

DOI:10.30901/2227-8834-2016-4-114-121

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УДК 633:631.527

**Н. М. Зотеева,  
Ю. И. Карабицина**

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

**Ключевые слова:**

виды картофеля, гибридизация, устойчивость, *Phytophthora infestans*, плоидность, фертильность пыльцы

**Поступление:**

19.08.2016

**Принято:**

06.12.2016

## ФИТОФТОРОУСТОЙЧИВОСТЬ ГИБРИДОВ ОТ СКРЕЩИВАНИЙ *SOLANUM TUBEROSUM* L. С ДИПЛОИДНЫМИ БОЛИВИЙСКИМИ ВИДАМИ КАРТОФЕЛЯ

Актуальность. Одной из наиболее вредоносных болезней картофеля во всех картофелеводческих зонах мира остается фитофтороз, возбудитель – *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. В связи с этим актуально создание гибридов культурного картофеля, получаемых от скрещиваний с вновь выделяемыми по устойчивости образцами видов картофеля, в том числе не использованным прежде в селекции. Источники устойчивости к фитофторозу найдены нами ранее среди боливийских видов. Сложность использования диких видов связана с нескрещиваемостью, мелкими клубнями, длинными столонами, выраженной фотопериодической реакцией и др. Поэтому актуальным является получение фертильных гибридных клонов, сочетающих устойчивость к болезни, способность формировать клубни культурного типа на длинном дне. Материал и методы. Селекционные клоны *Solanum tuberosum* L. с чувствительностью к фитофторозу листьев (AU), либо клубней (SW93-1015), скрещивали с образцами боливийских диких видов *S. berthaultii* Hawk. (ber) и *S. ruiz-ceballosii* Card. (rzc), выделенными ранее по устойчивости. Гибриды исследовали в поле в течение трех лет, включая сезон эпифитотии болезни, и методами искусственного заражения листьев и клубней. У гибрида SW93-1015 проведен подсчет числа хромосом. Изучение устойчивости к фитофторозу, подсчет числа хромосом и анализ фертильности пыльцы проведены с использованием общепринятых методов. Результаты. В полевых и лабораторных опытах в популяциях обоих гибридов выявлена значительная доля растений с повышенной устойчивостью листьев и клубней к фитофторозу. Часть проанализированных гибридов обеих комбинаций сочетает устойчивость ботвы и клубней. Гибридные растения обоих гибридов способны формировать клубни при выращивании в поле в условиях продолжительного светового дня. Гибрид SW93-1015 × ber формирует крупные клубни правильной формы. Гибрид AU × rzc характеризуется большим разнообразием по окраске и форме клубней. Гибрид SW93-1015 × ber использовали в качестве опылителя в дальнейших скрещиваниях с пятью генотипами *S. tuberosum*. Ни одна из комбинаций скрещиваний не была результативной. Цитологический анализ гибрида SW93-1015 × ber показал, что его растения обладают триплоидным набором хромосом ( $2n = 36$ ) и стерильной пыльцой. Часть пыльцевых зерен растений гибрида AU × rzc оказалась фертильной. Заключение. Выявленные образцы боливийских видов картофеля обеспечивают эффективную передачу устойчивости к фитофторозу большей части потомства от скрещиваний с *S. tuberosum*. Изученные гибриды имеют разные перспективы вовлечения в дальнейший селекционный процесс. Гибрид SW93-1015 × ber является триплоидом и его растения имеют полностью стерильную пыльцу. Гибрид AU × rzc частично фертилен.

N. M. Zoteyeva,  
Yu. I. Karabitsina

The N. I. Vavilov  
All-Russian Institute  
of Plant Genetic Resources,  
42, 44, Bolshaya Morskaya str.,  
St. Petersburg,  
190000 Russia,  
e-mail: zoteyeva@rambler.ru

**Key words:**

*potato species, hybridization,  
resistance, Phytophthora in-  
festans, ploidy, pollen fertility*

**Received:**

19.08.2016

**Accepted:**

06.12.2016

**LATE BLIGHT RESISTANCE OF HYBRIDS OBTAINED  
IN CROSSES OF *SOLANUM TUBEROSUM* L. WITH  
THE BOLIVIAN DIPLOID POTATO SPECIES**

Background. Potato late blight [agent *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] is one of the most destructive potato diseases. In this regard, one of the topical issues in potato breeding is the development of interspecific hybrids derived from newly selected resistance sources among wild potato species including those never used before. In our previous research late blight resistance sources among the Bolivian potato species were found. Difficulties with including wild potato species in the breeding process are connected with their negative traits: small tuber size, irregular tuber shape as well as non-crossability, reaction to the long daylight length, etc. In view of these features, the development of late blight resistant and fertile hybrids with an ability to form tubers of proper morphology in the field under long daylight conditions is an urgent task. Materials and methods. Two hybrid populations derived from crosses of foliar (AU) and tuber (SW93-1015) late blight susceptible *S. tuberosum* (tbr) clones with tuber (*S. berthaultii*) and foliar (*S. ruiz-ceballosii*) late blight resistant Bolivian parents were assessed for late blight resistance in the field observations and laboratory tests as well as for the ability of tuber formation and pollen fertility. Hybrid tbr × ber was also studied for its chromosome number. Late blight resistance assessment, pollen fertility and chromosome counting analyses were performed using the standard protocols referred. Results. Both in field and laboratory evaluation the plants with tuber or foliar resistance were found as well as plants with combined foliar and tuber resistance. Plants of SW93-1015 × ber formed tubers of large size and regular shape; the hybrid AU × rzc showed high variability in tuber morphology. The hybrid SW93-1015 × ber was involved as a male parent in crosses with 5 different *S. tuberosum* clones. None of the crosses was successful. Cytological analyses of SW93-1015 × ber plants showed the number of chromosomes equal to those of *S. tuberosum* (2x = 48) and sterile pollen. Pollen of AU × rzc was partially fertile. Conclusions. Selected accessions of two Bolivian species efficiently transferred foliar or tuber late blight resistance into the large share of hybrid progenies obtained in their crosses with *S. tuberosum*. The studied hybrids have various prospects to be involved in further hybridization. The hybrid SW93-1015 × ber possesses the number of chromosomes equal to those of *S. tuberosum* (2x = 48) but has completely sterile pollen. Pollen of hybrid AU × rzc was partially fertile.

### Введение

Картофель является очень значимой пищевой культурой во всем мире. Выращиваемые сорта картофеля подвержены поражению грибными, вирусными и бактериальными болезнями, среди которых одной из главных признан фитофтороз, возбудитель – *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Патоген способен поражать листья, стебли и клубни растений картофеля. Из-за появления новых агрессивных рас фитофтороз становится все более сложным объектом контроля (Fry, 2008). В случае, когда возделываемые сорта картофеля не обладают необходимым набором качеств либо достаточным уровнем их проявления, дикие виды могут быть использованы для интрогрессии желаемых признаков в генотипы культурных сортов. Чаще всего это касается устойчивости к болезням. Виды картофеля существенно различаются по уровню пloidности, морфологии, биохимическому составу растений, что обусловлено большим разнообразием эколого-географических условий их произрастания. Ряд используемых в селекции культурных и диких видов картофеля богат источниками устойчивости к разнообразным болезням культуры.

Использование диких видов картофеля уже обогатило генетическую основу многих селекционных сортов. Первым шагом на пути этого процесса является изучение исходного материала, представленного образцами из коллекций картофеля, собранных в разное время в природе.

Большинство диких тетраплоидных видов картофеля ( $2n = 4x = 48$ ) непосредственно вовлекаются в скрещивания с сортами *Solanum tuberosum* L., тогда как диплоидные дикие виды картофеля обычно скрещивают с дигаллоидами *S. tuberosum* ( $2n = 2x = 24$ ) (Hanneman, 1999) или применяют современные методы биотехнологии, например, методы соматической гибридизации (Nyman, Waara, 1997; Helgeson et al., 1998; Smyda et al., 2013). Следует учитывать, что многие дикие виды картофеля формируют цитотипы, поэтому результаты гибридизации не всегда предсказуемы. Например, у диплоидного вида *S. ruiz-ceballosii* Cárđ. [syn. *S. sparsipilum* (Bitt.) Juz. et Buk.] обнаружены тетраплоидные цитотипы (Hijmans et al., 2007), скрещивания которых с

*S. tuberosum* могут быть результативными. У других видов, как, например, *S. berthaultii* Hawk., все проанализированные на сегодняшний день образцы имеют один и тот же уровень пloidности ( $2n = 2x = 24$ ) (Hijmans et al., 2007). В нашей работе исследованы возможности межвидовой гибридизации между образцами культурного картофеля *S. tuberosum* ( $2n = 4x = 48$ ) и дикими боливийскими видами картофеля – *S. ruiz-ceballosii* и *S. berthaultii*.

Выявление источников устойчивости к фитофторозу, учитывая их изменчивость, должно проводиться в соответствии с общепринятыми методами, предусматривающими как полевые, так и лабораторные испытания. Условия Северо-Запада РФ весьма благоприятны для развития фитофтороза. Используемые в гибридизации образцы *S. berthaultii* к-23047 и *S. ruiz-ceballosii* к-7330 из коллекции ВИР были выделены по устойчивости к фитофторозу на естественном инфекционном фоне на научно-производственной базе «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», С.-Петербург (Zoteyeva et al., 2004), где местная популяция *Phytophthora infestans* характеризуется большим фенотипическим разнообразием (Zoteyeva, Patrikeyeva, 2010). Образцы изучены также методами искусственного заражения в рамках международного сотрудничества (Zoteyeva et al., 2012). При исследовании генетического механизма устойчивости растений образца к-7330 *S. ruiz-ceballosii* выявлен ген Rpi-rzc, обеспечивающий устойчивость к фитофторозу (Sliwka et al., 2012).

В ходе анализа многочисленных гибридных популяций, полученных от скрещиваний *S. tuberosum* с дикими видами картофеля, выявили как позитивную, так и негативную корреляции между устойчивостью листьев и клубней (Stewart et al., 1992; Platt, Tai, 1998). Поскольку такая корреляция является необязательной, то необходимо объединение устойчивости листьев и клубней методом отбора.

Цель данной работы – изучение эффективности передачи признака устойчивости гибридным потомствам, полученным от скрещиваний чувствительных к фитофторозу листьев либо клубней образцов

*S. tuberosum* с образцами диких видов с высокой устойчивостью листьев, либо клубней, а также выделение устойчивых клонов с хорошими агрономическими признаками.

### Материал и методы

Изучение проходили межвидовые гибриды из двух комбинаций: (1) 15 клонов – потомств разных сеянцев гибрида от скрещивания селекционного клона SW93-1015 с образцом *S. berthaultii* к-23047 и (2) 62 сеянца гибрида, полученного от опыления селекционного клона AU (отбор из сеянцев сорта ‘Аврора’) пыльцой образца *S. ruiz-ceballosii* к-7330 (rzc).

Гибриды оценивали в полевых наблюдениях, включая сезон эпифитотии фитофтороза, а также при заражении отделенных долей листьев и клубней. Полевую и лабораторную оценку устойчивости листьев к фитофторозу проводили в трехлетних опытах. Устойчивость клубней оценивали в лабораторных тестах в течение двух лет (таблица).

Полевые наблюдения осуществляли каждые 5 дней с начала появления инфекции на контрольных неустойчивых сортах, используя шкалу от 9 (отсутствие симптомов болезни) до 1 (целиком пораженное растение).

Заражение отделенных долей листьев. Для заражения собирали доли листьев со среднего яруса растений. Заражали по 3 доли листьев в двух повторностях. Использовали изолят *Phytophthora infestans* с генами вирулентности 1.3.4.6.7.10.11. На каждую долю листа наносили каплю инокулюма стандартной концентрации (15 000 зооспор/μл). Листья инкубировали в течение шести суток в условиях повышенной влажности и температуре воздуха 17°C. На седьмые сутки после заражения оценивали поражение листьев по шкале 1–9. В качестве устойчивого контроля использовали растения *S. guerreroense* Corr. к-18407; неустойчивого – сорт ‘Desirée’.

Заражение клубней. Для оценки устойчивости клубней применяли разработанный нами ранее метод заражения декапитированных клубней (Zoteyeva, Zimnoch-Guzowska, 2004). Оценку устойчивости клубней проводили в течение двух (SW93-1015 × ber) и одного года (AU × rzc). Сте-

пень поражения учитывали, используя упомянутую выше шкалу. В качестве контроля использовали клубни сорта ‘Desirée’ (неустойчивый) и селекционного клона А. 08–15 (устойчивый).

Растения с оценкой устойчивости от 7 до 9 баллов характеризовали как устойчивые, от 6,0 до 6, 9 баллов, как относительно устойчивые, от 5,0 до 5,9 баллов, как в средней степени устойчивые и с оценкой ниже 4-х баллов – как неустойчивые.

Подсчет числа хромосом осуществляли в соответствии с методическими указаниями З. П. Паушевой (Pausheva, 1988). Фертильность пыльцы определяли по окраске ацетокармином по методике Р. П. Барыкиной (Barukina, 2004). Просматривали не менее 300 пыльцевых зерен.

### Результаты и обсуждение

Растения отбора из сорта ‘Аврора’ со слабой устойчивостью листьев и клубней селекционного клона *S. tuberosum* со слабой устойчивостью клубней скрещивали с образцами *S. ruiz-ceballosii* к-7370 с высокой устойчивостью листьев и клубней и *S. berthaultii* к-23047 с умеренной устойчивостью листьев и высокой устойчивостью клубней. Получены два межвидовых гибрида от скрещивания отбора из сорта ‘Аврора’ с образцом *S. ruiz-ceballosii* (AU × rzc) и селекционного клона *S. tuberosum* SW93-1015 с образцом *S. berthaultii* (SW93-1015 × ber).

В период трех лет полевых наблюдений, включая год эпифитотии *Phytophthora infestans*, растения гибрида SW93-1015 × ber проявляли повышенный уровень устойчивости. Большинство растений имели слабые симптомы болезни. При этом на жестком инфекционном фоне (сезон 2012 г.) не наблюдали растений с полным их отсутствием. Варьирование уровня устойчивости по годам было небольшим и составило от 6,4–6,3 баллов в 2011 г. и 2013 г. до 5,8 в 2012 г. (см. таблицу). При заражении отделенных долей листьев в тестах 2011 и 2012 гг. среди клонов гибрида SW93-1015 × ber было 8 и 5 устойчивых, 5 и 7 клонов со средним уровнем устойчивости, а также 2 и 3 неустойчивых, соответственно. В тестах обоих лет средние баллы оценки устойчивости имели близкие значения – 6,1 и 5,9 баллов

(см. таблицу). При заражении клубней в 2011 и 2012 гг. средние баллы оценки устойчивости составили 5,5 и 5,7, соответственно. Рост мицелия *P. infestans* в оба года оценки отсутствовал на клубнях 9-ти клонов.

Степень поражения растений гибрида AU × gzc в первый год изучения в условиях жесткого инфекционного фона оценивали средним баллом 5,5 (при минимальном 2,0 и максимальном – 7,0). Среди 62-х семян только шесть оказались неустойчивыми. Пять растений не имели симптомов болезни. На большей части растений развитие инфекции было замедленным: слабые симптомы болезни, проявившиеся в начале обследования, только незначительно усиливались к концу периода вегетации. После выбраковки растений по агрономическим признакам клубней в последующие годы изучали 20 клонов этого гибрида. В 2013 и 2014 гг. их устойчивость оценивали средними бал-

лами 5,8 и 5,9 соответственно, (при минимальных 3,0–4,0 баллах и максимальном – 7,0). Доля сильно поражаемых растений была небольшой в оба года наблюдений.

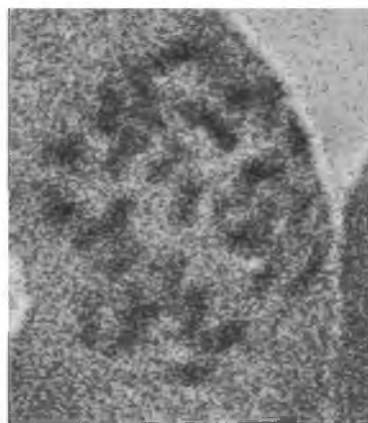
При заражении отделенных долей листьев растения данного гибрида проявили неоднородную реакцию на заражение. Распределение по устойчивости в 2013 и 2014 гг. было следующим: по 3 и 7 устойчивых (балл 7–9), по 6 и 3 относительно устойчивых (балл 6,0–6,9), по 3 и 4 со средним уровнем устойчивости (балл 5,0–5,9) и по 7 и 5 неустойчивых (балл 1,0–4,0), соответственно. Степень поражения варьировала от 2,0 до 9,0 и от 3,0 до 9,0 баллов со средними значениями 5,5 в 2013 г. и 5,8 в 2014 г. При заражении клубней в 2013 г. устойчивость проявили 4 из 20 клонов (балл 7,0–9,0). С оценкой устойчивости 6,0–6,9 баллов в этом тесте были клубни 5 клонов. Средний балл устойчивости составил 5,3.

**Устойчивость к фитофторозу межвидовых гибридов картофеля  
в полевых наблюдениях и лабораторных опытах  
Late blight resistance of interspecific potato hybrids in field  
trials and laboratory tests**

Год изучения	Устойчивость к фитофторозу, средний балл		
	Полевая оценка	Заражение долей листьев	Заражение клубней
<b>SW93-1015 × S. berthaultii</b>			
2011	6,4	6,1	5,5
2012	5,8	5,9	5,7
2013	6,3	н.т.*	н.т.
<b>отбор из сорта Аврора × S. ruiz-ceballosii</b>			
2012	5,5	н.т.	н.т.
2013	5,8	5,5	5,3
2014	5,9	5,8	н.т.
<b>Контроль gr**</b>			
2011	–	9,0	–
2012	–	9,0	–
2013	–	9,0	–
<b>селекционный клон 93-1015</b>			
2011	9,0	–	–
2012	6,7	–	–
2013	9,0	–	–
<b>Desirée</b>			
2011	3,6	2,8	3,6
2012	1,6	3,2	3,8

Год изучения	Устойчивость к фитофторозу, средний балл		
	Полевая оценка	Заражение долей листьев	Заражение клубней
2013	2,8	2,6	3,5
А. 08–15			
2011	–	–	7,2
2012	–	–	6,9
2013	–	–	7,1

\*не тестированы

\*\*образец *S. guerroense* к-18407

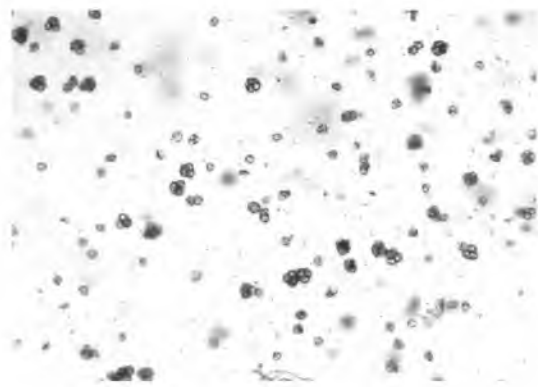
**Рис. 1. Хромосомы в клетках кончика корня гибрида *S. tuberosum* × *S. Berthaultii***  
**Fig. 1. Chromosome counting in plants of hybrid *S. tuberosum* × *S. berthaultii***

Растения гибридов формировали клубни среднего и мелкого (AU × gzc) и сравнительно крупного (SW93-1015 × ber) размеров. Гибрид SW93-1015 × ber формирует небольшое (3–6, в среднем – 4,4) число клубней правильной формы, выровненных по форме и размеру. Средняя масса клубня с одного растения составила 118 г. Растения гибрида AU × gzc формировали клубни, различающиеся по окраске (от красно-малиновых до белых) и форме (от округлой до удлиненной). Наблюдали существенные различия между клонами по числу клубней с одного растения: от 4 до 36, в среднем – 12,8. У 35% растений клубни имели неправильную форму. Средняя масса клубня с растения составила 57,2 г. Учитывая хорошие агрономические характеристики клубней и обильное цветение, растения гибрида SW93-1015 × ber использовали в дальнейших скрещиваниях с сортами и селекционными клонами *S. tuberosum* в качестве опылителей, однако ни одна из комбинаций

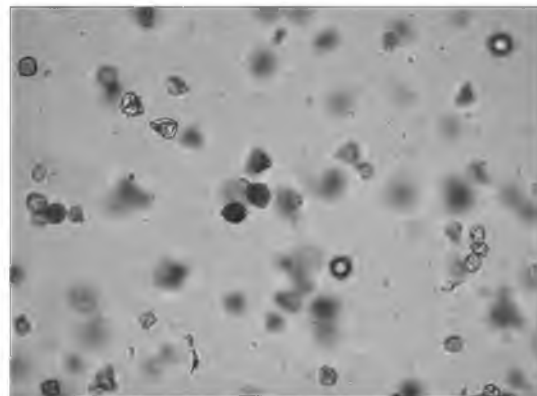
скрещиваний не была результативной. В связи с этим был предпринят цитологический анализ числа хромосом и фертильности пыльцы данного гибрида. Число хромосом у растений гибрида (SW93-1015 × ber) соответствует ожидаемому от скрещиваний тетраплоидных (*S. tuberosum*) и диплоидных (*S. berthaultii*) образцов –  $2n = 36$  (рис. 1). Возможные перспективы вовлечения данного триплоидного гибрида в последующие скрещивания могут быть связаны с формированием им нередуцированных гамет. Однако при цитологическом анализе пыльцы этого гибрида фертильные и хорошо прокрашенные зерна не были обнаружены; выявлены только дефектные пыльцевые зерна (рис. 2A), что указывает на полную мужскую стерильность данного образца. Скрещивания гибрида (SW93-1015 × ber) (использовался в качестве материнской формы) с разными селекционными клонами пока также оказались нерезультативными. Теоретически в скрещиваниях тетраплоидного сорта 'Аврора' с образцами диплоидного вида *S. ruiz-ceballosii* также ожидается получение триплоидных растений. К сожалению, число хромосом у гибрида (AU × gzc) и у родительского образца *S. ruiz-ceballosii* (к-7330) подсчитано не было. Однако данные по фертильности пыльцы (рис. 2B) могут указывать и на другие возможности: (1) не исключено, что триплоидные гибридные растения этой комбинации могут формировать нередуцированные гаметы; (2) возможно, что исходный родительский образец *S. ruiz-ceballosii* имел тетраплоидное число хромосом, в этом случае должны были быть получены тетраплоидные межвидовые гибриды. Как указывалось выше, у данного дикого вида встречаются тетраплоидные цитотипы (Hijmans et al., 2007). Оба эти предположе-

ния требуют дальнейшей экспериментальной проверки. В дальнейшем гибрид AU × gzc может быть вовлечен в скрещивания с *S. tuberosum*. Из-за полной стерильности гибрида SW93-1015 × ber он не будет вовлечен в дальнейшую гибридизацию. Вместе с тем родительский образец *S. berthaultii*, успешно передавший устойчивость гибридному потомству, может быть использован в скрещиваниях с дигаплоидами *S. tuberosum*,

либо с образцами других диплоидных видов. В селекции картофеля существует практика использования ряда видов в качестве «мостиков», как промежуточных звеньев для последующих скрещиваний с *S. tuberosum* (Jansky, 2006). Ранее нами были получены гибриды от скрещиваний образцов *S. phureja* Juz. et Buk. с диплоидными южноамериканскими дикими видами картофеля, в том числе с *S. berthaultii* (Zoteyeva, 1986).



A



B

**Рис. 2. Пыльцевые зерна гибридов:**

A – SW93-1015 × *S. berthaultii*, B – гибрида AU × *S. ruiz-ceballosii*

**Fig. 2. Pollen grains of hybrids:**

A – SW93-1015 × *S. berthaultii*, B – AU × *S. ruiz-ceballosii*

### Заключение

У гибридов от скрещиваний образцов *S. tuberosum* с образцами боливийских диких видов картофеля *S. berthaultii* и *S. ruiz-ceballosii* – источниками устойчивости к фитофторозу, отмечена частая встречаемость фенотипов с высоким уровнем полевой устойчивости к *Phytophthora infestans*. Часть проанализированных гибридов обеих комбинаций сочетает устойчивость ботвы и

клубней. Оба Гибрида способны формировать клубни при выращивании в поле в условиях продолжительного светового дня. Гибрид SW93-1015 × ber формирует относительно крупные клубни правильной формы. Изученные гибриды имеют разные перспективы вовлечения в дальнейший селекционный процесс. Гибрид SW93-1015 × ber является триплоидом и его растения имеют полностью стерильную пыльцу. Гибрид AU × gzc частично фертилен.

Данные исследования выполнены при частичной поддержке гранта Российского Научного Фонда (проект № 16-16 041125).

Авторы выражают благодарность д. б. н. Гавриленко Т. А. за конструктивное обсуждение полученных результатов.

### References/Литература

- Barykina R. P. Reference book on Botany microtechnics. Basis and Methods. Moscow: MGU, 2004, 312 p. [in Russian] (Барыкина Р. П. Справочник по ботанической микротехнике // Основы и методы. М.: МГУ, 2004. 312 с.).
- Fry W. Phytophthora infestans: the plant (and R gene) destroyer // Molecular Plant Pathology, 2008, vol. 9, pp. 385–402.
- Hanneman R. E. Techniques to transfer germplasm from 2x (IEBN) Mexican species to 2x (2 EBN) material via

- hybridization // Eighty-third Annual Meeting of The Potato Association of America, PAA, 1999, p. 75.
- Helgeson J. P., Pohlman J. D., Austin S., Herbalach G. T., Wielgus S. M., Ronis D., Zambolim L., Tooley P., McGrath J. M., James R. V., Stewenson W. R. Somatic hybrids between *Solanum bulbocastanum* and potato: a new source of resistance to late blight // *Theor. Appl. Genetics.*, 1998, vol. 96, pp. 738–742.
- Hijmans R. J., Gavrilenko T., Stephenson S., Bamberg J., Salas A. O., Spooner D. M. Geographical and environmental range expansion through polyploidy in wild potatoes (*Solanum* section *Petota*) // *Global Ecology and Biogeography*, 2007, vol. 16, pp. 485–495.
- Jansky S. Overcoming hybridization barriers in potato // *Plant Breeding*, 2006, vol. 125, pp. 1–12.
- Nyman M., Waara S. Characterization of somatic hybrids between *Solanum tuberosum* and its frost-tolerant relative *Solanum commersonii*. *Theor. Appl. Genetics.*, 1997, vol. 95, pp. 1127–1132.
- Pausheva Z. P. Practical directory on plant Cytology. 4-th edition. Moscow: Agropromizdat, 1988. 271 p [in-Russian] (Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. 4-е изд., перераб. и доп. – М: Агропромиздат, 1988. 271 с.).
- Peloquin S. J., L. Boiteaux S., Carputo D. Meiotic mutants in potato: valuable variants // *Genetics*, 1999, vol. 153, pp. 1493–1499.
- Platt H., Wand Tai G. Relationship between resistance to late blight in potato foliage and tubers of cultivars and breeding selections with different resistance levels // *Am. J. Pot. Res.*, 1998, vol. 75, pp. 173–178.
- Ramsey J., Schemske D. W. Pathways, mechanisms and polyploid formation in flowering plants // *Annu. Rev. Ecol.*, 1998, vol. 29, pp. 467–501.
- Sliwka J., Jakuczun H., Chmielarz M., Hara-Skrzypiec A., Tomczynska I., Kilian A., Zimnoch-Guzowska E. Late blight resistance gene from *Solanum ruiz-ceballosii* located on potato chromosome X and linked to violet flower colour // *BMC Genetics*, 2012:13(11). <http://www.biomedcentral.com/1471-2156/13/11>.
- Smyda P., Jakuczun H., Dębski K., Sliwka J., Thieme R., Nachtigall M., Wasilewicz-Flis I., Zimnoch-Guzowska E. Development of somatic hybrids *Solanum* × *michocacanum* Bitter. (Rydb.) (+) *S. tuberosum* L. and autofused 4x *S.* × *michocacanum* plants as potential sources of late blight resistance for potato breeding // *Plant Cell Rep.*, 2013, vol. 32(8), pp. 1231–1241.
- Spooner D. M., Ghislain M., Simon R., Jansky S. H., Gavrilenko T. Systematics, diversity, genetics, and evolution of wild and cultivated potatoes // *Bot. Rev.*, 2014, vol. 80, pp. 283–383.
- Stewart H. E., Wastie J. E., Bradshaw J. E., Brown J. Heritance of resistance to late blight in foliage and tubers of progenies from parents differing in resistance // *Potato Res.*, 1992, vol. 35, pp. 313–319.
- Zoteyeva N. M. Sources of resistance to *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary among wild and cultivated potato species from VIR's collection // Abstract of PhD Thesis, Leningrad: VIR, 1986, 16 p. [in Russian] (Зотеева Н. М. Источники устойчивости к *Phytophthora infestans* среди диких и культурных видов картофеля из коллекции ВИР // Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л.: ВИР, 1986. 16 с.).
- Zoteyeva N. M., Chrzanowska M., Evstratova L. P., Fasulati S. R., Yusupov T. M. Resistance of wild potato species accessions to diseases and pests // Catalogue of world VIR's collection, St. Petersburg: VIR, 2004, iss. 761, 88 p. [in Russian] (Зотеева Н. М., Хжановска М., Евстратова Л. П., Фасулати С. Р., Юсупов Т. М. Устойчивость образцов диких видов картофеля к болезням и вредителям // Каталог мировой коллекции ВИР. СПб.: ВИР, 2004. Вып. 761. 88 с.).
- Zoteyeva N. M., Patrikeeva M. V. Phenotypic characteristics of North-West Russian populations of *Phytophthora infestans* (2003-2008) // PRO-Special report. /Eds. H.T.A.M. Schepers. Wageningen, 2010, no. 14, pp. 213–216.
- Zoteyeva N., Chrzanowska M., Flis B., Zimnoch-Guzowska E. Resistance to Pathogens of the Potato Accessions from the Collection of N. I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR) // *Am. J. Pot. Res.*, 2012, vol. 89, pp. 277–293.
- Zoteyeva N., Zimnoch-Guzowska E. New method of the assessment of the potato tuber resistance to late blight // *Micologia i fitopatologia*, vol. 38, no. 1, 2004, pp. 89–93 [in Russian] (Зотеева Н., Зимнох-Гузовска Е. Новый метод оценки устойчивости клубней картофеля к фитофторозу // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38. № 1. С. 89–93).