

# УСТОЙЧИВОСТЬ ДИКИХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ К ФИТОФТОРОЗУ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РФ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-159-169

УДК 633.21:581.5

Поступление/Received: 15.06.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Н. М. ЗОТЕЕВА

Федеральный исследовательский центр  
Всероссийский институт генетических ресурсов  
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),  
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;  
✉ zoteyeva@rambler.ru

LATE BLIGHT RESISTANCE OF WILD POTATO SPECIES  
UNDER FIELD CONDITIONS  
IN THE NORTHWEST OF RUSSIA

Н. М. ЗОТЕЕВА

N.I. Vavilov All-Russian Institute  
of Plant Genetic Resources (VIR),  
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,  
St. Petersburg 190000, Russia;  
✉ zoteyeva@rambler.ru

**Актуальность.** Несмотря на усилия селекционеров, поражение растений картофеля фитофторозом остается важной причиной потери урожая. Интрогрессия генов устойчивости к болезни от диких видов *Solanum* L. является основным методом придания устойчивости к патогену сортам картофеля. Для большей эффективности селекционной работы необходимо выявление источников устойчивости среди широкого ряда видов в условиях жесткого естественного инфекционного фона. **Материал и методы.** Материалом для исследования служил 1141 образец 99 диких видов картофеля, принадлежащих к 15 таксономическим сериям в системе Дж. Хокса (J. Hawkes). Каждый образец оценивали в течение 3–5 лет. Поражения растений отмечали еженедельно с момента появления первых симптомов болезни с использованием 9-балловой шкалы, где балл 9 означает отсутствие симптомов поражения, балл 1 – растение полностью поражено. Устойчивыми считали растения, оцениваемые баллами от 6 до 9. **Результаты и выводы.** В результате полевых обследований выявлены виды, среди которых возможен поиск источников стабильно высокой устойчивости к фитофторозу. Наиболее высокий процент устойчивых образцов найден среди видов с ареалами в Мексике: в составе большинства из них отмечено преобладание высоко устойчивых образцов. У небольшой части центрально-американских видов и значительной части видов с ареалами в Южной Америке наблюдали высокую вариабельность уровня устойчивости ботвы к фитофторозу.

**Ключевые слова:** *Solanum* spp., устойчивость, *Phytophthora infestans*, естественный инфекционный фон.

**Background.** Despite the great efforts made by breeders, late blight remains a paramount cause of significant potato harvest losses. Introgression of various resistance genes from wild *Solanum* L. species is the main method to increase the resistance in potato cultivars. Field resistance is considered to be more durable than those induced by the action of single *R* genes. To this end, resistance sources should be selected from a wide range of species under severe natural infection. **Material and methods.** As the material for evaluation, 1141 accessions of 99 wild potato species belonging to 15 taxonomic series according to the system of J. Hawkes were used. Each accession was assessed for 3–5 years. A 1–9 point scale was employed to score the damage of plants every week starting from the first symptoms of the disease, where 9 meant the absence of any symptoms, and 1 the entirely damaged plant. The plants scoring 6 to 9 points were considered resistant. **Results and conclusions.** As a result of the long-term field observations, wild potato species, represented in the current evaluation by numerous accessions, were characterized for foliar resistance to late blight; individual introductions resistant to late blight were also identified. Some of those studied in the 1980s showed high resistance in the end of the 1990s through the 2000s. The highest percentage of resistant accessions/species was identified among the species with areas of distribution in Mexico. A group of Central American species and large part of species with areas of distribution in South America expressed high level of interspecific polymorphism in foliar resistance to late blight.

**Key words:** *Solanum* spp., natural infection, foliar resistance, *Phytophthora infestans*.

## Введение

Фитофтороз, возбудителем которого является оомицет *Phytophthora infestans* Mont (de Bary), был и остается фактором, существенно снижающим урожай картофеля во всех картофелепроизводящих странах мира. Основываясь на данных Государственного реестра селекционных достижений (State Register..., 2018), среди 16 сортов, допущенных к использованию в РФ в 2018 году, только один (зарубежной селекции) устойчив и два умеренно устойчивы к фитофторозу. Одним из наиболее эффективных методов повышения устойчивости к болезни является интрогрессия генов устойчивости *P. infestans* от культурных андийских и диких видов картофеля в генотипы вновь создаваемых сортов. С этой целью необходимо выявление новых источников устойчивости среди

видового разнообразия рода *Solanum* L. Использование ограниченного числа видов в практической селекции является результатом все еще недостаточного числа изученных по отношению к общему числу видов, поддерживаемых в мировых коллекциях. Род *Solanum* секции *Petota* Dumort включает более чем 200 видов картофеля, распространенных от штата Небраска до Чили (Hijmans, Spooner, 2001).

Исследования устойчивости диких видов картофеля к фитофторозу интенсивно проводятся на протяжении многих лет. Результаты оценки фиксируются в оценочных базах данных генбанков. При расхождении данных по устойчивости образцов, дублируемых в коллекциях разных стран, следует учитывать тот факт, что большинство из них представлены клонами семян, полученных от расщепляющихся популяций. Еще в 1982–1985 гг.

у диких видов картофеля был отмечен высокий внутривидовой и внутривидовой полиморфизм по устойчивости к фитофторозу (Zoteyeva, 1984, 1988). Помимо этого, различия в расовом составе и уровне агрессивности изолятов из местных популяций возбудителя болезни также могут приводить к различиям в результатах оценки.

Данные мировых исследований были обобщены Дж. Хоксом (Hawkes, 1994), который опубликовал перечень видов, обладающих наиболее высокой устойчивостью к *P. infestans*; среди них: *S. berthaultii*, *S. bulbocastanum*, *S. circaefolium*, *S. demissum*, *S. microdontum*, *S. pinnatisectum*, *S. stoloniferum*, *S. tarajense* и *S. verrucosum*. В процессе изучения фитофтороустойчивости коллекционных образцов (1982–1985 гг.) устойчивость была найдена у видов: *S. capsicibaccatum*, *S. immite*, *S. iopetalum*, *S. neoantipowichii*, *S. oxycarpum*, *S. sucrose*, *S. toralapanum*, *S. Ruizceballosii* (Zoteyeva et al., 2004).

В популяциях *P. infestans* время от времени происходят резкие структурные перестройки. Такого рода перестройки могли наблюдать в Европе в 1845–1847 и 1914–1917 гг., а также в 80-х годах прошлого столетия (Schober, Turkeens, 1992). В результате этого процесса установлена высокая изменчивость структуры популяций *P. infestans* с общей тенденцией к усложнению расового состава (Fry, 2008). Выявление устойчивости, основанной на пластичности генотипов картофеля по отношению к широкому ряду штаммов патогена, вызывает необходимость их мониторинга в местных популяциях. Данные наших исследований показали, что изоляты, выделенные из местной популяции патогена, из года в год характеризовались наличием разного числа и разных комбинаций генов вирулентности. Изоляты *P. infestans*, выделенные из растений картофеля на опытном поле научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР) и в других районах Ленинградской области, отличаются большим разнообразием по составу генов вирулентности, уровню агрессивности и относятся к обоим типам совместимости (A1 и A2) (Vedenyapina et al., 2002; Zoteyeva, Patrikeeva, 2010).

Опытное поле, где проходили оценку образцы, находится на северо-западе РФ, где климатические условия с большим количеством осадков, высокой летней влажностью воздуха, резкими колебаниями ночных и дневных температур в конце периода вегетации являются максимально благоприятными для развития фитофтороза. Устойчивость коллекции диких видов картофеля к фитофторозу изучали для выявления видов и образцов, в популяциях которых возможен поиск устойчивых фенотипов.

**Цель работы** – охарактеризовать дикие виды картофеля по устойчивости к фитофторозу, а также выявить образцы, среди которых возможен поиск устойчивых фенотипов.

### Материал и методы

Оценивали 1141 образец 98-ми видов из коллекции картофеля ВИР. Использовали метод оценки полевой устойчивости картофеля к фитофторозу, опубликованный в методических указаниях СЭВ (Unified broad..., 1977). Каждый образец оценивали в течение 3–5 лет. Поражение растений отмечали еженедельно с момента появления первых симптомов болезни с использованием 9-балловой шкалы, где балл 9 означает отсутствие сим-

птомов поражения, балл 1 – растение полностью поражено. Устойчивыми считали растения, оцениваемые баллами от 6 до 9. При изложении полученных результатов использовали систему видов Дж. Хокса (Hawkes, 1990). Авторы таксономических серий и видов указаны в таблице 2. Сведения о характеристике мест обитания видов приведены на основании данных, опубликованных J. G. Hawkes (1990), D. M. Spooner et al., (2004), R. Hijmans и D. M. Spooner (2001).

### Результаты и обсуждение

Общее число видов, описанных в монографии Дж. Хокса (Hawkes, 1990), составляет 206. Среди изученного нами 1141 образца устойчивость найдена у 401, относящегося к 70 видам и 13 сериям (табл. 1). Подробно результаты изучения представлены в таблице 2.

Ареал секции *Tuberculosis* простирается в Америке от 40° с. ш. и лежит преимущественно в горной полосе от 1500 до 4500 м н. у. м.; у немногих видов – ниже 1500 м вплоть до самого побережья Тихого и Атлантического океанов в Южной Америке (Hijmans, Spooner, 2001).

Наиболее высокой устойчивостью к фитофторозу характеризовались виды, распространенные в центральной Америке – центре происхождения *P. infestans*, где интенсивно проходила сопряженная эволюция растения-хозяина и паразита.

**Серия Demissa.** Одним из наиболее устойчивых к фитофторозу является мексиканский вид *S. demissum* из одноименной ему серии *Demissa* – первый вид, у которого была найдена расоспецифическая устойчивость (Mastebroek, 1952) и который интенсивно вовлекался в селекцию до середины прошлого столетия. Его ареал приурочен в основном к мексиканскому плоскогорью на высоте 2650–3800 м н. у. м. В течение всего периода изучения коллекционных образцов диких видов картофеля *S. demissum* показывал очень высокую устойчивость (см. табл. 2). В популяциях образцов не отмечено вариабельности по уровню устойчивости к болезни.

В штате Оахаса на высоте 1550 м н. у. м. начинается южная часть ареала *S. brachycarpum* из этой же таксономической серии. Основная часть его ареала прилегает к западной границе ареала *S. demissum* (штаты Michoacan и Colima). У этого вида отмечено преобладание высокоустойчивых образцов (см. табл. 2).

К ареалу *S. demissum* также примыкает ареал фитофтороустойчивых видов *S. guerreroense*, *S. hoogasii* и *S. iopetalum* (штаты Jalisco и Michoacan), представленных в изучении немногочисленными, исключительно устойчивыми образцами.

**Серия Bulbocastana.** Виды серии *Bulbocastana* произрастают преимущественно на высотах 2000–2500 м н. у. м. в штатах Michoacan, Morelos, Jalisco, Nayarit, Оахаса и в Гватемале. Из этой таксономической серии оценивали растения видов *S. bulbocastanum* и *S. lesteri*. Растения обоих видов проявляли устойчивость. В зависимости от силы инфекционного прессинга устойчивость некоторых образцов *S. bulbocastanum* незначительно колеблется в разные годы. Растения единственного образца *S. lesteri* (к-18116) оценивали, как высокоустойчивые.

**Серия Longipedicellata.** Среди видов из этой серии изучали *S. stoloniferum*, *S. fendleri*, *S. hjertingii*, *S. matehualae*, *S. neoantopoviczii*, *S. papita*, *S. polytrichon* и *S. vallis-mexici*. Наряду с *S. papita*, *S. polytrichon* и *S. fendleri*, у вида *S. stoloniferum* оценено большое число образцов. Его ареал простирается севернее ареала видов серии *Demissa* – до Сан

**Таблица 1.** Таксономическая принадлежность, географическое распространение, число изученных диких видов/ образцов картофеля и выделенных по устойчивости образцов

**Table 1.** Taxonomy, geographic distribution, and numbers of wild potato species/accessions evaluated and identified as resistant to late blight

Таксономическая серия по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Страны распространения видов	Всего видов в серии (по Дж. Хоксу)	Изучено видов	Изучено образцов	Число устойчивых образцов
<i>Acaulia</i> Juz.	BOL*, PER, ARG	4	3	15	8
<i>Circaeifolia</i> Hawk.	BOL	3	1	2	2
<i>Commersoniana</i> Buk.	ARG, URY, BRA	2	1	7	1
<i>Conicibaccata</i> Bitt.	MEX, GTM, PER	40	4	10	6
<i>Cuneolata</i> Hawk	BOL, ARG	3	1	9	0
<i>Bulbocastana</i> (Rydb.) Hawk.	MEX	2	1	14	13
<i>Demissa</i> Buk.	MEX	8	6	52	48
<i>Lignicaulia</i> Hawk.	PER	1	1	5	0
<i>Longipedicellata</i> Buk.	MEX	7	10	107	59
<i>Maglia</i> Bitt.	CHL	1	1	5	0
<i>Megistacroloba</i> Card. et Hawk.	PER, BOL, ARG	11	4	50	11
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	MEX	11	9	95	49
<i>Piurana</i> Hawk.	ECU, PER, COL	15	5	7	2
<i>Polyadenia</i> Buk. et Corr.	MEX	2	2	15	12
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	PER	53	18	119	31
« «	BOL, ARG	33	26	474	139
« «	MEX	1	1	15	11
<i>Yungazensa</i> Corr.	BOL, ARG, PER, PRY	9	4	140	9
Всего:		206	98	1141	401

\* – аббревиатура названия стран: ARG – Аргентина, BOL – Боливия, BRA – Бразилия, CHL – Чили, COL – Колумбия, ECU – Эквадор, GTM – Гватемала, MEX – Мексика, PER – Перу, PRY – Парагвай, URY – Уругвай

\* – abbreviations for countries: ARG – Argentina, BOL – Bolivia, BRA – Brazil, CHL – Chile, COL – Colombia, ECU – Ecuador, GTM – Guatemala, MEX – Mexico, PER – Peru, PRY – Paraguay, URY – Uruguay

Таблица 2. Материал, использованный в исследовании, и ранжирование видов картофеля по устойчивости к фитофторозу, исходя из числа устойчивых/чувствительных образцов

Table 2. Plant material used in evaluation and ranking of potato species based on the proportion of late blight resistant/susceptible accessions

Серия по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Вид по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Число образцов		Географическое распространение
		всего изучено	R*: MS :S	
<i>Acaulia</i> Juz.	<i>S. acaule</i> Bitt.	12	7R:0MR:5S	BOL, PER, ARG
<i>Acaulia</i> Juz.	<i>S. albicans</i> Ochoa	1	1R:0MR:0S	PER
<i>Acaulia</i> Juz.	<i>S. aemulans</i> Hawk. et Hjert.	2	0R:1MR:1S	ARG
<i>Circaeifolia</i> Hawk.	<i>S. capsicibaccatum</i> Card.	2	2R:0MR:0S	BOL
<i>Commersoniana</i> Buk.	<i>S. commersonii</i> Dun.	7	0R:4MR:3S	ARG, URY, BRA
<i>Conicibaccata</i> Bitt.	<i>S. agrimonifolium</i> Rydb.	3	1R:2MR:0S	MEX, GTM
<i>Conicibaccata</i> Bitt.	<i>S. chomatophyllum</i> Dun.	4	3R:1MR:0S	PER
<i>Conicibaccata</i> Bitt.	<i>S. laxissimum</i> Bitt.	1	0R:1MR:0S	PER
<i>Conicibaccata</i> Bitt.	<i>S. oxycarpum</i> Chiede	2	2R:0MR:0S	MEX
<i>Cuneolata</i> Hawk.	<i>S. infundibuliforme</i> Phil.	9	0R:2MR:7S	BOL, ARG
<i>Bulbocastana</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. bulbocastanum</i> Dun.	14	13R:1MR:0S	MEX, GTM
<i>Bulbocastana</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. lesterii</i>	1	1R:0MS:0S	MEX, GTM
<i>Demissa</i> Buk	<i>S. hougassii</i> Corr.	7	7R:0MR:0S	MEX
<i>Demissa</i> Buk	<i>S. brachycarpum</i> Cor.	13	9R:2MR:2S	MEX
<i>Demissa</i> Buk	<i>S. demissum</i> Lindl.	27	27R:0MR:0S	MEX
<i>Demissa</i> Buk	<i>S. guerteroense</i> Corr.	3	3R:0MR:0S	MEX
<i>Demissa</i> Buk	<i>S. schenckii</i> Bitt.	1	1R:0MR:0S	MEX
<i>Demissa</i> Buk.	<i>S. iopetalum</i> (Bitt.) Hawk.	1	1R:0MR:0S	MEX
<i>Lignicaulia</i> Hawkes	<i>S. lignicaule</i> Vargas	5	0R:2MR:3S	PER
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. fendleri</i> Asa Gray	6	2R:2MR:20S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. antipoviczii</i> (= <i>S. stoloniferum</i> )	1	1R:0MR:0S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. hjertingii</i> Hawk.	13	7R:5MR:1S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. matehualae</i> Hjert. et Tarn	5	0R:3MR:2S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. neantopoviczii</i> Buk. (= <i>S. stoloniferum</i> )	1	1R:0MR:0S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. papita</i> Rydb.	12	6R:5MR:1S	MEX

Таблица 2. (Продолжение)  
Table 2. (Continued)

Серия по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Вид по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Число образцов		Географическое распространение
		всего изучено	R*: MS :S	
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. polytrichon</i> Rydb.	29	10R:3MR:16S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. stoloniferum</i> Schlechtd. et Bché	36	29R: 5MR:2S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. vallis-mexici</i> Juz.	2	2R:0MR:0S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. wightianum</i> Rydb. (= <i>S. polytrichon</i> )	2	1R:1MR:0S	MEX
<i>Maglia</i> Bitt.	<i>S. maglia</i> Schlechtd.	2	0R:0MR:2S	CHL
<i>Maglia</i> Bitt.	<i>S. pamiricum</i> Perl. (= diploid <i>S. maglia</i> )	3	0R:0MR:3S	PAMIR
<i>Megistacroloba</i> Card. et Hawk.	<i>S. boliviense</i> Dun.	4	0R:1MR:3S	BOL
<i>Megistacroloba</i> Card. et Hawk.	<i>S. megistacrolobum</i> Bitt.	28	7R:8MR:13S	PER, BOL, ARG
<i>Megistacroloba</i> Card. et Hawk.	<i>S. raphanifolium</i> Card. et Hawk.	6	1R:3MR:2S	PER
<i>Megistacroloba</i> Card. et Hawk.	<i>S. toralapanum</i> Ochoa	12	3R:5MR:4S	PER
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. brachistotrichum</i> (Bitt.) Rydb.	1	0R:0MR:1S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. cardiophyllum</i> Lindl.	22	9R:2MR:11S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. x michoacanum</i> (Bitt.) Rydb.	2	2R:0MR:0S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. pinnatisectum</i> Dun.	33	30R:3MR:0S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. x sambucinum</i> Rydb.	1	0R:0MR:1S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. stenophyllidium</i> Bitt.	3	0R:1MR:2S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. trifidum</i> Corr.	7	1R:5MR:1S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. tarnii</i> Hawk. et Hjert.	3	3R:0MR:0S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. jamesii</i> Torr.	23	13R:0MR:10S	MEX
<i>Piurana</i> Hawk.	<i>S. albornozii</i> Corr.	2	1R:1MR:0S	ECU
<i>Piurana</i> Hawk.	<i>S. chilliasense</i> Ochoa	2	0R:0MR:2S	ECU
<i>Piurana</i> Hawk.	<i>S. jalcae</i> Ochoa	1	1R:0MR:0S	PER
<i>Piurana</i> Hawk.	<i>S. piurae</i> Bitt.	1	0R:0MR:1S	PER
<i>Piurana</i> Hawk.	<i>S. tuquerrense</i> Hawk.	1	0R:1MR:1S	COL, ECU
<i>Polyadenia</i> Buk. et Corr.	<i>S. polyadenium</i> Greenm.	14	11R:2MR:1S	MEX
<i>Polyadenia</i> Buk. et Corr.	<i>S. lesteri</i> Hawk. et Hjert.	1	1R:0MR:0S	MEX

Таблица 2. (Продолжение)  
Table 2. (Continued)

Серия по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Вид по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Число образцов		Географическое распространение
		всего изучено	R*: MS :S	
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawkes	<i>S. abanquense</i> Ochoa	2	1R:1MR:0S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawkes	<i>S. brevicaulis</i> Bitt.	8	2R:5MR:1S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawkes	<i>S. bukasovii</i> Juz. ex Rybin	5	2R:1MR:3S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. canasense</i> Hawk.	12	0R:3MR:9S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. candolleianum</i> Berth.	2	0R:0MR:2S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. catarhtrum</i> Juz.	2	0R: 2MR:0S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. chiquidenum</i> Ochoa	1	1R:0MR:0S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. × doddsii</i> Corr.	9	5R:1MR:3S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. famatinae</i> Bitt. et Wittm.	7	1R:1MR:5S	ARG, CHL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. gandarillasii</i> Card.	6	0R:3MR:3S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. gourlayi</i> Hawk.	45	3R:13MR:29S	BOL, ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. hondelmanii</i> Hawk. et Hjert.	14	4R:5MR:5S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. hoopesii</i> Hawk. et Okada	1	0R:0MR:1S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. immitis</i> Dun.	7	7R:0MR:0S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. incamayoense</i> Okada et Clausen	6	0R:2MR:4S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. kurtzianum</i> Bitt. et Wittm.	82	1R:2MR:79S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. leptohyes</i> Bitt.	15	2R:4MR:9S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. lirinianum</i> Card. et Hawk. (= <i>S. brevicaulis</i> )	1	0R:1MR:0S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. medians</i> Bitt.	2	0R:0MR:2S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. marinasense</i> Vargas	8	0R:2MR:6S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. microdontum</i> Bitt.	42	33R:9MR:0S	BOL, ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. mochiense</i> Ochoa	6	2R:2MR:2S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. multidissectum</i> Hawk.	5	1R:2MR:2S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. multiinterruptum</i> Bitt.	2	2R:0MR:0S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. neocardenasii</i> Hawk. et Hjert.	6	0R:2MR:4S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. neohawkesii</i> Ochoa	1	1R:0MR:0S	PER



Таблица 2. (Окончание)  
Table 2. (End)

Серия по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Вид по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Число образцов		Географическое распространение
		всего изучено	R*: MS :S	
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. neorosii</i> Hawk. et Hjert.	5	0R:1MR:4S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. okadae</i> Hawk. et Hjert.	10	1R:3MR:6S	BOL, ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. oplocense</i> Hawk.	32	2R:10MR:20S	BOL, ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. ruiz-ceballosii</i> Card.	1	1R:0MR:0S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. scabrifolium</i> Ochoa	1	0R:0MR:1S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. simplicifolium</i> Buk. (= <i>S. microdontum</i> )	13	9R:2MR:2S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. sparsipilum</i> (Bitt.) Juz. et Buk.	39	10R:18MR:11S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. chancayense</i> Ochoa	6	2R:2MR:2S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. spagazzinii</i> Bitt.	58	7R:18MR:33S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. x sucrose</i> Hawk.	27	12R:8MR:7S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. venturii</i> Hawk et Hjert.	4	3R:1MR:0S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. vernei</i> Bitt. et Wittm.	34	26R:4MR:4S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. verrucosum</i> Schlecht.	15	11R:3MR:1S	MEX
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. vidaurrei</i> Hawk. et Hjert. (= <i>S. gourlayi</i> )	4	2R:2MR:0S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. weberbaueri</i> Bitt.	3	0R:1MR:2S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. alandiae</i> Card.	12	3R:2MR:7S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. ambosinum</i> Ochoa	2	0R: 1MR:1S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. avilesii</i> Hawk. et Hjert.	5	3R:1MR:1S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. berthaulti</i> Hawk.	40	21R:7MR:12S	BOL, ARG
<i>Yungazensa</i> Corr.	<i>S. arnesii</i> Card.	4	0R:2MR:2S	BOL
<i>Yungazensa</i> Corr.	<i>S. chacoense</i> Bitt.	75	1R:7MR:67S	BOL, ARG, PRY
<i>Yungazensa</i> Corr.	<i>S. huancabambense</i> Ochoa	10	3R:5MR:2S	PER
<i>Yungazensa</i> Corr.	<i>S. tarijense</i> Hawk.	51	5R:14MR:32S	BOL, ARG

\* R – устойчивый, MR – умеренно-чувствительный, S – чувствительный

\* R – resistant, MR – moderately resistant, S – susceptible

Luis Potosi – и приурочен к более открытым местам обитания. В годы с наиболее сильным инфекционным прессингом чувствительность проявляла только небольшая часть образцов *S. stoloniferum*.

Образец близкородственного ему вида *S. neoantopoviczii* проявлял высокий уровень устойчивости как в 1980-х годах, так и после волны миграции рас фитофторы. На север от ареала *S. stoloniferum* на высоте 1550–2400 м н. у. м. произрастает *S. polytrichon*. Местообитания растений этого вида – открытые сухие места, в зарослях кактусов, агав и кустарников. Устойчивость образцов *S. polytrichon* уступала устойчивости перечисленных выше видов из рассматриваемой таксономической серии. В годы с умеренным развитием болезни многие образцы *S. polytrichon* проявляли только слабые симптомы болезни, часть поражалась в умеренной степени. В годы с интенсивным инфекционным прессингом уровень устойчивости многих из них снижался.

Внутри южной части ареала *S. polytrichon* в Coahuila, Durango и San Luis Potosi в скалистых местах, иногда поросших хвойным лесом, находится ареал низкорослого вида *S. papita*. В литературе есть указание на высокую устойчивость к фитофторозу растений этого вида (Ramsay et al., 1998). В проведенных нами полевых обследованиях у этого вида отмечена высокая вариабельность по уровню устойчивости к болезни – в годы с сильным развитием инфекции отдельные образцы *S. papita* поражались в сильной степени. Высокая устойчивость к *P. infestans* выявлена у большей части образцов *S. hjertingii* и обоих образцов *S. vallis-mexici*.

Восприимчивыми к фитофторозу были растения *S. matehualae*. В условиях жесткого инфекционного фона многие образцы *S. fendleri* сильно поражались, часть проявляла устойчивость.

Широкий ареал занимают виды **серии *Pinnatisecta***, распространенные в Мексике и сопредельных штатах США и Никарагуа. Большим числом образцов из этой серии в изучении представлены: *S. pinnatisectum* (33), *S. jamesii* (23) и *S. cardiophyllum* (22) (см. табл. 2). Многие образцы мексиканского вида *S. pinnatisectum* проявляли устойчивость, в том числе в годы с высоким инфекционным прессингом. В нескольких штатах США и мексиканских штатах Sonora и San Luis Potosi на скалистых холмах и в долинах (1400–2900 м н. у. м.), а также на обочинах полей произрастает *S. jamesii*. В нашем изучении этот вид демонстрировал широкую внутривидовую вариабельность по устойчивости к *P. infestans*. Высокой вариабельностью признака характеризуется также *S. cardiophyllum*, ареал которого приурочен к высотам 1500–2600 м н. у. м., где вид произрастает в окружении кактусов, трав и кустарников.

У образцов *S. cardiophyllum* ежегодно наблюдали как растения, пораженные в сильной степени, так и высокоустойчивые (баллы оценки устойчивости от 1 до 9). Виды из этой же серии – *S. brachistotrichum*, *S. × michoacanum*, *S. sambucinum*, *S. stenophyllidium*, *S. tarnii* и *S. trifidum* – представлены в изучении небольшим числом образцов. Растения *S. × michoacanum* и *S. tarnii* проявляли высокую устойчивость, в то время как *S. brachistotrichum*, *S. sambucinum*, и *S. stenophyllidium* – более чувствительны к болезни. В сезонах с умеренным инфекционным прессингом поражение растений *S. stenophyllidium* было неравномерным (с оценкой устойчивости от 5 до 9 баллов); в годы с интенсивным распространением инфекции устойчивость резко снижалась. Среди образ-

цов *S. trifidum* один был устойчив, один чувствителен и 5 имели умеренные симптомы поражения (см. табл. 2).

**Серия *Polyadenia***. Большая часть образцов *S. polyadenium* отличается высокой устойчивостью к фитофторозу, в том числе в годы с интенсивным распространением инфекции. В этих же условиях растения *S. lesteri* также проявляли устойчивость.

У единственного из изученных мексиканских видов, принадлежащего к серии *Tuberosa*, – *S. verrucosum* отмечено значительное преобладание устойчивых образцов: среди 15 оцениваемых 11 были устойчивы к болезни (см. табл. 2).

Виды из **серии *Conicibaccata*** распространены от южной Мексики до северной Боливии, включая территорию Перу. Ареал *S. oxycarpum* находится в Панаме, Коста-Рике и южной части Мексики в сырых лесах, где часты туманы. В данном изучении образцы *S. oxycarpum* проявляли высокую устойчивость к болезни. Несколько выше расположен ареал близкого к нему вида *S. agrimonifolium*, произрастающего в Гватемале и штате Chiapas (южная Мексика) во влажных высокогорных тропических лесах, характеризующихся обилием облаков даже в сухой сезон (Hijmans, Spooner, 2001). При оценке в поле у этого вида преобладали устойчивые образцы (см. табл. 2). Устойчивость к фитофторозу проявляли также растения вида *S. chomatophyllum*, произрастающего в Перу.

Изучаемые виды с ареалами в Южной Америке, относятся к сериям: *Acaulia*, *Circaeifolia*, *Commersoniana*, *Conicibaccata*, *Cuneoalata*, *Maglia*, *Megistacroloba*, *Piurana*, *Tuberosa* и *Yungazensa*.

В годы с сильным распространением инфекции поражение образцов *S. acaule* из одноименной **серии *Acaulia*** оценивали от 1 до 7 баллов. Растения вида *S. aemulans* в этих условиях проявляли умеренную чувствительность, а единственный образец вида *S. albicans*, был устойчив.

Представителем **серии *Circaeifolia*** является вид *S. capsicibaccatum*, оба образца которого найдены устойчивыми к фитофторозу.

Не поражаются болезнью потомства отдельных сеянцев из расщепляющихся популяций *S. commersonii* (**серия *Commersoniana***). Среди образцов этого вида чаще встречались растения с умеренной устойчивостью, а также чувствительные к инфекции.

Большинство образцов единственного представителя **серии *Cuneoalata*** – *S. infundibuliforme* с ареалами в Боливии и Аргентине в своей массе не были устойчивы.

**Серия *Tuberosa*** является наиболее многочисленной по количеству входящих в нее видов, ареалы которых встречаются во многих странах американского континента.

Устойчивость к фитофторозу найдена у образцов с ареалами в Боливии, а также в Боливии и близлежащих к ней провинциях Аргентины. Преобладание устойчивых образцов отмечено у боливийских видов *S. × doddsii*, *S. × sucrense* и *S. avilesii*. У *S. hondelmanii* и *S. alandiae* устойчивость найдена почти у половины образцов *S. hondelmanii* и четверти *S. alandiae*. Образцы боливийского *S. brevicaulis* проявляли главным образом умеренную устойчивость.

Среди видов с ареалами в Боливии и Аргентине преобладание устойчивых образцов отмечено у *S. microdonum* (33 из 42 изученных) и *S. simplicifolium* Buk., который у Дж. Хокса (Hawkes, 1990) указан, как синоним *S. microdonum*. Места их обитания – влажные леса центральных



и южных частей Боливии (департаменты Chuquisaca, Cochabamba, Santa Cruz, Tarija). В Аргентине они распространены только в двух северных штатах. Следует также выделить вид *S. vidadurrei* с большей частью ареала в Боливии (департаменты Chuquisaca, Tarija) и меньшей в Аргентине (департамент Salta), у которого два образца проявляли высокую устойчивость и два – умеренную. У видов – *S. berthaultii*, *S. gourlayi*, *S. okadae* и *S. oplocense* с ареалами в этих же странах отмечен высокий внутривидовой и внутривидовой полиморфизм с разной долей высокоустойчивых образцов. У *S. berthaultii* наблюдали устойчивость значительного числа образцов (20 из 41). Устойчивость одних и тех же образцов *S. berthaultii*, *S. microdontum* и *S. simplicifolium* выявлена нами как в 1982–1985 гг., так и в конце 1990-х – начале 2000-х.

В годы эпифитотий *P. infestans* большинство образцов *S. okadae* и *S. oplocense* с ареалами в Боливии (ближе к восточной ее части) и Аргентине, проявляли чувствительность к болезни. Для вида *S. oplocense* также характерны более засушливые условия обитания, в то время как *S. okadae* произрастает в сырых горных лесах, подобно родственному ему *S. microdontum*. В годы с жестким инфекционным фоном только немногие образцы (5 из 51 у *S. tarijense*, 2 из 32 у *S. oplocense* и 1 из 10 у *S. okadae*) не поражались болезнью (см. табл. 2). В годы с умеренным развитием инфекции у всех трех видов отмечен высокий полиморфизм по фитофтороустойчивости.

Повышенной устойчивостью к фитофторозу характеризовались образцы *S. sparsipilum* с ареалами в Боливии и Перу и близкородственного ему *S. ruiz-ceballosii*, образец которого (к-7370) был собран в Боливии. Средние баллы устойчивости образцов *S. sparsipilum* по годам составили: 5,6 (1982, 1995 г.), 5,7 (1985 г.), 6,8 (1996 г.), 5,1 (1998 г.) и 5,5 (2001 г.). Для растений этого вида характерен продолжительный период инкубации инфекции патогена. Высокую степень устойчивости наблюдали у образца *S. ruiz-ceballosii* (к-7370). В популяциях этого образца отмечали высокий процент устойчивых семян (Zoteyeva et al., 2012). С его использованием картирован ген устойчивости *Rpi-rzc* (Śliwka et al., 2012).

Виды с ареалами в Перу. В Перу произрастает 1/2 всех диких видов картофеля (Spooner et al., 1999). Большое влияние на климат этой страны оказывают Анды. Климат меняется с высотой над уровнем моря. Большое влияние оказывают также холодные воды Тихого океана и влажность Амазонского бассейна. Исследователи картофеля делят территорию Перу на три зоны: Берег («Лома»), Сьерра и Джунгли.

Наши наблюдения показали, что степень устойчивости к фитофторозу большей части перувианских видов сильно варьирует. В условиях высокого инфекционного фона в расщепляющихся популяциях образцов *S. chancayense* и *S. mochicense* часть семян проявляла высокую устойчивость. Ареалы этих видов приурочены к прибрежной зоне «Лома», где в течение зимы (с июня по сентябрь) ее покрывает густой туман, создающий влажность. Здесь выпадает достаточно осадков для травянистой растительности. Там же находится ареал вида *S. imite*, образцы которого проявляли устойчивость к болезни. Один из двух образцов вида *S. abancayense* не поражался фитофторозом. Устойчивость проявляла часть растений видов *S. multiinterruptum* и *S. multidissectum*.

Растения видов *S. ambosinum*, *S. canasense*, *S. chiquidenum*, *S. marinasense*, *S. medians*, *S. multidissectum*, *S. neohawkesii*, *S. scabrifolium* и *S. weberbaueri* с ареалами в Перу были чувствительными к инфекции. Устойчи-

вость проявляла часть растений видов *S. multiinterruptum* и *S. multidissectum*.

Часть видов из серии *Tuberosa* с ареалами в Аргентине характеризовалась повышенной устойчивостью к болезни; среди них наиболее устойчив *S. vernei*, произрастающий вблизи границы с Боливией (Hawkes, 1990). В годы наблюдений устойчивость к фитофторозу также проявляли образцы аргентинских видов *S. vidadurrei* и *S. venturii*. Сильно поражается фитофторозом аргентинский вид *S. kurtzianum*. Первые симптомы фитофтороза ежегодно массово появляются на растениях *S. kurtzianum* и *S. chacoense* из серии *Yungazensa*. Сильное поражение растений обоих видов наступает в короткие сроки.

Среди 58 образцов *S. spagazzinii*, устойчивость отмечена только у 7. Большинство образцов аргентинского *S. gourlayi* характеризуются чувствительностью к патогену, при этом на растениях отдельных образцов в конце периода вегетации отмечены только слабые симптомы болезни. Также чувствительны к патогену растения аргентинских видов *S. incamayoense* и *S. neorosii*. Среди образцов единичных видов с ареалами в Чили не было устойчивых (см. табл. 2).

**Серия *Yungazensa*.** Образцы *S. arnesii* из этой серии были чувствительными к болезни (см. табл. 2). У *S. huancabambense* устойчивыми были только три из десяти образцов; 5 проявляли умеренную устойчивость. *Solanum tarijense* из данной таксономической серии, представленный в изучении 51 образцом, занимает широкий ареал: четыре штата Боливии (центральная и южная части страны) и две северные провинции Аргентины. Часть ареала приходится на департаменты Chuquisaca, Tarija и Salta, к которым также приурочен ареал вида *S. vidadurrei* из серии *Tuberosa*. При этом экологические условия мест обитания видов различны – *S. vidadurrei*, у которого растения части образцов проявляли высокую устойчивость к фитофторозу, произрастает среди высокогорных трав во влажном климате, а *S. tarijense* чаще встречается в засушливых местообитаниях, нередко среди зарослей кактусов. Как сказано выше, подавляющее большинство образцов *S. chacoense*, ареал которого охватывает территории Боливии, Аргентины и Парагвая, находящиеся на разных высотах, проявляет сильную чувствительность к фитофторозу. У этого вида встречались только единичные устойчивые растения.

Ежегодно высокую устойчивость проявляли виды, принадлежащие к центральноамериканским сериям. Популяции образцов мексиканских видов при искусственном заражении с применением разных агрессивных изолятов *P. infestans* проявляли 100-процентную устойчивость, либо показывали очень небольшой процент пораженных растений (Zoteyeva, 2016). У большинства видов южной Америки степень устойчивости образцов к фитофторозу сильно зависела от уровня инфекционного прессинга.

Наиболее высокой устойчивостью к фитофторозу характеризовались образцы с ареалами в Мексике (центре происхождения *P. infestans*), где проходил длительный и интенсивный отбор по устойчивости к патогену.

Устойчивость найдена также у большинства видов, принадлежащих к разным таксономическим сериям, распространенных в Боливии и на прилегающих к ней территориях Аргентины и Перу. Условия климата в местах произрастания видов оказывают влияние на их устойчивость. Влажный климат характерен для хвойных лесов (ареалы *S. demissum*, *S. oxycarpum*, *S. hougasii*,

*S. schenckii*, *S. microdontum*), побережья «Ломы» (*S. immite*, *S. mochiquense*, *S. chancayense*). Места обитания большинства устойчивых видов характеризуются повышенной влажностью, способствующей развитию инфекции *P. infestans*. Так, два аргентинских вида – *S. vernei* и *S. gourlayi* – сильно различаются по устойчивости: высокоустойчивый *S. vernei* произрастает в тенистых лесах, а места обитания чувствительного *S. gourlayi* характеризуются засушливым климатом. То же касается различий по устойчивости между аргентинскими видами *S. tarijense* и *S. vidaurrei*, произрастающих в одних и тех же департаментах Аргентины, но в различных экологических условиях. Зависимость между степенью устойчивости образцов и местами сбора образцов боливийско-аргентинских видов наблюдается не всегда. Так, в аргентинской провинции Salta были собраны как устойчивые, так и чувствительные образцы *S. microdontum*. В то же время среди изученного материала не оказалось неустойчивых образцов, собранных в провинциях Jujuy и Tucuman. В боливийских департаментах Cochabamba и Potosi произрастают как устойчивые, так и неустойчивые образцы *S. berthaultii*. Места сбора устойчивых образцов приурочены к департаменту Chuquisaca. В департаментах Cusco (Перу) и Cochabamba (Боливия) совместно произрастают образцы *S. sparsipilum* с контрастной устойчивостью к фитофторозу.

В результате исследования выявлены виды из разных серий и отдельные образцы картофеля, проявившие устойчивость к фитофторозу в течение ряда лет. Многие из них еще не использованы в селекции. Традиционно для создания сорта картофеля требуется 10–15 лет. До недавнего времени было только несколько молекулярных маркеров экономически важных признаков, а те, что были разработаны, в основном фокусировались на скрининге локусов устойчивости к одному гену (Gebhardt, Valkonen, 2001; Ballvora et al., 2002; Huang et al., 2005; Colton et al., 2006; Śliwka et al., 2012). Затем были разработаны SSR-маркеры для картирования количественных локусов признаков (QTL) у картофеля (Hein et al., 2009; McCord et al., 2011).

Несомненно, маркеры *Rpi*-генов являются мощным инструментом для интенсификации скрининга растительных ресурсов растений, однако применение маркеров генов устойчивости для выявления устойчивых фенотипов не всегда дает однозначные результаты и фенотипирование по-прежнему остается основным методом выделения источников устойчивости для использования их в селекции. По нашему мнению, полевая оценка является наиболее достоверной в силу разнообразия рас патогена по составу генов вирулентности и интенсивного накопления инокулюма в поле в годы, благоприятные для распространения инфекции. Для большей достоверности результатов изучение образцов картофеля по устойчивости к фитофторозу проводят с использованием как фитопатологического изучения, так и с помощью маркеров *Rpi*-генов (Carputo et al., 2013).

### Заключение

Коллекция картофеля ВИР насчитывает большое число образцов разных видов с высокой устойчивостью к исключительно вредоносной болезни культуры – фитофторозу. В результате проведенной работы выделены клоновые репродукции в составе разных видов, обладающие высокой устойчивостью к *P. infestans*. У образцов видов *S. bulbocastanum*, *S. cardiophyllum*, *S. demissum*,

*S. brachycarpum*, *S. berthaultii*, *S. microdontum*, *S. neoantipoviczii*, *S. stoloniferum*, *S. papita*, *S. pinnatisectum*, *S. ruiz-ceballosii*, *S. vernei* и других устойчивость, найденная в начале – середине 1980-х годов, также отмечена в конце 1990-х – начале 2000-х. Результаты работы указывают на высокую ценность коллекционных образцов диких видов картофеля как потенциальных источников высокой и стабильной устойчивости к фитофторозу. Использование в гибридизации видового разнообразия будет способствовать созданию уникального материала для селекции, направленной на создание сортов картофеля с устойчивостью к фитофторозу.

*Благодарности:* Автор выражает благодарность Dr. Roel Hoekstra из Центра генетических ресурсов (CGN) Университета в Вагенингене (WUR) за предоставление данных о местах сбора образцов диких видов картофеля.

*Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2919-0004 «Коллекции вегетативно размножаемых культур (картофель, плодовые, ягодные, декоративные, виноград) и их диких родичей ВИР – изучение и рациональное использование».*

### References/Литература

- Ballvora A., Ercolano M.R., Weiss J., Meksem K., Bormann C.A., Oberhagemann P., Salamini F., Gebhardt C. The *R1* gene for potato resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) belongs to the leucine zipper/NBS/LRR class of plant resistance genes. *The Plant Journal*. 2002;30(3):361-371. DOI: 10.1046/j.1365-313x.2001.01292.x
- Carputo D., Alioto D., Aversano R., Garramone R., Miraglia V., Villano C., Frusciante L. Genetic diversity among potato species as revealed by phenotypic resistances and SSR markers. *Plant Genetic Resources*. 2013;11(2):131-139. DOI: 10.1017/S1479262112000500
- Colton L.M., Groza H.I., Wielgus S.M., Jiang J. Marker-assisted selection for the broad-spectrum potato late blight resistance conferred by gene *RB* derived from a wild potato species. *Crop Science*. 2006;46:589-594. DOI: 10.2135/cropsci2005.0112
- Fry W. *Phytophthora infestans*: the plant (and *R* gene) destroyer. *Mol. Plant Pathol.*, 2008;9(3):385-402. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2007.00465.x
- Gebhardt C., Valkonen J.P.T. Organization of genes controlling disease resistance in potato genome. *Annu Rev Phytopathol.* 2001;39:79-102. DOI: 10.1146/annurev.phyto.39.179
- Hawkes J.G. Origins of cultivated potatoes and species relationships. In: Bradshaw J.E., Mackay G.R. (eds.) *Potato genetics*. Wallingford: CAB International. p.3-42.
- Hawkes J.G. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources. London: Belhaven Press; 1990.
- Hein I., Birch P.R.J., Danan S., Lefebvre V., Odeny D.A., Gebhardt C., Trognitz F., Bryan G.J. Progress in mapping and cloning qualitative and quantitative resistance against *Phytophthora infestans* in potato and its wild relatives. *Potato Res.* 2009;52(3):215-227. DOI: 10.1007/s11540-009-9129-2
- Hijmans R.J., Spooner D.M. Geographic distribution of wild potato species. *American Journal of Botany*. 2001;88(11):2101-2112. DOI: 10.2307/3558435

- Huang S., Van Der Vossen E.A.G., Kuang H., Vleeshouwers V.G.A.A., Zhang N., Borm T.J.A., Van Eck H.J., Baker B., Jacobsen E., Visser R.G.F. Comparative genomics enabled the isolation of the *R3a* late blight resistance gene in potato. *The Plant Journal*. 2005;42(2):251-261. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2005.02365.x
- Mastenbroek C. Over de differentiatie van *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary en de vererving van de resistentie van *Solanum demissum* Lindl. Thesis Landbouwhogeschool, Wageningen, Amsterdam, Kinsbergen; 1952. [in Dutch]
- McCord P.H., Sosinski B.R., Haynes K.G., Clough M.E., Yencho G.C. QTL mapping of internal heat necrosis in tetraploid potato. *Theor Appl Genet*. 2011;122(1):129-142. DOI: 10.1007/s00122-010-1429-z
- Ramsay G., Stewart H.E., De Jong W., Bradshaw J.E., Mackay G.R. Introgression of late blight resistance into *Solanum tuberosum*. In: Scarascia Mugnozza G.T., Porceddu E., Pagnotta M.A. (eds). *Genetics and Breeding for Crop Quality and Resistance: Proceedings of the XV EUCARPIA Congress, Viterbo, Italy, September 20–25, 1998*. Viterbo; 1999. p.25-32. DOI: 10.1007/978-94-011-4475-9
- Schober B., Turkensteen L.J. Recent and future development in potato fungal pathology. *European Journal of Plant Pathology*, 1992;98:73-83 DOI: 10.1007/BF01974474
- Śliwka J., Jakuczun H., Chmielarz M., Hara-Skrzypiec A., Tomczynska I., Kilian A., Zimnoch-Guzowska E. Late blight resistance gene from *Solanum ruiz-ceballosii* is located on potato chromosome X and linked to violet flower colour. *BMC Genet*. 2012;13:11. DOI: 10.1186/1471-2156-13-11
- Spooner D.M., Salas A., Huaman Z., Hijmans R. Wild potato collecting expedition in southern Peru (Departments of Apurimac, Arequipa, Cusco, Moquegua, Puno, Tacna) in 1998: taxonomy and new genetic resources. *Am. J. Pot Res*. 1999;76(3):103-119. DOI: 10.1007/BF02853575
- Spooner D.M., van den Berg R.G., Rodríguez A., Bamberg J., Hijmans R.J., Lara-Cabrera S.I. Wild potatoes (*Solanum* section *Petota*; *Solanaceae*) of North and Central America. *Syst. Bot. Monog*. 2004;68:1-209.
- State Register of Breeding Achievements (Gosudarstvennyy reyestr selektsionnykh dostizheniy). Potato cultivars (Sorta kartofelya). 2018. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений. Сорта картофеля. 2018. URL: <https://potato.professorhome.ru/god-vne-seniya-v-reestr/2018-god> [дата обращения: 22.06.2019].
- Vedenyapina E.G., Zoteyeva N.M., Patrikeyeva M.V. *Phytophthora infestans* in Leningrad Region: genes for virulence, mating types and oospore fitness (*Phytophthora infestans* v Leningradskoy oblasti: geny virulentnosti, tipy sovместимости i zhiznesposobnost oospor). *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2002;36(6):77-85. [in Russian] (Веденяпина Е.Г., Зотеева Н.М., Патрикеева М.В. *Phytophthora infestans* в Ленинградской области: гены вирулентности, типы совместимости и жизнеспособность ооспор. *Микология и фитопатология*. 2002;36(6):77-85).
- Unified broad COMECON list of descriptors for potato species of the section *Tuberationum* (Dun.) Buk. рода *Solanum* L. (Shirokiy unifitsirovanny klassifikator SEV i mezhdunarodny klassifikator SEV vidov kartofelya seksii *Tuberationum* (Dun.) Buk. roda *Solanum* L.). Leningrad: VIR; 1977. [in Russian] (Широкий унифицированный классификатор СЭВ видов картофеля секции *Tuberationum* (Dun.) Buk. рода *Solanum* L. Ленинград: ВИР; 1977).
- 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;89(4):277-293. DOI: 10.1007/s12230-012-9252-5
- Zoteyeva N.M. Late blight resistance of the parental accessions of three Mexican potato species and their hybrids assessed using three isolates of *Phytophthora infestans*. *Plant Protection News*. 2016;3(89):72-73. [in Russian] (Зотеева Н.М. Фитофтороустойчивость образцов мексиканских диких видов картофеля и их гибридов к трем изолятам *Phytophthora infestans*. *Вестник защиты растений*. 2016;3(89):72-73).
- Zoteyeva N.M. Resistance to late blight among wild potato species of different geographical distribution (Ustoychivost k fitoftorozu dikorastushchikh vidov razlichnogo geograficheskogo proiskhozhdeniya). *Nauchno-tekhnicheskyy byulleten VIR = Scientific and Technical Bulletin of VIR*. 1988;(181):49-51. [in Russian] (Зотеева Н.М. Устойчивость к фитофторозу дикорастущих видов различного географического происхождения. *Научно-технический бюллетень ВИР*. 1988;(181):49-51).
- Zoteyeva N.M. Wild potato species with resistance to late blight (Dikorastushchiye vidy kartofelya, ustoychivye k fitoftorozu). *Nauchno-tekhnicheskyy byulleten VIR = Scientific and Technical Bulletin of VIR*. 1984;(144):57-58. [in Russian] (Зотеева Н.М. Дикорастущие виды картофеля, устойчивые к фитофторозу. *Научно-технический бюллетень ВИР*. 1984;144:57-58).
- Zoteyeva N.M., Patrikeyeva M.V. Phenotypic characteristics of North-West Russian populations of *Phytophthora infestans* (2003-2008). In: Schepers H.T.A.M. (ed.). *PRO-Special report no. 14*. Wageningen: EuroBlight; 2010. p.213-216.

#### Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

#### Для цитирования/How to cite this article

Зотеева Н.М. Устойчивость диких видов картофеля к фитофторозу в полевых условиях Северо-Запада РФ. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):159-169. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-159-169

Zoteyeva N.M. Late blight resistance of wild potato species under field conditions in the Northwest of Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):159-169. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-159-169

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

#### Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-159-169>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись/Author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest