

МЕЖВИДОВОЕ И ВНУТРИВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КАРТОФЕЛЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К Y-ВИРУСУ

Е.В. РОГОЗИНА, О.Ю. ШУВАЛОВ, О.Ю. АНТОНОВА, Т.А. ГАВРИЛЕНКО

Образцы культурных и диких видов картофеля из коллекции ВИР (Всероссийский НИИ растениеводства) оценили по устойчивости к Y-вирусу картофеля фитопатологическими и молекулярно-генетическими методами. Выявлена меж- и внутривидовая изменчивость по устойчивости к Y-вирусу, разнообразие ответных реакций растений культурных и диких видов картофеля на вирусную инфекцию. Сформирована выборка генотипов картофеля, охарактеризованных по устойчивости к Y-вирусу и наличию диагностических компонентов RYSC3-320 и GP122-EcoRV-406, которая служит источником форм, ценных для селекции.

Ключевые слова: картофель, дикие и культурные виды, Y-вирус картофеля, ДНК-маркеры.

Keywords: potatoes, wild and cultivated species, potato virus Y, DNA markers.

В научном наследии Н.И. Вавилова значительное место занимают работы, посвященные вопросам иммунитета культурных растений. Рассматривая отношения «широкого круга растительных объектов» к различным инфекционным заболеваниям, он отмечал, что «природа вирусов, как инфекционных начал имеет весьма существенные особенности, которые отличают их от обычных паразитов» (1). Вирусология как научная дисциплина в 1930-е годы находилась в самом начале развития. Вирус табачной мозаики, то есть новый тип фитопатогенов, был обнаружен в конце XIX столетия (2), вызывающие наиболее заметные поражения на растениях картофеля вирус скручивания листьев и Y-вирус (YVK) — в начале XX столетия (3, 4).

Наблюдения за мировой коллекцией в опытной географической сети ВИР (Всероссийский НИИ растениеводства) и анализ работ зарубежных исследователей стали основой для статьи Н.И. Вавилова «Иммунитет растений к вирусным заболеваниям» (1937). В этой работе обращается внимание на широкую распространенность вирусных болезней среди вегетативно размножаемых (в том числе клубнеплодных) культур, географические закономерности в степени поражаемости растений и зависимость симптомов вирусных заболеваний от внешних условий. Н.И. Вавилов указывал, что самая характерная особенность вирозов с точки зрения иммунитета — «отсутствие для многих вирусов какой-либо связи филогении растений-хозяев и их реакции на поражение вирусом», в отличие от закономерностей, установленных в отношении паразитических грибов. В цитируемой выше работе Н.И. Вавилов отмечает трудность «поддержания в живом виде огромного разнообразия диких и культурных видов картофеля, собранных в Кордильерах, из-за поражаемости различными вирусными заболеваниями», восприимчивость к вирусам самых отдаленных филогенетических форм и видов картофеля, неустойчивость большинства сортов картофеля к наиболее распространенным вирусам мозаичности (1).

Из всех мозаичных вирусов наиболее серьезный ущерб культуре картофеля наносит Y-вирус, из-за поражения которым в годы эпифитотий снижение урожая может достигать 80 % (5-7).

Продолжая изучение коллекции ВИР в отношении устойчивости к YVK, мы исследовали меж- и внутривидовое разнообразие культурного и дикого картофеля с использованием фитопатологических и молекулярно-генетических методов.

Методика. Материалом для исследования послужили образцы ди-

ких и культурных видов картофеля из коллекции ВИР, относящиеся к североамериканской группе (серии *Demissa*, *Pinnatisecta*, *Longipedicellata*) и к южноамериканской группе (серии *Tuberosa*, *Maglia*, *Acaulia*, *Megistacroloba*). Всего было изучено 416 коллекционных образцов, в том числе 309 образцов культурных видов: *Solanum ajanhurii* — 8, *S. chaucha* — 27, *S. curtilobum* — 10, *S. juzepczukii* — 13, *S. phureja* — 44, *S. stenotomum* — 74, *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* — 38 и *S. tuberosum* subsp. *andigenum* — 95, а также 107 образцов диких видов: *S. acaule* — 12, *S. albicans* — 1, *S. brevicaule* — 5, *S. bukasovii* — 2, *S. canasense* — 1, *S. demissum* — 8, *S. gourlayi* — 12, *S. hondelmannii* — 7, *S. leptophyes* — 4, *S. maglia* — 3, *S. megistacrolobum* — 2, *S. multidissectum* — 7, *S. oplocense* — 5, *S. pinnatisectum* — 6, *S. sparsipilum* — 7, *S. spagazzinii* — 13, *S. stoloniferum* — 8, *S. tarnii* — 1 и *S. vernei* — 3. Названия серий и видов указаны по системе Дж. Хокса (J. Hawkes, 1990). Материал был представлен отдельными генотипами-клонами (3-5 растений каждого генотипа) или сеянцами (20-30 растений на образец).

Вирусостойчивость определяли в полевых условиях на высоком инфекционном фоне для всех образцов выборки. Образцы, не пораженные YBK в полевых условиях, оценивались методами искусственного заражения (при механической инокуляции и прививке) (8). Результаты оценивали визуально по симптомам поражения и методом иммуноферментного анализа (ELISA-тест) с применением диагностических наборов (фирма «Agdia Inc.», США). Источниками инфекции для штаммов Y^OBK и Y^NBK служили растения картофеля соответственно сортов Детскосельский и Wilga (IHAR — The Plant Breeding and Acclimatization Institute, Radzików, Польша). Предварительно инфекционность используемых изолятов проверяли на тест-растениях *Nicotiana tabacum* (сорт Samsun). Клоновые растения испытывали в 2-кратной повторности, заражая от 1 до 8 побегов (по 3 инокулированных листа на каждом побеге). Растения, не поразившиеся при механической инокуляции, были заражены повторно с помощью прививки на инфицированные растения табака или томата.

Молекулярный скрининг выполняли с применением маркеров, разработанных для MAS (marker-assisted selection — маркер-вспомогательный отбор) сортообразцов картофеля, устойчивых к YBK. Эти маркеры сцеплены с генами, контролирующими крайнюю устойчивость к Y-вирусу: CAPS-маркер GP122/EcoRV-406 гена *Ry-f_{sto}* (12-я хромосома) (9, 10) и SCAR-маркер RYSC3-320 гена *Ry_{adg}* (11-я) (13, 14). Режим ПЦР, а также условия рестрикции соответствовали рекомендациям разработчиков праймеров (10-12). Продукты амплификации и рестрикции разделяли электрофорезом в горизонтальных 1,6 % агарозных гелях в буфере TBE с последующей окраской бромистым этидием и визуализацией в УФ-свете.

Результаты. В условиях высокого инфекционного фона у растений культурного и дикого картофеля были выявлены меж- и внутривидовые различия по пораженности вирусом (табл. 1). Отмечалось большое распространение Y-вируса среди изученных образцов культурных видов картофеля, особенно полиплоидных (89-93 % пораженных образцов) по сравнению с диплоидными *S. phureja* и *S. stenotomum* (соответственно 23 и 50 %). У диких видов картофеля также выявили значительное число образцов, пораженных YBK: среди южноамериканских видов из комплекса *brevicaule* — 26 %, из серии *Acaulia* — 67 %, а также у филогенетически отдаленных североамериканских видов из серий *Longipedicellata* и *Pinnatisecta* — соответственно 37 и 67 % (табл. 1).

Среди изученных образцов разных видов были выявлены формы с неодинаковым типом — резистентные к инфицированию (или с полевой устойчивостью), толерантные к инфекции, со сверхчувствительной реакцией

1. Результаты фитопатологического и молекулярного скрининга образцов культурных и диких видов картофеля (род *Solanum* L.) из коллекции Всероссийского НИИ растениеводства (ВИР) на зараженность Y-вирусом (YBK)

Серия, вид	Число изученных образцов			
	всего	проверенных в ELISA/пораженных YBK (%)	с диагностическим фрагментом/из них пораженных YBK RYSC3-320	GPI22-EcoRV-406
Виды из Южной Америки				
<i>Культурные</i>				
Серия <i>Tuberosa</i> :				
<i>S. chaucha</i>	27	14/13 (93)	0	14/5
<i>S. curtilobum</i>	10	10/9 (90)	0	0
<i>S. phureja</i>	44	31/7 (23)	0	0
<i>S. stenotomum</i>	74	55/25 (50)	0	7/0
<i>S. tuberosum</i> subsp. <i>andigenum</i>	95	95/85 (89)	2/0	6/2
<i>S. tuberosum</i> subsp. <i>tuberosum</i>	38	38/35 (92)	0	0
<i>Дикие</i>				
Серия <i>Tuberosa</i> :				
комплекс <i>S. brevicaule</i> (<i>S. bukasovii</i> , <i>S. canasense</i> , <i>S. gourlayi</i> , <i>S. hondelmannii</i> , <i>S. leptophyes</i> , <i>S. multidissectum</i> , <i>S. oplocense</i> , <i>S. sparsipilum</i> , <i>S. spegazzinii</i> , <i>S. vernei</i>)	66	35/9 (26)	0	12/0
Серия <i>Acaulia</i> :				
<i>S. acaule</i>	12	12/8 (67)	0	0
Виды из Северной Америки				
<i>Дикие</i>				
Серия <i>Demissa</i> :				
<i>S. demissum</i>	8	—	6/—	0
Серия <i>Longipedicellata</i> :				
<i>S. stoloniferum</i>	8	8/3 (37)	5/0	3/0
Серия <i>Pinnatisecta</i> :				
<i>S. pinnatisectum</i>	6	6/4 (67)	6/4	0

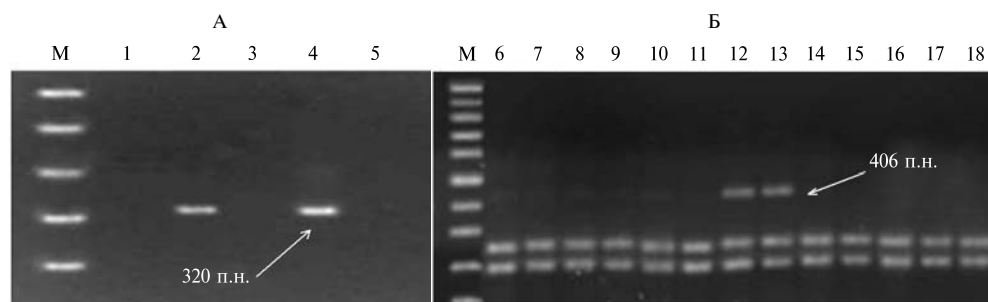
Примечание. Для ELISA (enzyme-linked immunosorbent assay — иммуноферментный анализ) отбирали растения без явных симптомов вирусного поражения; приведены результаты изучения видов, представленных пятью и более образцами. Прочерки означают, что материал не изучали.

и иммунные (то есть с крайней степенью устойчивости). У южноамериканских культурных видов (*S. phureja*, *S. stenotomum*, *S. tuberosum* subsp. *andigenum*, *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*, *S. curtilobum*) и диких видов (*S. brevicaule*, *S. bukasovii*, *S. gourlayi*, *S. hondelmannii*, *S. leptophyes*, *S. multidissectum*, *S. sparsipilum*, *S. spegazzinii*, *S. albicans*, *S. acaule*) с разной частотой обнаруживались генотипы с полевой устойчивостью. Часть устойчивых к YBK в полевых условиях генотипов культурных диплоидных видов *S. phureja*, *S. stenotomum* не поражались и при механической инокуляции. Среди диких видов североамериканской группы были генотипы с полевой устойчивостью (образцы *S. stoloniferum* и *S. pinnatisectum*), сверхчувствительные к Y-вирусу картофеля (образцы *S. stoloniferum*), иммунные (образцы *S. pinnatisectum*, *S. tarnii* и *S. stoloniferum*).

Результаты фитопатологической оценки сопоставили с данными молекулярного скрининга (см. табл. 1; рис., А, Б). Из всего изученного меж- и внутривидового разнообразия южноамериканских видов диагностический фрагмент RYSC3-320 был выявлен только у двух образцов (к-1742, к-15826) андийского тетраплоидного культурного картофеля (*S. tuberosum* subsp. *andigenum*) и среди образцов всех изученных североамериканских видов (*S. pinnatisectum*, *S. tarnii*, *S. stoloniferum*, *S. demissum*). Диагностический фрагмент GPI22-EcoRV-406 детектировали у ряда генотипов культурных видов *S. stenotomum*, *S. chaucha*, *S. tuberosum* subsp. *andigenum*, южноамериканских диких видов комплекса *brevicaule*, *S. megistacrolobum* и у мексиканского вида *S. stoloniferum* (см. табл. 1).

Сравнение результатов молекулярного скрининга (наличие/отсутствии диагностического компонента) с данными фитопатологического ана-

лиза не дает однозначного ответа на вопрос об эффективности использованных маркеров (см. табл. 1).



Электрофоретические спектры продуктов ПЦР-амплификации маркеров, сцепленных с генами, контролирующими крайнюю устойчивость к Y-вирусу у видов образцов картофеля из коллекции Всероссийского НИИ растениеводства (ВИР): А — SCAR-маркер RYSC3-320 гена *Ry_{adg}*, Б — CAPS-маркер GP122/EcoRV-406 гена *Ry-f_{sto}*; 1 — *S. tuberosum* subsp. *andigenum* (κ-4500), 2 — *S. tarnii* (GLKS), 3 — *S. chaucha* (κ-24688), 4 — *S. demissum* (κ-23321), 5 — *S. chaucha* (κ-24678), 6 — *S. phureja* (κ-22218), 7 — *S. phureja* (κ-2221), 8 — *S. curtilobum* (κ-13698), 9 — *S. phureja* (κ-22199), 10 — *S. phureja* (κ-21569), 11 — *S. phureja* (κ-5962), 12 — *S. stoloniferum* (κ-3326), 13 — *S. chaucha* (κ-24688), 14 — *S. chaucha* (κ-24684), 15 — *S. chaucha* (κ-24683), 16 — *S. stenotomum* (κ-11023), 17 — *S. stenotomum* (κ-11026), 18 — *S. brevicaulis* (κ-5663); М — маркер молекулярных масс GeneRuler™ 100 bp Plus DNA Ladder UAB «Fermentas», Литва.

2. Характеристика видов *Solanum stoloniferum* и *S. pinnatisectum* из коллекции Всероссийского НИИ растениеводства (ВИР) по реакции на заражение Y-вирусом картофеля (YBK) и наличию маркеров R-генов устойчивости

№ по каталогу ВИР	Число изученных генотипов	Реакция на YBK	Число генотипов с наличием/отсутствием (+/-) диагностических фрагментов			
			RYSC3-320		GP122-EcoRV-406	
			+	-	+	-
<i>S. stoloniferum</i>						
κ-3326	2	Иммунитет	2	0	2	0
κ-3360	7	Иммунитет	7	0	3	4
κ-3533	4	Иммунитет	4	0	4	0
κ-3554	4	Иммунитет	3	1	0	4
κ-21616	2	Иммунитет	2	0	0	2
Всего	19		18	1	9	10
<i>S. pinnatisectum</i>						
κ-4455	4	Иммунитет	2	2	0	4
κ-4459	11	Иммунитет	11	0	0	11
	1	Восприимчивость	1	0	0	1
	1	Полевая устойчивость	1	0	0	1
κ-15254	5	Восприимчивость	5	0	0	5
	3	Иммунитет	3	0	0	3
κ-19157	5	Восприимчивость	5	0	0	5
κ-21955	11	Иммунитет	10	1	0	11
	5	Иммунитет	4	1	0	5
κ-23569	2	Восприимчивость	1	1	0	2
Всего	48		43	5	0	48

Следует отметить, что оба ДНК-маркера сцеплены с R-генами, контролирующими крайнюю устойчивость (иммунитет к YBK) у растений картофеля. Поскольку иммунные формы были выявлены только среди образцов мексиканских видов *S. stoloniferum* и *S. pinnatisectum*, материал изучили более подробно. По результатам 2-кратного испытания (искусственное заражение методом механической инокуляции и прививки на инфицированный табак) обнаружили 19 иммунных к YBK генотипов среди образцов κ-3326, κ-3360, κ-3533, κ-3554, κ-21616 вида *S. stoloniferum* (табл. 2). Из 48 изученных генотипов вида *S. pinnatisectum*, относящихся к образцам κ-4455, κ-4459, κ-19157, κ-21955, κ-23569, один проявлял полевую устойчивость, 13 были восприимчивыми к YBK и 34 — иммунными. Охарактеризованные по устойчивости генотипы исследовали на наличие диагностических компонентов RYSC3-320 и GP122-EcoRV-406 (см. табл. 2).

Маркерный фрагмент RYSC3-320 детектировался у 18 из 19 генотипов *S. stoloniferum*, обладающих иммунитетом к Y-вирусу, и у 30 из 34 иммунных к Y-вирусу генотипов *S. pinnatisectum* (см. табл. 2). Диагностический компонент маркера GP122-EcoRV-406 обнаружили у 9 из 19 иммунных к Y-вирусу генотипов *S. stoloniferum* и не отмечали ни у одного из 34 иммунных к Y-вирусу генотипов *S. pinnatisectum* (см. табл. 2).

Таким образом, при изучении вирусоустойчивости у образцов культурных видов картофеля и их диких родичей из южноамериканского центра происхождения, а также у филогенетически отдаленных видов из североамериканского центра происхождения, различающихся уровнем (ди-, три-, тетра-, пента-, гексаплоиды) и типом (авто- и аллополиплоиды) плоидности, геномным составом (А- и В-геномные виды), а также системами размножения (самоопылители и перекрестноопыляемые формы) мы отмечали меж- и внутривидовую изменчивость по устойчивости к Y-вирусу, а также различия в реакциях растений культурных и диких видов на вирусную инфекцию. Результаты изучения генофонда картофеля указывают на отсутствие связи между устойчивостью растений к Y-вирусу и таксономической принадлежностью, геномным составом, а также географической приуроченностью исследованного материала. Данные, полученные нами при скрининге широкого разнообразия диких и культурных видов картофеля, подтверждают справедливость точки зрения Н.И. Вавилова (1) о «редкости» нахождения иммунных к вирусной инфекции форм картофеля и специфических особенностях иммунитета растений к вирусным заболеваниям.

В литературе имеются сведения об эффективности использования MAS-маркеров RYSC3 (13-15) и GP122 (16). Однако в этих исследованиях указанные маркеры были использованы для скрининга конкретных расщепляющихся популяций и не привлекались для изучения видового разнообразия коллекций. Наши результаты показывают, что маркеры, разработанные ранее для маркер-вспомогательного отбора сортообразцов картофеля, оказались недостаточно эффективными при скрининге широкого видового разнообразия. Например, диагностический фрагмент RYSC3-320 был выявлен у устойчивых к YBK образцов *S. tuberosum* subsp. *andigenum*, подавляющего большинства иммунных генотипов *S. stoloniferum*, но обнаружен как у иммунных, так и у восприимчивых генотипов *S. pinnatisectum*. Диагностический фрагмент GP122 тоже обнаружили лишь у половины устойчивых генотипов вида *S. stoloniferum* и в то же время — у нескольких восприимчивых к вирусу YBK генотипов культурных видов *S. chaucha* и *S. tuberosum* subsp. *andigenum*. Подобные факты можно объяснить либо рекомбинацией в участках хромосом, где локализованы гены, контролирующие иммунитет к YBK, и соответствующие маркеры, либо наличием у этих видов иных, чем *Ry^{adg}* (11-я хромосома) и *Ry^{f_{sto}}* (12-я хромосома), генов, контролирующих крайнюю устойчивость к YBK, о которых сообщают некоторые исследователи (17, 18).

Итак, фитопатологическими и молекулярно-генетическими методами у культурных и диких видов картофеля выявлена меж- и внутривидовая изменчивость по устойчивости к Y-вирусу, а также разнообразие ответных реакций растений на вирусную инфекцию. Важным практическим результатом работы стало создание признаковой коллекции генотипов, охарактеризованных по устойчивости к Y-вирусу и наличию ассоциированных с генами устойчивости *Ry^{f_{sto}}* и *Ry^{adg}* маркеров GP122-EcoRV-406 и RYSC3-320, которая служит источником форм, ценных для селекции картофеля.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вавилов Н.И. Иммунитет растений к вирусным заболеваниям. Тр. Всес. совещания по изучению ультрамикробов и фильтрующихся вирусов. М.-Л., 1937.

2. Levin A.J., Enquist L.W. History of virology. In: Fields virology /B.N. Fields, D.M. Knipe, P.M. Howley (eds. in chief). Philadelphia, USA, LWW.com, 2007: 5.
3. Quanjer H.M., Van der Lek H.A., Oortwijn Botjes J.G. On the nature, mode of dissemination and control of phloem-necrosis (leaf-roll) and related disease. Meded. R. Hoog (Land-Tuin en Boschboruwisch, Wageningen), 1916, 10: 84-138.
4. Smith K.M. On the composite nature of certain potato virus diseases of the mosaic group as revealed by the use of plant indicators and selective methods of transmission. Proc. the Royal Soc. of London, Series B, 1931, 109: 251-267.
5. Шелабина Т.А. Устойчивость к вирусам районированных сортов картофеля и особенности защиты их в Северо-Западном регионе Нечерноземья. Канд. дис. Л., 1989.
6. Jeffries C. Potato. FAO/IPGRI Technical Guidelines for the Safe Movement of Germplasm. No 19. FAO&IPGRI, Rome, 1998.
7. Иванюк В. Мониторинг фитопатологической ситуации в Белоруссии. В сб. Фитосанитарное оздоровление экосистем. СПб, 2005: 38-40.
8. Воловик А.С., Трофимец Л.Н., Долягин А.Б., Глез В.М. Методика исследований по защите картофеля от болезней, вредителей, сорняков и иммунитета. М., 1995.
9. Flis B., Hennig J., Strzelczyk-Zyta D. et al. The *Ry-sto* gene from *Solanum stoloniferum* for extreme resistance to potato virus Y maps to potato chromosome XII and is diagnosed by PCR marker GP 1227₁₈ in PVY resistant potato cultivates. Mol. Breed., 2005, 15: 95-101.
10. Valkonen J., Wiegmann K., Hämläinen J. et al. Evidence for utility of the same PCR-based markers for selection of extreme resistance to potato virus Y controlled by *Ry_{sto}* of *Solanum stoloniferum* derived from different sources. Ann. Appl. Biol., 2008, 152: 121-130.
11. Hamalainen J., Watanabe K., Valkonen J., Arihira A., Plaisted R., Pehu E., Miller L., Slack S. Mapping and marker-assisted selection for a gene for extreme resistance to potato virus Y. Theor. Appl. Genet., 1997, 94: 192-197.
12. Kasai K., Morikawa Y., Sorri V., Valkonen J., Gebhardt C., Watanabe K. Development of SCAR markers to the PVY resistance gene *Ry adg* based on a common feature of plant disease resistance genes. Genome, 2000, 43: 1-8.
13. Whitworth J., Novy R., Hall D., Crosslin J., Brow C. Characterization of broad spectrum potato virus Y resistance in a *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*-derived population and select breeding clones using molecular markers, grafting, and field inoculations. Am. J. Pot. Res., 2009, 86: 286-296.
14. Sagredo B., Mathias M., Barrientos C., Acuca I., Kalazich J., Rojas J.-S. Evaluation of a SCAR RYSC3 marker of the *Ry adg* gene to select resistant genotypes to potato virus Y (PVY) in the INIA potato breeding program. Chilean Journal of Agricultural Research, 2009, 69(3): 305-315.
15. Andrade C., Pinto C., De Paula Ribeiro S., Peixoto L., Vilela X. Potato clones with multiple copies of the *Ry adg* allele conferring resistance to PVY. Crop Breed. Appl. Biotechnol., 2009, 9: 286-292.
16. Heldák J., Bežo M., Štefúno V., Galliko A. Selection of DNA markers for detection of extreme resistance to potato virus Y in tetraploid potato (*Solanum tuberosum* L.) F₁ progenies. Czech J. Genet. Plant Breed., 2007, 4: 125-134.
17. Brigneti G., Garcia-Mas J., Baulcombe D. Molecular mapping of the potato virus Y resistance gene *Ry_{sto}* in potato. Theor. Appl. Genet., 1997, 94: 198-203.
18. Song Y., Hepting L., Schweizer G., Hartl L., Wenzel G., Schwarzfischer A. Mapping of extreme resistance to PVY (*Ry_{sto}*) on chromosome XII using anther-culture-derived primary dihaploid potato lines. Theor. Appl. Genet., 2005, 111: 879-887.

ГНУ Всероссийский НИИ растениеводства
им. Н.И. Вавилова Россельхозакадемии,
190000 г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 44,
e-mail: rogozinaelena@gmail.com

Поступила в редакцию
26 июня 2012 года

INTERSPECIFIC AND INTRASPECIFIC DIVERSITY ON RESISTANCE TO Y VIRUS IN POTATO

E.V. Rogozina, O.Yu. Shuvalov, O.Yu. Antonova, T.A. Gavrilenko

S u m m a r y

The specimens of cultivated and wild species of potato from collection of N.I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR) were estimated on their resistance to Y virus with the use of phytopathological and molecular-genetic methods. The authors revealed the inter- and intraspecific variability on their resistance to Y virus and also the diversity of plant's response in cultivated and wild species of potato on viral infection. Several samples of potato genotypes with available diagnostic components RYSC3-320 and GP122-EcoRV-406 are selected and characterized on their resistance to potato virus Y, which are the source of forms, valuable for breeding.