

УДК 635.21:632.9

Е. В. Рогозина¹,
 Н. А. Чалая¹,
 М. А. Кузнецова²,
 В. Н. Демидова²,
 А. Н. Рогожин²,
 Т. И. Сметанина²,
 М. П. Бекетова³,
 О. А. Фадина³,
 Э. Е. Хавкин³

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова, 190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, д. 42, 44
e-mail: erogozina@vir.nw.ru

² Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Россия, 143050, Одинцовский р-н, Московская обл., р.п. Большие Вяземы, ул. Институт, 5-а,

³ Всероссийский институт сельскохозяйственной биотехнологии, Россия 127550, Москва, ул. Тимирязевская, 42,

Ключевые слова:

Phytophthora infestans, *Solanum*, сорт, межвидовой гибрид, долговременная устойчивость, кластерный анализ, *Rpi*-гены устойчивости к фитофторозу

Поступление:

29.05.2018

Принято:

19.09.2018

УСТОЙЧИВЫЕ К ФИТОФТОРОЗУ ГИБРИДНЫЕ КЛОНЫ КАРТОФЕЛЯ В КОЛЛЕКЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ ВИР

Актуальность. Фитофтороз является широко распространенным и вредоносным заболеванием картофеля. Использование генетического разнообразия культурных и дикорастущих сородичей картофеля из коллекции ВИР позволяет создавать межвидовые гибриды – перспективные родительские формы для селекции на устойчивость к фитофторозу. **Цель исследования.** Отбор гибридных клонов картофеля с высокой и долговременной устойчивостью к фитофторозу и выделение среди них генотипов перспективных для поиска новых генов или новых аллелей уже известных генов устойчивости к *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. **Материалы и методы.** В течение 2015–2017 гг. в Северо-Западном и Центральном регионах России в полевых условиях оценены 45 гибридных клонов, несущих генетический материал от двух до девяти видов секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L., и шесть сортов картофеля, использованных в качестве контроля. Определяли относительную степень поражения растений фитофторозом (rAUDPC – relative Area Under Disease Progress Curve), относительную устойчивость к фитофторозу (*Sx*) и балл поражения растений в конце вегетации. В лабораторных опытах 36 генотипов оценены на устойчивость к заражению вирулентными высоко агрессивными изолятами *P. infestans* из Государственной коллекции ВНИИФ (Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии). Параллельно с помощью ДНК-маркеров определено присутствие трех генов устойчивости к фитофторозу (*Rpi* – Resistance to *Phytophthora infestans*), обладающих широкой специфичностью по отношению к расам этого патогена. **Результаты и выводы.** Начальный период заражения, скорость развития патогена и степень поражения растений картофеля фитофторозом существенно различались в 2015–2017 гг. Показатели rAUDPC у гибридов и сортов картофеля в разные годы варьировали, но связь между значениями rAUDPC у одних и тех же генотипов была статистически значимой ($r = 0.87 - 0.94$). Ежегодно сорт 'Sarpo Mira' и клоны 10/05-09 и 50/1 КВА отличались высокой устойчивостью к заболеванию (*Sx* = 7–8 баллов). У остальных генотипов картофеля значения показателя *Sx* зависели от года испытания. При искусственном заражении устойчивы к *P. infestans* сорт 'Sarpo Mira' и 12 гибридных клонов: 38 КВА, 24-1, 24-2, 16/27-09, 4-1-2012, 118-5-2011, 39-1-2005, 50/1 КВА, 12/1-09, 171-3, 134-2-2006 и 15/13-09. Установлена средняя степень согласованности оценок устойчивости картофеля в полевых и лабораторных опытах: коэффициент корреляции Спирмена $r = 0.45 - 0.50$ ($p < 0.05$). При кластерном анализе 36 генотипов картофеля распадались на три группы, которые значимо различались по устойчивости к фитофторозу в различных условиях среды. Высокая устойчивость к фитофторозу предположительно связана с присутствием генов устойчивости с широкой расовой специфичностью (*R8 = Rpi-smira2* у 'Sarpo Mira' и *Rpi-blb1*, *Rpi-blb2* и *Rpi-vnt1* у межвидовых гибридов).

E. V. Rogozina¹,
 N. A. Chalaya¹,
 M. A. Kuznetsova²,
 V. N. Demidova²,
 A. N. Rogozin²,
 T. I. Smetanina²,
 M. P. Beketova³,
 O. A. Fadina³,
 E. E. Khavkin³

¹N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR),
 42, 44, Bolshaya Morskaya St.,
 St. Petersburg, 190000 Russia, e-mail:
 erogozina@vir.nw.ru

²All-Russian Research Institute of Phytopathology (VNIIIF), 5-a, Institute St.,
 Bolshiye Vyazemy Sett., Moscow
 Province, 143050, Russia

³All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology (ARRIAB), 42, Timiryazevskaya St.,
 Moscow, 127550, Russia

Key words:
Phytophthora infestans, *Solanum*,
 variety, interspecific hybrid, durable
 resistance, cluster analysis, *Rpi* genes
 of resistance to *P. infestans*

Received:
 29.05.2018

Accepted:
 19.09.2018

LATE BLIGHT RESISTANT POTATO HYBRID CLONES IN THE VIR COLLECTION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Background. Late blight (LB) causes serious damage to potato crop. The genetic diversity of potato and their wild relatives in the VIR collection served as the basis for creating interspecific hybrids. **Objective of the study.** Selection of hybrid potato clones with high and long-term resistance to LB and identification of genotypes that can serve as the most promising sources of new LB resistance genes or new alleles of the already known resistance genes. **Materials and methods.** In 2015–2017, 45 hybrid clones with genetic material from two to nine species of *Solanum* L. section *Petota* Dumort. and six potato varieties were assessed in field conditions in the Northwestern and Central regions of Russia. The index of plant damage by *P. infestans* (rAUDPC), relative resistance to LB (Sx) and damage to plants at the end of growth period were determined. Thirty-six genotypes were evaluated in the lab for resistance to highly aggressive *P. infestans* isolates from the collection of VNIIIF (All-Russian Research Institute of Phytopathology). In parallel, DNA markers were used to reveal three genes that confer broad-spectrum resistance to *P. infestans* (*Rpi*). **Results and conclusions.** The initial period of infection, the rate of pathogen development and the degree of potato crop damage by LB differed significantly in 2015, 2016 and 2017. The relationship between rAUDPC values in different years of study was statistically significant for hybrids and potato varieties ($r = 0.87-0.94$). Each year, var. 'Sarpo Mira', clones 10 / 05-09 and 50/1 KBA were highly resistant to LB (Sx = 7–8 points). As to other potato genotypes, the values of the Sx index varied between the years of the study. 'Sarpo Mira' and 12 clones, namely 38 KVA, 24-1, 24-2, 16/27-09, 4-1-2012, 118-5-2011, 39-1-2005, 50/1 KBA, 12/1-09, 171-3, 134-2-2006 and 15/13-09 were highly resistant to artificial infection with *P. infestans*. The average degree of consistency of potato resistance assessments in the field and laboratory experiments was established: the Spearman correlation coefficient r was 0.45–0.50 ($p < 0.05$). In the cluster analysis, 36 potato genotypes were divided into three groups, which differed significantly in their resistance to LB under various environmental conditions. High resistance to LB correlated with the presence of resistance genes that confer broad-spectrum resistance ($R8 = Rpi-smira2$ in 'Sarpo Mira' and *Rpi-blb1*, *Rpi-blb2* and *Rpi-vnt1* in interspecific hybrids).

Введение

Мировое производство картофеля, как и другие отрасли сельского хозяйства, находится под влиянием климатических изменений, наблюдаемых в последнее столетие во всех регионах планеты. Помимо непосредственного влияния режимов тепло- и влагообеспеченности на рост и развитие растения, изменения климата оказывают заметное воздействие на популяции вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных растений. В частности, отмечены значительные изменения в популяциях оомицета *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, возбудителя фитофтороза – важнейшей в экономическом отношении болезни картофеля. Во многих регионах мира возникновение новых агрессивных рас *P. infestans* привело к более раннему поражению посадок картофеля, быстрому развитию заболевания и значительному увеличению потерь урожая (Cooke et al., 2012; Fry et al., 2013; Lehsten et al., 2017; Kuznetsova et al., 2018).

Для современного агропроизводства необходимы сорта со стабильной продуктивностью, устойчивые к воздействию абиотических и биотических стрессовых факторов. Создание таких сортов основано на использовании генетического разнообразия культурных форм и дикорастущих сородичей сельскохозяйственных растений. Методом половой гибридизации образцов из генофонда картофеля в коллекции Федерального исследовательского центра «Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова» (ВИР) созданы клонны межвидовых гибридов – перспективные родительские формы для селекции картофеля на устойчивость к заболеваниям (Kozlov, Rogozina, 2014; Rogozina, Khavkin, 2017; Simakov et al., 2017; Rogozina et al., 2018).

Депонированные в коллекции генетических ресурсов растений ВИР сорта и гибридные клонны картофеля поддерживаются вегетативно в условиях центрального полевого генного банка ВИР, расположенного в г. Пушкин (Санкт-Петербург) на территории общей площадью 18 га. В двух полевых севооборотах ежегодно выращивают более 1500 сортов, несколько сотен гибридных клонов, клубненосные дикие и культурные виды рода *Solanum* L. Генетическое разнообразие и длительный (более 40 лет) период выращивания образцов картофеля на локальном участке сформировали уникальный агробиоценоз, условия которого благоприятны для проявления болезней и развития вредителей. Мониторинг популяций возбудителя фитофтороза на полях коллекции картофеля свидетельствует о наличии двух типов совместимости (A1 и A2), что является предпосылкой для полового процесса в цикле размножения *P. infestans*, обеспечивающего высокое генетическое разнообразие изолятов. Генотипирование методом SSR-анализа показало, что изоляты *P. infestans*, выделенные из образцов картофеля в центральном полевом генном банке, отличаются большим полиморфизмом в сравнении с изолятами, выделенными из сортового картофеля в Ленинградской обл. (Kuznetsova et al., 2016; Sokolova et al., 2017). Очевидно, что выращивание коллекционных образцов картофеля в условиях высокого инфекционного фона, при наличии в местной популяции генетически разнообразных патотипов *P. infestans*, способствует отбору генотипов картофеля с высокой устойчивостью к широкому спектру рас возбудителя фитофтороза.

Цель исследования – выявить в коллекции генетических ресурсов растений ВИР гибридные клонны картофеля с высокой и долговременной устойчивостью к фитофторозу и выделить среди них генотипы, перспективные для поиска новых генов или новых аллелей уже известных генов устойчивости к *P. infestans*. ДНК-маркеры использованы для скрининга гибридных клонов по генам устойчивости

к фитофторозу: *Rpi-blb1*, *Rpi-blb2* и *Rpi-vnt1*, эффективных против широкого спектра рас паразита (Vossen et al., 2014). Цель исследования – выявить в коллекции генетических ресурсов растений ВИР гибридные клоны картофеля с высокой и долговременной устойчивостью к фитофторозу и выделить среди них генотипы, наиболее перспективные для поиска новых генов или новых аллелей уже известных генов устойчивости к *P. infestans*. ДНК-маркеры позволили определить, связана ли устойчивость этих клонов к фитофторозу с присутствием трех генов устойчивости: *Rpi-blb1*, *Rpi-blb2* и *Rpi-vnt1*, эффективных против широкого спектра рас паразита (Vossen et al., 2014).

Материал и методы

Исследовали 45 гибридных клонов, созданных на основе образцов коллекции генетических ресурсов растений ВИР, и шесть сортов картофеля, которые широко используются в качестве контроля при определении устойчивости картофеля к фитофторозу (Colon et al. 2004). В родословных гибридных клонов присутствуют от двух до девяти видов секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L., в том числе дикорастущие североамериканские виды (*S. stoloniferum* Schlechtd., *S. bulbocastanum* Dun., *S. polytrichon* Rydb., *S. pinnatisectum* Dun., *S. vallis-mexici* Juz.), южноамериканские виды (*S. berthaultii* Hawkes, *S. microdontum* Bitt., *S. simplicifolium* Bitter, *S. acaule* Bitt., *S. spegazzinii* Bitt., *S. alandiae* Cardenas, *S. chacoense* Bitt., *S. okadae* Hawkes et Hjerting) и культурные виды (*S. andigenum* Juz. et Buk., *S. phureja* Juz. et Buk., *S. tuberosum* Juz. et Buk.). Контролями служили восприимчивые сорта ‘Bintje’, ‘Robijn’, ‘Петербургский’ и устойчивые сорта ‘Sagro Mira’, ‘Escort’ и ‘Наяда’.

В течение трех последовательных сезонов вегетации (2015–2017 гг.) образцы картофеля были оценены по устойчивости к фитофторозу в условиях центрального полевого генного банка ВИР (Северо-Западный регион РФ, Пушкин, Санкт-Петербург) и на опытных участках Всероссийского НИИ фитопатологии (Центральный регион РФ, Большие Вяземы, Московская обл.). Каждый испытуемый образец представлен 10 растениями на рендомизированно размещенных делянках.

В период наблюдений в центральном полевом генном банке ВИР у восприимчивых сортов отмечали время появления первых симптомов фитофтороза и полной гибели растений. У каждого испытуемого образца с интервалом в 7–10 дней отмечали размер площади листовой поверхности, пораженной заболеванием, и максимальное поражение растений в конце вегетации. Полученные данные использовали для расчета гAUDPC (relative Area Under the Disease Progress Curve), т. е. относительной величины площади под кривой развития болезни, которая рекомендована для сравнения образцов в одном эксперименте. гAUDPC рассчитывают путем деления AUDPC, установленной по результатам наблюдений, на общее количество дней между первым и последним наблюдениями умноженное на 100 (Forbes et al., 2014).

Ежегодные результаты оценки развития болезни на сортах и гибридах картофеля (показатели гAUDPC) были соотнесены с поражением восприимчивого стандарта – сорта ‘Bintje’ в годы испытаний. На основе значений гAUDPC для каждого генотипа картофеля определяли показатель относительной устойчивости гибридного клона или сорта к фитофторозу – S_x, которое рекомендовано использовать для сопоставления результатов испытаний одних и тех же генотипов картофеля на устойчивость к фитофторозу в разных условиях среды:

$Sx = Sy (Dx/Dy)$, где

$Sy = rAUDPC$ генотипа картофеля

$Dx = 9$ баллов (заданное значение шкалы восприимчивости сорта Bintje)

$Dy = rAUDPC$ восприимчивого сорта Bintje (Forbes et al., 2014)

Устойчивость сортов и гибридов картофеля к фитофторозу в условиях Московской обл. определяли на основе наблюдений за степенью поражения растений фитофторозом. Учеты степени поражения растений фитофторозом проводили по шкале Британского микологического общества (James, 1972). Далее, 30 клонов и шесть сортов из этой выборки были оценены по устойчивости при искусственном заражении *P. infestans*. В лабораторных опытах ВНИИФ отделенные листья выращенных в теплице растений заражали агрессивным изолятом *P. infestans*, содержащим 11 генов вирулентности (1-11) (Kuznetsova et al., 2014). Для выявления *Rpi* генов *Rpi-blb1*, *Rpi-blb2* и *Rpi-vnt1* использовали ранее валидированные маркеры (Fadina et al., 2017).

Экспериментальные данные обрабатывали с помощью методов описательной статистики, корреляционного и кластерного анализа в программе Statistica 6.1 Stat Soft, Inc. (США).

Результаты

Развитие фитофтороза на растениях сортов и гибридов картофеля в полевых испытаниях 2015–2017 гг.

Метеоусловия вегетационных периодов в годы проведения полевых испытаний (2015–2017 гг.) характеризовались существенной пространственно-временной неоднородностью (рисунки 1–4).

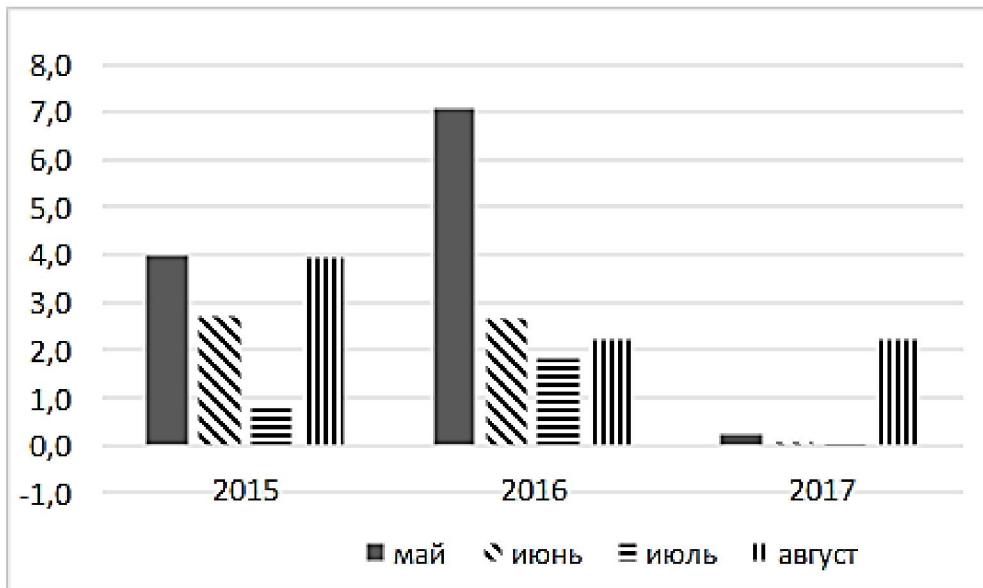


Рис. 1. Санкт-Петербург, Пушкин, 2015–2017 гг. Отклонения среднемесячных температур воздуха (°C) в периоды вегетации картофеля от климатической нормы
Fig. 1. St. Petersburg, Pushkin. Deviations in mean monthly air temperatures (°C) during the potato growing seasons, relative to normal values

В центральном полевом генном банке ВИР (Санкт-Петербург, Пушкин) температура воздуха в летние месяцы 2015 и 2016 гг. превышала средние многолетние значения, а в 2017 г. была близка к норме (см. рис. 1). В 2015 г.

периоды засухи чередовались с осадками в июле, тогда как в 2016 и 2017 гг. осадков в июле-августе выпадало в два-три раза больше нормы (см. рис. 2).

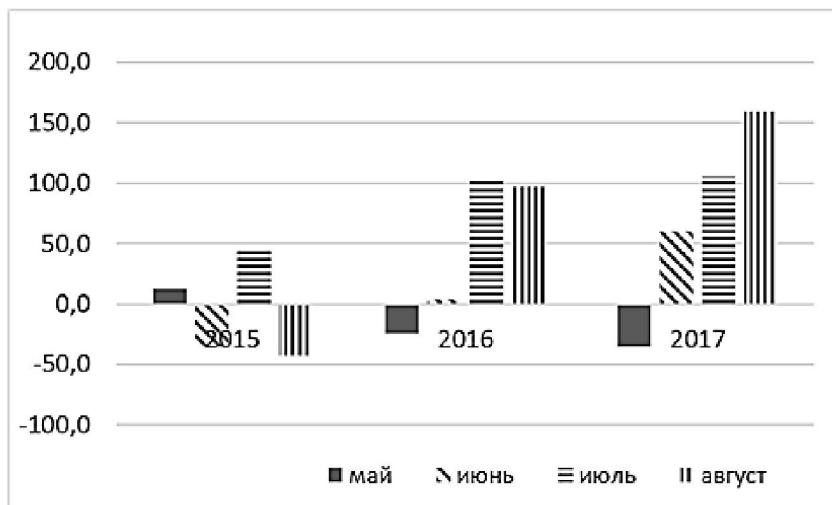


Рис. 2. Санкт-Петербург, Пушкин, 2015–2017 гг. Отклонения количества атмосферных осадков (мм) в периоды вегетации картофеля от климатической нормы

Fig. 2. St. Petersburg, Pushkin. Deviations in precipitation (mm) during the potato growing seasons, relative to the normal values

В Московской области температура воздуха в мае – августе 2015–2016 гг. и августе 2017 г. превышала средние многолетние значения, а в мае – июле 2017 г. была близка к норме (см. рис. 3). В 2015 г. наблюдалось меньшее количество осадков по сравнению со средними многолетними значениями; в 2016 г. в мае – августе наблюдали обильные осадки, а в 2017 г. периоды засухи чередовались с обильными осадками (см. рис. 4).

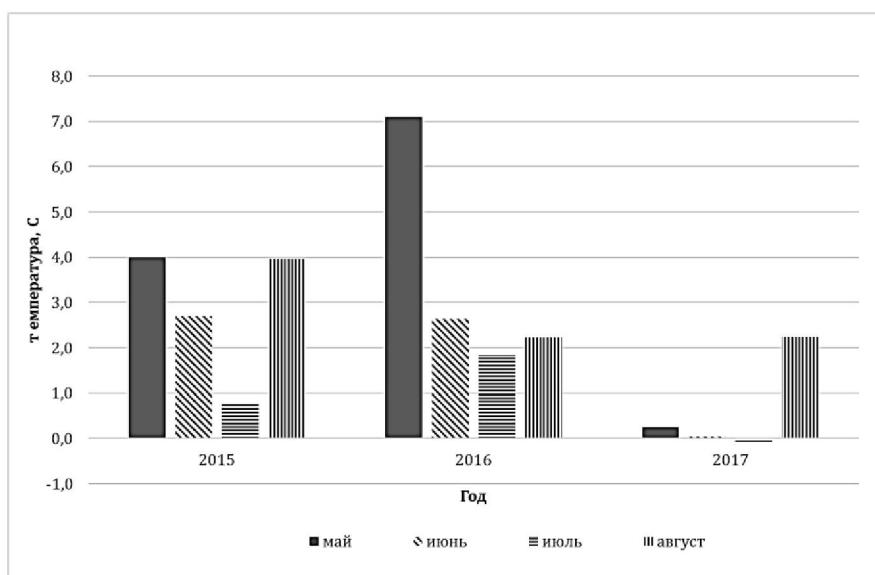


Рис. 3. Московская обл. Отклонения среднемесячных температур воздуха (°C) в периоды вегетации картофеля от климатической нормы

Fig. 3. Moscow Province. Deviations in mean monthly air temperatures (°C) during the potato growing seasons, relative to the normal values

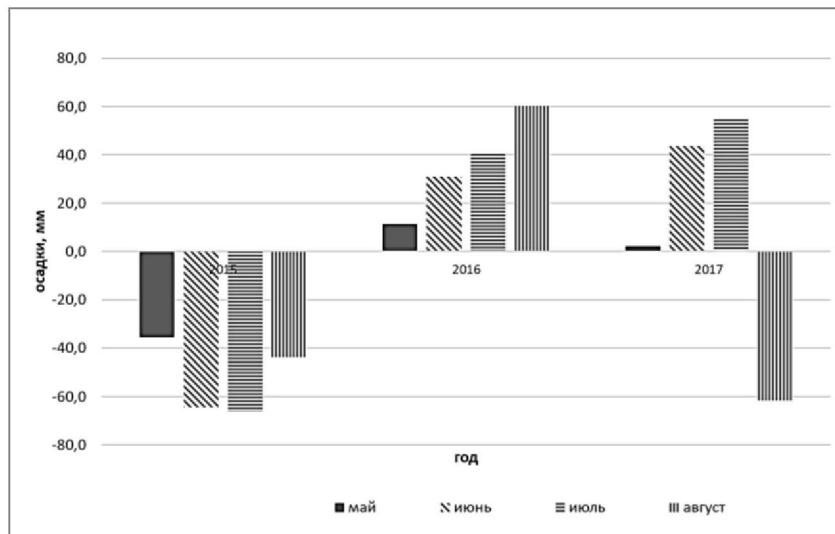


Рис. 4. Московская обл. Отклонения количества атмосферных осадков (мм) в периоды вегетации картофеля от климатической нормы

Fig. 4. Moscow Province. Deviations in precipitation during potato growing seasons, relative to the normal values

Метеоусловия всех трех периодов вегетации растений в центральном полевом генном банке ВИР были благоприятными для развития фитофтороза (табл. 1), но сроки появления первых симптомов поражения на восприимчивых сортах и динамика развития заболевания на растениях исследуемой выборки были различными.

Таблица 1. Развитие фитофтороза на картофеле в центральном полевом генбанке ВИР в 2015–2017 гг. (Санкт-Петербург, Пушкин.)

Table 1. Development of late blight on potatoes in the central field genebank of VIR in 2015–2017 (St. Petersburg, Pushkin)

Параметры Parameter	Годы испытаний Years of testing		
	2015	2016	2017
Начало поражения восприимчивых сортов (дни от посадки)	80 (В)–86(П)	62(В)–67(П)	68(В, П)
Начало поражения устойчивых сортов (дни от посадки)	86 (Н)–96 (SM)	67(Н)–80(SM)	76(H)–83(SM)
Полное поражение восприимчивых сортов (дни от посадки)	92(В)–96(П)	67(B)–80(П)	83(B)–88(П)
rAUDPC (средняя ± ошибка)	0.20 ± 0.05	0.21 ¹ ± 0.04	0.19 ¹ ± 0.03
rAUDPC гибридных клонов (мин.-макс.)	0.1–0.6	0.1–0.7	0.1–0.5
rAUDPC восприимчивых сортов	0.9(В)–0.5(П)	0.9(B)–0.4 (П)	0.7(B)–0.5(П)
rAUDPC устойчивых сортов	0.2(H)-0.1(SM)	0.5(H)-0.1(SM)	0.3(H)-0.1(SM)

Примечание: В – Bintje, П – Петербургский, SM – Sarpo Mira, Н – Наяда;

rAUDPC – относительная величина площади под кривой развития болезни;

¹различия средних величин rAUDPC для всей выборки значимы по t-критерию, $p < 0.05$

Наиболее раннее поражение фитофторозом и быстрое развитие инфекции отмечено в 2016 г. Первое инфекционное пятно у растений сорта ‘Bintje’ появилось 21 июля – через два месяца после посадки, а спустя пять дней – на растениях сорта ‘Петербургский’ (см. табл. 1). Одновременно с ‘Bintje’ были инфицированы три

гибридных клона, вместе с сортом ‘Петербургский’ были инфицированы сорта ‘Наяда’, ‘Escort’, ‘Robijn’ и еще 38 гибридных клонов. Полное поражение сорта ‘Bintje’ отмечено через пять дней, сорта Петербургский – через 13 дней с момента инфицирования. В 2015 и 2017 гг. первые симптомы фитофтороза отмечены 1 августа. Примечательно, что в 2015 и 2016 гг. появление инфекции на растениях сорта Петербургский отмечено спустя пять дней после поражения ‘Bintje’, тогда как в 2017 году оба восприимчивых стандарта были инфицированы одновременно. В 2015 году, шестого августа отмечены симптомы заболевания на сортах ‘Наяда’, ‘Escort’, ‘Robijn’ и ‘Петербургский’ и на 32 гибридных клонах. В 2017 году одновременно с восприимчивыми сортами были инфицированы шесть гибридных клонов, а растения сортов ‘Наяда’, ‘Escort’, ‘Robijn’ и еще 37 гибридных клонов были поражены на восемь дней позднее (см. табл. 1).

В 2016 году исследуемая выборка сортов и гибридов картофеля в условиях центрального полевого генного банка ВИР поражалась фитофторозом сильнее, чем в 2015 или 2017 гг. (см. табл. 1). Показатели гAUDPC сортов и гибридов картофеля варьируют по годам испытаний, но, несмотря на различия в интенсивности и темпах развития фитофтороза на растениях разных генотипов картофеля, показатели гAUDPC у большинства генотипов картофеля изменялись согласованно в разные годы испытаний (коэффициенты ранговой корреляции $r = 0,87–0,94$ при $p < 0,05$). Очевидно, что в исследованной выборке генотипов картофеля преобладали образцы, устойчивые к фитофторозу: в каждый год наблюдений к моменту полного поражения восприимчивых сортов у 60–66% исследуемых образцов поражение фитофторозом занимало менее половины площади их листовой поверхности.

Устойчивость гибридов и сортов картофеля к фитофторозу в полевых испытаниях и при искусственном заражении.

При полевых испытаниях гибридов и сортов картофеля в разных экологогеографических зонах выявлены различия генотипов по устойчивости к фитофторозу. В полевых опытах ВИР ежегодно только сорт ‘Sarpo Mira’ и два гибридных клона – 10/05-09 и 50/1 КВА отличались высокой устойчивостью к заболеванию ($Sx = 7–8$ баллов). У остальных генотипов картофеля значения показателя Sx зависели от года испытания. У большинства исследованных сортов: ‘Наяда’, ‘Sarpo Mira’, ‘Atzimba’, ‘Robijn’ и 24 гибридов значения Sx были меньше в 2016 г., чем в 2015 и 2017 гг. У сорта ‘Escort’ и гибридов 4-1-2012, 25-1-2007, 135-2-2006, напротив, в 2017 году относительная устойчивость оказалась ниже, чем в 2016 г. Ранговый порядок гибридных клонов 12/11-09, 13/11-09, 16/27-09, 39-1-200 и 24-1 по показателю Sx менялся в годы испытаний, что свидетельствует о дифференциальном взаимодействии генотипов картофеля с изолятами возбудителя *P. infestans*, колонизирующими растения в разные годы. Постоянный ранг по показателю Sx в течение трех лет изучения имели сорт ‘Sarpo Mira’, клоны 10/05-09, 50/1 КВА, 128-05-03, 18/40-2000 ($Sx = 7–8$ баллов), клон 171-3 и 99-4-1 ($Sx = 6–7$ баллов), сорт ‘Robijn’ и клон 24-2 и 135-1-2006 ($Sx = 5–6, 4–5$ и $3–5$ баллов, соответственно).

В полевых опытах в Московской обл. (ВНИИФ) наиболее заметное поражение фитофторозом растений картофеля также отмечено в 2016 году: среднее значение показателя устойчивости к фитофторозу всей исследованной выборки гибридных клонов и сортов картофеля составило 5,5 балла. В 2015 и 2017 гг. эти показатели были несколько выше: 6,7 и 6,5 балла, соответственно. Среди исследованных генотипов сорт ‘Sarpo Mira’ был наиболее устойчивым к фитофторозу (7–8 баллов),

среди гибридов картофеля наиболее устойчивыми оказались клоны 4-1-2012, 24-1, 24-2 и 38 КВА (7,2–7,7 балла).

В лабораторных опытах сорт ‘Sarpo Mira’ также был наиболее устойчив к заражению агрессивным и вирулентным изолятом *P. infestans*. К категории умеренно устойчивых к фитофторозу при искусственном заражении относятся 12 клонов: 38 КВА, 24-1, 24-2, 16/27-09, 4-1-2012, 118-5-2011, 39-1-2005, 50/1 КВА, 12/1-09, 171-3, 134-2-2006 и 15/13-09. Между результатами испытаний генотипов картофеля в разных условиях среды обнаружена статистическая связь разной силы. Для показателей Sx всей исследуемой выборки в центральном полевом генном банке ВИР установлена сильная взаимосвязь: коэффициент корреляции Спирмена между значениями Sx у гибридов и сортов картофеля в разные годы испытаний равнялся 0.71–0.76. Согласованность результатов испытаний 30 гибридных клонов и шести сортов картофеля в полевых и лабораторных тестах была средней: коэффициент корреляции Спирмена между результатами полевых опытов в ВИР и ВНИИФ $r = 0.45–0.5$; между результатами полевых и лабораторных тестов ВНИИФ $r = 0.67$ ($p < 0.05$).

Невысокая корреляция оценок фитофтороустойчивости образцов картофеля при полевых и лабораторных испытаниях засвидетельствована в многочисленных опытах с сортами, селекционными клонами и клубненосными видами *Solanum* (Colon et al., 1995; Rogozina et al., 2010; Srivastava et al., 2015). Варьирование оценок исходного материала по устойчивости к фитофторозу в лабораторных испытаниях и полевых опытах серьезно затрудняет селекцию. Необходимость унификации и совершенствования методов оценки и отбора селекционного материала отмечены участниками европейского консорциума EuroBlight (Zimnoch-Guzowska, Flis, 2002). Для отбора форм картофеля с длительной устойчивостью к фитофторозу рекомендовано проведение полевых испытаний в разных географических зонах, на разных типах почв и с разными технологиями возделывания (Fry et al. 2015).

В нашем исследовании для каждого из 36 генотипов картофеля, по результатам их испытаний в разных условиях, определены пять параметров, описывающих результат их взаимодействия с паразитом при естественном развитии инфекции и при искусственном заражении. Дифференциация исследованных генотипов по устойчивости к фитофторозу на основе совокупности их характеристик проведена методом кластерного анализа.

Для классификации 30 гибридных клонов и шести сортов картофеля по их устойчивости к фитофторозу в разных условиях среды проведена группировка двумя методами: иерархическая классификация, методом полной связи с использованием евклидова расстояния, и кластеризация методом k-средних. В результате иерархической классификации все генотипы можно разделить на три кластера, соответствующие уровню сходства 0.25–0.36 (рис. 5). В состав первого и второго кластеров попадает сходное число образцов (соответственно, 14 и 13), а в составе третьего кластера – восемь генотипов, на дендрограмме выделяется восприимчивый сорт ‘Bintje’.

Разбиение выборки из 36 генотипов на три кластера методом k-средних в основном совпадает с группировкой методом иерархической классификации. Надежность классификации подтверждается формированием трех непересекающихся подмножеств, каждый кластер состоит из сходных объектов, а объекты из разных кластеров существенно различаются между собой (рис. 6). Три кластера содержат 14, 15 и 7 образцов картофеля, соответственно, и различаются

по всем пяти показателям, характеризующим устойчивость картофеля к фитофторозу в разных условиях среды. Верификация полученной группировки произведена методом дисперсионного анализа, по результатам которого отвергается гипотеза о равенстве для трех кластеров средних величин показателей устойчивости картофеля к фитофторозу в полевых условиях ($p < 0.05$). Состав первого кластера, объединяющего генотипы картофеля с высокой устойчивостью к фитофторозу в разных условиях среды, является постоянным при обоих методах кластеризации (см. рис. 5 и табл. 2). Несоответствие результатов кластеризации установлено только для двух гибридных клонов: 194-4т и 24-2, которые объединяются с генотипами второго либо третьего кластеров в зависимости от использованного метода (k -средних или иерархической классификации, соответственно).

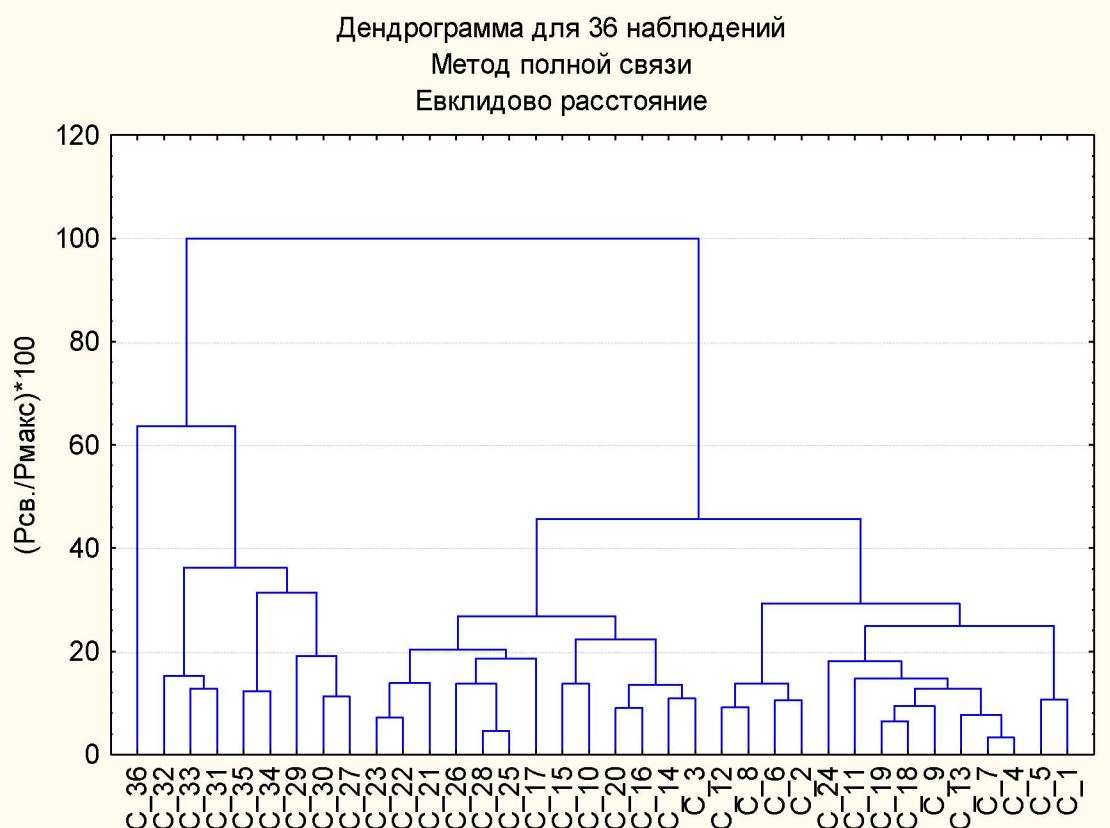
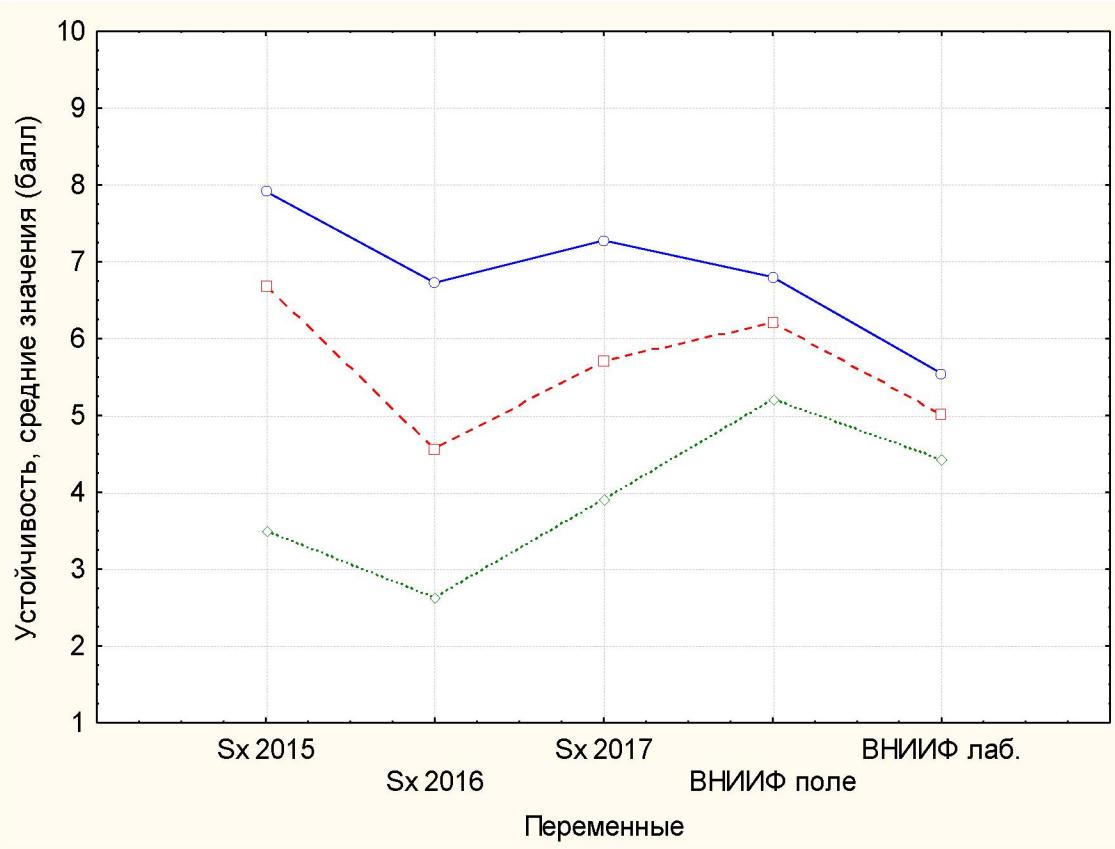


Рис. 5. Группировка генотипов картофеля методом иерархической классификации

Fig. 5. The hierarchical clustering dendrogram of potato genotypes

Генотипы картофеля: C_1 – Sarpo Mira, C_2 – 10/05-09, C_3 – 13/11-09, C_4 – 39-1-2005, C_5 – 50/1 KBA, C_6 – 11/06-09, C_7 – 118-5-2011, C_8 – 128-05-03, C_9 – 15/13-09, C_10 – 16/27-09, C_11 – 4-1-2012, C_12 – 18/40-2000, C_13 – 38 KBA, C_14 – 93-5-30, C_15 – 12/1-09, C_16 – 117-2, C_17 – 160-17, C_18 – 171-3, C_19 – 99-4-1, C_20 – Nayada, C_21 – 25-1-2007, C_22 – 14/08-09, C_23 – Robijn, C_24 – 24-1, C_25 – 118-6-2011, C_26 – 34-5-2003, C_27 – 134-2-2006, C_28 – 194-4т, C_29 – 24-2, C_30 – 135-1-2006, C_31 – Atzimba, C_32 – 134-6-2006, C_33 – 25-2-2007, C_34 – 135-2-2006, C_35 – Escort, C_36 – Bintje.

Potato genotypes: C_1 – Sarpo Mira, C_2 – 10/05-09, C_3 – 13/11-09, C_4 – 39-1-2005, C_5 – 50/1 KBA, C_6 – 11/06-09, C_7 – 118-5-2011, C_8 – 128-05-03, C_9 – 15/13-09, C_10 – 16/27-09, C_11 – 4-1-2012, C_12 – 18/40-2000, C_13 – 38 KBA, C_14 – 93-5-30, C_15 – 12/1-09, C_16 – 117-2, C_17 – 160-17, C_18 – 171-3, C_19 – 99-4-1, C_20 – Nayada, C_21 – 25-1-2007, C_22 – 14/08-09, C_23 – Robijn, C_24 – 24-1, C_25 – 118-6-2011, C_26 – 34-5-2003, C_27 – 134-2-2006, C_28 – 194-4т, C_29 – 24-2, C_30 – 135-1-2006, C_31 – Atzimba, C_32 – 134-6-2006, C_33 – 25-2-2007, C_34 – 135-2-2006, C_35 – Escort, C_36 – Bintje.



Примечание: кластер 1 —; кластер 2 ---; кластер 3

Рис. 6. Группировка генотипов картофеля методом k-средних
Fig. 6. K-means clustering of potato genotypes

Наибольший вклад в разделение кластеров вносят показатели относительной устойчивости сортов и гибридов картофеля к фитофторозу в испытаниях в центральном полевом генном банке ВИР (см. рис. 6). Оценки при искусственном заражении фитофторозом менее контрастны. Из 12 клонов, умеренно устойчивых к фитофторозу при искусственном заражении, четыре клона: 24-2, 16/27-09, 12/1-09 и 134-2-2006 в значительной степени поразились фитофторозом в полевых условиях в ВИР в 2016 г. Примечательно, что все эти клоны устойчивы к фитофторозу в полевых условиях Московской обл. (6–8 баллов).

Несогласованность оценок лабораторных тестов и полевых испытаний в разных регионах может быть обусловлена генотипическим разнообразием патогена *P. infestans* в полевых условиях. На естественном инфекционном фоне в центральном полевом генном банке ВИР несколько изолятов *P. infestans* могут одновременно колонизировать одно растение картофеля (Sokolova et al., 2017). Возможно, такое сосуществование разных линий *P. infestans* приводит к более серьезному поражению растения-хозяина. Конкуренция между изолятами возбудителя фитофтороза повышает их агрессивность (Haltermann et al., 2010; Yong et al., 2009).

На основе совокупных результатов испытаний сортов и гибридов картофеля в разных условиях среди сорт 'Sarpo Mira' и 13 гибридных клонов (кластер 1) отчетливо превосходят остальные генотипы картофеля по устойчивости к фитофторозу (см. табл. 2). Большая часть этих генотипов предположительно содержит один или два гена широкой специфичности. Это R8 у 'Sarpo Mira' (Jiang

et al., 2018) и структурные гомологи *Rpi-blb1*, *Rpi-blb2* и *Rpi-vnt1* из дикорастущих видов картофеля, где эти гены раньше не были описаны (Fadina et al., 2017).

Таблица 2. Сорт Sarpo Mira и гибридные клоны картофеля, высокоустойчивые к фитофторозу (клuster 1)

Table 2. ‘Sarpo Mira’ and potato hybrid clones highly resistant to late blight (first cluster)

№	Сорт, гибрид Variety or hybrid clone	Происхождение Pedigree	Sx 20 15	Sx 20 16	Sx 20 17	ВНИИФ Ф поле VNIF field test	ВНИИФ искус- ственное заражение VNIF laboratory test	<i>Rpi</i> гены широкой специфичности <i>Rpi</i> genes with a broad late blight resistance
1	Sarpo Mira	76 PO 12 14 268 × D187	8, 6	7, 8	8, 2	7,7	7,0	<i>R8=Rpi-smira2</i>
2	10/05-09	Загадка Питера × ♂смесь пыльцы	8, 6	7, 8	8, 2	6,7	4,3	<i>Rpi-blb2</i>
3	11/06-09	F2 (Загадка Питера ♂смесь пыльцы)	8, 3	6, 9	7, 8	6,7	3,3	<i>Rpi-blb2</i>
4	15/13-09	{[(<i>S. verrucosum</i> × MPI 50-140/5) × <i>Licaria</i>] × F2 [(<i>S. polytrichon</i> × MPI 50-140/5) × MPI 50-140/5]} × {[(<i>S. simplicifolium</i> × MPI 50-140/5) × <i>Mariella</i>] × <i>Desire</i> }	8, 1	6, 3	6, 7	6,0	6,0	<i>Rpi-blb1, Rpi-blb2</i>
5	18/40-2000	F2 /{[(<i>S. polytrichon</i> × MPI 50-140/5) × <i>Umbra</i>] × <i>Fausta</i> } × {[(<i>S. simplicifolium</i> × MPI 50-140/5) × <i>Gitte</i>] × <i>Hera</i> }/	7, 9	7, 0	7, 1	6,0	4,0	<i>Rpi-vnt1</i>
6	39-1-2005	Atzimba × <i>S. alandiae</i> к-21240	8, 4	5, 6	6, 9	6,7	6,0	<i>Rpi-blb1,</i> <i>Rpi-vnt1</i>
7	24-1	Atzimba × <i>S. alandiae</i> к-21240	6, 1	6, 3	7, 1	7,3	6,5	<i>Rpi-blb2.</i> <i>Rpi-vnt1</i>
8	4-1-2012	24-1 × 14/08-06	8, 1	7, 1	6, 2	7,7	6,0	<i>Rpi-blb1,</i> <i>Rpi-blb2</i>
9	50/1 КВА	(Загадка Питера × ♂смесь пыльцы) × (Наяда × ♂смесь пыльцы)	8, 4	7, 6	8, 5	6,7	6,0	<i>Rpi-blb2</i>
10	38 КВА	Фермер×(4-94 × 9-94)	7, 8	6, 0	7, 5	7,2	6,3	<i>Rpi-blb1, Rpi-blb2</i>
11	118-5-2011	F ₂ 97-155-1	8, 1	5, 6	7, 1	7,0	6,0	Не найдены
12	128-05-03	97-155-1 × Наяда	8, 1	7, 3	7, 1	6,7	5,0	Не найдены
13	171-3	F ₂ 97-155-1	7, 1	6, 5	6, 7	6,7	6,0	Не найдены
14	99-4-1	180-1 × Hertha	7, 1	6, 3	6, 7	6,3	5,2	Не найдены

В кластере высокоустойчивых к фитофторозу генотипов картофеля сгруппированы близкородственные клоны 39-1-2005, 24-1 и 4-1-2012, которые созданы в результате межвидовой гибридизации с участием дикого южноамериканского вида *S. alandiae*. Три высокоустойчивых генотипа: 118-5-2011, 128-05-03 и 171-3 отобраны в потомстве ранее созданного в ВИР донора устойчивости картофеля к фитофторозу – клона 97-155-1 (Rogozina, 2003). Клоны 10/05-09, 11/06-09, 50/1 КВА, 15/13-09, 18/40-2000 и 38 КВА – сложные многовидовые гибриды, полученные в результате нескольких циклов скрещиваний

с участием различных источников устойчивости к фитофторозу, отобранных среди южно- и североамериканских видов *Solanum* (Rogozina et al., 2018). У гибридных клонов общего происхождения: 39-1-2005 и 24-1 найдены разные сочетания маркеров генов *RB/Rpi-blb1*, *Rpi-blb2* и *Rpi-vnt1*, которые обладают широким спектром защитного действия от фитофтороза. Не обнаружены маркеры *Rpi* генов у четырех гибридных клонов, в том числе – 99-4-1, который отличается стабильным уровнем устойчивости к фитофторозу на протяжении более десяти лет (Rogozina et al., 2017).

Во второй кластер попали сорта ‘Наяда’ и ‘Robijn’ и гибридные клоны, со средней устойчивостью к фитофторозу (см. рис. 5). В этой группе мы находим клоны, связанные общим происхождением с генотипами из первого кластера: клон 117-2 и 24-2, как и 39-1-2005 или 24-1, выделены в потомстве *Atzimba* × *S. alandiae* к-21240; клон 160-17 и 118-6-2011 отобраны в потомстве от самоопыления донора 97-155-1. Родственные генотипы межвидовых гибридов, различающиеся по устойчивости к фитофторозу, являются перспективным объектом для молекулярно-генетических исследований рекомбинации *Rpi* генов и поиска новых генов долговременной устойчивости картофеля к фитофторозу.

Заключение

Сорта и гибриды картофеля впервые многократно протестираны по устойчивости к фитофторозу в разных эколого-географических условиях. Методом кластерного анализа выделены три группы генотипов: с высокой и средней устойчивостью и восприимчивые к фитофторозу. Для молекулярно-генетического анализа выделены близкородственные клоны межвидовых гибридов, отличающиеся по способности противостоять агрессивным изолятам *P. infestans*. Высокая устойчивость к фитофторозу предположительно связана с присутствием у растений *Rpi* генов, контролирующих устойчивость к широкому спектру рас паразита.

Полевая оценка клонов межвидовых гибридов картофеля по устойчивости к фитофторозу выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0662-2018-0015 «Раскрытие потенциала наследственной изменчивости культурных растений и их диких родичей по агрономическим и хозяйственно важным признакам с использованием полевых методов, выявление источников этих признаков», номер государственной регистрации ЕГИСУ НИОКР АААА-А16-116040710369-4.

Анализ ДНК маркеров генов устойчивости к фитофторозу выполнен по плану исследований, поддержаных грантом РФФИ № 18-016-00138.

*Изолят *P. infestans* получен из Государственной коллекции ФГБНУ ВНИИФ. Авторы выражают благодарность Л. Ю. Новиковой, руководителю группы агрометеорологии ВИР, за предоставленные материалы по метеоусловиям 2015–2017 гг.*

References/Литература

- Colon L. T., Budding D. J., Keizer L.C.P., Pieters J. Components of resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in eight South American *Solanum* species // European J. Plant. Pathol., 1995, vol. 101, pp. 441–456.
Colon L., Nielsen B., Darsow U. Field test for foliage blight resistance. <http://euroblight.net/protocols/> Field test for foliage blight resistance. 2004. http://euroblight.net/fileadmin/euroblight/Protocols/Field_Test_Foliar_Blight_revised.pdf.

- Cooke D. E. L., Cano L. M., Raffaele S., Bain R. A., Cooke L. R. et al. Genome Analyses of an Aggressive and Invasive Lineage of the Irish Potato Famine Pathogen // PLoS Pathog., 2012, vol. 8, no. 10: e1002940. Doi: 10.1371/journal.ppat.1002940.
- Fadina O.A., Beketova M. P., Sokolova E. A., Kuznetsova M. A., Smetanina T. I., Rogozina E. V., Khavkin E. E. Anticipatory breeding: molecular markers as a tool in developing donors of potato (*Solanum tuberosum* L.) late blight resistance from complex interspecific hybrids // Agricultural Biology. 2017, vol.52, no 1, pp. 84–94 [in Russian] (Фадина О. А., Бекетова М. П., Соколова Е. А., Кузнецова М. А., Сметанина Т. И., Рогозина Е. В., Хавкин Э. Е. Упреждающая селекция: использование молекулярных маркеров при создании доноров устойчивости картофеля к фитофторозу на основе сложных межвидовых гибридов // Сельскохозяйственная биология. 2017. Т. 52, № 1, С. 84–94). Doi: 10.15389/agrobiology.2017.184.rus.
- Forbes G., Perez W., Andrade Piedra J. Field assessment of resistance in potato to *Phytophthora infestans*: International cooperators guide. 2014. 35 p.
<http://cipotato.org/wpcontent/uploads/2014/06/006154.pdf>.
- Fry W. E., Birch P. R. J., Judelson H. S., Grunwald N. J., Danie G., Everts K. L., Geven A. J., Gugino B. K., Johnson D. A., Johnson S. B., McGrath M. T., Myers K. L., Ristaino J. B., Roberts P. D., Secor G., Smart C. D. Five reasons to consider *Phytophthora infestans* a re-emerging pathogen // Phytopathology, 2015, vol. 105, pp. 966–981. <http://www.plantpath.cornell.edu/Fry/PHYTO-01-15-0005-FI.pdf>.
- Fry W. E., McGrath M. T., Seaman A., Zitter T. A., McLeod A., Danies G., Small I. M., Myers K., Everts K., Gevens A. J., Gugino B. K., Johnson S. B., Judelson H., Ristaino J., Roberts P., Secor G., Seehold K., Snover-Clift K., Wyenandt A., Grünwald N. J., Smart C. D. The 2009 Late Blight Pandemic in the Eastern United States – Causes and Results // Plant Disease, 2013, vol. 97, no. 3, pp. 296–306.
- Halterman D.A., Chen Y., Sopee J., Berduo-Sandoval J., Sanchez-Perez A. Competition between *Phytophthora infestans* effectors leads to increased aggressiveness on plants containing broad-spectrum late blight resistance // PLoS ONE, 2010, vol.5, no. 5: e10536. Doi: 10.1371/journal.pone.0010536.
- James W. C. An illustrated series of assessment keys for plant diseases, their preparation and usage // Can. Plant Dis. Surv., 1972, vol. 51, pp. 39–65.
- Jiang R., Li J., Tian Z., Du J., Armstrong M., Baker K., Lim J. T-Y., Vossen J. H., He H., Porta L., Zhou J., Bonierbale M., Hein I., Lindqvist-Kreuze H., Xie C. Potato late blight field resistance from QTL dPI09c is conferred by the NB-LRR gene R8 // Journal of experimental botany, 2018, vol. 69, no. 7, pp. 1545–1555.
- Kozlov V. A., Rogozina E. V. Interspecific potato hybrid clones developed at VIR as sources of variable traits for potato breeding in Belarus // Proceedings on applied botany, genetics and breeding. St. Petersburg : VIR, 2014, vol. 175, iss. 2, pp. 61–72 [in Russian] (Козлов В. А., Рогозина Е. В. Созданные в ВИР межвидовые гибридные клонны картофеля – источники ценных признаков для селекции картофеля в Беларуси // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2014. Т. 175, вып. 2. С. 61–72).
- Kuznetsova M. A., Spiglasova S. Yu., Rogozhin A. N., Smetanina T. I., Filippov A. V. A new approach to measure potato susceptibility to *Phytophthora infestans*, a causal organism of the late blight. In: PPO-Special Report (ed. H.T.A.M. Schepers), 2014, no. 16, pp. 223–233. http://euroblight.net/fileadmin/euroblight/Publications/EuroBlight_Proceedings_2014_HR.pdf
- Kuznetsova M. A., Kozlovsky B. E., Beketova M. P., Sokolova E. A., Malyuchenko O. P., Alekseev Y. I., Rogozina E. V., Khavkin E. E. Phytopathological and molecular characteristics of *Phytophthora infestans* isolates collected on resistant and susceptible potato genotypes // Mikrobiologiya i fitopatologiya. 2016, vol. 50, pp. 175–184 [in Russian] (Кузнецова М. А., Козловский М. П., Бекетова М. П., Соколова Е. А., Малышенко О. П., Алексеев Я. И., Рогозина Е. В., Хавкин Э. Е. Фитопатологическая и молекулярная характеристика изолятов *Phytophthora infestans*, собранных на устойчивых и восприимчивых генотипах картофеля // Микробиология и фитопатология. 2016. Т. 50. С.175–184).
- Kuznetsova M. A., Statsyuk N. V., Rogozhin A. N., Ulanova T. I., Morozova E. V., Demidova V. N. Monitoring of *Phytophthora infestans* strains isolated from potato and tomato in Moscow Region (2009–2017) // Achievements of Science and Technology in Agro-Industrial Complex. 2018, vol. 32, no3, pp.28-33 [in Russian] (Кузнецова М. А., Стасюк Н. В., Рогожин А. Н., Уланова Т. И., Морозова Е. В., Демидова В. Н. Мониторинг изолятов *Phytophthora infestans*, выделенных с картофеля и томатов в Московской области (2009–2017 гг.) // Достижения науки и техники АПК. 2018. Т. 32, № 3, С. 28–33). Doi:10.24411/0235-2451-2018-10306.
- Lehsten V., Wiik L., Hannukkala A., Andreasson E., Chen D., Ou T. et all. Earlier occurrence and increased explanatory power of climate for the first incidence of potato late blight caused by *Phytophthora infestans* in Fennoscandia // PLoS ONE. 2017, vol. 12, no. 5: e0177580. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177580>.

- Rogozina E.V. Interspecific potato hybrids are donors of potato resistance to late blight // Reports of the Russian Academy of agricultural sciences. 2003, vol. 2, pp 8–11. [in Russian] (Рогозина Е. В. Межвидовые гибриды картофеля – доноры устойчивости к фитофторозу // Докл. РАСХН, 2003. Т. 2. С. 8–11).
- Rogozina E. V., Biryukova V. A., Simakov E. A., Zharova V. A., Chalaya N. A., Kuznetsova M. A., Rogozhin A. N., Beketova M. P., Fadina O. A., Khavkin E. E. Interspecific hybrids as parental lines in anticipatory breeding for potato resistant to disease and pests // Dostizheniya nauki i tekhniki APK. 2018, vol. 32, no. 1, pp. 26–31 [in Russian] (Рогозина Е. В., Бирюкова В. А., Симаков Е. В., Жарова В. А., Чалая Н. А., Кузнецова М. А., Рогожин А. Н., Бекетова М. П., Фадина О. А., Хавкин Э. Е. Межвидовые гибриды как родительские формы для упреждающей селекции картофеля на устойчивость к болезням и вредителям // Достижения науки и техники АПК. 2018. Т. 32, № 1. С. 26–31). Doi: 10.24411/0235-2451-2018-10105.
- Rogozina E. V., Khavkin E. E. Interspecific potato hybrids as donors of durable resistance to pathogens // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017, vol. 21, no. 1, pp. 30–41 [in Russian] (Рогозина Е. В., Хавкин Э. Е. Межвидовые гибриды картофеля как доноры долговременной устойчивости к патогенам // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21, № 1. С. 30–41. Doi: 10.18699/VJ17.221).
- Rogozina E. V., Kuznetsova M. A., Patrikeyeva M. V., Spiglazova S. Y., Smetanina T. I., Semenova N. N., Deahl K. L. Late blight-resistant tuber-bearing *Solanum* species in field and laboratory trials. In: Proceedings of the 12th EuroBlight Workshop (Arras, France May 3-6, 2010), PPO-Special Report (ed. H.T.A.M. Schepers). 2010, no. 14, pp 239–246.
- Rogozina E. V., Kuznetsova M. A., Fadina O. A., Beketova M. P., Sokolova E. A., Novikova L. Yu., Khavkin E. E. Stability of late blight resistance of potato hybrids with diverse genetic background // In: Proceedings of the 16th EuroBlight Workshop (Aarhus, Denmark, May 14-17, 2017), PAGV – Special Report (ed. H.T.A.M. Schepers) 2017, no. 18, p. 159–166. http://euroblight.net/fileadmin/euroblight/Workshops/Aarhus/Proceedings/Special_Report_18_Totaal.pdf.
- Simakov E. A., Zharova V. A., Mityushkin A. V., Biryukova V. A., Rogozina E. V., Kiru S. D. The use of genetic resources to increase the efficiency of potato breeding // Proceedings on applied botany, genetics and breeding. St. Petersburg : VIR, 2017, vol. 177, iss. 2, pp. 113–121 [in Russian] (Симаков Е. А., Жарова В. А., Митюшкин А. В., Бирюкова В. А., Рогозина Е. В., Киру С. Д. Использование генетических ресурсов картофеля для повышения эффективности селекции // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2017. Т. 177, вып.2. С. 113–121).
- Sokolova E. A., Kuznetsova M. A., Ulanova T. I., Rogozhin A. N., Smetanina T. I., Demidova V. N., Beketova M. P., Malyuchenko O. P., Alekseev Ya. I., Rogozina E. V., Khavkin E. E. Pathogenicity of East European strains of *Phytophthora infestans* vs. resistance of colonized potato plants: the profiles of AVR genes vs. R gene pyramids. In: Proceedings of the 16th EuroBlight Workshop (Aarhus, Denmark, May 14-17, 2017), PAGV – Special Report (ed. H.T.A.M. Schepers) 2017, no. 18, pp. 259–267. http://euroblight.net/fileadmin/euroblight/Workshops/Aarhus/Proceedings/Special_Report_18_Totaal.pdf
- Srivastava A. K., Bag T. K., Gurjar M. S., Bhardwaj V., Sharma S., Singh B. P. Evaluation of exotic potato genotypes for resistance to late blight // Indian Phytopath. 2015, vol. 68, no. 1, pp. 78–82.
- Vossen J. K., Jo K.-R., Vosman B. Mining the genus *Solanum* for increasing disease resistance. In: R. Tuberosa et al., eds. Genomics of Plant Genetic Resources. 2014. Springer Netherlands, pp. 27–46.
- Yong G. K., Cooke L. R., Kirk W. W., Tumbalam P., Perez F. M., Deahl K. L. Influence of competition and host plant resistance on selection in *Phytophthora infestans* populations in Michigan // USA and in Northern Ireland Plant Pathology. 2009, vol. 58, pp. 703–714. Doi: 10.1111/j.1365-3059.2009.02043.x.
- Zimnoch-Guzowska E., Flis B. Evaluation of resistance to *Phytophthora infestans*: A survey. In: Late Blight: Managing the Global Threat. Hamburg. 2002, pp. 37–47.