо-западной зоны Российской Федерации / Т.А. Гавриленко, Н.С. Клименко, О.Ю. Антонова, В.А. Лебедева, З.З. Евдокимова, Н.М. Гаджиев, О.В. Апаликова, Н.В. Алпатьева, Л.И. Костина, Н.М. Зотеева, Ф.Т. Мамадбокирова, К.В. Егорова // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2018. – Т. 22, вып. 1. – С. 35–45.

360. Гавриленко, Т.А. Номенклатурные стандарты современных российских сортов картофеля, хранящиеся в гербарии ВИР (WIR): новые подходы к регистрации сортового генофонда в генбанках / Гавриленко Т.А., Чухина И.Г. // Биотехнология и селекция растений. – 2020. – Т. 3, вып. 3. – С. 6–17.

361. Гавриленко, Т.А. Разработка технологии оценки генетического разнообразия культурных и диких видов картофеля по устойчивости к вирусным заболеваниям и к раку на основе современных молекулярногенетических и фитопатологических методов / Т.А. Гавриленко, О.С. Афанасенко, О.Ю. Антонова, Е.В. Рогозина, А.В. Хютти, О.Ю. Шувалов, А.Р. Исламшина, Н.А. Чалая // Материалы конф. «Ориентированные фундаментальные исследования и их реализация в АПК России», 28–30 окт. 2009 г. – Сергиев Посад : РФФИ, РАСХН, 2009. – С. 94–100.

362. Гаджиев, Н.М. Использование в практической селекции картофеля результатов ДНК-маркирования исходных родительских форм и межсортовых гибридов / Н.М. Гаджиев, В.А. Лебедева, Д.А. Рыбаков, А.В. Иванов, В.В. Желтова, Н.А. Фомина, О.Ю. Антонова, Т.А. Гавриленко // Сельскохозяйственная биология. – 2020. – Т. 55, вып. 5. – С. 981–994.

363. Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений [электронный ресурс]: база данных. – URL: https://reestr.gossortrf.ru/

364. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию Т.1. «Сорта растений»: [официальное издание: принят Министерством сельского хозяйства Российской Федерации 3 марта 2021 г.]. – М. : ФГБНУ «Росинформагротех», 2021. – 719 с.

365. Ермишин, А.П. Диплоидные гибриды между диким аллотетраплоидным видом картофеля Solanum stoloniferum Schldtl. & Bouchet и диплоидными клонами культурного картофеля S. tuberosum L., имеющие геном в дикого вида / А.П. Ермишин, А.В. Левый, Е.В. Воронкова, Ю.В. Полюхович, В.И. Лукша, А.С. Агеева // Доклады Национальной академии наук Беларуси. – 2017. – Т. 61, вып. 5. – С. 80–89.

366. Есимсеитова, А.К. Молекулярно-генетическая паспортизация сортов и форм картофеля с использованием SSRмаркеров / А.К. Есимсеитова, А.В. Шустов, И.А. Ахметоллаев, В.Ф. Красавин, А.А. Какимжанова // Биотехнология. Теория и практика. – 2015. – № 2. – С. 51–54.

367. Зотеева, Н.М. Использование молекулярных маркеров R генов и типов цитоплазмы при интрогрессивной гибридизации диких полиплоидных мексиканских видов картофеля / Н.М. Зотеева, О.Ю. Антонова, Н.С. Клименко, О.В. Апаликова, U. Carlson-Nilsson, Ю.И. Карабицина, Ю.В. Ухатова, Т.А. Гавриленко // С.-х. биология. – 2017. – Т. 52, вып. 5. – С. 964–975.

368. Ивантер, Э.В. Элементарная биометрия : учеб. пособие / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2010. – 104 с.

369. Калнозолс, А.Э. Выделение исходного материала и гибридов картофеля, устойчивых к картофельной нематоде: автореф. дис. ...канд. биол. наук / Калнозолс Альфред Эдуардович; Всесоюзная ордена Ленина академия сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина; Всесоюзный ордена Ленина научно-исследовательский институт растениеводства. – Л., 1966. – 22 с.

370. Киру, С.Д. Генетическое разнообразие мировой коллекции картофеля ВИР и ее использование в селекции / С.Д. Киру, Л.И. Костина, О.С. Косарева, Т.Э. Жигадло, С.Н. Травина, Н.А. Чалая, Т.В. Кирпичева // Достижения науки и техники АПК. – 2015. – Т. 29, вып. 7. – С. 31–34.

371. Киру, С.Д. Методические указания по поддержанию и изучению мировой коллекции картофеля / С.Д. Киру, Л.И. Костина, Э.В. Трускинов, Н.М. Зотеева, Е.В. Рогозина, Л.В. Королева, В.Е. Фомина, С.В. Палеха, О.С. Косарева, Д.А. Кирилов. – СПб. : ВИР, 2010. – 27 с.

372. Киру, С.Д. Мировой коллекции картофеля ВИР – 80 лет / С.Д. Киру // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2007. – № 163. – С. 7–21.

373. Клименко, Н.С. Маркер-опосредованная селекция отечественных сортов картофеля с маркерами генов устойчивости к золотистой картофельной нематоде (патотип Ro1) / Н.С. Клименко, О.Ю. Антонова, Л.И. Костина, Ф.Т. Мамадбокирова, Т.А. Гавриленко // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2017. – Т. 178, вып. 4. – С. 66–75.

374. Клименко, Н.С. Номенклатурные стандарты и генетические паспорта сортов картофеля, выведенные селекционерами Ленинградского НИИСХ «Белогорка» / Н.С. Клименко, Т.А. Гавриленко, И.Г. Чухина, Н.М. Гаджиев, З.З. Евдокимова, В.А. Лебедева // Биотехнология и селекция растений. – 2020. – Т. 3, вып. 3. – С. 18–54.

375. Клименко, Н.С. Поиск источников устойчивости к Globodera pallida и к вирусу X картофеля в коллекции отечественных сортов картофеля с использованием молекулярных маркеров / Н.С. Клименко, Т.А. Гавриленко, Л.И. Костина, Ф.Т. Мамадбокирова, О.Ю. Антонова // Биотехнология и селекция растений. – 2019(a). – Т. 2, вып. 1. – С. 42–48.

376. Клименко, Н.С. Скрининг сортов картофеля (Solanum tuberosum L.) российской селекции с помощью маркеров r-генов устойчивости к y-вирусу картофеля / Н.С. Клименко, О.Ю. Антонова, В.В. Желтова, Н.А. Фомина, Л.И. Костина, Ф.Т. Мамадбокирова, Т.А. Гавриленко // Сельскохозяйственная биология. – 2019(b). – Т. 54, вып. 5. – С. 958–969.

377. Колобова, О.С. Генетическая паспортизация картофеля на основе мультиплексного анализа 10 микросателлитных маркеров / О.С. Колобова, О.П. Малюченко, Т.В. Шалаева, Е.П. Шанина, И.А. Шилов, Я.И. Алексеев, Н.С. Велишаева // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21, вып. 1. – С. 124–127.

378. Кондратюк, А.В. Анализ полиморфизма микросателлитных локусов сортов картофеля белорусской и иностранной селекции / А.В. Кондратюк, А.В. Кильчевский, Е.И. Кузьминова // Молекулярная и прикладная генетика: сборник научных трудов. – 2012. – № 13. – С. 25–29.

379. Костина, Л.И. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 695. Сорта картофеля, устойчивые к картофельной нематоде Globodera rostochiensis Woll. и Globodera pallida Woll. / Л.И. Костина, В.Е. Фомина. – СПб. : ВИР, 1999. – 86 с.

380. Костина, Л.И. Генеалогия отечественных сортов картофеля / Л.И. Костина, О.С. Косарева. – СПб. : ВИР, 2017. – 72 с.

381. Костина, Л.И. Картофель. Генетическая коллекция. Выпуск 809. Каталог мировой коллекции ВИР / Л.И. Костина, Л.В. Королева; под ред. С.Д. Киру. – СПб. : ВИР, 2012. – 43 с.

382. Костина, Л.И. Картофель. Селекционные сорта картофеля России и стран СНГ. Выпуск 829. Каталог мировой коллекции ВИР / Л.И. Костина, Л.В. Королева, О.С. Косарева, В.Е. Фомина; под ред. С.Д. Киру. – СПб. : ВИР, 2016. – 43 с.

383. Кузьминова, О.А. Изучение селекционного материала картофеля при помощи молекулярно-генетического анализа на наличие генов устойчивости к Globodera rostochiensis / О.А. Кузьминова, З. Сташевски, С.Г. Вологин, Е.А. Гимаева // Современные технологии выращивания сельскохозяйственных культур: материалы Всерос. заочной науч.-практ. конф. молодых ученых, посвящ. памяти Р.Г. Гареева. – Центр инновационных технологий. – Казань, 2015. – С. 88–97.

384. Кузьминова, О.А. Маркёр-вспомогательная селекция картофеля на устойчивость к вирусу Y, Globodera rostochiensis Woll. и Synchytrium endobioticum (Schilb.) Percival / О.А. Кузьминова, С.Г. Вологин, З. Сташевски, Е.А. Гимаева // Защита картофеля. – 2014. – № 1. – С. 14–15.

385. Лебедева, В.А. Создание и использование исходного материала в селекции картофеля на основе межвидовой гибридизации : Дис. … доктора с.-х. наук / Лебедева Вера Александровна; Московский научно-исследовательский институт сельского хозяйства «Немчиновка». – Санкт-Петербург, 2014. – 233 с.

386. Левый, А.В. ДНК-маркеры генов устойчивости к фитофторозу и к Y-вирусу у образцов дикого аллотетраплоидного вида картофеля Solanum stoloniferum / А.В. Левый, Е.В. Воронкова, Ю.В. Полюхович, А.П. Ермишин // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2017. – № 2. – С. 46–54.

387. Лехнович, В.С. Краткая история культуры картофеля / В.С. Лехнович // Генетика картофеля. – М. : Наука, 1973. – С. 3–14.

388. Лукша, В.И. Оценка первичных дигаплоидов s. Tuberosum на наличие генов устойчивости к болезням и вредителям методом ПЦР-анализа / В.И. Лукша, Е.В. Воронкова, О.Н. Гукасян, А.П. Ермишин // Молекулярная и прикладная генетика. – 2012. – № 13. – С. 82–87.

389. Макарова, С.С. Устойчивость картофеля к вирусам: современное состояние и перспективы / С.С. Макарова, В.В. Макаров, М.Э. Тальянский, Н.О. Калинина // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21, вып. 1. – С. 62–73.

390. Маханько, В.Л. Сорта картофеля белорусской селекции. Каталог. Издатель и полиграфическое исполнение: Государственное предприятие «Институт системных исследований в АПК НАН Беларуси» / В.Л. Маханько, Г.И. Пискун, Л.Н. Козлова. – Минск, 2018. – 29 с.

391. Маханько, О.В. Детекция генов устойчивости к цистообразующим нематодам в сортообразцах картофеля с помощью SCAR-маркеров / О.В. Маханько, А.И. Силиверстова, Н.И. Дробот, К.А. Щурко, Г.А. Яковлева // Защита картофеля. – 2014. – № 1. – С. 17–18.

392. Международный кодекс номенклатуры культурных растений. Преамбула. Часть I: Принципы: [перевод с английского языка] // Vavilovia. – 2021. – Т.4, вып. 1. – С. 55–59.

393. Муратова, О.А. Южноамериканские виды Solanum alandiae Card. и S. okadae Hawkes et Hjerting как потенциальные источники генов устойчивости к фитофторозу картофеля / О.А. Муратова, М.П. Бекетова, М.А. Кузнецова, Е.В. Рогозина, Э.Е. Хавкин // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2020. – Т. 181, вып. 1. – С. 73–83.

394. Об утверждении единого перечня карантинных объектов Евразийского экономического союза : [решение N 158: принят Евразийской экономической комиссией 30 ноября 2016 г.]. – https://docs.eaeunion.org/Pages/DisplayDocument.aspx?s={e1f13d1d-5914-465c-835f-2aa3762eddda}&w=9260b414-defe-45cc-88a3-eb5c73238076&l={8a412e96-924f-4b3c-8321-0d5e767e5f91}&EntityID=13200

395. Павлючук, Н.В. Метод мультиплексной ПЦР для поиска генотипов картофеля, устойчивых Y- и S- вирусам / Н.В. Павлючук, Е.А. Волуевич, В.Л. Маханько, Н.В. Русецкий // Картофелеводство. – 2013. – № 21. – С. 184–192.

396. Пакуль, В.Н. Источники ценных признаков картофеля (Solanum L.) по пластичности и стабильности в условиях северной лесостепи Западной Сибири / В.Н. Пакуль, Н.А. Лапшинов, А.Н. Гантимурова, В.И. Куликова // Сельскохозяйственная биология. – 2019. – Т. 54, вып. 5. – С. 978–989.

397. Паушева, З.П. Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева. – М. : Агропромиздат, 1988. – 271 с.

398. Понин, И.Я. Положение о порядке испытания гибридов картофеля на устойчивость к золотистой картофельной цистообразующей нематоде / И.Я. Понин, Р.М. Гладкая. – М., 1985. – 16 с.

399. Рогозина, Е.В. Идентификация родительских форм для селекции картофеля, устойчивого к болезням и вредителям, методом мультиплексного ПЦР-анализа / Е.В. Рогозина, Е.В. Терентьева, Е.К. Потокина, Е.Н. Юркина, А.В. Никулин, Я.И. Алексеев // Сельскохозяйственная Биология. – 2019. – Т. 54, вып. 1. – С. 19–30.

400. Рогозина, Е.В. Клоновая коллекция диких клубненосных видов и межвидовых гибридов картофеля, изученная фитопатологическим методом и с помощью ДНК-маркеров / Е.В. Рогозина, Э.Е. Хавкин, Е.А. Соколова, М.А. Кузнецова, Т.А. Гавриленко, Л.А. Лиманцева, В.А. Бирюкова, Н.А. Чалая, Р.В. Джонс, К.Л. Дил // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2013. – № 174. – С. 23–32.

401. Рогозина, Е.В. Межвидовое и внутривидовое разнообразие картофеля по устойчивости к Y-вирусу / Е.В. Рогозина, О.Ю. Шувалов, О.Ю. Антонова, Т.А. Гавриленко // Сельскохозяйственная биология. – 2012. – № 5. – С. 64–69.

402. Рогозина, Е.В. Межвидовые гибриды картофеля как доноры долговременной устойчивости к патогенам / Е.В. Рогозина, Э.Е. Хавкин // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21, вып. 1. – С. 30–41.

403. Российские сорта картофеля. Каталог // ГНУ ВНИИКХ Россельхозакадемии. – Чебоксары : КУП Чувашской Республики «Агро-Инновации», 2011. – 192 с.

404. Рыбаков, Д.А. Номенклатурные стандарты и генетические паспорта сортов картофеля селекции Всероссийского научно-исследовательского института картофеля им. А.Г. Лорха / Д.А. Рыбаков, О.Ю. Антонова, И.Г. Чухина, Н.А. Фомина, Н.С. Клименко, В.В. Желтова, А.А. Мелешин, Е.З. Кочиева, Е.В. Овэс, Х.Х. Апшев, Е.А. Симаков, Т.А. Гавриленко // Биотехнология и селекция растений. – 2020. – Т. 3, вып. 4. – С. 5–52.

405. Сайнакова, А.Б. Исследование коллекционных образцов картофеля на наличие генетических маркеров устойчивости к фитопатогенам / А.Б. Сайнакова, М.С. Романова, С.Н. Красников, О.В. Литвинчук, Я.И. Алексеев, А.В. Никулин, Е.В. Терентьева // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2018. – Т. 22, вып. 1. – С. 18–24.

406. Симаков, Е.А. Как оценивать устойчивость картофеля к Globodera rostochiensis? Российскую шкалу пора привести в соответствие с европейской / Е.А. Симаков, В.А. Яковлева, С.Б. Абросимова, А.А. Дьяченко, В.А. Бирюкова // Защита растений. – 2009(а). – №. 1. – С. 28–29.

407. Симаков, Е.А. Использование межвидовых гибридов-беккророссов в селекции картофеля на устойчивость к патогенам / Е.А. Симаков, И.М. Яшина // Картофелеводство. Сборник научных трудов. Материалы научной конференции «Мировые генетические ресурсы картофеля и их использование в современных направлениях селекции» (125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова). – М.: Россельхозакадемия Всерос. НИИ картоф. хоз-ва, 2012. – С. 52-60.

408. Симаков, Е.А. Сорта картофеля российской селекции / Е.А. Симаков, Б.В. Анисимов, С.В. Жевора, … С.В. Дубинин. – Москва : ФГБНУ ВНИИКХ, 2018(а). – 120 с.

409. Симаков, Е.А. Сорта картофеля, возделываемые в России / Е.А. Симаков, Б.В. Анисимов, Н.П. Склярова, И.М. Яшина, С.Н Еланский. – М. : НП «Русский университет современного дополнительного образования молодежи», 2005. – 112 с.

410. Симаков, Е.А. Сорта картофеля, возделываемые в России / Е.А. Симаков, Б.В. Анисимов, С.Н. Еланский. – М. : Картофелевод, 2008. – 88 с.

411. Симаков, Е.А. Сорта картофеля, возделываемые в России / Е.А. Симаков, Б.В. Анисимов, Н.П. Склярова, И.М. Яшина, С.Н. Еланский. – М. : Агроспас, 2009(b). – 92 с.

412. Симаков, Е.А. Сорта картофеля, возделываемые в России / Е.А. Симаков, Б.В. Анисимов, С.Н. Еланский, В.Н. Зейрук, М.А. Кузнецова, С.В. Мальцев, К.А. Пшеченков, Н.П. Склярова, С.Ю. Спиглазова, И.М. Яшина. – М. : Агроспас, 2010. – 128 с..

413. Симаков, Е.А. Сортовые ресурсы картофеля для возделывания в регионах России / Е.А. Симаков, Б.В. Анисимов, С.В. Жевора, … И.И. Тимофеева. – Москва : ООО "Редакция журнала "Достижения науки и техники АПК", 2018(b). – 172 с.

414. Склярова, Н.П. Происхождение сортов картофеля селекции ВНИИКХ и совместного авторства / Н.П. Склярова, И.М. Яшина, Е.А. Симаков // Картофель и овощи. – 2008. – № 5. – С. 20–23.

415. Скорик, В.П. Картофельная нематода / В.П. Скорик // Тула : Приокское книжное издательство, 1980. – 111 с.

416. Соколова, Е.А. ДНК маркеры генов R1 и R3 как предикторы устойчивости к фитофторозу картофеля / Е.А. Соколова, М.П. Бекетова, Э.Е Хавкин // Докл. РАСХН. – 2010. – № 5. – С. 12–15.

417. Тыктин, Н.В. Борьба с картофельной нематодой путём выведения устойчивых сортов. / Н.В. Тыктин // Работы по гельминтологии. – М. : Издательство Академии наук СССР, 1958. – С. 371–375.

418. Тыктин, Н.В. Изучение устойчивости картофеля против нематоды Heterodera rostochiensis Woll. / Н.В. Тыктин // Труды ВИЗР. – 1961. – № 16. – С. 153–161.

419. Тыктин, Н.В. Селекция картофеля на устойчивость к картофельной нематоде (Heterodera rostochiensis Wollenweber, 1923) / Н.В. Тыктин // Материалы к Пятому Всесоюзному совещанию по изучению нематод. – Самарканд, 1960. – С. 121–123.

420. Усовершенствование методов отбора картофеля на комплексную устойчивость к вирусам и картофельной цистообразующей нематоде : отчёт о НИР / Павлючук Н.В., Воронкова Е.В., Жукова М.И., Зубкевич О.Н., Казючиц И.М. – Минск : ГНУ «ИГЦ НАНБ», 2010. – 93 с.

421. Фадина, О.А. Упреждающая селекция: использование молекулярных маркеров при создании доноров устойчивости картофеля (Solanum tuberosum l.) к фитофторозу на основе сложных межвидовых гибридов / О.А. Фадина, М.П. Бекетова, Е.А. Соколова, М.А. Кузнецова, Т.И. Сметанина, Е.В. Рогозина, Э.Е. Хавкин // Сельскохозяйственная биология. – 2017. – Т. 52, вып. 1. – С. 84–94.

422. Федеральная служба по ветеринарному и фитосанитарному надзору. НАЦИОНАЛЬНЫЙ ДОКЛАД о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2021 году. – Москва, Россия : Минсельхоз России, 2022. – 30 с.

423. Фомина, Н.А. Номенклатурные стандарты и генетические паспорта сортов картофеля селекции Татарского НИИСХ «Казанский научный центр РАН» / Н.А. Фомина, О.Ю. Антонова, И.Г. Чухина, Е.А. Гимаева, З. Сташевски, Т.А. Гавриленко // Биотехнология и селекция растений. – 2020(a). – Т. 3, вып. 3. – С. 55–67.

424. Фомина, Н.А. Номенклатурные стандарты, ваучерные образцы и генетические паспорта сортов картофеля, выведенных в селекционных центрах Сибири и Урала / Н.А. Фомина, О.Ю. Антонова, И.Г. Чухина, Д.А. Рыбаков, А.Д. Сафонова, А.А. Мелешин, Т.А. Гавриленко // Биотехнология и селекция растений. – 2020(b). – Т. 3, вып. 4. – С. 53–76.

425. Хижняк, П.А. Об устойчивости некоторых сортов к нематоде / П.А. Хижняк, В.П. Ефременко // Картофель. – 1956. – № 4.

426. Хютти, А.В. Устойчивость картофеля к карантинным болезням / А.В. Хютти, О.Ю. Антонова, Н.В. Мироненко, Т.А. Гавриленко, О.С. Афанасенко // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21, вып. 1. – С. 51–61.

427. Шанина, Е.П. Применение ДНК-маркеров для оценки исходного селекционного материала картофеля / Е.П. Шанина, Л.Б. Сергеева, М.А. Стафеева, Е.М. Клюкина // Достижения науки и техники АПК. – 2018. – Т. 32, вып. 12. – С. 47–49.

428. Швачко, Н.А. Генетическое разнообразие селекционных сортов картофеля коллекции ВИР, выявленное SSR анализом : Дис. … канд. биол. наук / Швачко Наталия Альбертовна; Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова. – Санкт-Петербург, 2012. – 214 с.

429. Юзепчук, С.В. К вопросу о происхождении картофеля. Изучение культурных растений / С.В. Юзепчук, С.М. Букасов // Труды Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и плем. животноводству. – 1929. – № 3. – С. 593–611.

430. Яшина, И.М. Значение сорта в современных технологиях производства картофеля / И.М. Яшина // Актуальные проблемы современной индустрии производства картофеля: Материалы научно-практической конференции «Картофель 2010». – Чебоксары, 2010. – С. 41–44.

Приложение 1 – Суммарные данные молекулярного скрининга образцов сортов картофеля отечественной селекции

| № п.п. | Сортообразец | Страна происхождения | Год создания | Селекционный центр | Каталожный номер ВИР, k- | Группа устойчивости к патотипу Ro1 ЗКН | ГосРеестр (03.03.21) | Тип цитоплазмы | PVY | | | *Globodera rostochiensis* | | | | | | | *G.pallida* | *Phytophthora infestans* | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | | | $Ry_{sto}$ | | $Ry\text{-}f_{sto}$ | *H1* | | | | | *Gro1-4* | | *Gpa2* | *RB/Rpi-sto1/Rpi-blb1* | | | | | *R3a* | *R1* |
| | | | | | | | | | YES3-3A | STM0003 | GP122-406/EcoRV | 57R | N195 | TG689 | N146 | 239E4left | Gro1-4 | Gro1-4-1 | Gpa2-2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | 1/1’ | 517/1519 | RB-629 | RT-R3a | R1 |
| 1 | Аврора | Rus | 2006 | 1 | 12188 | R | 1 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | + | + | + | + | + | 0 | + |
| 2 | Алена | Rus | 2000 | 2 | 12145 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 3 | Алиса | Rus | 2002 | 3 | 12190 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 4 | Алый парус | Rus | 2011 | 4 | 24701 | нд | 0 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | 0 |
| 5 | Альпинист | Bel | 1999 | 5 | 11920 | R | 0 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 6 | Аметист | Rus | 2014 | 6 | 25336 | нд | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 7 | Амур | Rus | 2015 | 7; 8 | ЭГИ-2017 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 8 | Антошка | Rus | 2008 | 9 | 24703 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 9 | Арина | Rus | 1977 | 10 | 10157 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | 0 |
| 10 | Архидея | Bel | 2002 | 5 | 11921 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 11 | Балтийский | Rus | 1994 | 10 | 12099 | R | 0 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | + | + | 0 |
| 12 | Барин | Rus | 2015 | 6 | ЭГИ-2016 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 13 | Барон | Rus | 2006 | 8 | 12191 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 14 | Бежицкий | Rus | 1993 | 9 | 11748 | R | 0 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 15 | Белогорский ранний | Rus | 1981 | 10 | 12191a | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | 0 |
| 16 | Белоснежка | Rus | 2000 | 6 | 12211 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 17 | Белуха | Rus | 2012 | 11 | 25146 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 18 | Болвинский | Rus | 2008 | 9; 6 | 25127 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 19 | Большевик | Rus | 2002 | 12 | 12144 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 20 | Бородянский розовый | Ukr | 1993 | 13 | 11649 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 21 | Брат-2 | Rus | 2011 | 14 | 25182 | нд | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 22 | Брянская новинка | Rus | 1998 | 9; 6 | 11894 | S | 1 | W/γ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 23 | Брянский деликатес | Rus | 2002 | 9; 6 | ЭГИ-2016 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 24 | Брянский красный | Rus | 2002 | 9; 6 | 12161 | S | 1 | W/γ | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 25 | Брянский надежный | Rus | 2003 | 9; 6 | 12160 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 26 | Брянский приусадебный | Rus | 2004 | 6 | 12162 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 27 | Брянский ранний | Rus | 1992 | 6; 9 | 11827 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 28 | Брянский юбилейный | Rus | 2009 | 9; 6 | 12163 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд |
| 29 | Букет | Rus | 1999 | 6 | 12084 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 30 | Варсна | Ltu | 1975 | 15 | 10703 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 31 | Вдохновение | Rus | 2006 | 4, 16 | 12192 | R | 1 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 32 | Вектар | Bel | 2013 | 5 | 25134 | R | 1 | W/γ | + | + | + | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 33 | Веселовский 2-4 | Rus | 1962 | 10 | 6886 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 34 | Весна белая | Rus | 1994 | 16, 17 | 11895 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | 0 |
| 35 | Ветеран | Rus | 2004 | 18 | 12210 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 36 | Виза | Rus | 2005 | 3 | 12193 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 37 | Вираж | Rus | 2018 | 3 | ЭГИ-2017 | R | 1 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 38 | Владикавказский | Rus | 1996 | 19 | 11896 | R | 0 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд |
| 39 | Волжский | Rus | 1961 | 20 | 6887 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 40 | Вымпел | Rus | 2016 | 6, 21 | ЭГИ-2016 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 41 | Выток | Bel | 1998 | 5 | 11897 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд |
| 42 | Вятка | Rus | 1980 | 22 | 10710 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 43 | Гарант | Bel | 2002 | 5 | 11923 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 44 | Гарт | Ukr | 1990 | 23 | 11272 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 45 | Гатчинский | Rus | 1969 | 10 | 10123 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | 0 |
| 46 | Горизонт | Rus | 1980 | 6 | 22654 | нд | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 47 | Горноуральский | Rus | 1980 | 24 | 10715 | нд | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 48 | Горянка | Rus | 2002 | 25; 6 | 12194 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 49 | Гранат | Bel | 1991 | 5 | 11652 | R | 0 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 50 | Губернатор | Rus | 2005 | 26 | 12195 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 51 | Гусар | Rus | 2017 | 4 | от автора | R | 1 | W/γ | + | + | + | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 52 | Даная | Rus | 2011 | 10 | от автора | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 53 | Дельфин | Bel | 2002 | 5 | 11924 | R | 1 | D | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд |
| 54 | Диво | Rus | 2006 | 6; 27 | 12164 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 55 | Дина | Bel | 2005 | 5 | 11925 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 56 | Донцовский | Rus | 1995 | 16 | 11898 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 57 | Дружный | Rus | 1971 | 6 | 10125 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 58 | Евразия | Rus | 2017 | 10 | ЭГИ-2016 | R | 1 | W/γ | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | + | 0 | 0 |
| 59 | Елизавета | Rus | 1996 | 10 | 11911 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | + |
| 60 | Жаворонок | Rus | 2000 | 10 | 12101 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 61 | Жемчужина | Rus | 2006 | 4, 10 | от автора | R | 0 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 62 | Живица | Bel | 2002 | 5 | 11926 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 63 | Жигулевский | Rus | 2006 | 28; 6 | ЭГИ-2016 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 64 | Жуковский ранний | Rus | 1993 | 6 | ЭГИ-2016 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 65 | Загадка | Rus | 2001 | 6 | 11982 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 66 | Загадка Питера | Rus | 2005 | 10 | от автора | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | 0 |
| 67 | Зарево | Ukr | 1983 | 29 | 10773 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 68 | Зауральский | Rus | 1963 | 30 | 6833 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 69 | Звездочка | Rus | 2012 | 6 | 25209 | нд | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 70 | Здабытак | Bel | 2005 | 5 | 12085 | S | 1 | W/γ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 71 | Зов | Ukr | 1989 | 23 | 11278 | S | 0 | D | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд |
| 72 | Зольский | Rus | 2011 | 25; 6 | 24711 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 73 | Ильинский | Rus | 1999 | 6 | 11919 | S | 1 | W/γ | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 74 | Имандра | Rus | 1934 | 14 | 1562 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 75 | Ирбитский | Rus | 2012 | 8 | 24712 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 76 | Искра | Rus | 1965 | 8; 31 | 10127 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 77 | Кабардинский | Rus | 1973 | 32 | 10151 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 78 | Калибр | Rus | - | 10, 4 | от | нд | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | + | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | 0 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | автора | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 79 | Калинка | Rus | 2010 | 6 | 25148 | R | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 80 | Каменский | Rus | 2009 | 8 | 24714 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 81 | Катюша | Rus | 2011 | 14 | 25183 | нд | 0 | T | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 82 | Катюша | Ukr | 1956 | - | JKI | S | 0 | A | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 83 | Кемеровский | Rus | 1959 | 33 | 6854 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 84 | Кемеровчанин | Rus | 2013 | 33 | ЭГИ-2017 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 85 | Киви | Rus | 1990-е | 6 | 24716 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 86 | Колобок | Rus | 2005 | 6 | 12167 | S | 1 | W/γ | + | + | + | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 87 | Колпашевский | Rus | 1966 | 34 | 6898 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 88 | Кореневский | Rus | 1931 | 6 | 1057 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 89 | Кормилец | Rus | 2008 | 35 | 24718 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 90 | Корона | Rus | 1999 | 6; 36 | 11998 | S | 1 | W/γ | + | + | + | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 91 | Кортни | Rus | 2016 | 37, 6 | ЭГИ-2016 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 92 | Красавица | Rus | 2008 | 9; 6 | 24721 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 93 | Красная горка | Rus | 2005 | 35 | 12200 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 94 | Красная заря | Rus | 2008 | 6 | 24720 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 95 | Красная роза | Rus | 2001 | 6 | 11999 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 96 | Красноуфимский | Rus | 1948 | 31 | 1557 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 97 | Кристалл | Rus | 1980 | 38 | 10774 | R | 0 | T | 0 | 0 | 0 | + | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 98 | Кузнечанка | Rus | 2009 | 33 | ЭГИ-2017 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 99 | Кустаревский | Rus | 2008 | 9 | 24722 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 100 | Ладожский | Rus | 2007 | 1 | 12197 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 101 | Лазарь | Rus | 1999 | 2 | 12146 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 102 | Лазурит | Bel | 2002 | 5 | 11899 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 103 | Лаймдота | Lva | 1933 | 39 | 6839 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 104 | Лакомка | Rus | 2004 | 6; 36 | 12169 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 105 | Ласунак | Bel | 1988 | 5 | 11285 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 106 | Лекарь | Rus | 2015 | 6 | 25343 | нд | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 107 | Лига | Rus | 2007 | 4 | от автора | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | + |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 108 | Лидер | Rus | 2002 | 40 | 12199 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 109 | Ломоносовский | Rus | 2011 | 10 | от автора | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 110 | Луговской | Ukr | 1987 | 13 | 11658 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 111 | Лыбидь | Ukr | 1993 | 13 | 12059 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 112 | Любава | Rus | 2003 | 33, 6 | 12094 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 113 | Люкс | Rus | 2016 | 7, 8 | ЭГИ-2017 | R | 1 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 114 | Майский цветок | Rus | 2016 | 10 | от автора | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 115 | Манифест | Bel | 2014 | 5 | получен из Белогорки | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 116 | Марс | Rus | 2002 | 6; 36 | 12000 | S | 1 | D | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд |
| 117 | Матушка | Rus | 2011 | 41, 6 | 24723 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 118 | Маугли | Rus | 2008 | 9 | 24725 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 119 | Метеор | Rus | 2013 | 6 | ЭГИ-2016 | R | 1 | W/γ | + | + | + | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 120 | Москворецкий | Rus | 1997 | 6 | 24726 | S | 1 | W/γ | + | + | + | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 121 | Мурманский | Rus | 1950 | 14 | 1591 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 122 | Мусинский | Rus | 2013 | 25; 6 | 25312 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 123 | Надежда | Rus | 2009 | 6 | 25213 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 124 | Накра | Rus | 2000 | 42, 6, 33 | 11916 | S | 1 | W/γ | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 125 | Нальчикский | Rus | 2011 | 32; 6 | 24728 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 126 | Нарочь | Bel | 1986 | 5 | 10948 | R | 0 | T | 0 | 0 | 0 | + | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 127 | Нарт 1 | Rus | 2002 | 25 | 11290 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 128 | Нарымка | Rus | 1989 | 34 | 11291 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 129 | Наука | Rus | 1974 | 30 | 10198 | нд | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 130 | Наяда | Rus | 2004 | 4, 16 | 12157 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 131 | Невский | Rus | 1982 | 43 | 10736 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | 0 |
| 132 | Нестеровский | Ukr | - | 44 | 11294 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 133 | Никулинский | Rus | 1996 | 6 | 12171 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 134 | Огниво | Rus | 2007 | 3 | 12201 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | + | + | + | + | + | + | 0 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 135 | Одиссей | Bel | 2005 | 5 | 12087 | S | 1 | W/γ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 136 | Олимп | Rus | 2003 | 6; 36 | 12001 | S | 1 | W/γ | + | + | + | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 137 | Оредежский | Rus | 2002 | 10 | 11912 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | 0 |
| 138 | Очарование | Rus | 2009 | 4, 45, 16 | от автора | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 139 | Памяти Осиповой | Rus | 2005 | 45, 46 | 12105 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 140 | Парус | Rus | 1977 | 47 | 24733 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 141 | Петербургский | Rus | 1996 | 10 | 11913 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | + |
| 142 | Погарский | Rus | 2004 | 9; 6 | 12173 | S | 1 | W/γ | + | + | + | + | + | + | + | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 143 | Пранса | Rus | 2001 | 6 | 25167 | нд | 0 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 144 | Престиж | Rus | 2009 | 9; 6 | 24738 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 145 | Прибрежный | Rus | 1980 | 48 | 10779 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 146 | Пригожий 2 | Bel | 1981 | 5 | 10747 | R | 0 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 147 | Приекульский ранний | Lva | 1953 | 39 | 1350 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 148 | Призер | Rus | 2010 | 6, 36 | 25217 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 149 | Приморский (При-12) | Rus | 1992 | 49 | 24810 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 150 | Пролисок | Ukr | 1991 | 29 | 22639 | R | 0 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 151 | Рамзай | Rus | 2002 | 50; 6 | 11914 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 152 | Рапсодия | Rus | 2010 | 9 | 25130 | нд | 0 | D | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 153 | Рассвет | Rus | 1976 | 51; 6 | 10213 | нд | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 154 | Регги | Rus | 2016 | 37 | ЭГИ-2018 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | 0 | нд | нд | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | нд | + | 0 |
| 155 | Резерв | Rus | 1984 | 6 | 10751 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 156 | Ресурс | Rus | 1993 | 6; 52; 23 | 11663 | S | 1 | W/γ | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 157 | Рождественский | Rus | 1993 | 10 | 11906 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | + |
| 158 | Ромашка | Ukr | 1986 | 29 | 11301 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 159 | Росинка (Расінка) | Bel | 1994 | 5 | 11993 | R | 0 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 160 | Россиянка | Rus | 2000 | 6 | 12057 | R | 1 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 161 | Румянка | Ukr | 2004 | 54 | 12212 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 162 | Русалка | Rus | 2002 | 55 | 24740 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 163 | Русич | Rus | 2008 | 9 | 24741 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 164 | Русская красавица | Rus | 2011 | 10 | 25142 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | 0 |
| 165 | Рябинушка | Rus | 2007 | 1 | 12203 | R | 1 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 166 | Самба | Rus | 2019 | 37, 6 | ЭГИ-2017 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 167 | Сапрыкинский | Rus | 2003 | 23 | 12174 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 168 | Саровский | Rus | 2014 | 56, 6 | ЭГИ-2017 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 169 | Свенский | Rus | 2007 | 9; 6 | 24743 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 170 | Светлячок | Mda | 1984 | 57 | 10953 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 171 | Северянин | Rus | 2009 | 14 | 24744 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 172 | Сентябрь | Rus | 1998 | 2 | 12147 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 173 | Сердолик | Rus | - | 10 | от автора | нд | 0 | W/γ | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | + | + | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | 0 |
| 174 | Сиверский (селекционный клон 3602/28) | Rus | 2020 | 10 | от автора | нд | 0 | W/γ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | + | 0 | + | + | + | + | + | 0 | 0 |
| 175 | Синева | Rus | 2000 | 49 | 12060 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 176 | Синтез | Bel | 1995 | 5 | 11666 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 177 | Сиреневый туман | Rus | 2011 | 4 | 25143 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | 0 |
| 178 | Сказка | Rus | 2004 | 45, 4, 16 | 11987 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 179 | Скарб | Bel | 2002 | 5 | 11904 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 180 | Скороплодный | Rus | 1999 | 6 | 12003 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 181 | Смена | Rus | 1970 | 6 | 10146 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 182 | Снегирь | Rus | 2001 | 43, 16 | 11984 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | + |
| 183 | Сокольский | Rus | 1998 | 23; 6 | 12209 | S | 1 | W/γ | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 184 | Солнышко | Rus | 2009 | 58 | 10762 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 185 | Столовый 19 | Rus | 1964 | 10 | 6864 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | 0 |
| 186 | Сударыня | Rus | 2009 | 45 | от автора | R | 1 | W/γ | + | + | + | + | + | + | + | 0 | + | + | 0 | + | + | + | + | + | + | 0 |
| 187 | Сузорье | Bel | 1998 | 5 | 11992 | R | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд | нд |
| 188 | Суйдинский ранний | Rus | 1974 | 10 | 6843 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 189 | Танго | Rus | 2015 | 37 | ЭГИ-2016 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 190 | Теща | Rus | 2006 | 41 | 25007 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 191 | Томич | Rus | 1998 | 34 | 11889 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 192 | Тулеевский | Rus | 2006 | 33, 6 | 24752 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | 0 |
| 193 | Удача | Rus | 1994 | 6 | 11900 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 194 | Украинский розовый | Ukr | 1989 | 29 | 22640 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 195 | Успех | Rus | 1999 | 6 | 12004 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 196 | Утенок | Rus | 1998 | 50; 6 | 11915 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | нд | нд | нд | нд | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 197 | Фаленский | Rus | 1954 | 22 | 2730 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 198 | Фермер | Rus | 2013 | 10 | 25269 | нд | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 199 | Филатовский | Rus | 1981 | 49 | 18319 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 200 | Фиолетовый | Rus | 2014 | 6 | ЭГИ-2016 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 201 | Хибинский ранний | Rus | 1967 | 31 | 6928 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 202 | Холмогорский | Rus | 2005 | 45, 46 | 12111 | R | 1 | D | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | 0 |
| 203 | Чайка | Rus | 2005 | 3 | 12207 | S | 1 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 204 | Чародей | Rus | 2000 | 43, 16 | 11908 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | 0 | + |
| 205 | Чароит | Rus | 2014 | 4, 10 | 25221 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | нд | нд | + | 0 |
| 206 | Чая | Rus | 2007 | 35 | 12241 | S | 0 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 207 | Шаман | Rus | 1999 | 10 | 12235 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 208 | Шурминский 2 | Rus | 1991 | 22 | 11670 | R | 0 | T | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 209 | Энергия | Rus | 1990 | 51 | 11994 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 210 | Эффект | Rus | 1995 | 6 | 12178 | S | 1 | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 211 | Юбилей Жукова | Rus | 2000 | 6 | 12179 | S | 1 | W/γ | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд |
| 212 | Юбилейный Осетии | Rus | 1974 | 19 | 10233 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 213 | Юпитер | Rus | 2008 | 9 | 24757 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | нд | нд | нд | нд | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 214 | Явар | Bel | 1994 | 5 | 11907 | S | 0 | T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Примечание. Клоны ‘Сердолик’ и ‘Калибр’ находится в Госсортоиспытании. Препарат ДНК сорта ‘Катюша’ (украинская селекция) предоставлен доктором Рамоной Тиме (Julius Kühn-Institute, Германия).

Результаты скрининга: «+» – наличие маркера; «0» – отсутствие маркера; «нд» – не анализировался.

Группа устойчивости к патотипу Ro1 ЗКН : «S» – восприимчив; «R» – устойчив; «нд» – нет данных.

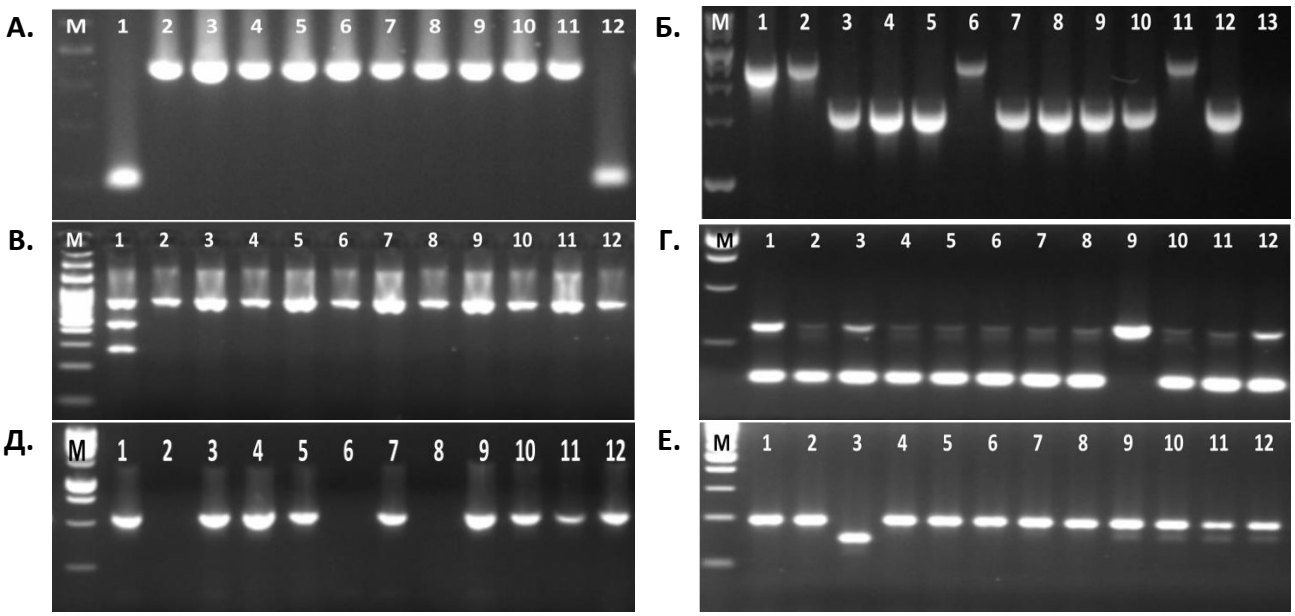
ГосРеестр (03.03.21): «1»– входит в актуальный ГосРеестр сортов, допущенных к использованию на территории РФ; «0» – не входит.

Обозначения селекционных центров (номера присвоены по порядку по мере встречаемости в списке):

| | |
|---|---|
| 1 | Всеволожская СС |
| 2 | Омский аграрный НЦ |
| 3 | Федеральный аграрный НЦ Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого |
| 4 | Селекционная фирма «ЛиГа» |
| 5 | НПЦ НАН Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству |
| 6 | ВНИИКХ им. А.Г.Лорха |
| 7 | Агрофирма «КРиММ» |
| 8 | УрФАНИЦ УрО РАН |
| 9 | Брянская ОС по картофелю |
| 10 | Ленинградский НИИСХ «Белогорка» |
| 11 | Горно-Алтайский государственный университет |
| 12 | ЭХ «Большевик» |
| 13 | Институт картофелеводства УААН |
| 14 | Полярная опытная станция филиал ВИР |
| 15 | Литовский НИИ |
| 16 | ИОГен им. Н.И. Вавилова |
| 17 | Северо-Западный НПО по селекции и растениеводству «Белогорка» |
| 18 | Хабаровский ФИЦ ДВО РАН |
| 19 | Северо-Кавказский ФНАЦ |
| 20 | Ульяновская ОС по картофелю |
| 21 | Агроцентр «Коренево» |
| 22 | Фаленская СС |
| 23 | Полесская ОС |
| 24 | Челябинская ОС |
| 25 | Кабардино-Балкарский НЦ РАН |
| 26 | Южно-Уральский НИИ садоводства и картофелеводства |
| 27 | семейная ферма Диво» |
| 28 | Самарский НЦ РАН |
| 29 | Украинский НИИ картофельного хозяйства |
| 30 | Курганская ОС |
| 31 | ВИР им. Н.И.Вавилова |
| 32 | Кабардино-Балкарский НИИСХ |
| 33 | Кемеровский НИИСХ |
| 34 | Сибирский федеральный НЦ агробиотехнологий РАН |
| 35 | Сибирский НИИСХ |
| 36 | ЗАО «Акросия» |
| 37 | ФИЦ Казанский НЦ РАН |
| 38 | Калужская ОС |
| 39 | Приекульская ОС |
| 40 | Фермерское хозяйство «СеДеК » |
| 41 | Пензенский НИИСХ |
| 42 | Нарымская государственная СС |
| 43 | Северо-Западный НИИСХ |
| 44 | Львовский НАУ |
| 45 | Ленинградский НИИСХ РАСХН |
| 46 | Холмогорская ОС животноводства и растениеводства |
| 47 | Уральский НИИСХ |
| 48 | Сахалинский опорный пункт |
| 49 | Приморский НИИСХ |
| 50 | Федеральный НЦ лубяных культур |
| 51 | Московске отделение ВИР |
| 52 | ОС по картофелю «Ульяновская» |
| 53 | Елецкая ОС по картофелю |
| 54 | Институт СХ Полесья |
| 55 | Калужский НИПТИ |
| 56 | СибНИИСХиТ |
| 57 | Молдавский НИИ |
| 58 | Камчатский НИИСХ |

Приложение 2 – Примеры молекулярного скрининга отечественных сортов картофеля с использованием маркеров генов устойчивости и маркеров типов цитоплазм

Приложение 2.1 – Определение типов цитоплазмы у сортов картофеля при помощи маркеров из набора К. Хосака, Р. Санетомо (Hosaka, Sanetomo, 2012)




**А. Маркер Т.**
Сорта (в скобках указан тип цитоплазмы): 1 – Памяти Осиповой (Т), 2 – Жемчужина (D), 3 – Очарование (D), 4 – Евразия (D), 5 – Невский (D), 6 – Даная (D), 7 – Наяда (D), 8 – Гусар (D), 9 – Майский цветок (D), 10 – Весна белая (D), 11 – Сиреневый туман (D), 12 – Вдохновение (Т). М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**Б. Маркер ALM4/5.**
Сорта (в скобках указан тип цитоплазмы): 1 – Престиж (D), 2 – Красная роза (D), 3 – Красноуфимский (Т), 4 – Аврора (Т), 5 – Наука (Т), 6 – Диво (D), 7 – Аврора (Т), 8 – Рябинушка (Т), 9 – Нарт 1 (Т), 10 – Смена (Т), 11 – Нальчикский (D), 12 – Мурманский (Т), 13 – Олимп (W/γ). М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 1 kb».

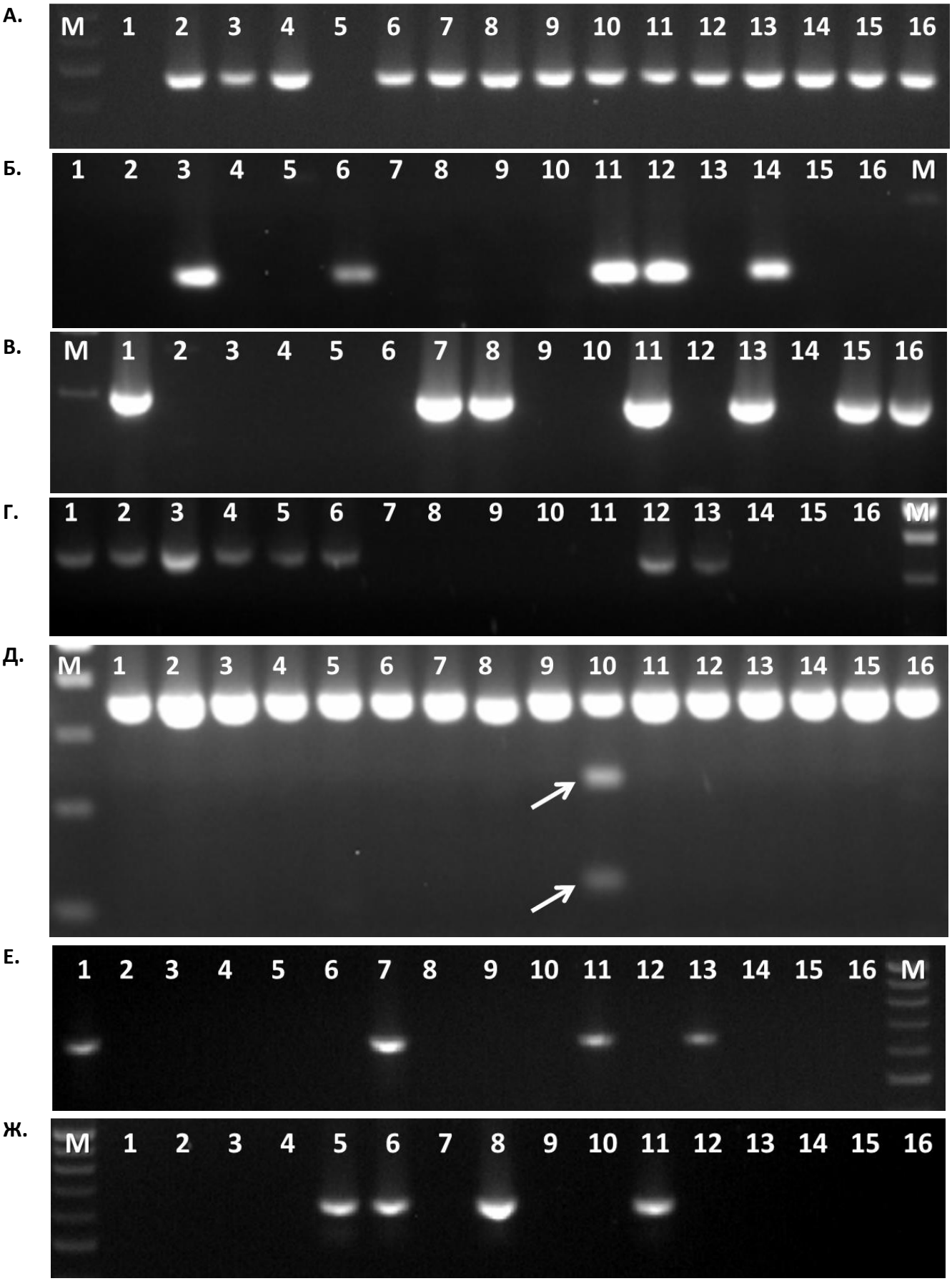
**В. Маркер А (BamHI).**
Сорта (в скобках указан тип цитоплазмы): 1 – Катюша (Украина, А), 2 – Елизавета (Т), 3 – Русская красавица (D), 4 – Аврора (Т), 5 – Ладожский (D), 6 – Русалка (Т), 7 – Гатчинский (Т), 8 – Аврора (Т), 9 – Брянская новинка (W/γ), 10 – Елизавета (Т), 11 – Петербургский (Т), 12 – Белоснежка (D). М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**Г. Маркер SAC (BamHI).**
Сорта (в скобках указан тип цитоплазмы): 1 – Красная Горка (Т), 2 – Лыбидь (Т), 3 – Россиянка (Т), 4 – Белогорский ранний (D), 5 – Вектар (W/γ), 6 – Арина (D), 7 – Наяда (D), 8 – Русалка (Т), 9 – Saikai-35 (P), 10 – Букет (D), 11 – Малиновка (D), 12 – Брянская новинка (W/γ). М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 1 kb».

**Д. Маркер D (Region 1).**
Сорта (в скобках указан тип цитоплазмы): 1 – Ирбитский (D), 2 – Вираж (T), 3 – Удача (D), 4 – Белоснежка (D), 5 – Самбо (D), 6 – Антонина (T), 7 – Жигулевский (D), 8 – Сударыня (W/γ), 9 – Ладожский (D), 10 – Матушка (D), 11 – Весна белая (D), 12 – Тулеевский (D). M – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 1 kb».

**Е. Маркер S.**
Сорта (в скобках указан тип цитоплазмы): 1 – Брянская новинка (W/γ), 2 – Оредежский (T), 3 – Sakai-35 (P), 4 – Снегирь (D), 5 – Аврора (T), 6 – Весна белая (D), 7 – Эффект (D), 8 – Вдохновение (T), 9 – Букет (D), 10 – Русская красавица (D), 11 – Гатчинский (T), 12 – Гусар (W/γ). M – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

Приложение 2.2 – Скрининг российских селекционных сортов с маркерами генов *H1* и *Gro1-4*, контролирующих устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*



**А. Маркер 57R.**
Сорта: 1 – Алиса, 2 – Сударыня, 3 – Аврора, 4 – Сударыня, 5 – Виза, 6 – Сударыня, 7 – Балтийский, 8 – Сударыня, 9 – Балтийский, 10 – Холмогорский, 11 – Балтийский, 12 – Холмогорский, 13 – Сударыня, 14 – Холмогорский, 15 – Сударыня, 16 – Холмогорский. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**Б. Маркер TG689.**
Сорта: 1 – *S. gourlayi*, k-12403, 2 – Лидер, 3 – Sante, 4 – Весна белая, 5 – Гатчинский, 6 – Живица, 7 – Арина, 8 – Удача, 9 – Елизавета, 10 – Сентябрь, 11 – Архидея, 12 – Шурминский 2, 13 – Брянский надежный, 14 – Россиянка, 15 – Ветеран, 16 – Брянский деликатес. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**В. Маркер N146.**
Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Очарование, 2 – Загадка Питера, 3 – Сиреневый туман, 4 – Памяти Осиповой, 5 – Юбилей Жукова, 6 – Чароит, 7 – Алый парус, 8 – Наяда, 9 – Русская красавица, 10 – Сказка, 11 – Даная, 12 – Снегирь, 13 – Вдохновение, 14 – Чародей, 15 – Ломоносовский, 16 – Лига. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**Г. Маркер N195.**

Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Cara, 2 – Даная, 3 – Sante, 4 – Вдохновение, 5 – Живица, 6 – Ломоносовский, 7 – Эффект, 8 – Загадка Питера, 9 – Столовый 19, 10 – Памяти Осиповой, 11 – Холмогорский, 12 – Наяда, 13 – Очарование, 14 – Сказка, 15 – Сиреневый туман, 16 – Снегирь. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**Д. Маркер 239E4left/AluI.**

Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Весна белая, 2 – Памяти Осиповой, 3 – Памяти Осиповой, 4 – Наяда, 5 – Сударыня, 6 – Живица, 7 – Белогорский ранний, 8 – Погарский, 9 – Невский, 10 – Sante, 11 – Сапрыкинский, 12 – Ломоносовский, 13 – Холмогорский, 14 – Вдохновение, 15 – Даная, 16 – Балтийский. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

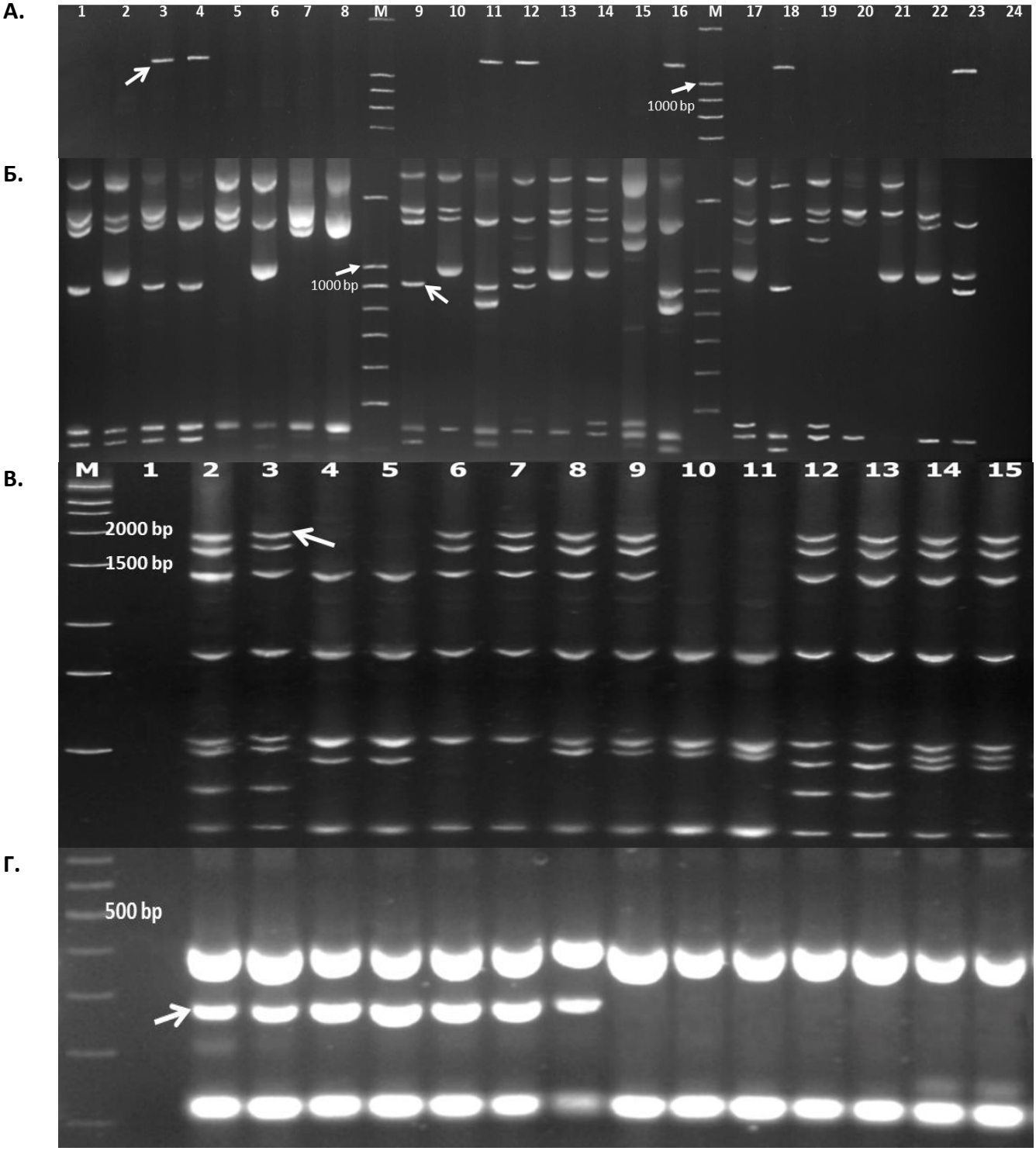
**Е. Маркер Gro1-4.**

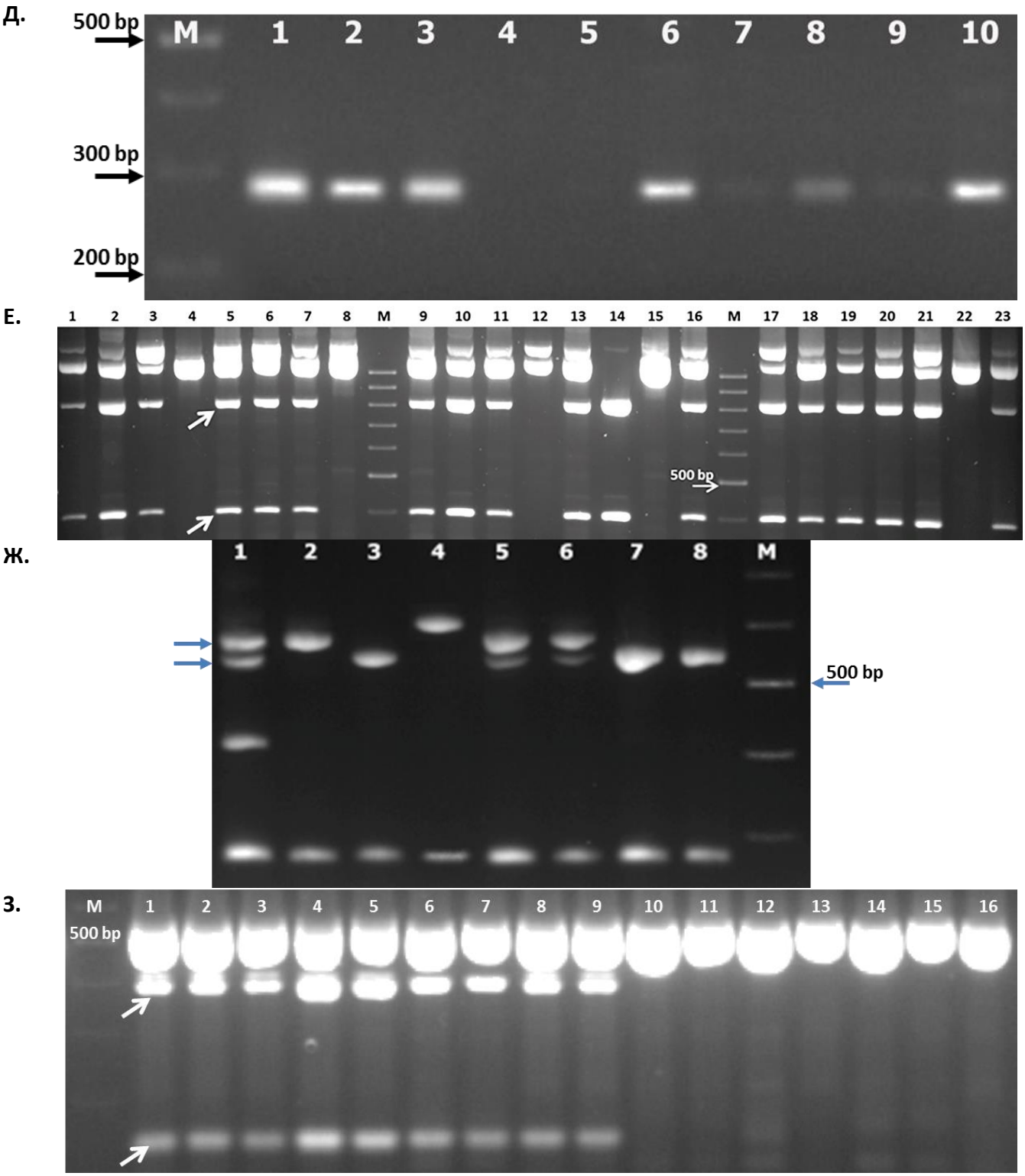
Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Златка, 2 – Алый парус, 3 – Лина, 4 – Даная, 5 – Юна, 6 – Весна белая, 7 – Сафо, 8 – Чародей, 9 – Снегирь, 10 – Жемчужина, 11 – Чароит, 12 – Вдохновение, 13 – Златка, 14 – Сказка, 15 – Лига, 16 – Майский цветок. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**Ж. Маркер Gro1-4-1.**

Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Весна белая, 2 – Памяти Осиповой, 3 – Памяти Осиповой, 4 – Наяда, 5 – Сударыня, 6 – Живица, 7 – Белогорский ранний, 8 – Погарский, 9 – Невский, 10 – Сиреневый туман, 11 – Сапрыкинский, 12 – Ломоносовский, 13 – Холмогорский, 14 – Вдохновение, 15 – Даная, 16 – Балтийский. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

Приложение 2.3 – Скрининг российских селекционных сортов с маркерами генетических факторов, ассоциированных с устойчивостью к патотипам Pa2, Pa2 *G. pallida*






**А. Маркер Gpa2-1.**

Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Антонина; 2 – Гранд; 3 – Вымпел; 4 – Алый парус; 5 – Накра; 6 – Танго; 7 – Red Lady; 8 – Queen Anne; 9 – Labella; 10 – Самба; 11 – Сиреневый туман; 12 – Чароит; 13 – Damaris; 14 – Estrella; 15 – Невский; 16 – Даная; 17 – Гусар; 18 – Метеор; 19 – Наяда; 20 – Red Scarlett; 21 – Евразия; 22 – Alouette; 23 – Утро; 24 – отрицательный контроль ($H_2O$). М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**Б. Маркер 77R/HaeIII.**

Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Cara; 2 – Innovator; 3 – Вымпел; 4 – Алый парус; 5 – Накра; 6 – Танго; 7 – Red Lady; 8 – Queen Anne; 9 – Cara; 10 – Innovator; 11 – Метеор; 12 – Чароит; 13 – Пламя; 14 – Гранд; 15 – Alouette; 16 – Метеор; 17 – Гусар; 18 – Даная; 19 – Евразия; 20 – Ломоносовский; 21 – Наяда; 22 – Red Scarlett; 23 – Утро; 24 – отрицательный контроль ($H_2O$). М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**В. Маркер TG432/RsaI.**
**Г. Маркер GP179/RsaI.**

Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – отрицательный контроль ($H_2O$); 2 – Холмогорский; 3 – Красавчик; 4 – Гранд; 5 – Гусар; 6 – Накра; 7 – Самба; 8 – Метеор; 9 – Невский; 10 – Чароит; 11 – Чароит; 12 – Даная; 13 – Утро; 14 – Queen Anne; 15 – Estrella. М – маркер молекулярного веса.

**Д. Маркер HC.**

Сорта: 1 – Innovator; 2 – Ломоносовский; 3 – Даная; 4 – Alouette; 5 – Пламя; 6 – Танго; 7 – Наяда; 8 – Антонина; 9 – Красавчик; 10 – Red Scarlett. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**Е. Маркер GP21/DraI.**

Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Cara; 2 – Innovator; 3 – Вымпел; 4 – Алый парус; 5 – Накра; 6 – Танго; 7 – Red Lady; 8 – Queen Anne; 9 – Колобок; 10 – Лига; 11 – Метеор; 12 – Чароит; 13 – Пламя; 14 – Гранд; 15 – Alouette; 16 – Самба; 17 – Гусар; 18 – Даная; 19 – Евразия; 20 – Ломоносовский; 21 – Наяда; 22 – Невский; 23 – Утро. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

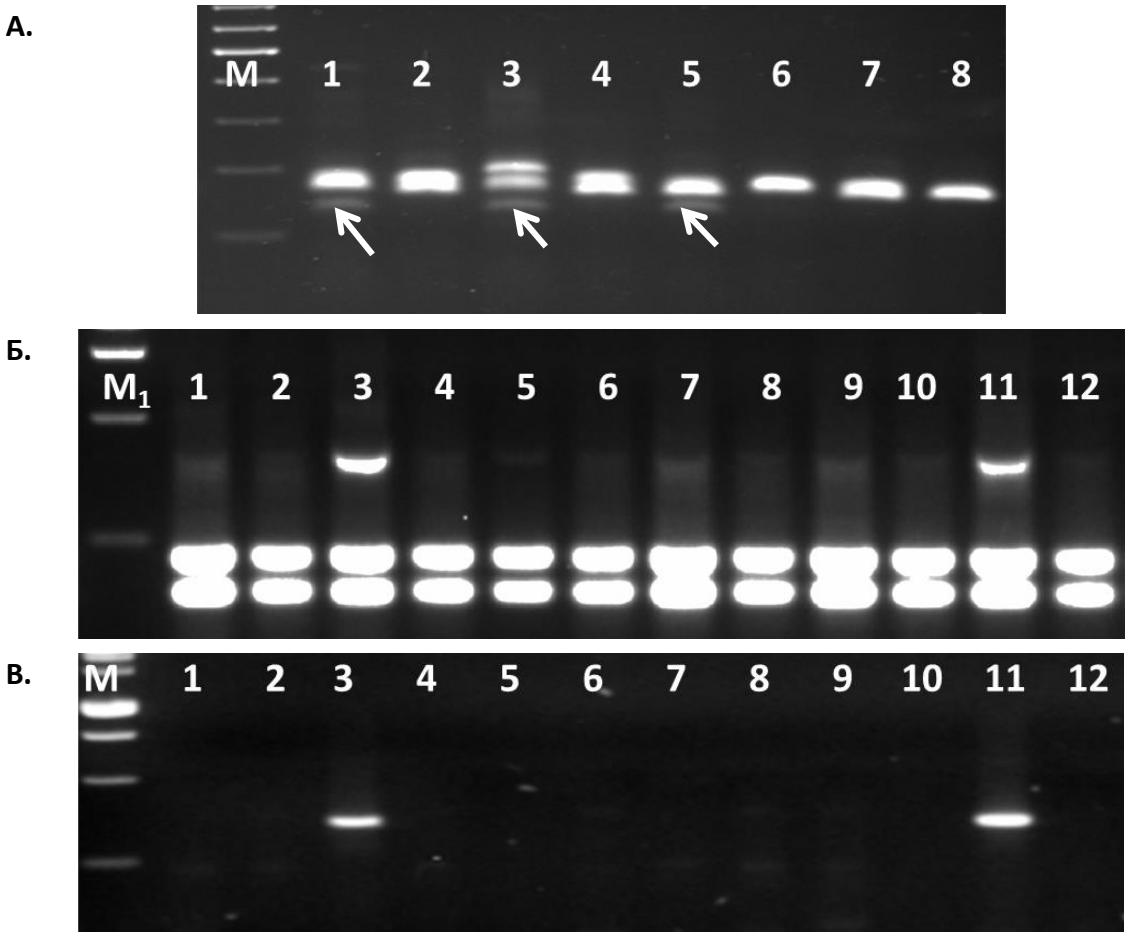
**Ж. Маркер GP34/TaqI.**

Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Cara; 2 – Innovator; 3 – Даная; 4 – Чароит; 5 – Вымпел; 6 – Гранд; 7 – Alouette; 8 – Наяда; М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**З. Маркер GP179/EcoRV.**

Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Антонина; 2 – Евразия; 3 – Гусар; 4 – Гранд; 5 – Холмогорский; 6 – Алый парус; 7 – Ломоносовский; 8 – Метеор; 9 – Лига; 10 – Чароит; 11 – Queen Anne; 12 – Утро; 13 – Estrella; 14 – Labella; 15 – Невский; 16 – Даная. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

Приложение 2.4 – Скрининг российских селекционных сортов с маркерами генов $Ry_{sto}$/$Ry$-$f_{sto}$ устойчивости к PVY

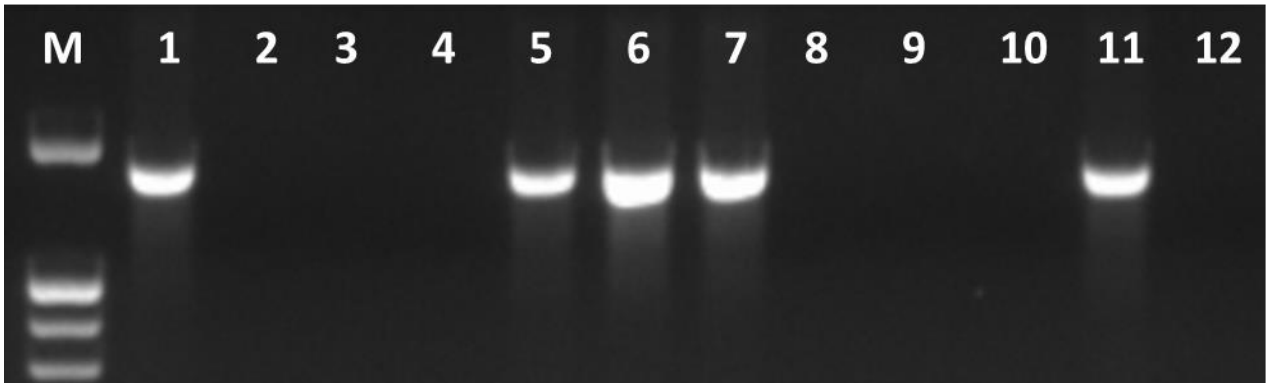



**А. Маркер STM0003.**
Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Метеор, 2 – Лакомка, 3 – Колобок, 4 – Кормилец, 5 – Брянский красный, 6 – Прибрежный, 7 – Надежда, 8 – Букет. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

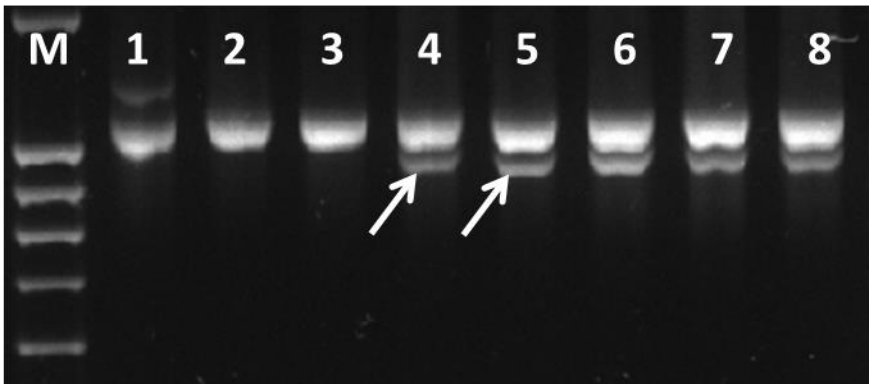
**Б. Маркер GP122-406/EcoRV.**
**В. Маркер YES3-3A.**
Сорта: 1 – Жуковский ранний, 2 – Даная, 3 – Метеор, 4 – Сказка, 5 – Ладожский, 6 – Жигулевкий, 7 – Голубизна, 8 – Удача, 9 – Фиолетовый, 10 – Никулинский, 11 – Накра, 12 – Барин. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 1 kb».

Приложение 2.5 – Скрининг российских селекционных сортов с маркерами генов *R1*, *R3a* расоспецифической устойчивости к *P. infestans*

**А.**



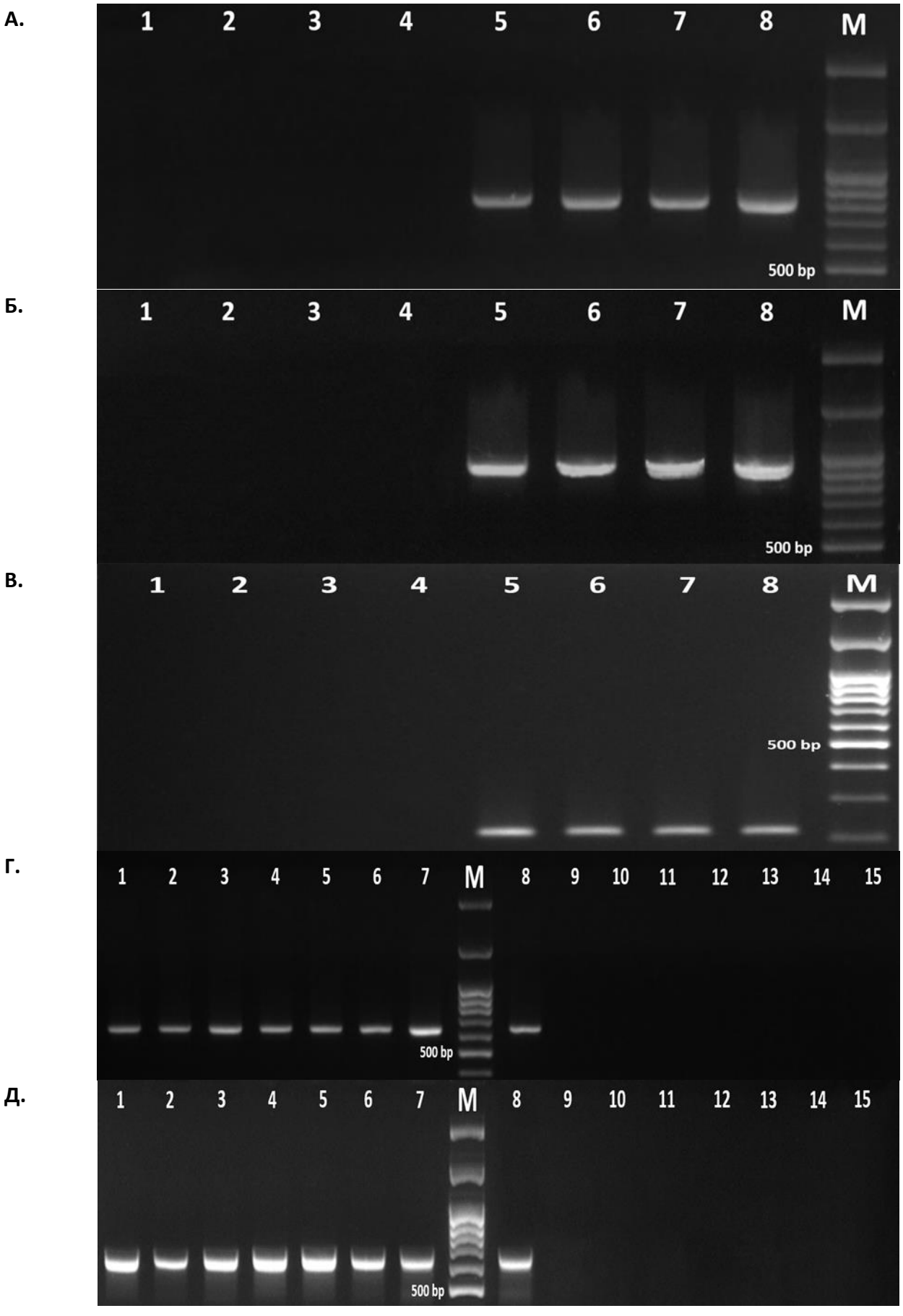

**Б.**




**А. Маркер R1.**
Сорта: 1 – Танго, 2 – Невский, 3 – Ирбитский, 4 – Матушка, 5 – Барин, 6 – Накра, 7 – Ладожский, 8 – Фиолетовый, 9 – Антонина, 10 – Сударыня, 11 – Жигулевкий, 12– Метеор. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

**Б. Маркер RT-R3a.**
Сорта (стрелкой указан диагностический фрагмент): 1 – Гусар, 2 – Ломоносовский, 3 – Вираж, 4 – Чароит, 5 – Жигулевский, 6 – Накра, 7 – Антонина, 8 – Невский. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500».

Приложение 2.6 – Скрининг российских селекционных сортов с маркерами генов *RB/Rpi-blb1/Rpi-sto1* устойчивости к широкому спектру рас *P. infestans*



**А. Маркер BLB1F/R.**
**Б. Маркер Rpi-sto1.**
**В. Маркер 1/1'.**

Сорта: 1 – Ильинский; 2 – Метеор; 3 – Накра; 4 – Погарский; 5 – Аврора; 6 – Сиверский; 7 – Огниво; 8 – сеянец *S. stoloniferum*, PI 205522. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500+3000».

**Г. Маркер RB-629.**
**Д. Маркер 517/1519.**

Сорта: 1 – Аврора; 2 – Сиверский; 3 – Балтийский; 4 – Евразия; 5 – 1604/16; 6 – Огниво; 7 – Сударыня; 8 – сеянец *S. stoloniferum*, PI 205522; 9 – Ильинский; 10 – Метеор; 11 – Накра; 12 – Погарский; 13 – Голубизна; 14 – Жигулевский; 15 – Ветеран. М – маркер молекулярного веса «Сибэнзим 100 bp + 1500+3000».

Приложение 3. Информация о родословных сортов и селекционных клонов, созданных в Ленинградском НИИСХ «Белогорка» и ООО Селекционной фирме «ЛиГа»

| № п/п | Название сорта | Информация о родословных белогорских сортов и селекционных клонов | Дикие и культурные виды, участвовавшие в гибридизации | Ссылки |
|---|---|---|---|---|
| 1 | ‘Вдохновение’ ***T-тип*** (ЛГ 21597/2) | {[175-13 x Svk2(60)]$F_2$ ***тип неизв.*** x ‘Gitte’, ***T-тип*** }$B_1I_1$ x {[68(65)-8 ***D-тип*** x 1k15-16 ***тип неизв.*** ]$F_2$ x ‘Dekama’, ***тип неизв.*** }$B_1I_1$ ; [(175-13 ***тип неизв.*** x ‘Невский’, ***D-тип***)$F_2$ x Гибрид390 ***тип неизв.*** ]$B_1I_1$ ; ‘Вдохновение’, ***T-тип*** | *S. demissum*<br>*S. vernei* (48)<br>*S. stoloniferum*<br>*S. phureja* (48) - 2 формы,<br>*S. tuberosum* L. | Лебедева, 2014;<br>Гариленко и др., 2018 |
| 2 | ‘Весна белая’ ***D-тип*** | Сомаклональный вариант сорта ‘Весна’ (в результате соматической мутации у сорта ‘Весна’). [(‘Cobbler’ ***тип неизв.*** x 1130 ***тип неизв.*** )$F_2$ x ‘Katahdin’ ***T-тип***]$B_1I_1$ ; [(131-1П ***тип неизв.*** x ‘Earlaine’, ***тип неизв.*** )$F_2$ x ‘Burgonia’, ***тип неизв.*** ]$B_1I_1$ ; ‘Весна’, ***тип неизв.*** | *S. demissum* (144)<br>*S. stoloniferum* (96)<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014 |
| 3 | ‘Гусар’ ***W/γ -тип*** (ЛГ 1.04/4) | ‘Arosa’, ***W/γ -тип*** x ‘Вдохновение’, ***T-тип*** | *S. demissum*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. vernei*<br>*S. andigenum* Hawkes<br>*S. phureja*<br>*S. tuberosum* | Анкета сорта;<br>Гариленко и др., 2018 |
| 4 | ‘Даная’ ***D-тип*** (ЛГ 02.4/2) | Получен путём инцухта (частично неконтролируемым) из сорта ‘Наяда’, ***D-тип*** | *S. demissum* (144)<br>*S. vernei* (48)<br>*S. stoloniferum* (96)<br>*S. andigenum*<br>*S. phureja* (48)<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014 |
| 5 | ‘Евразия’ ***W/γ -тип*** (5403/2) | ‘Barbara’, ***W/γ -тип*** x 8410/9 ***тип неизв.*** x ‘Невский’, ***D-тип*** x *S. andigenum* ***тип неизв.*** ; ‘Балтийский’, ***T-тип*** ; ‘Евразия’, ***W/γ -тип*** | *S. demissum*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. vernei*<br>*S. andigenum* | Анкета сорта,<br>Гариленко и др., 2018 |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 6 | ‘Лига’<br>***D-тип***<br>(ЛГ 15.99/2) | {[175-13 x Svk2(60)]$F_2$ ***тип неизв.*** x ‘Omega’ ***D-тип*** }$B_1I_1$<br>x<br>{[117(74) ***тип неизв.*** x ‘Latona’ ***тип неизв.*** ] $F_2$ x Гибрид 390 ***тип неизв.*** }$B_1I_1$<br>68(65)-8 ($I_2$) ***D-тип***<br>‘Лига’ ***D-тип*** | *S. demissum*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. vernei* (48)<br>*S. andigenum*<br>*S. phureja* (48)<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014 |
| 7 | ‘Ломоносовский’<br>***D-тип***<br>(9547/2) | 89287/1 ***тип неизв.*** x 8334/20 ***тип неизв.*** (частично неконтролируемое скрещивание) | *S. demissum,*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. andigenum* | Анкета сорта |
| 8 | ‘Майский цветок’<br>***D-тип***<br>(ЛГ 22/22) | Сомаклональный вариант сорта ‘Сказка’ ***D-тип***<br>(в результате соматической мутации у сорта ‘Сказка’). Родословную сорта ‘Сказка’ см. ниже. | | Анкета сорта |
| 9 | ‘Наяда’<br>***D-тип***<br>(921/26) | {[68(65)-8 ***D-тип*** x 117(74) ***тип неизв.***]$F_2$<br>x<br>‘Omega’ ***D-тип*** }$B_1I_1$<br>{[175-13 x Svk2(60)]$F_2$ ***тип неизв.***<br>x<br>Гибрид390 ***тип неизв.*** }$B_1I_1$<br>‘Наяда’ ***D-тип*** | *S. phureja* (48)<br>*S. vernei* (48)<br>*S. stoloniferum* (96)<br>*S. demissum* (144)<br>*S. tuberosum*<br>*S. andigenum* | Лебедева, 2014 |
| 10 | ‘Невский’<br>***D-тип***<br>(62/4) | ‘Веселовский 2-4’ ***D-тип*** x ‘Кандидат’ ***тип неизв.*** | | Костина, Косарева, 2017 |
| 11 | ‘Очарование’<br>***D-тип***<br>(ЛГ 1399/2) | {[68(65)-8 ***D-тип***]$I_2$<br>x<br>‘Omega’ ***D-тип***}$F_2$<br>{[S.p.k(60) ***тип неизв.*** x 117(74) ***тип неизв.*** ]$I_2$<br>x<br>Гибрид 390 ***тип неизв.*** }$F_2$<br>‘Очарование’ ***D-тип*** | *S. polytrichon* (48)<br>*S. andigenum*<br>*S. demissum*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014 |
| 12 | ‘Памяти Осиповой’<br>***T-тип***<br>(83109/6) | 77/24: [$B_4$ *S.stoloniferum*] ***тип неизв.*** x 2266/2:[724-28 x ‘Олев’] ***тип неизв.*** | *S. stoloniferum*<br>*S. demissum* | Анкета сорта |
| 13 | ‘Русская красавица’<br>***D-тип***<br>(ЛГ 201.97/17) | {[(175-13 x Svk2(60) ***тип неизв.*** x ‘Весна’ ***тип неизв.***] $F_2$ x ‘Frila’ ***T-тип***}$B_1I_1$ x<br>{[68(65)-8 ***D-тип***]$I_2$ x ‘Omega’ ***D-тип*** }$F_2$<br>[(14 ***тип неизв.*** x ‘Katahdin’ ***T-тип***)$F_3$<br>x<br>Гибрид 390 ***тип неизв.***]$B_1I_1$<br>‘Русская красавица’ ***D-тип*** | *S. acaule* Bitter (96)<br>*S. demissum* (144)<br>*S. vernei* (48)<br>*S. stoloniferum* (96)<br>*S. andigenum*<br>*S. phureja* (48)<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014 |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 14 | ‘Сиверский’ ***W/γ -тип*** (3602/28) | 9517/48: [‘Grot’ ***тип неизв.*** x (‘Miranda’ ***T-тип*** x ‘Петербургский’ ***T-тип***)] x 943/9 ***тип неизв.*** | *S. demissum*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. vernei*<br>*S. andigenum* | Анкета сорта |
| 15 | ‘Сиреневый туман’ ***D-тип*** (ЛГ 01.11/1) | [(175-13 x Svk2(60) $F_2$ ***тип неизв.*** x ‘Весна’ ***тип неизв.***] $F_2$ x [(8к7 x ‘Невский’ ***D-тип***)$F_2$ x 68(65)-8 ***D-тип***] $B_1I_1$ ; ‘Latona’ ***тип неизв.*** → ‘Сиреневый туман’ D-тип | *S. demissum* (144)<br>*S. stoloniferum*<br>*S. vernei* (48)<br>*S. andigenum*<br>*S. phureja* (48)<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014 |
| 16 | ‘Сказка’ ***D-тип*** (91.265/11) | {[(8k7 ***тип неизв.*** x ‘Невский’ ***D-тип***)] $F_2$ x [‘Dekama’ ***тип неизв.*** x Svk2(60) ***тип неизв.***] $F_2$}; Гибрид 390 ***тип неизв.*** → ‘Сказка’ ***D-тип*** | *S. demissum* (144)<br>*S. vernei* (48)<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014 |
| 17 | ‘Снегирь’ ***D-тип*** (92.7/4) | [(175-13 x Svk2(60)$F_2$ ***тип неизв.*** x ‘Omega’ ***D-тип***]$F_2$ x [(117(74) ***тип неизв.*** x ‘Gitte’ ***T-тип***)$F_2$ x ‘Весна’ ***тип неизв.***] $B_1I_1$; ‘Невский’ ***D-тип*** → ‘Снегирь’ ***D-тип*** | *S. phureja* (48)<br>*S. demissum*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. vernei* (48)<br>*S. andigenum*<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014 |
| 18 | ‘Сударыня’ ***W/γ -тип*** (95130/12) | [‘Monza’ ***T-тип*** x 8385/9 ***тип неизв.***]; [($E^{42}$/19 ***тип неизв.*** x ‘Gitte’ ***T-тип***) x ‘Фитофтороустойчивый’ ***T-тип***] → ‘Сударыня’ ***W/γ -тип*** | *S. demissum*<br>*S. chacoense* Bitter<br>*S. stoloniferum*<br>*S. andigenum* | Анкета сорта, Гариленко и др., 2018 |
| 19 | ‘Холмогорский’ ***D-тип*** (91150/5) | 85277/1: [‘Изора’ x J-5-13] ***тип неизв.*** x ‘Ausonia’ ***T-тип*** | *S. demissum*<br>*S. andigenum*<br>*S. tuberosum* | Анкета сорта и дополнительная информация - от авторов сорта |
| 20 | ‘Чародей’ ***D-тип*** (87.257/24) | {[175-13 x Svk2(60)] $F_2$ ***тип неизв.*** x Гибрид 390 ***тип неизв.***}$B_1I_1$ x ‘Невский’ ***D-тип*** | *S. vernei* (48)<br>*S. phureja* (48)<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014 |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 21 | ‘Чароит’<br>***D-тип***<br>(ЛГ 03.4/2) | [60(76)-5 ***тип неизв.*** x ‘Burgonia’, ***тип неизв.***]$B_1I_1$ ; {[68(65)-8 ***D-тип*** x 117(74) ***тип неизв.***] $F_2$ x ‘Rosara’, ***тип неизв.***}$B_1I_1$ ; ‘Чароит’ ***D-тип*** | *S. berthaultii* (48)<br>*S. demissum*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. andigenum*<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014 |
| 22 | ‘Алый парус’<br>***D-тип***<br>(ЛГ 9.00/6) | [(175-13 x Svk2(60) $F_2$ ***тип неизв.*** x ‘Omega’, ***D-тип***]$F_2$ x [(117(74) ***тип неизв.*** x ‘Gitte’, ***T-тип***) $F_2$ x ‘Весна’, ***тип неизв.***]$B_1I_1$ ; ‘Latona’, ***тип неизв.*** x [68(65)-8 ***D-тип***] $I_2$ ; ‘Алый парус’ ***D-тип*** | *S. phureja* (48)<br>*S. vernei* (48)<br>*S. andigenum*<br>*S. demissum*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014 |
| 23 | ‘Жемчужина’<br>***D-тип***<br>(ЛГ 9.06/1) | Получен путём инцухта из сорта ‘Наяда’ ***D-тип*** | *S. demissum* (144)<br>*S. stoloniferum* (96)<br>*S. vernei* (48)<br>*S. andigenum*<br>*S. phureja* (48)<br>*S. tuberosum* | Лебедева, 2014, Анкета сорта |
| 24 | 1604/16<br>***W/γ -тип*** | ‘Barbara’ ***W/γ -тип*** x 8410/9 ***тип неизв.*** x ‘Невский’ ***D-тип*** x *S. andigenum* ***тип неизв.*** ; 943/6 ***T-тип*** ; 1604/16 ***W/γ -тип*** | *S. acaule*<br>*S. demissum*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. andigenum*<br>*S. tuberosum* | Гариленко и др., 2018 |
| 25 | ‘Калибр’<br>***D-тип***<br>(ЛГ 13.1/1) | $BC_3$ сорта ‘Чароит’***D-тип*** | *S. berthaultii*<br>*S. demissum*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. andigenum*<br>*S. tuberosum* | Анкета сорта |
| 26 | ‘Сердолик’<br>***W/γ -тип***<br>(ЛГ 2.14/1) | ЛГ8.14/22***тип неизв.*** x ‘Алый парус’ ***D-тип*** | *S. demissum*<br>*S. stoloniferum*<br>*S. vernei*<br>*S. andigenum*<br>*S. phureja*<br>*S. tuberosum* | Анкета сорта |

Примечание. Типы цитоплазм иностранных сортов и сорта ‘Фитофтороустойчивый’ указаны согласно литературным данным (Гавриленко и др., 2007; Song, Schwarzfischer, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015). Типы цитоплазм остальных сортов и гибридов установлены в рамках настоящей работы (таблица 24). Надстрочным шрифтом указаны известные нам типы цитоплазм (D, T, W/γ) либо сообщается, что тип цитоплазмы нам неизвестен («тип неизв.»).

Приложение 4 – Сорта (N=60), для которых полученные нами с использованием маркеров гена *H1* результаты совпали с данными, опубликованными в литературе

| Сорта | Маркеры | Публикация |
|---|---|---|
| **Результаты в литературных источниках были приведены до появления наших публикаций (N=36)** | | |
| Архидея, Ветеран, Дина, Живица, Загадка, Ильинский, Лакомка, Накра, Наяда, Рождественский, Россиянка, Снегирь, Сокольский, Удача, Холмогорский | TG689 | Бирюкова и др., 2008 |
| Выток, Лазурит, Ласунак, Никулинский, Ресурс, Росинка, Синтез, Сузорье, Явар | TG689 | Усовершенствование методов отбора.., 2010 |
| Бородянский розовый, Пролисок | TG689 | Karelov et al., 2013 |
| Жуковский ранний, Загадка, Красавица, Метеор, Россиянка | 57R | Бирюкова и др., 2015 |
| Ломоносовский, Одиссей, Сказка, Чародей | TG689 | Кузьминова и др., 2015 |
| Гусар | TG689 | Шанина и др., 2018 |
| Регги | 57R, N195 | Фомина и др., 2020 a |
| Тулеевский | 57R, N195 | Фомина и др., 2020 b |
| Регги | 57R | Totsky et al., 2021 |
| **Результаты в литературных источниках были приведены после появления наших публикаций (N=34)** | | |
| Барин, Вымпел, Ильинский, Колобок, Матушка, Метеор, Нальчикский, Призер, Фиолетовый | 57R, N195 | Рыбаков и др., 2020 |
| Кортни, Самба, Танго | 57R, N195 | Фомина и др., 2020 a |
| Ирбитский, Кемеровчанин, Любава, Люкс, Накра, Саровский | 57R, N195 | Фомина и др., 2020 b |
| Алена, Вираж, Вымпел, Гусар, Ильинский, Ирбитский, Кемеровчанин, Колобок, Кортни, Ломоносовский, Любава, Люкс, Матушка, Накра, Наяда, Невский, Никулинский, Памяти Осиповой, Фиолетовый | 57R | Totsky et al., 2021 |
| Алиса, Виза, Шурминский 2 | 57R, TG689, N195 | Бакулина и др., 2021 |
| Вираж, Огниво | 57R, N195 | Бакулина и др., 2021 |
| Брянский деликатес, Жуковский ранний, Метеор, Удача, Фиолетовый | 57R, N195 | Fisenko et al., 2022 |

Приложение 5 – Сорта (N=42), для которых полученные нами с использованием маркеров гена *Gro1-4* результаты совпали с данными, опубликованными в литературе

| Сорта | Маркеры | Публикация |
|---|---|---|
| **Результаты в литературных источниках были приведены до появления наших публикаций (N=25)** | | |
| Выток, Живица, Ласунак, Одиссей, Ресурс, Росинка (Расінка), Синтез, Сузорье, Явар | Gro1-4 | Усовершенствование методов отбора.., 2010 |
| Брянский деликатес | Gro1-4-1 | Бирюкова и др., 2015 |
| Ломоносовский, Сказка, Сокольский, Холмогорский, Чародей, Чароит | Gro1-4 | Кузьминова и др., 2015 |
| Гусар | Gro1-4-1 | Шанина и др., 2018 |
| Колобок | Gro1-4-1 | Рыбаков и др., 2020 |

| | | |
|---|---|---|
| Регги | Gro1-4-1 | Фомина и др., 2020 a |
| Любава, Накра, Тулеевский | Gro1-4-1 | Фомина и др., 2020 b |
| Накра | Gro1-4 | Totsky et al., 2021 |
| Алиса, Виза, Чайка | Gro1-4-1 | Бакулина и др., 2021 |
| **Результаты в литературных источниках были приведены после появления наших публикаций (N=18)** | | |
| Барин, Вымпел, Ильинский, Матушка, Метеор, Нальчикский, Призер, Фиолетовый | Gro1-4-1 | Рыбаков и др., 2020 |
| Кортни, Самба, Танго | Gro1-4-1 | Фомина и др., 2020 a |
| Ирбитский, Кемеровчанин, Люкс, Саровский | Gro1-4-1 | Фомина и др., 2020 b |
| Любава | Gro1-4 | Totsky et al., 2021 |
| Вираж, Огниво | Gro1-4-1 | Бакулина и др., 2021 |

Приложение 6 – Сорта (N=33), для которых полученные нами с использованием маркера Gpa2-2 гена *Gpa2* результаты совпали с данными, опубликованными в литературе

| Сорта | Публикация |
|---|---|
| **Результаты в литературных источниках были приведены до появления наших публикаций (N=26)** | |
| Вектар, Дина, Живица, Одиссей | Маханько и др., 2014 |
| Жуковский ранний, Метеор, Россиянка, Утенок | Бирюкова и др., 2015 |
| Амур, Каменский, Ирбитский, Люкс | Shanina, Sergeeva, 2018 |
| Вымпел, Ильинский, Колобок, Матушка, Метеор, Фиолетовый | Рыбаков и др., 2020 |
| Кортни, Самба, Танго, Регги | Фомина и др., 2020 a |
| Ирбитский, Кемеровчанин, Любава, Люкс, Накра, Саровский, Тулеевский | Фомина и др., 2020 b |
| Фиолетовый | Fisenko et al., 2022 |
| **Результаты в литературных источниках были приведены после появления наших публикаций (N=7)** | |
| Барин, Нальчикский, Призер | Рыбаков и др., 2020 |
| Алиса, Виза, Чайка | Бакулина и др., 2021 |
| Брянский деликатес | Fisenko et al., 2022 |

Приложение 7 – Сорта (N=7), для которых полученные нами результаты с использованием маркеров генов, контролирующих устойчивость картофеля к фитофторозу, совпали с данными, опубликованными в литературе

| Сорта | Маркеры | Публикация |
|---|---|---|
| **Результаты в литературных источниках были приведены до появления наших публикаций (N=4)** | | |
| Гатчинский, Невский | R1 | Gebhardt et al., 2004 |
| Гатчинский, Наяда, Невский, Сиреневый туман | R1 | Бекетова, Хавкин, 2006 |
| **Результаты в литературных источниках были приведены после появления наших публикаций (N=3)** | | |
| Елизавета, Загадка Питера, Наяда | BLB1F/R, Rpi-sto1 | Rogozina et al., 2021 |
| Барин, Вымпел, Ильинский, Колобок, Матушка, Метеор, Нальчикский, Призер, Фиолетовый | | Рыбаков и др., 2020 |
| Кортни, Самба, Танго | | Фомина и др., 2020 a |
| Ирбитский, Кемеровчанин, Любава, Люкс, Накра, Саровский | | Фомина и др., 2020 b |

Приложение 8 – Описание дополнительных морфологических характеристик сортов картофеля селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка» и/или ООО Селекционная фирма «ЛиГа»

| № п.п. | Признак / Сорт | Цветоножка | | | | Венчик | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Положение сочленения | Антоциановая окраска сочленения | Окраска сочленения по данным автора В.А. Лебедевой | Антоциановая окраска цветоножки | Интенсивность антоциановой окраски внутренней стороны венчика | Доля синевы в антоциановой окраске внутренней стороны венчика | Другие признаки окраска венчика из «Описания селекционного достижения» | Окраска венчика по RHS Colour Chart | | Типы окраски внутренней стороны венчика | Типы окраски наружной стороны венчика | Форма венчика | Дополнительные признаки |
| 1 | Алый парус | в середине-верхней 1/3 | сильная | окрашено | н.д.[1] | слабая | средняя | н.д.[3] | 80 C | пурпурно-фиолетовая | с белыми остроконечиями | с белыми остроконечиями | колесовидная | нет |
| 2 | Вдохновение | в верхней 1/3 | нет | не окрашено | н.д.[1] | документы утеряны | документы утеряны | документы утеряны | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | не удалось установить | нет |
| 3 | Весна белая | в верхней 1/3 | слабая | н.д. | н.д.[1] | документы утеряны | документы утеряны | документы утеряны | 76 B | пурпурная | с белыми остроконечиями | с белыми остроконечиями | не удалось установить | нет |
| 4 | Гусар | в верхней 1/3 | слабая | слабо окрашено | н.д.[1] | отсутствует или очень слабая | отсутствует или очень мало | н.д.[3] | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | пентагональная | нет |
| 5 | Даная | в верхней 1/3 | нет | не окрашено | от слабой до средней | от слабой до средней | отсутствует или очень мало | н.д.[3] | 85 A | фиолетовая | с белыми остроконечиями | с белыми остроконечиями | колесовидная | нет |
| 6 | Евразия | в середине-верхней 1/3 | сильная | н.д. | средняя | средняя | средняя | Размер антоциановой окраски внутренней стороны - средний | 85 C | фиолетовая | с белыми пятнами | с белыми лучами | не удалось установить | нет |
| 7 | Жемчужина | в верхней 1/3 | нет | не окрашено | н.д.[1] | средняя | средняя | н.д.[3] | 85 A | фиолетовая | с белыми остроконечиями | с белыми остроконечиями | пентагональная | нет |
| 8 | Калибр | в верхней | сильная | н.д. | н.д. | н.д. | н.д. | н.д. | 85 A | фиолетовая | с белыми | с белыми | пентагональ | нет |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1/3 | | | | | | | | | остроконечиями | остроконечиями | ная | |
| 9 | Лига | в верхней 1/3 | нет | не окрашено | н.д.[2] | н.д.[3] | н.д.[3] | н.д.[3] | данные не получены | | с белыми лучами | с белыми лучами | не удалось установить | плющелистность |
| 10 | Ломоносовский | в верхней 1/3 | нет | н.д. | средняя | отсутствует или очень слабая | отсутствует или очень мало | н.д.[3] | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | колесовидная | наружная махровость венчика |
| 11 | Майский цветок | в верхней 1/4 | средняя | окрашено | средняя | от слабой до средней | средняя | Размер антоцианов ой окраск и внутренней стороны - средний | 92 D | фиолетово-голубая | с белыми остроконечиями | с белыми остроконечиями | колесовидная | нет |
| 12 | Наяда | в середине | нет | не окрашено | слабая | средняя | н.д.[3] | Цвет внутренней стороны – красно-фиолетовый; размер белой верхушки в окрашенном цветке - маленький | 76 A | пурпурная | с белыми остроконечиями | с белыми остроконечиями | колесовидная | нет |
| 13 | Невский | в верхней 1/3 | нет | н.д. | документы утеряны | документы утеряны | документы утеряны | документы утеряны | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | колесовидная | нет |
| 14 | Очарование | в верхней 1/3 | нет | не окрашено | документы утеряны | документы утеряны | документы утеряны | документы утеряны | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | не удалось установить | нет |
| 15 | Памяти Осиповой | в верхней 1/3 | нет | н.д. | н.д.[1] | отсутствует или очень слабая | отсутствует или очень мало | н.д.[3] | 92 D | фиолетово-голубая | с белыми остроконечиями | с белыми лучами | колесовидная | нет |
| 16 | Русская красавица | в верхней 1/3 | сильная | окрашено | средняя | от средней до сильной | отсутствует или очень мало | Размер антоцианов ой окраски внутренней стороны - большой | 87 B - 87 C | фиолетовая | с белыми остроконечиями | с белыми остроконечиями | колесовидная | нет |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 17 | Сердолик | в верхней 1/3 | сильная | н.д. | н.д. | н.д. | н.д. | н.д. | 76 A-76 B | | с белыми остроконечиями | с белыми остроконечиями | не удалось установить | нет |
| 18 | Сиверский | в верхней 1/3 | сильная | н.д. | средняя | средняя | средняя | Размер антоцианов ой окраски внутренней стороны - большой | 85 A | фиолетовая | сплошь окрашенный | с белыми остроконечиями | колесовидная | нет |
| 19 | Сиреневый туман | в верхней 1/3 | сильная | окрашено | н.д.[1] | слабая | средняя | н.д.[3] | 85 A | фиолетовая | с белыми пятнами | с белыми остроконечиями | колесовидная | нет |
| 20 | Сказка | в верхней 1/3-1/4 | слабая | окрашено | слабая | слабая-средняя | н.д.[3] | Цвет внутренней стороны – красно-фиолетовый; размер белой верхушки в окрашенном цветке - средний | 76 B | пурпурная | с белыми остроконечиями | с белыми остроконечиями | очень колесовидная (very rotate) | нет |
| 21 | Снегирь | в середине | сильная | окрашено | отсутствует или очень слабая | средняя | н.д.[3] | размер белой верхушки в окрашенном цветке - средний | 92 C | фиолетово-голубая | с белыми остроконечиями | не удалось установить | не удалось установить | нет |
| 22 | Сударыня | в верхней 1/3 | слабая | н.д. | отсутствует или очень слабая | отсутствует или очень слабая | отсутствует или очень мало | Размер антоцианов ой окраски внутренней стороны - отсутствует или очень маленький | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | пентагональный-колесовидн (2019) ??? | нет |
| 23 | Холмогорский | в верхней 1/3 | сильная | н.д. | н.д.[1] | средняя | средняя | н.д.[3] | 76 D | пурпурная | с белыми остроконечиями | с белыми остроконечиями | не удалось установить | нет |
| 24 | Чародей | в верхней 1/3 | нет | не окрашено | отсутствует или | н.д.[3] | н.д.[3] | Цвет внутренней | окраска отсутств | окраска отсутствует | окраска отсутствует | окраска отсутствует | очень колесовидна | нет |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | очень слабая | | | стороны – белый; антоцианова я окраска внешней стороны в белом цветке - отсутствует | ует | | | | я (very rotate) | |
| 25 | Чароит | в верхней 1/3 | слабая | окрашено | сильная | средняя (анкета)/ от средней до сильной(оп исание) | средняя | Размер антоцианов ой окраски внутренней стороны - очень большой | светло-сиренева я | фиолетовая | с белыми остроконечиями | не удалось установить | не удалось установить | нет |
| 26 | 1604/1 6 | в верхней 1/3 | сильная | н.д. | докумен ты еще не получен ы | документы еще не получены | документы еще не получены | документы еще не получены | 76 B | пурпурная | с белыми остроконечиями | с белыми остроконечия ми | колесовидна я | нет |

Примечание: Характеристики, указанные в незакрашенных ячейках, взяты из Описания селекционного достижения и/или Анкеты сорта. Характеристики, указанные в серых ячейках, являются дополнительными признаками, описанными нами.

«н.д.[1]» - описание селекционного достижения утеряно, в анкете сорта этой характеристики не бывает
«н.д.[2]» - в описании селекционного достижения характеристика не указана, в анкете сорта этой характеристики не бывает
«н.д.[3]» - характеристика не указана в описании селекционного достижения
В столбце «Антоциановая окраска цветоножки» данные указаны согласно Описанию селекционного достижения.

Приложение 9 – Номенклатурные стандарты, ваучерные образцы (WIR - ) и генетические паспорта селекционных клонов и предсортов картофеля селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка» и/или ООО Селекционная фирма «ЛиГа»

Таблица 1 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53861) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Вдохновение’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53861)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ООО Селекционная фирма «ЛиГа»,<br>ГУ Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова |
| Год внесения в Госреестр | 2006 |
| Код сорта в Госреестре | 9610350 |
| № патента | – |
| Авторы: | Гаджиев Н.М.О., Лебедева В.А. |
| Метод выведения –<br>сорт получен путем: | пятивидовой гибрид с участием: dms, sto, vrn, двух форм phu и сортов tbr |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 112; 124 |
| STM2005 | – |
| STM5114 | 286; 289; 295 |
| StI001 | 176; 179; 185; 191 |
| StI046 | 191; 194; 200; 206 |
| STG0016 | 132; 135; 153 |
| STM0037 | 80; 82; 88 |
| StI014 | 123; 126 |
| StI004 | 76 |
| StI033 | 113; 125; 134 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | |
| *Ген:* | *$Ry_{sto}$* | *$Ry_{adg}$* | *$Ry_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | + | R |

Таблица 2 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53862) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Весна белая’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53862)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова, Северо-Западный НПО по селекции и растениеводству «Белогорка» |
| Год внесения в Госреестр | 1994 |
| Код сорта в Госреестре | 9103848 |
| № патента | – |
| Авторы: | Лебедева Н.А., Лебедева В.А., Гаджиев Н.М., Брянцева Е.В., Борушко Р.А., Коростелева В.Н. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | – |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 121; 124; 127 |
| STM2005 | 166 |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 179; 185 |
| StI046 | 194; 200; 206 |
| STG0016 | 132; 135 |
| STM0037 | 72; 74; 88 |
| StI014 | 120; 126; 129 |
| StI004 | 76 |
| StI033 | 113; 131; 134 |

Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам:

| Вредный организм… | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | S |

Таблица 3 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53863) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Гусар’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53863)**

| **Генетический паспорт** | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Происхождение | ООО Селекционная фирма «ЛиГа» | | | | | | | | | | | | | | |
| Год внесения в Госреестр | 2017 | | | | | | | | | | | | | | |
| Код сорта в Госреестре | 8558554 | | | | | | | | | | | | | | |
| № патента | 9938 | | | | | | | | | | | | | | |
| Авторы: | Гаджиев Н.М.О., Лебедева В.А., Комаров А.А. | | | | | | | | | | | | | | |
| Метод выведения – сорт получен путем: | межвидовой гибридизации, контролируемого скрещивания, получен с участием: dms, sto, vrn, phu, adg, tbr | | | | | | | | | | | | | | |
| SSR локус: | Размер (п.н.): | | | | | | | | | | | | | | |
| StI032 | 109; 112; 124 | | | | | | | | | | | | | | |
| STM2005 | 166; 190 | | | | | | | | | | | | | | |
| STM5114 | 286; 295 | | | | | | | | | | | | | | |
| StI001 | 176; 179; 185; 191 | | | | | | | | | | | | | | |
| StI046 | 194; 200 | | | | | | | | | | | | | | |
| STG0016 | 123; 135; 153 | | | | | | | | | | | | | | |
| STM0037 | 78; 80 | | | | | | | | | | | | | | |
| StI014 | 120; 123; 129 | | | | | | | | | | | | | | |
| StI004 | 76; 94 | | | | | | | | | | | | | | |
| StI033 | 113; 131; 134 | | | | | | | | | | | | | | |
| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | | | |
| *Ген:* | *Ry$_{sto}$* | *Ry$_{adg}$* | *Ry$_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | | | |
| | + | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | + | | | R |

Таблица 4 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53864) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Даная’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53864)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ГНУ Ленинградский НИИСХ «Белогорка» РАСХН |
| Год внесения в Госреестр | 2011 |
| Код сорта в Госреестре | 9154524 |
| № патента | 6445 |
| Авторы: | Гаджиев Н.М.О., Лебедева В.А. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | – |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | – |
| STM2005 | 154 |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 179; 185 |
| StI046 | 188; 191; 194; 197 |
| STG0016 | 132; 135; 153 |
| STM0037 | 72; 74; 88 |
| StI014 | 120; 129 |
| StI004 | 76; 100 |
| StI033 | 113; 131; 134 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | | |
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | | |
| | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | + | + | 0 | + | + | | R |

Таблица 5 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53865) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Евразия’

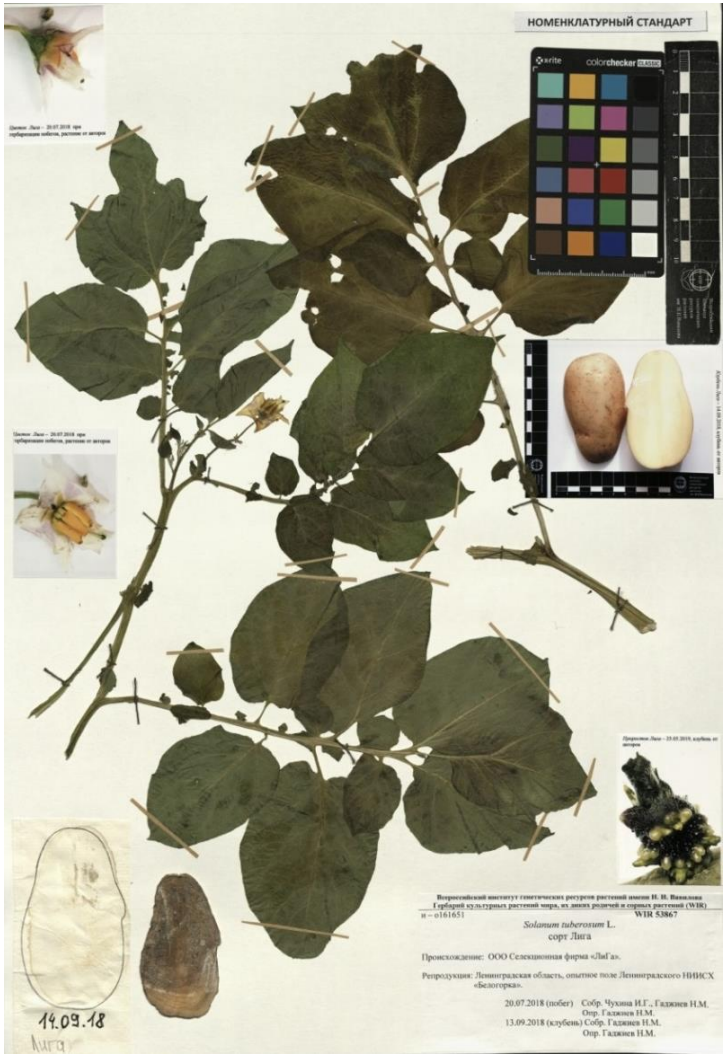
**Номенклатурный стандарт (WIR - 53865)**

**Генетический паспорт**

| | |
|---|---|
| Происхождение | ФГБНУ Ленинградский научно-исследовательский институт сельского хозяйства «Белогорка» |
| Год внесения в Госреестр | 2017 |
| Код сорта в Госреестре | 8558463 |
| № патента | 9110 |
| Авторы: | Евдокимова З.З., Головина Л.Н., Калашник М.В., Котова З.П., Нелюбина Н.А., Шелабина Т.А. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | межвидовой гибридизации, с участием: dms, sto, vrn, adg; контролируемого скрещивания 95100/27 х 943/9 |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 109; 121; 124 |
| STM2005 | 148 |
| STM5114 | 286; 289; 295 |
| StI001 | 179; 185; 191 |
| StI046 | 188; 191; 203 |
| STG0016 | 117; 135 |
| STM0037 | 72; 78; 88 |
| StI014 | 126; 129 |
| StI004 | 76; 100 |
| StI033 | 113; 125; 131 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | + | 0 | 0 | 0 | + | + | R |

Таблица 6 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53867) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Лига’




**Номенклатурный стандарт (WIR - 53867)**

| **Генетический паспорт** | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Происхождение | ООО Селекционная фирма «ЛиГа» | | | | | | | | | | | | | | | |
| Год внесения в Госреестр | 2007 | | | | | | | | | | | | | | | |
| Код сорта в Госреестре | 9553323 | | | | | | | | | | | | | | | |
| № патента | 4082 | | | | | | | | | | | | | | | |
| Авторы: | Гаджиев Н.М.О., Лебедева В.А. | | | | | | | | | | | | | | | |
| Метод выведения – сорт получен путем: | – | | | | | | | | | | | | | | | |
| SSR локус: | Размер (п.н.): | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI032 | 109; 112; 121 | | | | | | | | | | | | | | | |
| STM2005 | 166 | | | | | | | | | | | | | | | |
| STM5114 | 286; 295 | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI001 | 179; 185; 191 | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI046 | 179; 191; 194; 203 | | | | | | | | | | | | | | | |
| STG0016 | 123; 129; 132; 135 | | | | | | | | | | | | | | | |
| STM0037 | 72; 88 | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI014 | 120; 126; 129 | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI004 | 88; 94; 100 | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI033 | 113; 131 | | | | | | | | | | | | | | | |
| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | | | | |
| *Ген:* | *$Ry_{sto}$* | *$Ry_{adg}$* | *$Ry_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | | | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | | | | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | + | | | | R |

Таблица 7 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53868) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Ломоносовский’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53868)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ГНУ Ленинградский НИИСХ «Белогорка» РАСХН |
| Год внесения в Госреестр | 2011 |
| Код сорта в Госреестре | 9154318 |
| № патента | 5726 |
| Авторы: | Евдокимова З.З., Гадаборшев Р.Н., Головина Л.Н., Милеева Е.Б., Шелабина Т.А. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | сложной межвидовой гибридизации, в происхождении участвовали: dms, sto и adg. Сорт получен путём частично неконтролируемого скрещивания 89287/1 х 8334/20 |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 109; 121; 124 |
| STM2005 | 154; 166 |
| STM5114 | 280; 286 |
| StI001 | 179; 185 |
| StI046 | 191; 197; 200; 203 |
| STG0016 | 135; 153 |
| STM0037 | 78; 80; 86 |
| StI014 | 120; 129 |
| StI004 | 76; 88 |
| StI033 | 113; 131; 134 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| *Ген:* | *$Ry_{sto}$* | *$Ry_{adg}$* | *$Ry_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | S |

Таблица 8 – Номенклатурный стандарт (WIR- 53869) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Майский цветок’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53869)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ФГБНУ Ленинградский научно-исследовательский институт сельского хозяйства «Белогорка» |
| Год внесения в Госреестр | 2016 |
| Код сорта в Госреестре | 8653810 |
| № патента | – |
| Авторы: | Лебедева В.А., Гаджиев Н.М.О. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | мутации, сорт-родитель – ‘Сказка’ |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | – |
| STM2005 | 154; 166; 190 |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 179 |
| StI046 | 179; 185; 191; 194 |
| STG0016 | 135 |
| STM0037 | 74; 88 |
| StI014 | 123; 126 |
| StI004 | 76; 79 |
| StI033 | 113; 134 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | S |

Таблица 9 – Номенклатурный стандарт (WIR – 53870) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Наяда’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53870)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ООО Селекционная фирма «ЛиГа»,<br>ГУ Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова |
| Год внесения в Госреестр | 2004 |
| Код сорта в Госреестре | 9811487 |
| № патента | 2362 |
| Авторы: | Гаджиев Н.М.О., Лебедева В.А. |
| Метод выведения –<br>сорт получен путем: | шестивидовой гибрид картофеля, полученный с участием: dms, sto, vrn, phu, adg и сортов tbr |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 109; 112; 124 |
| STM2005 | 154; 166 |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 176; 179 |
| StI046 | 179; 191; 194 |
| STG0016 | 129; 135 |
| STM0037 | 72; 74; 88 |
| StI014 | 123; 126; 129 |
| StI004 | 76; 88; 94 |
| StI033 | 113; 131; 134 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| *Ген:* | *$Ry_{sto}$* | *$Ry_{adg}$* | *$Ry_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+)/ нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | + | R |

Таблица 10 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53871) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Невский’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53871)**

| **Генетический паспорт** | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Происхождение | Северо-Западный научно-исследовательский институт сельского хозяйства | | | | | | | | | | | | | | |
| Год внесения в Госреестр | 1982 | | | | | | | | | | | | | | |
| Код сорта в Госреестре | 7805632 | | | | | | | | | | | | | | |
| № патента | – | | | | | | | | | | | | | | |
| Авторы: | Осипова Е.А., Мингова М.П., Логинова Г.А., Шарова Е.С., Прилепов В.В. | | | | | | | | | | | | | | |
| Метод выведения – сорт получен путем: | – | | | | | | | | | | | | | | |
| SSR локус: | Размер (п.н.): | | | | | | | | | | | | | | |
| StI032 | 121; 124; 127 | | | | | | | | | | | | | | |
| STM2005 | 166; 190 | | | | | | | | | | | | | | |
| STM5114 | 286; 295 | | | | | | | | | | | | | | |
| StI001 | 179; 185; 191 | | | | | | | | | | | | | | |
| StI046 | 179; 194; 203; 206 | | | | | | | | | | | | | | |
| STG0016 | 123; 132; 135 | | | | | | | | | | | | | | |
| STM0037 | 80; 88 | | | | | | | | | | | | | | |
| StI014 | 123; 126; 129 | | | | | | | | | | | | | | |
| StI004 | 76; 79 | | | | | | | | | | | | | | |
| StI033 | 113; 134 | | | | | | | | | | | | | | |
| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | | | |
| *Ген:* | *Ry*$_{sto}$ | *Ry*$_{adg}$ | *Ry*$_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | | | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | S |

Таблица 11 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53872) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Очарование’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53872)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ООО Селекционная фирма «ЛиГа», ГНУ Ленинградский НИИСХ РАСХН, ГУ Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова |
| Год внесения в Госреестр | 2009 |
| Код сорта в Госреестре | 9463592 |
| № патента | 5390 |
| Авторы: | Гаджиев Н.М.О., Лебедева В.А. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | пятивидовой гибрид с участием: dms, sto, adg, plt и сортов tbr |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 118; 124 |
| STM2005 | 154; 166 |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 176; 179 |
| StI046 | 179; 191; 194 |
| STG0016 | 123; 135 |
| STM0037 | 72; 78; 80 |
| StI014 | 129 |
| StI004 | 76; 88; 100 |
| StI033 | 113; 125; 131 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | + | R |

Таблица 12 – Номенклатурный стандарт (WIR-53873) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Памяти Осиповой’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53873)**

| **Генетический паспорт** | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Происхождение | ГНУ Ленинградский НИИСХ РАСХН, ФГУП «Холмогорская опытная станция животноводства и растениеводства» | | | | | | | | | | | | | |
| Год внесения в Госреестр | 2005 | | | | | | | | | | | | | |
| Код сорта в Госреестре | 9908506 | | | | | | | | | | | | | |
| № патента | 2780 | | | | | | | | | | | | | |
| Авторы: | Евдокимова З.З., Головина Л.Н., Иванов М.В., Пелли А.А., Царьков Н.И. | | | | | | | | | | | | | |
| Метод выведения – сорт получен путем: | контролируемого скрещивания, от скрещивания четырехкратного беккросса с *S. stoloniferum* на сложный демиссоидный гибрид | | | | | | | | | | | | | |
| SSR локус: | Размер (п.н.): | | | | | | | | | | | | | |
| StI032 | 112; 124 | | | | | | | | | | | | | |
| STM2005 | 148 | | | | | | | | | | | | | |
| STM5114 | 280; 295 | | | | | | | | | | | | | |
| StI001 | 179; 185; 191 | | | | | | | | | | | | | |
| StI046 | 188; 194; 200 | | | | | | | | | | | | | |
| STG0016 | 123; 135 | | | | | | | | | | | | | |
| STM0037 | 70; 72; 80 | | | | | | | | | | | | | |
| StI014 | 120; 126; 129 | | | | | | | | | | | | | |
| StI004 | 76; 94 | | | | | | | | | | | | | |
| StI033 | 113; 119; 131; 134 | | | | | | | | | | | | | |
| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | |
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) | |
| *Ген:* | *$Ry_{sto}$* | *$Ry_{adg}$* | *$Ry_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | S | |

Таблица 13 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53875) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Русская красавица’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53875)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ГНУ Ленинградский НИИСХ «Белогорка» РАСХН |
| Год внесения в Госреестр | 2011 |
| Код сорта в Госреестре | 9154525 |
| № патента | 6100 |
| Авторы: | Гаджиев Н.М.О., Лебедева В.А. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | – |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 118; 121 |
| STM2005 | 154; 166 |
| STM5114 | 295 |
| StI001 | 179; 185; 191 |
| StI046 | 191; 194 |
| STG0016 | 129; 135 |
| STM0037 | 72; 88 |
| StI014 | 123; 129 |
| StI004 | 76; 88; 94; 100 |
| StI033 | 113; 131; 134 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globoder a pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | | |
| *Ген:* | *$Ry_{sto}$* | *$Ry_{adg}$* | *$Ry_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | S |

Таблица 14 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53879) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Сиверский’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53879)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ФГБНУ Ленинградский научно-исследовательский институт сельского хозяйства «Белогорка» |
| Год внесения в Госреестр | – |
| Код сорта в Госреестре | – |
| № патента | 11161 |
| Авторы: | Евдокимова З.З., Калашник М.В., Федорова Ю.Н., Шелабина Т.А. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | межвидовой гибридизации. В происхождении сорта принимали участие: dms, sto, vrn, adg. Сорт получен путём контролируемого скрещивания 9517/48 х 943/9. |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 121; 124; 127 |
| STM2005 | 148 |
| STM5114 | 286; 289; 295 |
| StI001 | 179; 185; 191 |
| StI046 | 188; 191; 194; 206 |
| STG0016 | 135 |
| STM0037 | 72; 74; 78 |
| StI014 | 117; 126; 129 |
| StI004 | 76; 100 |
| StI033 | 113; 131 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) | Тип цитоплазмы |
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | + | 0 | 0 | + | 0 | 0 | Н.д. | W/γ |

Таблица 15 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53876) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Сиреневый туман’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53876)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ООО Селекционная фирма «ЛиГа» |
| Год внесения в Госреестр | 2011 |
| Код сорта в Госреестре | 9253097 |
| № патента | 6351 |
| Авторы: | Гаджиев Н.М.О., Лебедева В.А. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | межвидовой гибридизации, контролируемого скрещивания – 6-видовой гибрид, получен с участием: vrn, phu, dms, sto, adg и сортов tbr |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 121; 124 |
| STM2005 | 154; 190 |
| STM5114 | 283; 286; 295 |
| StI001 | 176; 179; 185 |
| StI046 | 191; 194; 203; 206 |
| STG0016 | 132; 135; 153 |
| STM0037 | 72; 74 |
| StI014 | 120; 126; 129 |
| StI004 | 79; 100 |
| StI033 | 113; 131; 134 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | S |

Таблица 16 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53877) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Сказка’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53877)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ГНУ Ленинградский НИИСХ РАСХН,<br>ООО Селекционная фирма «ЛиГа»,<br>ГУ Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова |
| Год внесения в Госреестр | 2004 |
| Код сорта в Госреестре | 9810040 |
| № патента | – |
| Авторы: | Гаджиев Н.М.О., Лебедева В.А., Иванов М.В. |
| Метод выведения –<br>сорт получен путем: | – |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 112; 124; 127 |
| STM2005 | 154; 166; 190 |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 179 |
| StI046 | 179; 185; 191; 194 |
| STG0016 | 135 |
| STM0037 | 74; 88 |
| StI014 | 123; 126 |
| StI004 | 76; 79 |
| StI033 | 113; 134 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| *Ген:* | *$Ry_{sto}$* | *$Ry_{adg}$* | *$Ry_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | S |

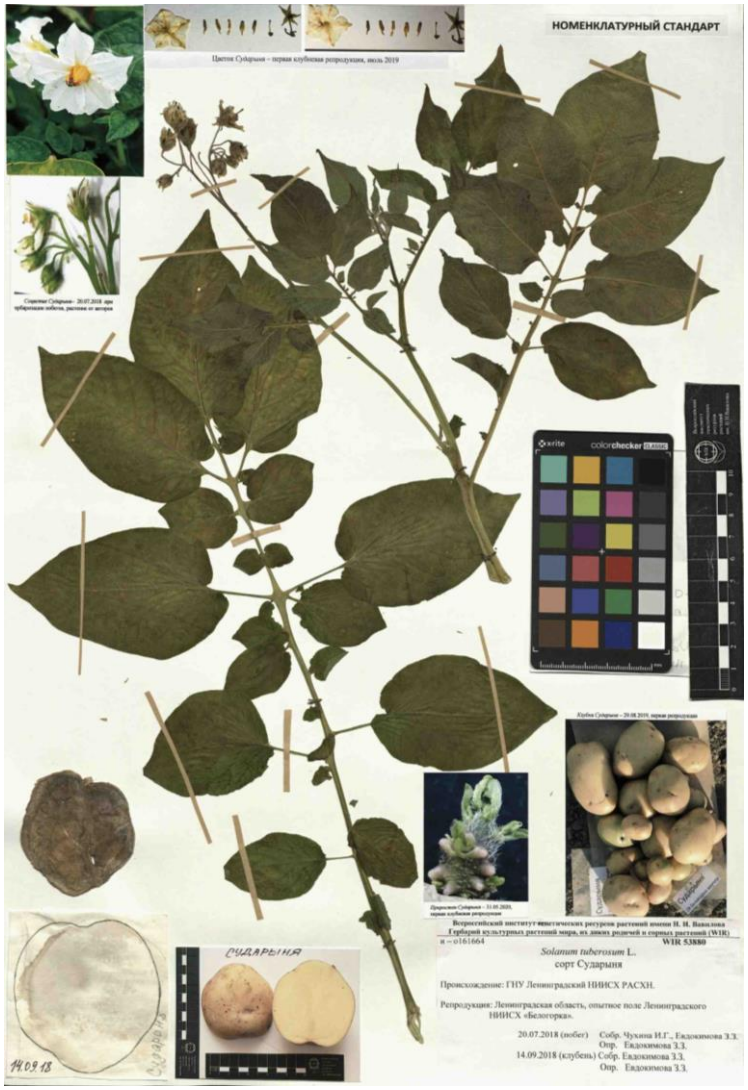
Таблица 17 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53878) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Снегирь’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53878)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ГНУ АП Северо-Западный НИИСХ, Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова |
| Год внесения в Госреестр | 2001 |
| Код сорта в Госреестре | 9809082 |
| № патента | 0603 |
| Авторы: | Гаджиев Н.М., Лебедева В.А., Иванов М.В., Евдокимова З.З. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | – |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 112; 121; 124 |
| STM2005 | 154; 190 |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 179; 185; 191 |
| StI046 | 191; 203; 206 |
| STG0016 | 123; 135 |
| STM0037 | 72; 78; 88 |
| StI014 | 126; 129 |
| StI004 | 76; 79; 88 |
| StI033 | 113; 131; 134 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+)/ нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | S |

Таблица 18 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53880) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Сударыня’




**Номенклатурный стандарт (WIR - 53880)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ГНУ Ленинградский НИИСХ РАСХН |
| Год внесения в Госреестр | 2009 |
| Код сорта в Госреестре | 9359269 |
| № патента | 5391 |
| Авторы: | Евдокимова З.З., Гадаборшев Р.Н., Головина Л.Н., Котова З.П., Царьков Н.И., Шелабина Т.А. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | межвидовой гибридизации, контролируемого скрещивания 89181/6 х 8889/3.В происхождении сорта принимали участие: dms, sto, chc, adg и нематодоустойчивые сорта Gitte*, Frila, Miranda. |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 121; 124 |
| STM2005 | – |
| STM5114 | 286; 289; 295 |
| StI001 | 179; 185; 191 |
| StI046 | 179; 194; 203; 206 |
| STG0016 | 135 |
| STM0037 | 72; 74; 78; 80 |
| StI014 | 129 |
| StI004 | 76; 100 |
| StI033 | 113; 131 |

Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам:

| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | + | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | 0 | 0 | + | + | + | R |

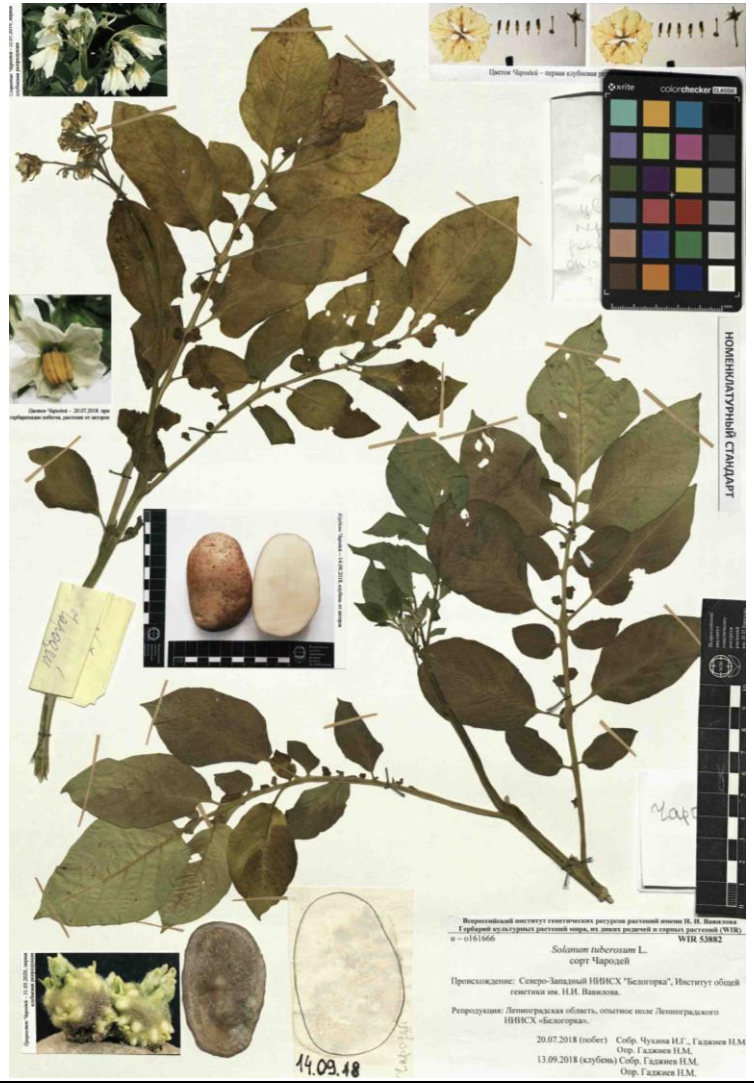
Таблица 19 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53881) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Холмогорский’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53881)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ГНУ Ленинградский НИИСХ РАСХН, ФГУП «Холмогорская опытная станция животноводства и растениеводства» |
| Год внесения в Госреестр | 2005 |
| Код сорта в Госреестре | 9908507 |
| № патента | 2781 |
| Авторы: | Евдокимова З.З., Головина Л.Н., Иванов М.В., Пелли А.А., Царьков Н.И. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | межвидовой гибридизации, контролируемого скрещивания. В происхождении сорта принимали участие: dms, adg, tbr |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | – |
| STM2005 | – |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 179; 185; 191 |
| StI046 | 191; 194; 200 |
| STG0016 | 123; 132; 135 |
| STM0037 | 72; 74; 78 |
| StI014 | 120; 126; 129 |
| StI004 | 94; 100 |
| StI033 | 113; 131; 134 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | R |

Таблица 20 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53882) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Чародей’




**Номенклатурный стандарт (WIR - 53882)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | Северо-Западный НИИСХ «Белогорка», Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова |
| Год внесения в Госреестр | 2000 |
| Код сорта в Госреестре | 9606700 |
| № патента | 0602 |
| Авторы: | Гаджиев Н.М., Лебедева В.А., Иванов М.В., Евдокимова З.З., Шелабина Т.А. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | – |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 112; 121; 124 |
| STM2005 | 154; 166; 190 |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 176; 179; 185; 191 |
| StI046 | 179; 191; 194 |
| STG0016 | 123; 132; 135 |
| STM0037 | 74; 80 |
| StI014 | 123; 126 |
| StI004 | 76 |
| StI033 | 113; 134 |

Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам:

| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | S |

Таблица 21 – Номенклатурный стандарт (WIR - 53883) и генетический паспорт сорта картофеля ‘Чароит’

**Номенклатурный стандарт (WIR - 53883)**

**Генетический паспорт**

| | |
|---|---|
| Происхождение | ООО Селекционная фирма «ЛиГа», ФГБНУ Ленинградский научно-исследовательский институт сельского хозяйства «Белогорка» |
| Год внесения в Госреестр | 2014 |
| Код сорта в Госреестре | 8853874 |
| № патента | 7499 |
| Авторы: | Лебедева В.А., Гаджиев Н.М., Балакина С.В., Нагиев Т.Б., Шелабина Т.А. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | межвидовой гибридизации, контролируемого скрещивания. Сорт получен с участием: dms, sto, ber, adg, tbr |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 109; 124; 127 |
| STM2005 | 154; 166 |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 179 |
| StI046 | 194; 197; 200; 203 |
| STG0016 | 132; 135; 153 |
| STM0037 | 72; 74; 80 |
| StI014 | 120; 126; 129 |
| StI004 | 76; 79; 94 |
| StI033 | 113; 119; 131 |

Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам:

| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+)/нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | S |

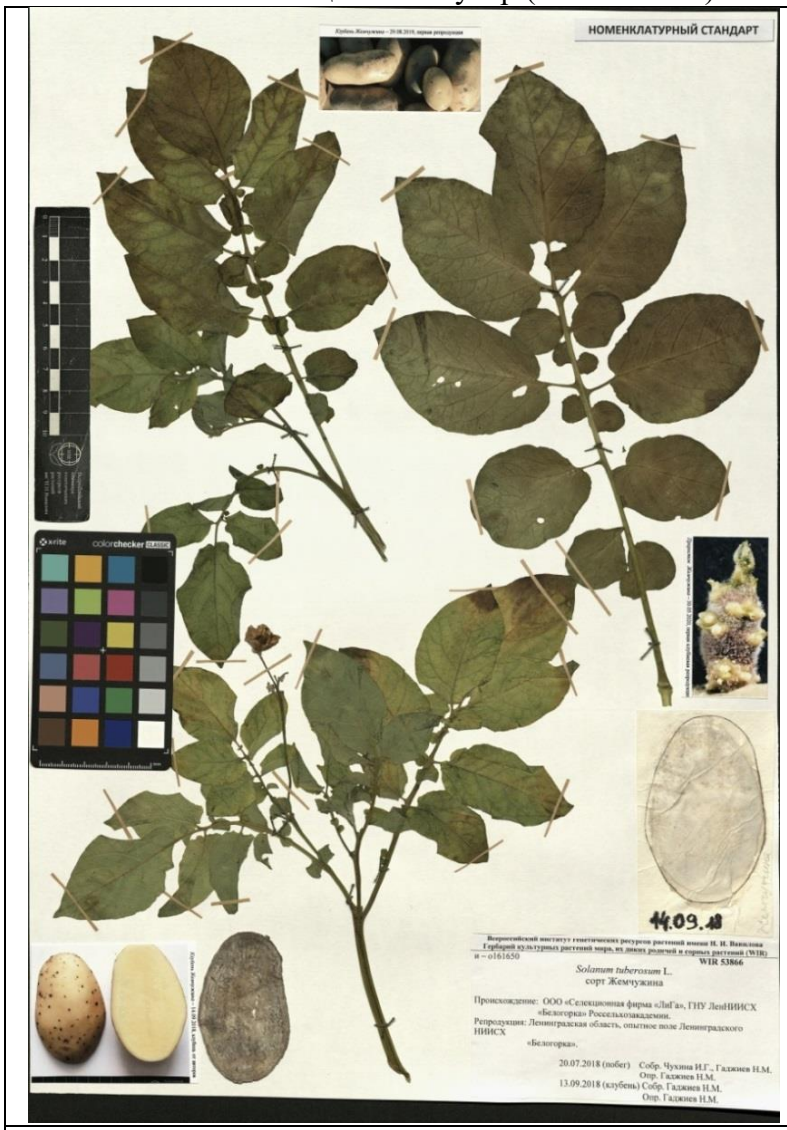
Таблица 22 – Ваучер (WIR - 53860) и генетический паспорт селекционного клона картофеля ‘Алый парус’

**Ваучерный образец (WIR - 53860)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ООО Селекционная фирма «ЛиГа» |
| Год внесения в Госреестр | – |
| Код сорта в Госреестре | – |
| № патента | – |
| Авторы: | Лебедева В.А., Гаджиев Н.М.О. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | межвидовой гибридизации, контролируемого скрещивания – 6-видовой гибрид, получен с участием: vrn, phu, dms, sto, adg, сортов tbr |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 121; 124 |
| STM2005 | 190 |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 176; 179; 185; 191 |
| StI046 | 194; 203; 206 |
| STG0016 | 132; 135; 153 |
| STM0037 | 72; 74 |
| StI014 | 129 |
| StI004 | 79; 100 |
| StI033 | 113; 131 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) |
| *Ген:* | $Ry_{sto}$ | $Ry_{adg}$ | $Ry_{chc}$ | *Rx1* | *Rx2* | *RB/Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | | |
| | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | + | + | | R/S |

Таблица 23 – Ваучер (WIR - 53866) и генетический паспорт селекционного клона картофеля ‘Жемчужина’




**Ваучерный образец (WIR - 53866)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ООО «Селекционная фирма «ЛиГа»,<br>ГНУ ЛенНИИСХ «Белогорка» Россельхозакадемии |
| Год внесения в Госреестр | – |
| Код сорта в Госреестре | – |
| № патента | – |
| Авторы: | Лебедева В.А., Гаджиев Н.М.О., Шелабина Т.А., Нагиев Т.Б.О., Балакина С.В. |
| Метод выведения –<br>сорт получен путем: | межвидовой гибридизации, контролируемого скрещивания –<br>6-видовой гибрид, получен с участием: vrn, phu, dms, sto, adg, tbr |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | – |
| STM2005 | 154 |
| STM5114 | 286; 289 |
| StI001 | 176; 179; 185 |
| StI046 | 191; 194; 200 |
| STG0016 | 132; 135 |
| STM0037 | 72; 74; 80 |
| StI014 | 126; 129 |
| StI004 | 100 |
| StI033 | 113; 125; 131 |

Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам:

| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Ген:* | *Ry$_{sto}$* | *Ry$_{adg}$* | *Ry$_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | + | R |

Таблица 24 – Ваучерный образец (WIR - 53884) и генетический паспорт селекционного клона картофеля 1604/16

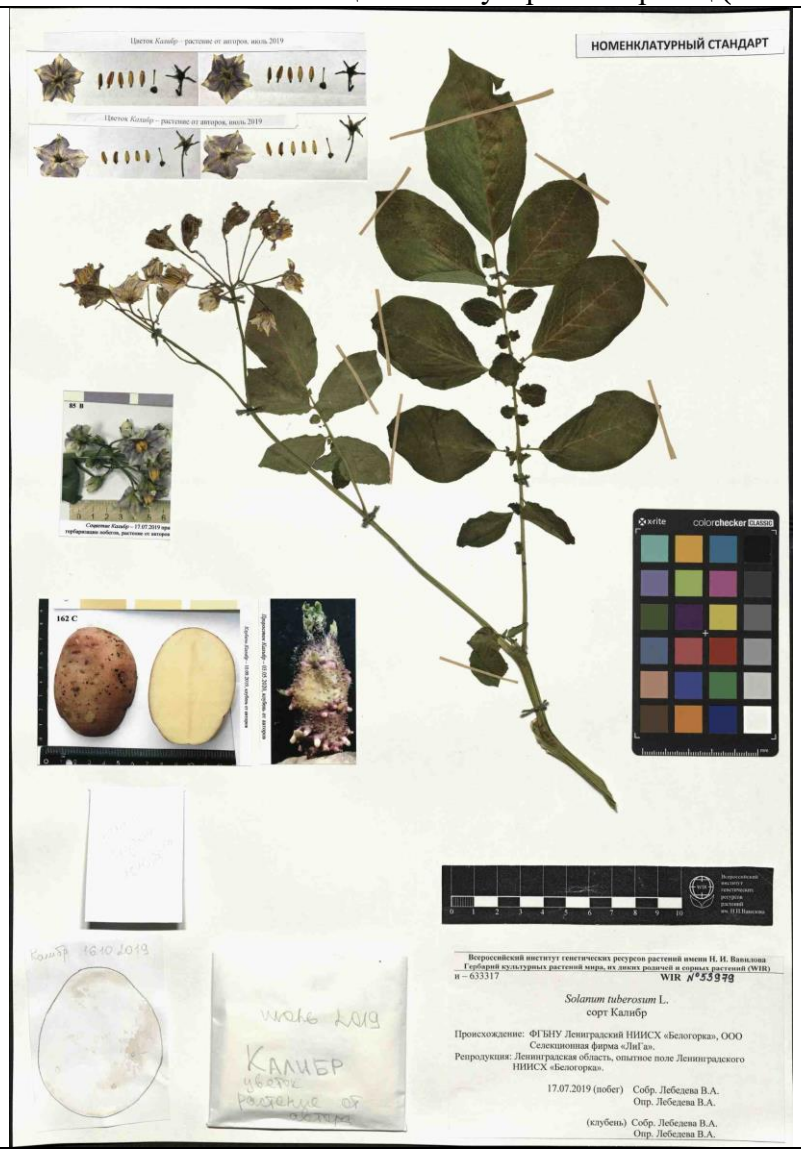
**Ваучерный образец (WIR - 53884)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | – |
| Год внесения в Госреестр | – |
| Код сорта в Госреестре | – |
| № патента | – |
| Авторы: | – |
| Метод выведения – сорт получен путем: | – |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 109; 121; 124; 127 |
| STM2005 | – |
| STM5114 | 295 |
| StI001 | 176; 179 |
| StI046 | 194; 203 |
| STG0016 | 135; 153 |
| STM0037 | 72; 80; 88 |
| StI014 | 126; 129 |
| StI004 | 76; 100 |
| StI033 | 113; 125; 131 |

Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам:

| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Ген:* | *Ry$_{sto}$* | *Ry$_{adg}$* | *Ry$_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/ Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | 0 | 0 | + | + | + | R |

Таблица 25 – Ваучерный образец (WIR - **53979**) и генетический паспорт предсорта ‘Калибр’

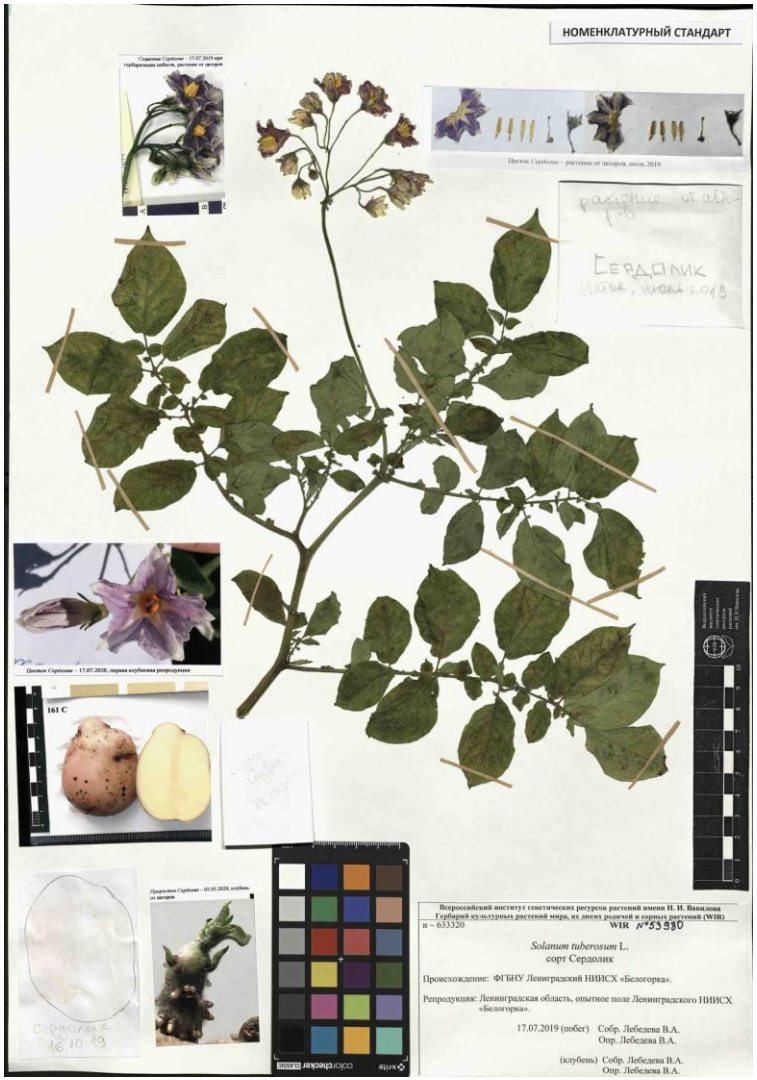



**Ваучерный образец (WIR - 53979)**

| **Генетический паспорт** | |
|---|---|
| Происхождение | ФГБНУ Ленинградский НИИСХ «Белогорка», ООО Селекционная фирма «ЛиГа» |
| Год внесения в Госреестр | Находится в Госсортоиспытании |
| Код сорта в Госреестре | Находится в Госсортоиспытании |
| № патента | – |
| Авторы: | Лебедева В.А., Гаджиев Н.М., Комаров А.А., Иванов А.В., Соколов И.А., Балакина С.В. |
| Метод выведения – сорт получен путем: | межвидовой гибридизации, контролируемого скрещивания, получен с участием: dms, sto, ber, adg, tbr |
| SSR локус: | Размер (п.н.): |
| StI032 | 109; 121; 124; 127 |
| STM2005 | 154; 166; 190 |
| STM5114 | 286; 295 |
| StI001 | 179; 185 |
| StI046 | 191; 203 |
| STG0016 | 135; 153 |
| STM0037 | 72; 74; 88 |
| StI014 | 120; 126; 129 |
| StI004 | 94; 100 |
| StI033 | 113; 131; 134 |

| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) | Тип цитоплазмы |
| *Ген:* | *$Ry_{sto}$* | *$Ry_{adg}$* | *$Ry_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | | |
| | 0 | 0 | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | н.д | D |

Таблица 26 – Ваучерный образец (WIR - **53979**) и генетический паспорт предсорта ‘Сердолик’




**Ваучерный образец (WIR - 53979)**

| **Генетический паспорт** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Происхождение | ФГБНУ Ленинградский НИИСХ «Белогорка» | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Год внесения в Госреестр | Находится в Госсортоиспытании | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Код сорта в Госреестре | Находится в Госсортоиспытании | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| № патента | – | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Авторы: | Лебедева В.А., Гаджиев Н.М., Комаров А.А., Иванов А.В., Соколов И.А., Балакина С.В. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Метод выведения – сорт получен путем: | межвидовой гибридизации, контролируемого скрещивания, получен с участием: dms, sto, vrn, phu, adg, tbr | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| SSR локус: | Размер (п.н.): | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI032 | 109; 121; 124 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| STM2005 | 154; 190 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| STM5114 | 286; 295 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI001 | 179; 185; 191 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI046 | 191; 206 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| STG0016 | 135; 141; 153 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| STM0037 | 72; 74; 86 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI014 | 120; 126; 129 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI004 | 73; 76; 88; 100 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| StI033 | 113; 131; 134 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Маркеры *R*-генов устойчивости к вредным организмам: | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Вредный организм: | PVY | | | PVX | | *Phytophthora infestans* | | | *Globodera pallida* (Pa 2,3) | *Globodera rostochiensis* (Ro 1) | | | Устойчивость к *G. rostochiensis* (Ro 1) (Госреестр) | Тип цитоплазмы | | | | | | |
| *Ген:* | *$Ry_{sto}$* | *$Ry_{adg}$* | *$Ry_{chc}$* | *Rx1* | *Rx2* | *RB/Rpi-blb1/ Rpi-sto1* | | *R1* | *Gpa2* | *Gro1-4* | *H1* | | | | | | | | | |
| Маркер есть (+) / нет (0): | YES3-3A | RYSC3 | Ry364 | 5Rx1 | 106Rx2 | Rpi-sto1 | BLB1F/R | R1 | Gpa2-2 | Gro1-4-1 | 57R | N195 | | | | | | | | |
| | 0 | 0 | + | + | + | 0 | 0 | 0 | + | + | + | + | н.д. | W/γ | | | | | | |