

На правах рукописи

**РОГОЗИНА Елена Вячеславовна**

**ДИКИЕ КЛУБНЕНОСНЫЕ ВИДЫ РОДА *SOLANUM* L.  
И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ  
В СЕЛЕКЦИИ КАРТОФЕЛЯ  
НА УСТОЙЧИВОСТЬ К ПАТОГЕНАМ**

**Специальность: 06.01.05 – селекция и семеноводство  
сельскохозяйственных растений**

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург - 2012

Работа выполнена в отделе генетических ресурсов картофеля  
ГНУ Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства  
им. Н.И. Вавилова Россельхозакадемии в 1994-2011 гг.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук

**Брач Нина Борисовна**

ведущий научный сотрудник отдела генетических ресурсов  
масличных и прядильных культур  
ГНУ Всероссийского научно-исследовательского  
института растениеводства  
им. Н.И. Вавилова Россельхозакадемии,

доктор биологических наук, профессор

**Иващенко Владимир Гаврилович**

ведущий научный сотрудник лаборатории  
микологии и фитопатологии  
ГНУ Всероссийского научно-исследовательского  
института защиты растений Россельхозакадемии,

доктор сельскохозяйственных наук

**Котова Зинаида Петровна**

директор ГНУ Карельской Государственной  
сельскохозяйственной опытной станции  
Россельхозакадемии

Ведущее учреждение: ГНУ Всероссийский научно-исследовательский  
институт картофельного хозяйства им. А.Г. Лорха.

Защита состоится «30» мая 2012 г. в 11.00 часов на заседании  
Диссертационного совета Д 006.041.01 при Всероссийском научно-  
исследовательском институте растениеводства им. Н.И. Вавилова по адресу:  
190000 С-Петербург, Б.Морская 42, ВИР.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всероссийского научно-  
исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова

Автореферат размещен на сайте института: <http://vir.nw.ru> и направлен на  
официальный сайт ВАК 24 февраля 2012 г

Автореферат разослан « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2012 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук

В.А. Гаврилова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследований.** Картофель – одна из ведущих культур в аграрном секторе: по объему производимой продукции занимает в мировом земледелии пятое место после сахарного тростника, кукурузы, пшеницы и риса. Валовой сбор картофеля в 2010 г. в мире составил более 324 млн. т, в России – более 21 млн. т (faostat.fao.org). Актуальными задачами картофелеводства в нашей стране являются повышение урожайности до 20 т/га и переход на современные технологии возделывания высокопродуктивных сортов, устойчивых к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам среды (Симаков и др., 2008).

Наиболее опасные патогены картофеля: возбудитель фитофтороза – оомицет *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary и вирусы, из которых повсеместно распространен Y вирус. Потери урожая восприимчивых сортов в годы эпифитотий фитофтороза могут достигать 50–70 % (Филиппов и др., 2005). Для защиты от Y вируса, особенно в семеноводстве, необходимы большие дополнительные затраты (Шпаар и др., 2004). Объектами карантинного надзора на территории России являются возбудитель рака картофеля (*Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Percival) и золотистая картофельная нематода (*Globodera rostochiensis* (Woll.) Behrens.). Эти почвообитающие патогены даже в отсутствии растения-хозяина не утрачивают инфекционности несколько десятилетий. Выращивание картофеля на инфицированном участке приводит к потерям от 50–70 % урожая до полной гибели культуры (Ермакова, 2006; Ваауен et al., 2006).

Мировое сельскохозяйственное производство испытывает серьезное влияние изменяющегося климата: усилилась нестабильность температурного режима и осадков, изменился характер распространения вредителей и патогенов. Изменения фитосанитарной ситуации отмечены в российском аграрном секторе (Павлюшин, 2011), в том числе в картофелеводстве (Elansky et al., 2001; Патрикеева и др., 2010; Гуськова, 2005; Зейрук и др., 2008). Источником устойчивости картофеля к широкому кругу вредных организмов являются дикие клубненосные виды рода *Solanum* L, но в селекции использовано небольшое число источников ценных признаков и идентифицированных генов устойчивости (Будин, 1998). Известно, что генетическая однородность культуры приводит к нарушениям популяционного гомеостаза фитопатогенов и способствует массовому размножению вредных организмов. Дальнейшее развитие селекции должно быть связано с расширением генетического разнообразия исходного материала и систематическим его обновлением.

Коллекция картофеля ВИР в конце XX века благодаря экспедиционным сборам и взаимному обмену с зарубежными странами пополнилась новым исходным материалом, в том числе образцами диких видов из стран Южной Америки (Горбатенко, 2006). До наших исследований биология многих интродуцированных видов, их селекционная значимость не были изучены. В литературе недостаточно сведений о характере наследования и генетическом контроле устойчивости диких видов картофеля к фитофторозу, вирусным болезням, золотистой нематоде.

В связи с этим возникла необходимость целенаправленного изучения диких клубненосных видов, поиска источников эффективных генов, контролирующих устойчивость к наиболее вредоносным организмам, и создания исходного материала пригодного для использования в селекции, в том числе с помощью современных методов ДНК-маркирования.

#### **Цель исследования:**

Цель настоящей работы – провести комплексное изучение генетического разнообразия диких клубненосных видов рода *Solanum* L. и разработать стратегию их использования в селекции картофеля на устойчивость к патогенам.

#### **Задачи исследования:**

- изучить способность к генеративному и вегетативному размножению диких видов картофеля в условиях *ex situ*;
- оценить скрещиваемость диких видов с культурным картофелем;
- провести скрининг образцов коллекции диких видов по устойчивости к возбудителям фитофтороза и вирусных болезней;
- оценить эффективность ДНК маркеров R-генов как инструмента исследования генетического разнообразия дикого картофеля;
- разработать стратегию создания на основе диких видов исходного материала для селекции картофеля на устойчивость к патогенам;
- установить закономерности наследования межвидовыми гибридами картофеля признаков устойчивости к патогенам;
- определить источники и создать доноры устойчивости картофеля к фитофторозу, вирусу Y, возбудителю рака и золотистой нематоды, в том числе с групповой устойчивостью к изучаемым патогенам.

#### **Научная новизна**

Впервые в условиях умеренных широт восточного полушария изучены южноамериканские дикие виды картофеля серий:

- *Piurana*: *S. acroglossum* Juz., *S. paucissectum* Ochoa, *S. piurae* Bitt., *S. solisii* Hawkes;
- *Minutifoliola*: *S. cajamarquense* Ochoa;
- *Conicibaccata*: *S. paucijugum* Bitt., *S. violaceimarmoratum* Bitt.;
- *Megistacroloba*: *S. dolicho cremastrum* Bitt.;
- *Bukasoviana*: *S. abancayense* Ochoa, *S. alandiae* Card., *S. acroscopicum* Ochoa, *S. ambosinum* Ochoa, *S. avilesii* Hawkes et Hjerting, *S. chancayense* Ochoa, *S. × doddsii* Corr., *S. hondelmannii* Hawkes et Hjerting, *S. incamayoense* Okadae et Clausen, *S. marinasense* Vargas, *S. okadae* Hawkes et Hjerting, *S. multiinterruptum* Bitt., *S. pampasense* Hawkes, *S. × rechei* Hawkes et Hjerting, *S. × sucrense* Hawkes, *S. velardei* Ochoa, *S. venturii* Hawkes et Hjerting, *S. vidaurrei* Card., *S. ugentii* Hawkes et Okada, *S. weberbaueri* Bitt.;
- *Simpliciora*: *S. gandarillasii* Card.

Показаны различия видов в способности к генеративному и вегетативному размножению в условиях умеренных широт восточного полушария. Охарактеризована внутривидовая изменчивость северо- и южноамериканских диких видов картофеля по устойчивости к фитофторозу. Определена методом ИФА зараженность коллекции X-, Y-вирусами.

Впервые ДНК-маркеры в сочетании с фитопатологической оценкой использованы для характеристики разнообразия диких клубненосных видов рода *Solanum*. Выявлена гомология сайтов, ассоциированных с генами:

*R1* (вида *S. demissum*) у видов серий *Demissa*, *Longipedicellata*, *Tarijensia*, *Simpliciora*;

*R3* (вида *S. demissum*) у видов серий *Demissa*, *Longipedicellata*, *Cardiophylla*, *Bulbocastana*, *Simpliciora*;

*RB* (вида *S. bulbocastanum*) у видов серий *Demissa*, *Longipedicellata*, *Cardiophylla*, *Pinnatisecta*, *Polyadenia*;

*Ry<sub>and</sub>* у видов *S. andigenum*, *S. pinnatisectum* и *S. stoloniferum*.

Изучена скрещиваемость 19 южноамериканских диких видов: *S. abancayense*, *S. alandiae*, *S. ambosinum*, *S. avilesii*, *S. doddsii*, *S. famatinae*, *S. hondelmannii*, *S. incamayoense*, *S. marinasense*, *S. multidissectum*, *S. multiinterruptum*, *S. okadae*, *S. oplocense*, *S. pampasense*, *S. sucrense*, *S. vidaurrei*, *S. ugentii*, *S. venturii* (серия *Bukasoviana*) и *S. gandarillasii* (серия *Simpliciora*) с дигаплоидами сортов картофеля и видом *S. chacoense*. Показана возможность использования вида *S. chacoense* в качестве посредника для интрогрессии генетического материала нескрещиваемых с культурным картофелем видов *S. multiinterruptum*, *S. okadae*.

Впервые с участием видов *S. alandiae*, *S. okadae* созданы доноры устойчивости картофеля к нематоду и фитофторозу. Показано, что устойчивость к нематоду у гибридов, производных дикого вида *S. alandiae*, детерминируют два гена, один из которых обладает структурным сходством с геном *H1* культурного вида *S. andigenum*.

### **Теоретическая и практическая значимость**

Стратегия использования эндемичных южноамериканских диких видов картофеля в качестве источников устойчивости к патогенам является конкретизацией тезиса Н.И. Вавилова о перспективности для селекции оригинальных, эндемичных видов, сосредоточенных в высокогорьях Перу, Боливии и Эквадора (Вавилов, 1966). Разработанная стратегия заключается:

- в привлечении генетического материала эндемичных видов, способных размножаться в регионе, где проводится селекционная работа;
- в использовании видов полиморфных или форм созданных на их основе в качестве партнера для скрещивания с эндемичным видом;
- в изучении генетического контроля устойчивости селекционного материала к патогенам с помощью фитопатологического, гибридологического и маркерного анализов.

В результате проведенных исследований получены новые знания о разнообразии генофондов диких видов картофеля. Созданная клоновая коллекция диких видов и межвидовых гибридов, охарактеризованных по устойчивости к фитофторозу, Y-вирусу, золотистой нематоду и наличию ДНК-маркеров соответствующих R-генов, является основой для дальнейших исследований в области сравнительной и функциональной геномики и интрогрессивной селекции картофеля.

Корреляция между устойчивостью к фитофторозу и наличием SCAR-маркера R1-1205 в геномах диких видов и клонов межвидовых гибридов

разного происхождения подтверждает диагностическую ценность маркера R1-1205. Установлена пригодность SCAR-маркера RYSC3 гена *Ry<sub>adg</sub>* и неэффективность CAPS маркера GP122/EcoRV406 гена *Ry<sub>sto</sub>* для выявления устойчивых к Y-вирусу форм.

Практическим результатом проведенных исследований является создание источников и доноров для селекции картофеля, в том числе с групповой устойчивостью к патогенам.

#### **Основные положения диссертации, выносимые на защиту**

1. Южноамериканские эндемичные дикие клубненосные виды способные размножаться в условиях умеренных широт восточного полушария необходимо привлекать в качестве источников новых генов при создании исходного материала для селекции картофеля.

2. Виды *S. alandiae*, *S. avilesii*, *S. doddsii*, *S. okadae* (серии *Bukasoviana*), *S. gandarillasii* (серии *Simpliciora*) перспективны для селекции картофеля на устойчивость к фитофторозу, золотистой нематоде патотипа Ro1.

3. Создана клоновая коллекция североамериканских видов и межвидовых гибридов от скрещивания диких видов с культурным картофелем, охарактеризованная по устойчивости к патогенам и наличию ДНК-маркеров R-генов.

4. SCAR-маркеры, разработанные на основе R-генов устойчивости, в сочетании с фитопатологическим и гибридологическим анализом являются полезным инструментом для изучения генетического разнообразия и селекционной ценности диких родичей.

**Конкурсная поддержка работы.** Исследования частично поддержаны грантами МНТЦ-ISTC 3714р и 3329р, а также грантом РФФИ 08-04-13747.

**Апробация работы.** Основные результаты представлены на I, II Всероссийских съездах по защите растений (Санкт-Петербург, 1995, 2005); II, III, V Съездах ВОГиС (Санкт-Петербург, 2000; Москва, 2004, 2009); Международном конгрессе «Картофель, Россия-2007» (Москва, 2007); научно-практических конференциях, посвященных 75-летию Института картофелеводства НАН Беларуси (Минск, 2003), 40-летию РУП «Институт защиты растений» (Минск, 2011); международных конференциях Global Initiative Late Blight GILB'02 Conference (Hamburg, Germany, 2002), European Association Potato Research (EAPR), Section of Breeding and Varietal Assessment (Oulu, Finland, 2003), 18<sup>th</sup> Triennial Conference of the EAPR (Oulu, Finland, 2011), 12<sup>th</sup> EAPR Virology Section Meeting (Rennes-France, 2004), 2<sup>nd</sup> International Symposium Genomics of Plant Genetic Resources (Bologna, Italy, 2010), 12<sup>th</sup>, 13<sup>th</sup> EuroBlight workshops (Arras, France, 2010; St-Petersburg, Russia, 2011).

**Публикация результатов исследования.** По теме диссертации опубликовано 56 печатных работ, из которых 13 работ – в журналах из перечня ВАК Министерства образования и науки РФ.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация изложена на 300 страницах, состоит из введения, пяти глав, выводов, рекомендаций для селекционной практики, списка литературы. Библиографический указатель включает 564 источника, из них 198 – публикации в отечественной литературе,

366 – в зарубежной печати. Диссертация содержит 42 таблицы, 54 рисунка, 3 приложения.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Материалы и методы

Работа выполнена в 1994–2011 гг. Изучено 80 диких клубненосных видов (477 образцов), из которых 21 вид 9 североамериканских серий и 59 видов 11 южноамериканских серий. Североамериканские виды классифицированы в соответствии с системой С. М. Букасова (1978), южноамериканские виды – с системой С. М. Букасова – Л. Е. Горбатенко (Горбатенко, 1990). Изучены 2200 семян поколения  $F_1$  гибридов с участием 15 видов, более 6000 семян поколений  $F_1$ ,  $F_2$  сложных межвидовых гибридов, 130 клонов межвидовых гибридов разной степени селекционной проработки.

Полевые исследования проводили в г. Пушкине (Ленинградская обл., Северо-Западный регион России).

Устойчивость картофеля к фитофторозу оценена в ВИР, ВНИИ защиты растений, и ВНИИ фитопатологии в рамках совместного проекта МНТЦ 3714 р; устойчивость к X-, Y-вирусам – в ВИР, ВИЗР; устойчивость к карантинным патогенам – в ВИЗР: канд. биол. наук Л.А. Лиманцевой (к золотистой нематоде патотипа Ro1), канд. биол. наук А.В. Хютти (к возбудителю *S. endobioticum*).

Наличие маркеров R-генов устойчивости к фитофторозу изучено в рамках проекта МНТЦ 3714р в лаборатории ДНК маркеров ВНИИ сельскохозяйственной биотехнологии (руководитель – проф., д-р биол. наук Э.Е. Хавкин); R-генов устойчивости к Y-вирусу – в рамках проекта РФФИ 08-04-13747 в отделе биотехнологии ВИР (руководитель – д-р биол. наук Т.А. Гавриленко); R-генов устойчивости к нематоде патотипа Ro1 - канд. биол. наук В.А. Бирюковой в лаборатории биотехнологии ВНИИ картофельного хозяйства им. А. Г. Лорха.

#### Методы исследования:

Полевая оценка диких клубненосных видов проведена в соответствии с методикой изучения образцов мировой коллекции картофеля (Будин 1986), оценка межвидовых гибридов, семян, первого и последующего клубневых поколений – в соответствии технологией селекционного процесса картофеля (Воловик и др., 1995; Симаков и др., 2006).

Поражение фитофторозом семян (10–20 растений на образец), клонов (3–10 растений на генотип) изучено в условиях естественного развития инфекции в полевой коллекции ВИР. Для семян определяли средний балл поражения семьи (образца) в конце вегетации. На листьях клонов оценивали степень развития фитофтороза, начиная с момента появления симптомов заболевания на восприимчивом контроле: сортах (Bintje, Латона), образцах южноамериканских видов *S. kurtzianum*, *S. maglia*, *S. molinae*, и до окончания периода вегетации (CIP, 2004). На основе полученных данных определяли AUDPC (Area Under Disease Progress Curve) – показатель увеличения площади поражения листа, для сопоставления оценок устойчивости в разные годы рассчитывали относительную величину AUDPC rel (Campbell, Madden, 1990).

*Устойчивость к фитофторозу* изучена методом заражения отделенных листьев изолятами *P. infestans*, выделенными в Тульской и Ленинградской областях. Оба изолята имели все гены вирулентности (1–11); концентрация инокулюма – 10–20 тыс. конидий/мл. Контроль – листья сортов Санте (ВНИИФ), Елизавета и Латона (ВИЗР). Оценивали площадь поражения листа и интенсивность спороношения (Федотова, Патрикеева, 1977; Colon et al., 2004).

*Поражение мозаичными вирусами* диких видов и межвидовых гибридов картофеля в условиях естественного развития инфекции изучено методом ИФА в модификации «двойной сендвич» (Clark, Adams, 1977). Оценены клоны (3–5 растений на генотип). Использованы диагностические наборы производства Agdia, Bioreba, НПО «Биотехнология» при ВНИИКХ им. А.Г. Лорха.

*Устойчивость к X-, Y-вирусам* изучена методами механической инокуляции и прививок (Воловик и др., 1995). Оценены клоны (3–5 растений на генотип) и сеянцы (не менее 20 растений на образец). Использованы изоляты обычного штамма вируса X (сорт Osa, ИНАР), обычного штамма Y<sup>o</sup> (сорт Детскосельский) и некротического штамма Y<sup>N</sup> (сорт Wilga). Инфекционность изолятов подтверждена реакцией тест-растений – *Nicotiana tabacum* (сорт Самсун) и *Chenopodium amaranticolor*. Результаты заражения оценены по наличию видимых симптомов вирусной инфекции и методом ИФА.

*Ракоустойчивость* изучена методами заражения ростков в «компосте», содержащем зимние покоящиеся зооспорангии, и от свежих раковых наростов, содержащих быстро прорастающие летние зооспорангии (Положение об испытании..., 1983). Оценены клоны межвидовых гибридов (10 клубней на генотип). В качестве инфекционного материала использовали московскую популяцию *S. endobioticum* патотип 1 (D1) в концентрации 30–40 жизнеспособных зимних зооспорангиев в 1 г почвы. Восприимчивый контроль – сорт Лиза. Оценивали скорость и степень развития защитного некроза и формирования зооспорангиев патогена. Образцы относили к одной из трех категорий: высоко устойчивые, обладающие полевой устойчивостью и восприимчивые (Яковлева и др., 1979).

*Устойчивость к золотистой нематоды патотипа Ro1* межвидовых гибридов картофеля и их полового потомства изучена в лабораторном опыте (Положение об испытании..., 1983). Клубни (для оценки клонов в трехкратной повторности) или сеянцы высаживали по одному в полиэтиленовые сосуды объемом 500 см<sup>3</sup>. Инвазионная нагрузка почвы – около 3,5 тыс. личинок / 100 см<sup>3</sup>. Поражаемый контроль – сорт Невский, устойчивый контроль – сорт Латона. Учет цист проводили на коме почвы и корнях растений. К категории «устойчивый» относили образцы не имеющие цист, «слабоустойчивый» образец имеет не более пяти пустых цист и «поражаемый» образец – большее число цист на корнях растений.

*Скрещивания* выполнены в теплице ВИР методом декапитации. Результативность скрещиваний оценивали по количеству семян на 1 опыленный цветок (Кругер 1974). Анализ гибридов F<sub>1</sub> и потомства клонов межвидовых гибридов от самоопыления (семьи F2) и скрещивания (семьи F1) проводили на стадии сеянцев и повторно – в первой клубневой репродукции (в

тех семьях, где формировались клубни). Оценивали семьи, состоящие не менее чем из 20 растений-сеянцев.

*Молекулярно-генетический анализ* выполнен на препаратах тотальной ДНК. В работе использованы SCAR-маркеры, сконструированные в лаборатории ВНИИ сельскохозяйственной биотехнологии: R1-1205 гена *R1*, R3-1380 гена *R3*, RB-629, RB-226 гена *RB* (Khavkin et al., 2010; Pankin et al., 2010); маркеры разработанные для выявления сортообразцов картофеля устойчивых к Y-вирусу: CAPS-маркер GP122/EcoRV406 гена *Ry<sub>sto</sub>* (Valkonen et al., 2008), SCAR-маркер (RYSC3) гена *Ry<sub>adg</sub>* (Bendahmane et al., 1997; Brigneti et al., 1997); пары праймеров TG 689 (de Jong, не опубликовано) и Gro1 (Paal et al., 2004), разработанные для определения форм устойчивых к золотистой нематоды.

Экспериментальные данные обработаны по стандартным методикам (Лакин 1990) с использованием программ Microsoft Office Excel 2003 и Statistics 6.1.Stat Soft Russia.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Глава 2. История изучения диких клубненосных видов рода *Solanum* L. и их роль в селекции картофеля

Анализ родословных российских и зарубежных сортов картофеля показывает, что в селекции использованы 28 диких видов, из которых восемь видов североамериканского генцентра: *S. demissum*, *S. × semidemissum*, *S. fendleri*, *S. polytrichon*, *S. stoloniferum*, *S. × vallis-mexici*, *S. bulbocastanum*, *S. verrucosum* и 20 видов южноамериканского происхождения: *S. chacoense*, *S. commersonii*, *S. acaule*, *S. megistacrilobum*, *S. raphanifolium*, *S. infundibuliforme*, *S. spagazzinii*, *S. famatinae*, *S. kurtzianum*, *S. vernei*, *S. bukasovii*, *S. catarthrum*, *S. gourlayi*, *S. leptophyes*, *S. multidissectum*, *S. berthaultii*, *S. microdontum*, *S. simplicifolium*, *S. maglia* и *S. leptostigma* (Букасов, Камераз, 1972; Росс, 1989; Plaisted, Hoopes, 1989; Костина, 1992; Schüler et al., 1994; Яшина, 2000; Koopel, 2003; Bradshaw, 2009; Лебедева, 2010; Симаков и др., 2010; [www.europotato.org](http://www.europotato.org)).

Длительность и сложность интрогрессивной селекции с использованием диких видов картофеля отмечена многими исследователями (Букасов, Камераз, 1972; Котова, 1976; Осипова, Евдокимова, 1980; Будин, 1986; Росс, 1989; Подгаецкий, 2009; Bradshaw, 2009). Для ускорения процесса создания нового сорта разработана технология MAS (marker-assisted selection), призванная усовершенствовать работу по выявлению ценных экземпляров посредством отбора нужных генотипов независимо от времени года и стадии развития растения. Показана диагностическая ценность метода ПЦР (полимеразной цепной реакции) для отбора сортов и селекционных клонов устойчивых к фитофторозу, Y-вирусу, золотистой нематоды патотипа Ro1 (Gebhardt et al., 2004, 2006; Бекетова, Хавкин, 2006; Viryukova et al., 2008; Ермишин и др., 2010). Выдвинуто предложение о целесообразности использования MAS технологии на стадии предселекции (создания исходного материала), что позволит ускорить процесс интрогрессии генов диких родичей в картофель культурного типа (Milbourne et al. 2007).

## Глава 3. Особенности биологии диких клубненосных видов рода *Solanum*

### 3.1. Ареал диких клубненосных видов

Дикие виды картофеля произрастают в Северной и Южной Америке, на территории от 38° с.ш. до 41° ю.ш. (Spooner, 2006). Н.И. Вавилов установил существование южноамериканского центра происхождения культурных растений, выделил в его пределах три очага: Перувиано-эквадору-боливийский, Чилоанский и Бразильско-парагвайский. В развитие концепции Н.И. Вавилова С.М. Букасов определил три центра происхождения видов картофеля: в высокогорных районах Анд, на территории Боливии и Перу; на Тихоокеанском побережье, прилегающем к островам Чили, и архипелагах островов южного Чили; на территории западной горной части Мексики, в штате Мичоакан (Букасов, 1971, 1980).

Территория, занятая дикими родичами картофеля на южноамериканском материке, отличается разнообразием рельефа, которое способствует их географической изоляции и преобладанию среди них эндемичных видов (85 %), в том числе узко локализованных, произрастающих на ограниченной территории (Горбатенко, 2006). Особенностью географии некоторых видов южноамериканской группы (*S. infundibuliforme*, *S. sparsipilum*, *S. leptophyes*, *S. okadae*) является изоляция отдельных популяций внутри видового ареала.

В селекции в основном использованы виды, имеющие ареалы значительной протяженности, приспособленные к разнообразным почвенно-климатическим условиям. Эндемичные виды картофеля серий *Piurana*, *Minutifoliola*, *Conicibaccata*, *Megistacroloba*, *Bukasoviana*, *Simpliciora*, произрастающие в высокогорных труднодоступных районах Перу, Боливии, Эквадора, еще недостаточно исследованы. Виды, которые в ходе эволюции оказались в изоляции, являются перспективным источником устойчивости картофеля к патогенам. Формирование таких видов в условиях благоприятствующих развитию и сопряженной эволюции растения-хозяина и паразита способствовало возникновению устойчивых форм, возможно, иной генетической природы, нежели той, что присутствует у современных сортов картофеля.

### 3.2. Вегетативное и генеративное размножение диких видов картофеля в местах естественного обитания и *ex situ*

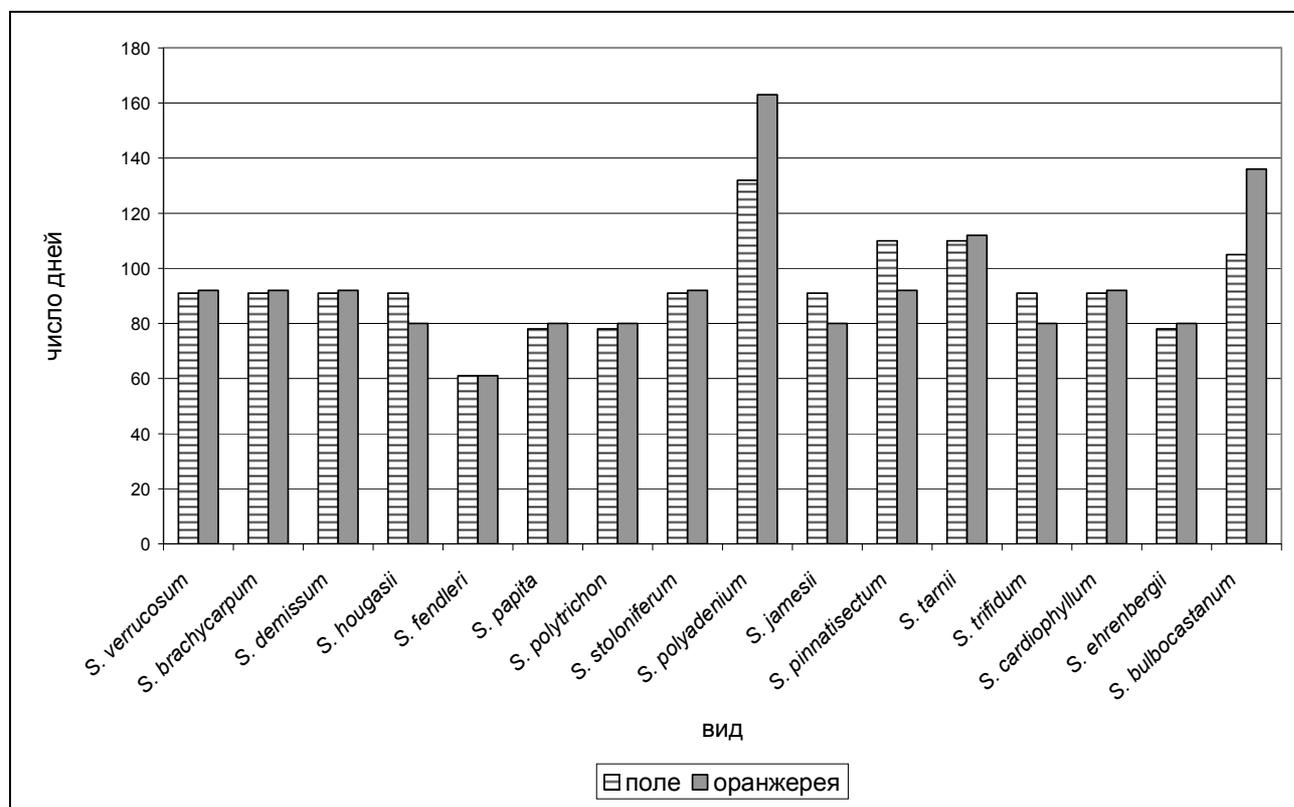
*Размножение диких видов в условиях умеренных широт восточного полушария.*

Дикие виды картофеля сохраняют в генбанках главным образом в виде семян. Сеянцы становятся первым объектом для исследования разных аспектов биологии дикого картофеля. Способность сеянцев и растений клубневой репродукции диких видов к росту и развитию в условиях среды отличных от *in situ* определяет их потенциальную ценность для селекции.

**Сеянцы** 49 диких клубненосных видов изучены по способности к росту и цветению в условиях оранжереи и открытого грунта. Оценены сеянцы 16 североамериканских видов серий: *Verucosa*, *Demissa*, *Longipedicellata*, *Polyadenia*, *Trifida*, *Pinnatisecta*, *Cardiophylla*, *Bulbocastana* и 33 южноамериканских видов серий: *Piurana*, *Conicibaccata*, *Acaulia*, *Megistacroloba*, *Glabrescentia*, *Bukasoviana*, *Tarijensia*, *Simpliciora*. Оценено 320

образцов, виды представлены в зависимости от наличия в коллекции 2–30 образцами, образец представлен 15–20 сеянцами.

Установлено, что сеянцы большинства североамериканских видов зацветают в открытом грунте и оранжерее одновременно, продолжительность периода от посева до их цветения в поле и оранжерее хорошо согласуется ( $r=0,87$ ). У сеянцев видов *S. bulbocastanum* и *S. polyadenium* цветение в оранжерее начинается на месяц позже, чем в открытом грунте (рис. 1).



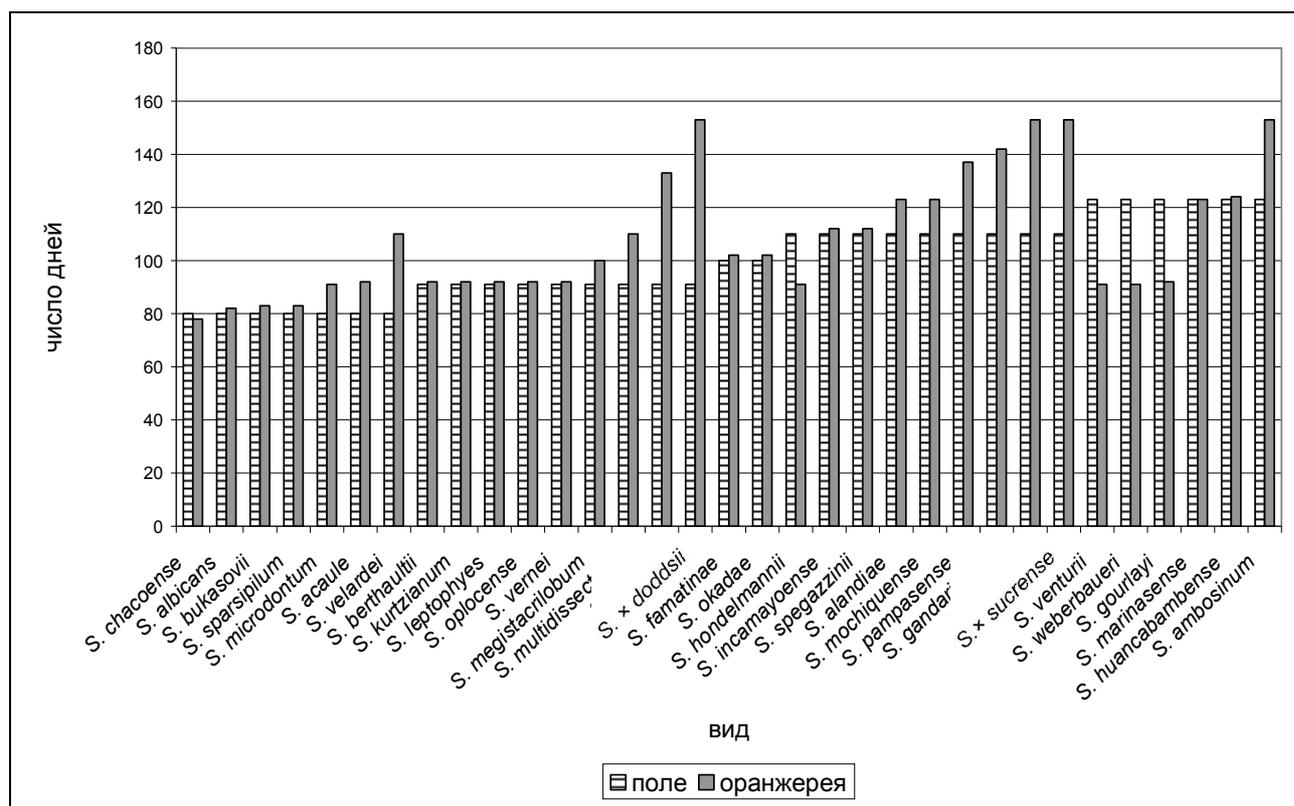
**Рисунок 1.** Продолжительность периода от посева до цветения сеянцев североамериканских видов в разных условиях выращивания.

Сеянцы южноамериканского дикого картофеля в зависимости от вида зацветали в оранжерее и открытом грунте одновременно, зацветали раньше в оранжерее или с опозданием на месяц и более по сравнению с открытым грунтом (рис. 2). Сеянцы видов *S. acroglossum*, *S. paucissectum* (*Piurana*), *S. sajamarquense* (*Minutifoliola*), *S. paucijugum*, *S. violaceimarmoratum* (*Conicibaccata*), *S. sogarandinum* (*Megistacroloba*), *S. acroscopicum*, *S. immite* (*Bukasoviana*) в оранжерее развиваются медленно, вступают в фазу цветения поздно и не регулярно.

**Клоновые растения** 34 диких видов изучены по способности к цветению в условиях открытого грунта. Оценены растения 12 североамериканских видов серий: *Demissa*, *Longipedicellata*, *Pinnatisecta*, *Cardiophylla*, *Bulbocastana* и 22 южноамериканских видов серий: *Acaulia*, *Commersonii*, *Cuneolata*, *Glabrescentia*, *Bukasoviana*, *Tarijensia*. Оценено 1052 образца, виды представлены в зависимости от наличия в коллекции 3–38 образцами, образец представлен 5–10 растениями. Метеорологические условия периода наблюдений были различны:

2006 г. – умеренно теплый и сухой, 2007 г. – близкий к норме, 2008, 2009 гг. – прохладные с обильными осадками, 2010 г. – жаркий, засушливый.

Доля цветущих в поле образцов североамериканских видов слабо менялась в годы наблюдений ( $F_{\phi} < F_T : 1,01 < 2,73$ ), но достоверно отличалась у разных видов ( $F_{\phi} > F_T : 3,79 > 1,77$ ;  $p < 0,001$ ). Дисперсионный анализ показывает, что около 56 % изменчивости доли цветущих образцов объясняется видовыми особенностями. В открытом грунте, как и на стадии семян, первыми зацветают растения *S. fendlerii*, затем *S. papita* и других видов серии *Longipedicellata*, позднее – виды серий *Demissa*, *Verrucosa*, *Pinnatisecta*, *Cardiophylla*. Самое позднее начало цветения в этой группе видов характерно для *S. polyadenium* и *S. bulbocastanum*.

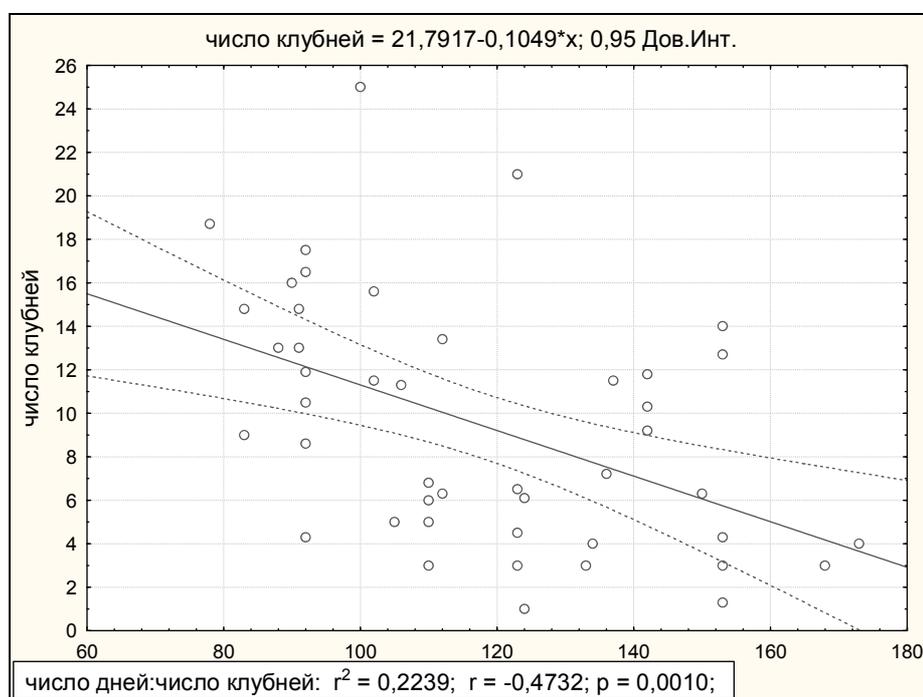


**Рисунок 2.** Продолжительность периода от посева до цветения сеянцев южноамериканских видов в разных условиях выращивания.

Доля цветущих в поле образцов южноамериканских видов изменялась в зависимости от вида ( $F_{\phi} > F_T : 2,57 > 1,5$ ;  $p < 0,001$ ) и в разные годы наблюдений ( $F_{\phi} > F_T : 3,57 > 2,66$ ;  $p < 0,015$ ). Ежегодное цветение почти всех образцов отмечено у видов *S. acaule* (серия *Acaulia*), *S. incamayoense*, *S. fatatinae*, *S. bukasovii*, *S. leptophyes*, *S. multidissectum* (*Bukasoviana*). Слабое цветение (35–45 % образцов) в течение всего периода наблюдений отмечено у видов *S. commersonii* (*Commersoniana*), *S. hondelmannii*, *S. oplocense*, *S. sucrense* (*Bukasoviana*). Доля цветущих образцов видов *S. chacoense* (*Glabrescentia*), *S. infundibuliforme* (*Cuneolata*), *S. doddsii*, *S. kurtzianum*, *S. sparsipilum*, *S. spegazzinii*, *S. vernei*, *S. gourlayi*, *S. alandiae* (*Bukasoviana*), *S. berthaultii*, *S. tarijense* (*Tarijensia*), *S. microdontum* (*Simpliciora*) колебалась от 20–40 % до 80–100 % в зависимости от года наблюдений.

**Число клубней у растений сеянцев** южноамериканских видов картофеля отрицательно коррелирует ( $r = -0,46$ ) с продолжительностью периода от их высева до вступления в фазу цветения в оранжерее (рис. 3).

Связь между началом фазы цветения и клубнеобразовательной способностью наиболее выражена у видов-космополитов: *S. chacoense* (*Glabrescentia*), *S. acaule* (*Acaulia*), сорных видов серии *Bukasoviana*: *S. sparsipilum*, *S. oplocense* и эндемичных видов, произрастающих в приэкваториальной зоне, на территории северных департаментов Перу: *S. cajamarquense* (*Minutifoliola*), *S. paucissectum* (*Piurana*). У других членов серии *Bukasoviana* связь между продолжительностью периода и числом клубней выражена менее четко. У рано зацветающего вида *S. leptophyes* формируется, как правило, от 1 до 7 клубней на одном растении. У видов *S. alandiae*, *S. doddsii*, зацветающих в оранжерее достаточно поздно (через 4–5 месяцев после посева), при уборке отмечено от 14 до 20 клубней на одном растении.



**Рисунок 3.** Корреляция продолжительности периода от посева до цветения и числа клубней у сеянцев южноамериканских видов.

Среди диких родичей картофеля выявлены хорошо приспособленные к вегетативному и генеративному размножению в условиях умеренных широт восточного полушария южноамериканские виды: *S. acaule* (серия *Acaulia*), *S. chacoense* (*Glabrescentia*), *S. famatinae*, *S. sparsipilum*, *S. spagazzinii*, *S. vernei* (*Bukasoviana*), *S. berthaultii*, *S. tarjense* (*Tarijensia*), а также виды еще не использованные в селекции: *S. alandiae*, *S. ambosinum*, *S. avilesii*, *S. doddsii*, *S. hondelmannii*, *S. pampasense*, *S. venturii* (*Bukasoviana*), *S. gandarilassii* (*Simpliciora*).

Чувствительность к условиям вегетации умеренных широт восточного полушария обнаружена у южноамериканских видов: *S. acroglossum*, *S. paucissectum*, *S. piurae* (серия *Piurana*), *S. cajamarquense* (*Minutifoliola*), *S. paucijugum*, *S. violaceimarmoratum* (*Conicibaccata*), *S. acroscopicum*, *S. hypacrarthrum*, *S. immite* (*Bukasoviana*). Виды *S. paucissectum*, *S. piurae*, *S.*

*sajamarquense* произрастают в горных районах Северного Перу, в приэкваториальной зоне. Условия их естественного местообитания характеризуются большей интенсивностью солнечной радиации, насыщенностью ультрафиолетовыми лучами, повышенной ионизацией воздуха, коротким днем, что и определяет их специфические требования для прохождения фаз онтогенеза. Растения *S. acroglossum* (*Piurana*), произрастающие *in situ* в более южных районах (в центральной части Перу), вероятно генетически близки виду *S. piurae*, поскольку отмечено морфологическое сходство некоторых образцов двух видов (Горбатенко, 2006).

Сходная реакция на условия оранжереи выявлена у растений серий *Piurana*, *Minutifoliola* и видов *S. hypacrarthrum*, *S. immite*, которые, согласно системе Букасова–Горбатенко, относятся к серии *Bukasoviana*. Растения *S. hypacrarthrum*, *S. immite* цветут не регулярно, как правило, в осенние месяцы, имеют крайне мало, или совсем не завязывают клубней. К. Очоа (2004) поместил виды *S. hypacrarthrum*, *S. immite* в серию *Piurana*. Растения *S. hypacrarthrum* обладают морфологическим сходством с растениями *S. sajamarquense* (серия *Minutifoliola*), подобно им диплоидным набором хромосом, их ЕВН (балансовое число эндоспрема) равно 1. Эти факты указывают на необходимость дополнительных исследований с целью уточнения таксономической принадлежности видов *S. hypacrarthrum*, *S. immite*.

Выявленные различия в развитии южноамериканских видов разных серий подтверждают мнение В. Н. Синельниковой (1965) о необходимости дифференцированного подхода к отдельным видам или их группам с учетом их физиологических особенностей при использовании в качестве исходного материала для селекции.

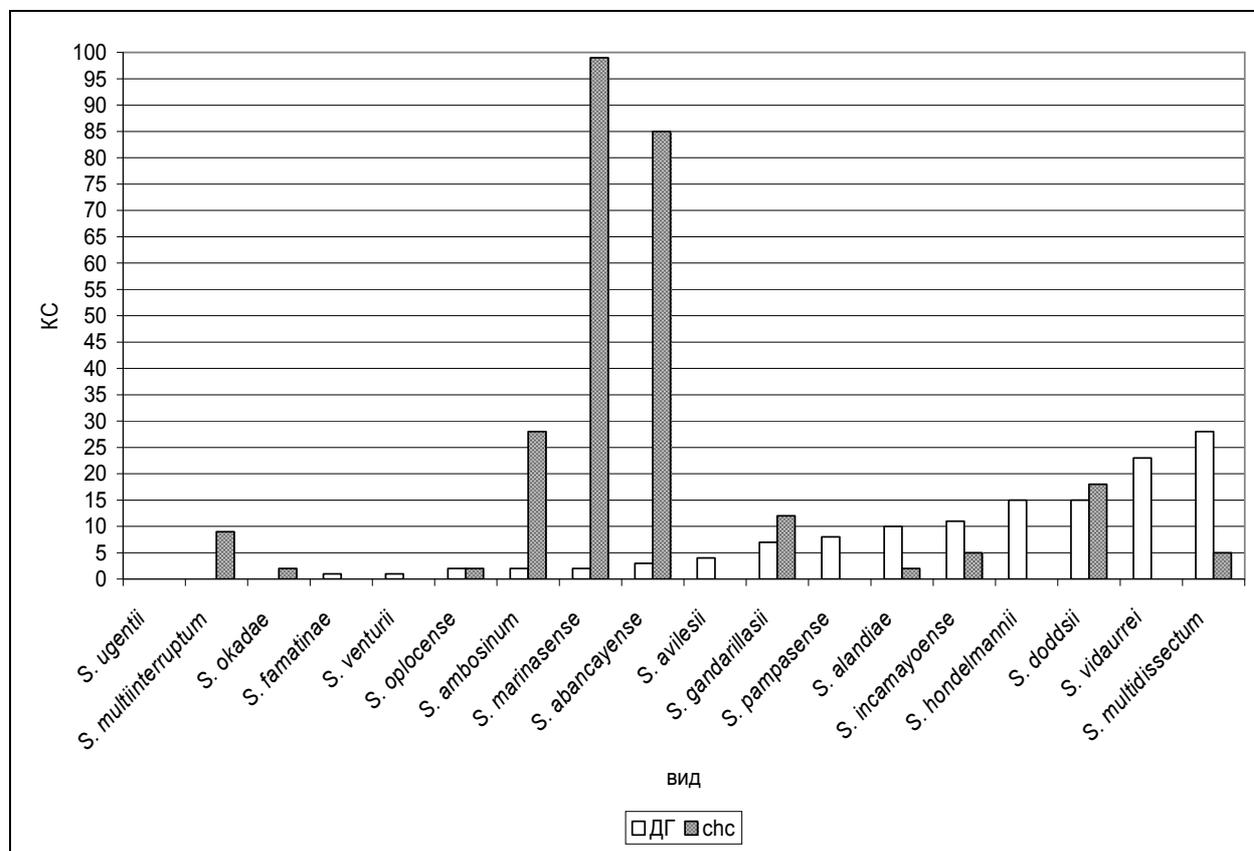
### **3.3. Скрещиваемость южноамериканских диких клубненосных видов с культурным картофелем и видом *S. chacoense***

Изучена скрещиваемость 19 южноамериканских видов: *S. abancayense*, *S. alandiae*, *S. ambosinum*, *S. avilesii*, *S. doddsii*, *S. famatinae*, *S. hondelmannii*, *S. incamayoense*, *S. marinasense*, *S. multidissectum*, *S. multiinterruptum*, *S. okadae*, *S. oplocense*, *S. pampasense*, *S. sucrense*, *S. vidaurrei*, *S. ugentii*, *S. venturii* (серия *Bukasoviana*) и вида *S. gandarillasii* (серия *Simpliciora*) с дигаплоидами и сортами картофеля. Изучена скрещиваемость 13 видов: *S. abancayense*, *S. alandiae*, *S. ambosinum*, *S. avilesii*, *S. doddsii*, *S. hondelmannii*, *S. incamayoense*, *S. marinasense*, *S. multidissectum*, *S. multiinterruptum*, *S. okadae*, *S. oplocense*, *S. gandarillasii* с видом *S. chacoense*.

Выполнено более 100 вариантов скрещивания с участием 43 образцов диких видов и дигаплоидами сортов Atzimba, Delos, Kardula, Cosimo, Apta, опылено более 1100 цветков. Дигаплоиды использованы в качестве материнского компонента скрещивания, поскольку отличаются, подобно большинству дигаплоидов *S. tuberosum*, мужской стерильностью. Выполнено 36 вариантов прямых и обратных скрещиваний диких видов с *S. chacoense*, проведено 440 опылений.

В скрещиваниях диких видов с дигаплоидами результативны 54 варианта, получено более 9200 гибридных семян. Результат гибридизации зависел от

исходных компонентов скрещивания. В комбинациях видов *S. hondelmannii*, *S. vidaurrei* получено в среднем 60 и более семян на одну ягоду, в комбинациях видов *S. ambosinum*, *S. abancayense*, *S. okadae*, *S. marinasense* – не более 20 семян в одной ягоде. Количество семян на один опыленный цветок (КС) варьировало от 1 до 28, высокий показатель отмечен в комбинациях видов *S. × doddsii*, *S. hondelmannii*, *S. multidissectum*, *S. vidaurrei* (рис. 4).



**Рисунок 4.** Скрещиваемость (КС) южноамериканских диких видов с дигиплоидами *S. tuberosum* (ДГ) и видом *S. chacoense* к-19759 (chс).

Результативны скрещивания дигиплоидов *S. tuberosum* со всеми дикими видами кроме *S. multiinterruptum* ( $2n=24$ ), *S. sucrense*, *S. ugentii* ( $2n=48$ ). Трудно скрещивается с культурным картофелем вид *S. okadae* (при опылении 63 цветков было получено единственное семя и четыре партенокарпические ягоды). В целом в гибридизацию с дигиплоидами *S. tuberosum* вовлечены 32 образца 15 видов дикого картофеля (см. рис. 4). Виды *S. abancayense*, *S. alandiae*, *S. ambosinum*, *S. avilesii*, *S. doddsii*, *S. incamayoense*, *S. oplocense*, *S. multidissectum*, *S. famatinae* удалось скрестить с сортами Петербургский, Наяда. В интреплоидных скрещиваниях получены единичные семена.

В скрещиваниях диких видов с *S. chacoense* (к-19759) результативны 19 вариантов, получено более 2800 гибридных семян. Из 13 южноамериканских видов 11 видов успешно скрещены с *S. chacoense*, не удачны комбинации видов *S. avilesii*, *S. hondelmannii*. Количество семян на один опыленный цветок варьировало от 2 в комбинациях *S. alandiae*, *S. oplocense* до 85-99 в комбинациях видов *S. abancayense*, *S. marinasense* (см. рис. 4). В комбинациях с *S. chacoense* по сравнению с дигиплоидами *S. tuberosum* показатель КС

значительно повышается у видов *S. abancayense*, *S. ambosinum*, *S. marinasense*, *S. okadae* и, напротив, становится меньше у вида *S. multidissectum*. Используя *S. chacoense* в качестве материнской формы, удалось вовлечь в гибридизацию вид *S. multiinterruptum* (см. рис. 4).

Наш опыт показывает результативность скрещивания диплоидных южноамериканских видов серии *Bukasoviana*: *S. alandiae*, *S. incamayoense*, *S. hondelmannii*, *S. vidaurrei*, *S. multidissectum*, *S. doddsii*, *S. pampasense* с дигаплоидами сортов картофеля (КС 10,6-28,6). Полученные результаты согласуются с данными о хорошей скрещиваемости с дигаплоидами *S. tuberosum* других видов серии *Bukasoviana*: *S. leptophyes*, *S. ruiz-ceballosii*, *S. vernei*, *S. famatinae* (Камераз и др., 1974), *S. spegazzinii*, *S. brevicaulis*, *S. catarthrum*, *S. bukasovii*, *S. sparsiplum* (Серегина, 1991), *S. chancayense* (Novy, Hanneman, 1991).

### 3.4. Иммунологическая характеристика диких клубненосных видов

#### Генотипический потенциал видов по устойчивости к фитофторозу.

В условиях естественного инфекционного фона оценено поражение фитофторозом 2742 сеянцев, в том числе 1486 генотипов (118 образцов) 20 североамериканских видов и 1266 генотипов (87 образцов) 35 южноамериканских видов картофеля. У видов из обоих центров происхождения, у сеянцев разных видов и внутри отдельных семей сеянцев, т. е. генераций разных образцов, обнаружена изменчивость – от сильного поражения фитофторозом до отсутствия симптомов заболевания (табл. 1).

Таблица 1. Поражение фитофторозом сеянцев дикого картофеля (г. Пушкин 2000–2010 гг.).

Вид	число семей	Распределение семей по балам поражения <sup>1</sup>					h <sup>2</sup> x <sup>2</sup>
		1-2	3-4	5-6	7-8	9	
Североамериканские виды							
<i>S. verrucosum</i>	5	1(0) <sup>3</sup>	2 (0-1,6)	2(0-1)			89
<i>S. brachycarpum</i>	3			1(0)	2(0-0,5)		94
<i>S. demissum</i>	24	4(0-1)	4(0,8-2,3)	5(0-1)	10(0,5-0,8)	1(0)	90
<i>S. fendleri</i>	11	9(0-1)	1(2)	1(2,3)			52
<i>S. hjertingii</i>	5		4(1,6-2,5)	1(2,2)			29
<i>S. papita</i>	4	2 (0)	2(2,6-2,8)				47
<i>S. polytrichon</i>	12	6(0-1)	4(0-3)	1(2,3)		1(0)	61
<i>S. stoloniferum</i>	27	6(0-1)	5(1-2,6)	6(0-2,7)	10(0-2)		79
<i>S. trifidum</i>	4	2(0-1)	2(0)				66
<i>S. jamesii</i>	6	2 (1)	3(3)	1(3)			19
<i>S. pinnatisectum</i>	8		1(3)	2(2)	5(0-2)		19
<i>S. cardiophyllum</i>	9	5(0-1)	3(2-3)	1(3)			24
<i>S. bulbocastanum</i>	4	1(1)	2(1,6-2,8)	1(3)			н.с.
Итого (13 видов)	122						
Южноамериканские виды							
<i>S. acaule</i>	3	3(0-1)					32
<i>S. chacoense</i>	13	6(0-1)	5(1-2)	2(0-2)			66
<i>S. abancayense</i>	4	1(1)	2(0-1,6)	5(2)			41
<i>S. alandiae</i>	14	2(0-1)	9(0-3)	3(1-1,7)			39

<i>S. avilesii</i>	3			1(3)	2(0-0,5)		н.д.
<i>S. doddsii</i>	5		3(0-2)		2(0-1,3)		54
<i>S. famatinae</i>	3		2(0,6-1,7)	1(0)			47
<i>S. hondelmannii</i>	6	4(0-1)	2(0-1)				57
<i>S. incamayoense</i>	4		2(2)	2(0-3)			н.д.
<i>S. leptophyes</i>	3	2(0)	1(1)				86
<i>S. medians</i>	4	3(0)	1(0)				н.с.
<i>S. multidissectum</i>	5	1(1)	4(0-2)				н.с.
<i>S. multiinterruptum</i>	4	2(0)	1(0)	1(2)			73
<i>S. okadae</i>	5		3(2,2-2,5)	1(3)	1(2)		н.д.
<i>S. oplocense</i>	4	1 (1)	3 (1-2)				н.с.
<i>S. sparsipilum</i>	5	2(0-1)	2(1-1,7)	1(1)			73
<i>S. sucrense</i>	4	3(0-1)	1 (2)				54
<i>S. vernei</i>	6	4(0-1)	1(1)	1(1,6)			60
<i>S. vidaurei</i>	3	3(0-1)					н.с.
<i>S. berthaultii</i>	7		3(0-3)	1(1)	3(0-1)		53
<i>S. gandarillasii</i>	5	4(0-1)	1(0)				51
<i>S. microdontum</i>	6		1(1)	2(0-1)	3(0-1)		74
Итого (22 вида)	116						

<sup>1</sup> По шкале 1–9, где 1 – очень сильная степень поражения (более 70 % листовой поверхности), 9 – поражение отсутствует (Будин и др., 1986);

<sup>2</sup>  $h^2_x$  ( $p < 0,001$ ) – показатель силы влияния фактор «семья» на поражение сеянцев фитофторозом (по Снедекору), н.с. – различия между семьями не существенны, н.д. – не достоверно;

<sup>3</sup> Показано: число семей имеющих соответствующий балл поражения (показатель вариации семьи – стандартное отклонение,  $s_x$  min-max).

Не поразились фитофторозом (балл 9, стандартное отклонение  $s_x = 0$ ) сеянцы двух образцов североамериканских видов: *S. demissum* (к-15177), *S. polytrichon* (к-7423). Незначительное поражение (балл 7-8,  $s_x$  0-1) выявлено у сеянцев североамериканских видов: *S. brachycarpum* (2 образца), *S. demissum* (10), *S. hougasii* (один), *S. stoloniferum* (10), *S. polyadenium* (два), *S. pinnatisectum* (пять), *S. vallis-mexici* (один) и южноамериканских видов: *S. avilesii* (два), *S. doddsii* (один), *S. okadae* (один), *S. berthaultii* (три), *S. microdontum* (два образца).

Обнаружена гетерогенность по реакции на фитофтороз (балл 5-6,  $s_x$  2-3) в семьях некоторых образцов североамериканских видов: *S. fendleri*, *S. hjertingii*, *S. polytrichon*, *S. stoloniferum*, *S. cardiophyllum*, *S. pinnatisectum*, *S. jamesii*, *S. bulbocastanum*. Среди южноамериканских видов гетерогенность по реакции на фитофтороз (балл 5-6,  $s_x$  1,6-3) обнаружена в семьях *S. chacoense*, *S. abancayense*, *S. avilesii*, *S. alandiae*, *S. incamayoense*, *S. multiinterruptum*, *S. okadae*, *S. vernei* (см. табл. 1).

Дисперсионный анализ показывает достоверность внутривидовых различий всех семей кроме видов *S. bulbocastanum*, *S. medians*, *S. multidissectum*, *S. oplocense*, *S. vidaurei*. Влияние фактора «семья» на степень поражения заболеванием неодинаково у сеянцев дикого картофеля. Принадлежность к определенному образцу оказывает наибольшее влияние (73–94 % общей изменчивости) на степень поражения сеянцев видов *S. verrucosum*, *S. demissum*, *S. brachycarpum*, *S. stoloniferum*, *S. multiinterruptum*, *S. sparsipilum*, *S.*

*microdontum*; определяет от 39 до 66 % изменчивости поражения сеянцев видов *S. fendleri*, *S. polytrichon*, *S. chacoense*, *S. alandiae*, *S. abancayense*, *S. doddsii*, *S. famatinae*, *S. vernei*, *S. berthaultii* и слабо влияет на пораженность сеянцев видов *S. hjertingii*, *S. jamesii*, *S. cardiophyllum*, *S. pinnatisectum* (см. табл. 1).

Скрининг семенной репродукции диких видов выявил несколько типов популяций, которые различаются по степени поражения фитофторозом и размаху изменчивости признака. В изученной выборке североамериканских видов картофеля образцы гомогенные, слабо или не поражаемые фитофторозом составляют 23 %. Доверительный интервал генеральной доли образцов такого типа составляет 16–30 % ( $\alpha=0.95$ ). В изученной выборке южноамериканских видов картофеля образцы гомогенные, слабо поражаемые фитофторозом составляют 8,2 %. Доверительный интервал генеральной доли образцов такого типа составляет 3,5–12,9 % ( $\alpha=0.95$ ).

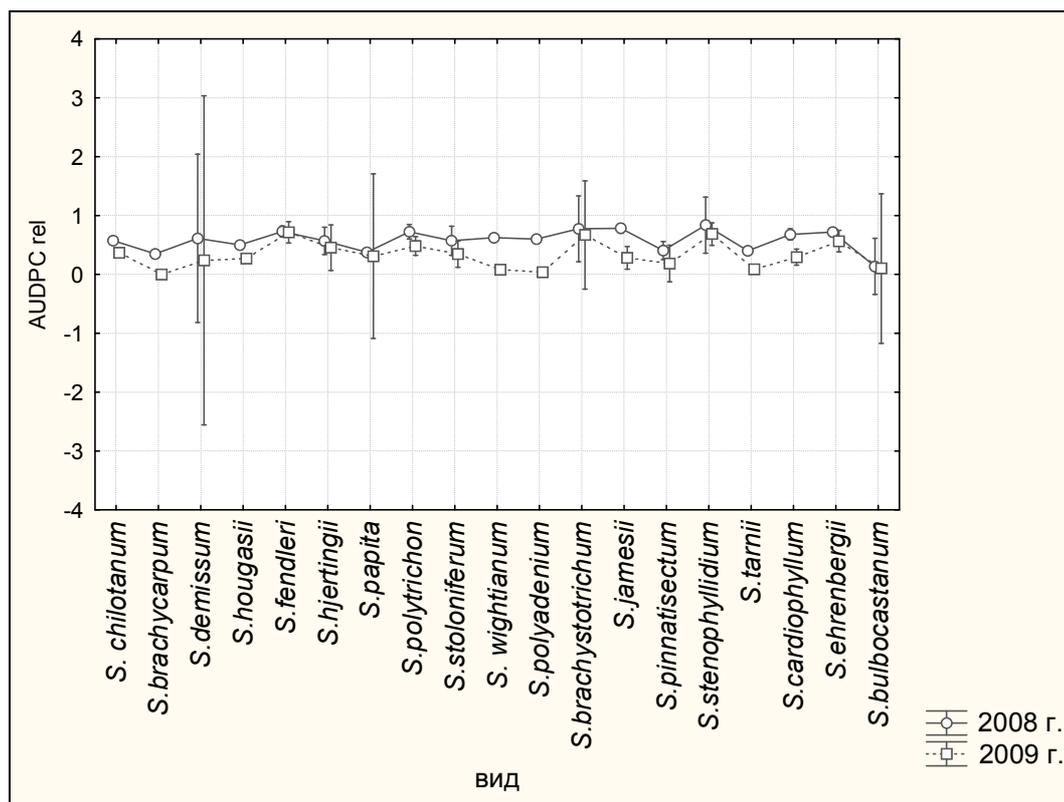
Образцы диких клубненосных видов, все генеративное потомство которых слабо поражается фитофторозом, являются надежными источниками этого признака. В целом встречаемость таких образцов выше в североамериканской группе видов, что совпадает с мнением К.З. Будина (1997) о большей вероятности нахождения устойчивых к фитофторозу форм именно среди образцов диких видов картофеля мексиканского генцентра. Образцы гомогенные средне поражаемые фитофторозом также чаще встречаются у североамериканских, чем южноамериканских видов картофеля: 9 и 6 %, соответственно. В каждой из исследуемых групп видов, происходящих из разных генцентров, значительная часть образцов (36 %) гетерогенно, содержит генотипы от восприимчивых до слабо поражаемых фитофторозом. У ранее не использованных в селекции видов серии *Bucacoviana*: *S. avilesii*, *S. alandiae*, *S. doddsii*, *S. multiinterruptum*, *S. incamayoense*, *S. okadae* обнаружены сеянцы слабо (балл 7-9) или средне (балл 5-7) поражаемые фитофторозом.

Сопоставление полученных результатов с опубликованными характеристиками образцов диких видов по устойчивости к фитофторозу (Будин и др., 1989; Зотеева и др., 2004) установило значимость корреляции ( $r=0,65$ ) оценок североамериканских видов и слабую статистически недостоверную корреляцию оценок южноамериканских видов картофеля. Анализ распределения по категориям 9-ти балльной шкалы показывает, что в современных условиях образцы из обоих центров происхождения сильнее поразились фитофторозом. У североамериканских видов число восприимчивых и слабоустойчивых (баллы 1-3) образцов увеличилось с 16 до 37 %, число устойчивых (баллы 7-9) – уменьшилось с 50 до 34 %. У южноамериканских видов число восприимчивых и слабоустойчивых образцов увеличилось с 31 до 50 %, число устойчивых уменьшилось с 28 до 19 %.

*Клоновая коллекция генотипов дикого картофеля, охарактеризованных по устойчивости к фитофторозу и наличию маркеров R-генов*

Растения клубневой репродукции 18 североамериканских видов картофеля оценены по поражению фитофторозом в течение двух лет эпифитотийного развития заболевания (2008–2009 гг.) Двухфакторный дисперсионный анализ данных полевого опыта указывает на значимость

влияния обоих факторов (вид и год испытания) на величину AUDPC и отсутствие взаимодействия факторов (рис. 5).



**Рисунок 5.** График двухфакторного дисперсионного анализа степени поражения растений клубневой репродукции североамериканских видов картофеля.

Эти же генотипы оценены на устойчивость к двум разным изолятам *P. infestans*. Результаты всех фитопатологических тестов имеют статистически значимую корреляцию. Наиболее тесная связь (коэффициент Спирмена  $r=0,78$ ) установлена в опытах по искусственному заражению. Совпадение оценок двухлетнего полевого испытания ( $r=0,50$ ) или же полевых и лабораторных тестов ( $r=0,39-0,53$ ) умеренное, что указывает на значительное влияние неконтролируемых факторов.

Клоны североамериканских диких видов, охарактеризованные по реакции на патоген *P. infestans* в полевом и лабораторном испытаниях, протестированы на присутствие маркеров *R1*-, *R3*-, *RB*-генов устойчивости к фитофторозу. Гены *R1*, *R3a*, *RB* наиболее подробно исследованы, все они кодируют внутриклеточные белки-рецепторы (киназы) класса CC-NB-LRR (Balrova et al., 2002; Huang et al., 2005; Van der Vossen et al., 2003).

Выявлено присутствие маркеров *R* генов устойчивости у многих диких видов картофеля. Маркеры генов *R1*, *R3* обнаружены в продуктах амплификации ДНК видов серий *Demissa*, *Longipedicellata*, что вполне согласуется с результатами фитопатологических исследований, показавших наличие *R* генов у *S. demissum* и *S. stoloniferum* (Black, 1952; Schick R., Schick E., 1959). Кроме североамериканских видов маркер *R1-1205* выявлен у видов

южноамериканского происхождения – *S. berthaultii*, *S. microdontum*; маркер R3-1380 – у видов *S. microdontum*, *S. bulbocastanum*, *S. cardiophyllum*, *S. ehrenbergii*.

У диких клубненосных видов *Solanum* обнаружена частая встречаемость гомологов *RB* гена. Маркер RB-629 описан как специфичный для полиморфизма в интроне и СС домене, характерных для генов *RB/Rpi-blb1*, *Rpi-sto1* и *Rpi-ptal1* (Lokossou, 2010). Этот маркер обнаружен в продуктах амплификации ДНК устойчивых растений *S. polyadenium*, *S. bulbocastanum*, а также устойчивых и поражаемых растений *S. demissum*, *S. hougasii* (*Demissa*), *S. fendlerii*, *S. hjertingii*, *S. polytrichon*, *S. papita*, *S. stoloniferum* (*Longipedicellata*), *S. cardiophyllum*, *S. ehrenbergii* (*Cardiophylla*), *S. jamesii*, *S. pinnatisectum*, *S. stenophyllidium* (*Pinnatisecta*). Маркер RB-226 описан как специфичный для функционально активного аллеля *RB*-гена (Colton, 2006). Этот маркер обнаружен в продуктах амплификации ДНК растений *S. stoloniferum*, *S. ehrenbergii*, *S. jamesii*, *S. pinnatisectum*, а также *S. bulbocastanum*. Оба маркера не обнаружены в продуктах амплификации ДНК устойчивых к фитофторозу растений *S. verrucosum*. Полученные результаты свидетельствуют о гомологии сайтов, ассоциированных с генами устойчивости к фитофторозу *R1*, *R3* и *RB/Rpi-blb1*, у широкого круга диких родичей картофеля и существовании полиморфизма диких видов по двум участкам гена *RB*: соответствующих интрону с СС доменом и LRR-домену.

Генотипы североамериканских видов картофеля, охарактеризованные по устойчивости к фитофторозу и наличию маркеров *R*-генов, сохраняются в клубневой репродукции и составляют клоновую коллекцию. В коллекции представлено 72 генотипа 18 видов, которые отличаются по уровню пloidности, геномному составу, типу размножения, и, в целом, достаточно полно отражают разнообразие североамериканских видов картофеля.

#### *Генотипический потенциал видов по устойчивости к вирусам X, Y*

Диагностика методом ИФА растений клубневой репродукции обнаружила более сильное поражение вирусами культурных, нежели диких видов картофеля, заметное распространение в полевой коллекции Y-вируса. Выявлено 63 % образцов культурных и 26 % образцов диких видов пораженных Y-вирусом, 4 % образцов культурных и 0 % образцов диких видов пораженных X вирусом.

По результатам многолетней оценки 309 образцов 56 диких видов картофеля выявлено 11 % образцов (15 видов) пораженных X вирусом и 57 % образцов (52 видов) пораженных Y вирусом (табл. 2).

В североамериканской группе не пораженные YВК образцы преобладают у видов серий *Pinnatisecta*: *S. brachystotrichium*, *S. jamesii*, *S. pinnatisectum* и *Longipedicellata*: *S. stoloniferum*, *S. polytrichon*. Среди южноамериканских видов не были инфицированы Y-вирусом все исследованные генотипы *S. multidissectum* и большинство генотипов *S. chacoense*, *S. gourlayi*. Установлена статистически достоверная связь происхождения образцов картофеля и их пораженности Y-вирусом ( $\chi^2 = 15,3 > 3,84$ ,  $\alpha = 0,05$ ). Среди североамериканских видов картофеля 40 % образцов поражены YВК, тогда как доля пораженных образцов южноамериканских видов составляет 64 %. Из 175 инфицированных

Y-вирусом образцов, большая часть – 139 образцов (79 %) – относятся к группе южноамериканских видов (см. табл. 2).

**Таблица 2.** Поражение образцов коллекции диких видов картофеля вирусом Y.

Филогенетическая группа	Число изученных видов (число изученных образцов)	Число образцов (%)	
		инфицированных	неинфицированных
Североамериканские серии	14 (91)	36 (40)	55 (60)
Южноамериканские серии	42 (218)	139 (64)	79 (36)
Всего	56 (309)	175 (57)	134 (43)

При испытании образцов диких видов на устойчивость к ХВК выявлены обладающий сверхчувствительным типом реакции генотип *S. brevicaule* (к-22675) и обладающие крайней устойчивостью генотипы видов *S. acaule* (кк-17901, 23004, 23005), *S. canasense* (к-23049), *S. hondelmannii* (к-20160), *S. oplocense* (к-21756), *S. vidaurrei* (к-22961). Впервые генотипы с крайней устойчивостью к ХВК обнаружены у вида *S. canasense*. Установлено, что генотипы *S. multidissectum*, *S. microdontum*, *S. berthaultii*, *S. vernei*, *S. hjertingii*, *S. jamesii*, не пораженные YВК при естественном распространении инфекции, обладают полевой устойчивостью к вирусу. Крайняя устойчивость к YВК обнаружена у растений четырех видов: *S. chacoense*, *S. stoloniferum*, *S. pinnatisectum*, *S. cardiophyllum*.

Особую ценность в качестве источника признака устойчивости к YВК имеет образец *S. chacoense* (к-19759). Среди сеянцев этого образца выявлены генотипы с крайней устойчивостью к YВК вирусу, высоко фертильные и с хорошей клубнеобразовательной способностью. Эти генотипы сохраняются в виде клонов (3-29-2, 3-41-5, 3-42-5), использованы для скрещиваний. Переданный в НПЦ НАН Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству клон *S. chacoense* (3-41-5) по результатам проведенного там испытания так же аттестован как иммунный к YВК и использован в качестве источника вирусостойчивости в селекционной работе (Козлов и др., 2007).

*Клоновая коллекция генотипов дикого картофеля охарактеризованных по устойчивости к Y-вирусу и наличию маркеров R-генов*

Растения североамериканских видов *S. stoloniferum*, *S. pinnatisectum* оценены по устойчивости к Y вирусу и наличию ДНК маркеров, пригодность которых для отбора устойчивых сортообразцов подтверждена многими исследователями (Gebhardt et al., 2006; Heldak et al., 2007; Valkonen et al., 2008). Скрининг сеянцев, затем повторное испытание клоновых растений пяти образцов вида *S. stoloniferum* и шести образцов вида *S. pinnatisectum* выявил межвидовое и внутривидовое разнообразие реакций дикого картофеля на YВК. По результатам искусственного заражения отобраны 19 генотипов *S. stoloniferum* (среди образцов кк-3326, 3360, 3533, 21616, 3554), обладающих крайней устойчивостью к вирусу Y. Внутри вида *S. pinnatisectum* выявлено 30

генотипов (среди образцов кк-4455, 4459, 19157, 21955, 23569), обладающих крайней устойчивостью, один (к-15254) – устойчивый к заражению, 12 генотипов (среди образцов кк-4459, 15254, 19157, 23569) восприимчивых к YBK..

Маркерный фрагмент RYSC3–320 обнаружен у 18 из 19-ти генотипов *S. stoloniferum*, обладающих крайней устойчивостью к вирусу Y. Маркерный фрагмент GP122 обнаружен у 9 из 19 генотипов *S. stoloniferum*, обладающих крайней устойчивостью к вирусу Y: выявлен у образцов кк-3326, 3533, не обнаружен у образцов кк-3554, 21616, детектирован у трех из семи генотипов образца к-3360.

Анализ ДНК растений *S. pinnatisectum* с разной реакцией на Y-вирус не выявил связи между наличием признака устойчивости и присутствием маркерных компонентов. Маркерный фрагмент RYSC3 обнаружен в продуктах амплификации ДНК, как устойчивых, так и восприимчивых растений *S. pinnatisectum*. Во всех тестированных растениях вида *S. pinnatisectum* не выявлен маркерный фрагмент GP122. Полученные результаты указывают на различия в генетическом контроле признака крайней устойчивости к Y-вирусу у образцов *S. pinnatisectum* и *S. stoloniferum*. Присутствие маркера гена *Ry<sub>adg</sub>* у растений видов *S. stoloniferum*, *S. pinnatisectum* означает сходство отдельных участков геномов филогенетически удаленных видов культурного и дикого картофеля.

Охарактеризованные по устойчивости к Y-вирусу и наличию маркеров гена *Ry<sub>adg</sub>* и гена *Ry<sub>sto</sub>*, 19 генотипов *S. stoloniferum* и 48 генотипов *S. pinnatisectum* сохраняются в клубневой репродукции и дополняют клоновую коллекцию североамериканских видов картофеля охарактеризованных методами фитопатологического и маркерного анализа.

## **Глава 4. Создание на основе диких клубненосных видов исходного материала для селекции устойчивого к патогенам картофеля**

### **4.1. Характеристика первого поколения межвидовых гибридов южноамериканских диких видов с дигаплоидами сортов и видом – посредником**

*Морфологические признаки и способность сеянцев формировать клубни.*

Впервые получены межвидовые гибриды от скрещивания южноамериканских диких видов серии *Bukasoviana*: *S. abancayense*, *S. avilesii*, *S. alandiae*, *S. ambosinum*, *S. doddsii*, *S. hondelmannii*, *S. incamayoense*, *S. marinasense*, *S. multidissectum*, *S. pampasense*, *S. venturii* и *S. vidaurrei*, серии *Simpliciora*: *S. gandarillasii* с дигаплоидами сортов картофеля. Впервые генетический материал нескрещиваемых с культурным картофелем видов *S. okadae*, *S. multiinterruptum* привлечен в селекцию с помощью вида посредника.

Семена первого поколения межвидовых гибридов существенно различаются по всхожести, энергии прорастания и жизнеспособности. Выживаемость гибридных сеянцев составляет в зависимости от комбинации скрещивания от 4–10 % до 75–90 %. У сеянцев поколения F<sub>1</sub> южноамериканских диких видов картофеля наблюдается расщепление по многим признакам.

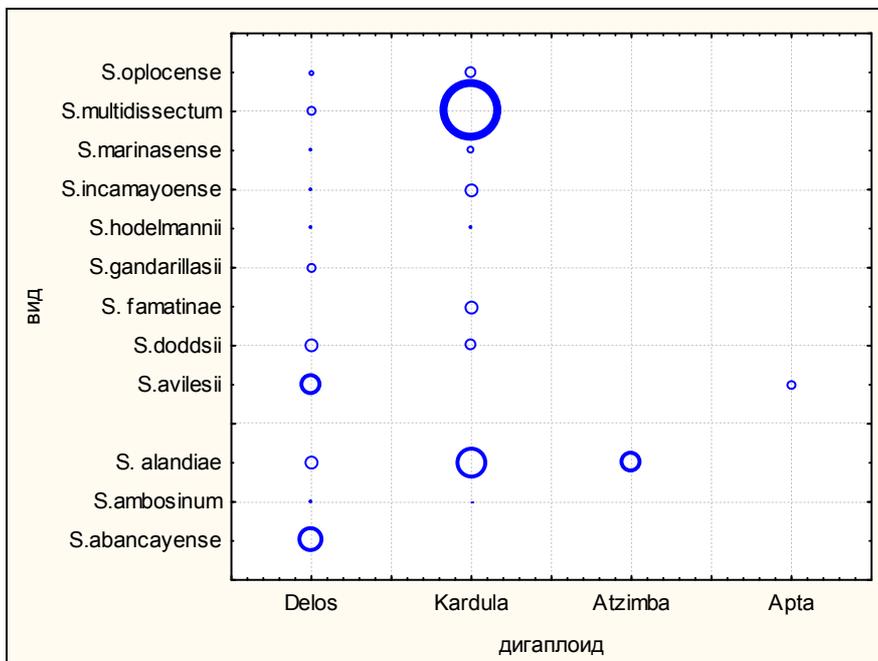
В зависимости от комбинации у гибридов  $F_1$  появляется разная окраска венчика: характерная для «дикого» картофеля, или промежуточный фенотип (более светлый венчик в потомстве родителей с белыми и темно-фиолетовыми цветками), или новообразования (сине-фиолетовый венчик в потомстве белоцветковых родителей). Доминирование типовых признаков дикого вида отмечено в потомстве дигаплоидов *S. tuberosum* с видами *S. oplocense*, *S. multidissectum*, *S. incamayoense*. Гибриды *S. alandiae* наследуют характерный для материнской формы – дигаплоида сорта Atzimba более рассеченный лист и промежуточную окраску венчика (белый с красным оттенком на внешней стороне). Гибриды  $F_1$  (*S. okadae* × *S. chacoense*) наследуют колесовидно-пентагональный венчик материнской формы и более узкие доли листа характерные для отцовской родительской формы.

Большинство диких видов формируют клубни на коротком дне, в поздне-осенний период при выращивании в оранжерее. Для вида *S. chacoense* характерна нейтральная реакция клубнеобразования. Среди шести комбинаций, в которых оба партнера – виды дикого картофеля, только в потомстве  $F_1$  (*S. okadae* × *S. chacoense*) 28 % сеянцев формировали клубни, в том числе товарные массой от 40 до 60 г.

У гибридов диких видов с культурным картофелем разная доля потомства (от 0 до 100 %) имеет клубни. Форма, размер клубней, их жизнеспособность различны у гибридов разных комбинаций скрещивания. Продуктивность сеянцев гибридов  $F_1$  зависит от взаимодействия генов культурного и дикого картофеля.

Гибриды  $F_1$  получены от скрещивания диких видов с дигаплоидами четырех разных сортов: Atzimba, Apta, Delos, Kardula. Различия в скрещиваемости диких видов с культурным картофелем и выживаемости гибридного потомства обусловили несходство в количестве гибридных сеянцев разных комбинаций, оцененных в открытом грунте. Всего оценено 20 популяций сеянцев гибридов  $F_1$  от скрещивания с материнской формой – дигаплоидом сорта Delos, 23 популяции – с дигаплоидом сорта Kardula и только по одной популяции с дигаплоидами Atzimba и Apta (рис.6).

Значительное число гибридов  $F_1$  формирующих клубни обнаружено в комбинациях Kardula × *S. multidissectum* (более 50 % сеянцев), Kardula × *S. alandiae* (30–80 % сеянцев), Delos × *S. abancayense* (20–70 % сеянцев), Delos × *S. avilesii* (от 15 до 60 % сеянцев), Atzimba × *S. alandiae* (42 % сеянцев) (рис. 6). Достоверные различия по клубнеобразовательной способности обнаружены у гибридов комбинаций видов *S. alandiae*, *S. oplocense*, *S. gandarillasii*, *S. multidissectum* с дигаплоидами Kardula и Delos. В потомстве Delos × *S. gandarillasii* (к-20698) клубни образовали половина гибридов, тогда как в потомстве Kardula × *S. gandarillasii* (к-20698) клубнеобразование не отмечено. В потомстве образцов *S. multidissectum* (к-23477), *S. alandiae* (к-19443) и *S. oplocense* (к-16674) в комбинации с дигаплоидом Delos клубнеобразование крайне слабое, тогда как при скрещивании этих же образцов диких видов с дигаплоидом Kardula достоверно большее число гибридов имеет клубни.



**Рисунок 6.** Клубнеобразовательная способность семян разных гибридных комбинаций (размер метки пропорционален числу семян, образующих клубни).

#### *Закономерности наследования устойчивости к патогенам межвидовыми гибридами картофеля*

Выявлены различия внутри и между популяциями семян  $F_1$  по пораженности фитофторозом, вирусными болезнями; различия клонов  $F_1$  по устойчивости к золотистой нематоды патотипа Ro1 и возбудителю рака картофеля.

Большинство гибридов поколения  $F_1$  более чувствительно к **фитофторозу**, чем исходные родительские формы – образцы диких видов и дигаплоиды сортов. Оценка популяций межвидовых гибридов варьирует от средней устойчивости (балл 5,6) до восприимчивости (балл 1,0). Генотипы, которые превосходят по устойчивости к фитофторозу среднюю оценку гибридной популяции, выявлены в комбинациях с участием образцов *S. alandiae* (кк-19956, 21240), *S. avilesii* (кк-20158, 20884), *S. incamayoense* (кк-19825), *S. marinasense* (кк-18500), *S. multidissectum* (кк-23475, 23477). Частота отбора таких гибридов в популяциях варьирует от 7–8 до 50–55%. В поколении  $F_1$  устойчивость к фитофторозу и клубнеобразовательная способность наследуются независимо, что затрудняет отбор селекционно-ценных генотипов.

Перспективный материал создан с участием эндемичного боливийского вида *S. alandiae* (табл. 3). В поколении  $F_1$  дигаплоида сорта Atzimba и образца *S. alandiae* (кк-21240) отобраны клоны 24-1, 24-2, 117-2, 117-3, 117-4, 117-5 устойчивые к фитофторозу, продуктивные, с хорошими вкусовыми качествами. Клон 24-1 фертилен: при скрещивании с сортами Елизавета, Невский, Наяда, Dunajek, Fregata все комбинации результативны, число удачных опылений 22–86 %, получено в среднем 16–36 семян в одной ягоде. Гибриды от скрещивания клона 24-1 с сортами Елизавета, Невский (семьи В1), а также потомство от самоопыления (семьи F2) клона 24-1 и других клонов, отобранных в поколении

F<sub>1</sub> (Atzimba × *S. alandiae* к-21240), наследуют признак устойчивости к фитофторозу (см. табл. 3).

В потомстве от самоопыления клонов 24-1, 117-2, 117-3, 117-4, 117-5 преобладают устойчивые (7 баллов) к фитофторозу сеянцы, доля которых в каждой из оцененных популяций больше, чем сеянцев относящихся к средне устойчивым (5 баллов) и неустойчивым (1-3 балла) классам. В поколении беккроссов – потомстве от скрещивания клона 24-1 с сортами Елизавета, Невский признак устойчивости к фитофторозу наследует также большая часть сеянцев (см. табл. 3).

Устойчивость к фитофторозу популяций беккроссов (балл 5,4-7,0) несколько превосходит фитофтороустойчивость сеянцев образца *S. alandiae* (к-21240), который был использован в качестве источника этого признака (балл 5,0), и устойчивость к фитофторозу исходной гибридной популяции, в которой были выделены клоны 24-1, 117-2, 117-3, 117-4, 117-5 (балл 4,0). Возникновение гибридов с повышенной устойчивостью к фитофторозу (трангрессивные генотипы) обусловлено взаимодействием в гибридах генов устойчивости, унаследованных от разных видов *Solanum*. Подобное явление ранее отмечено в потомстве от скрещивания дигаплоидов *S. tuberosum* с другими дикими видами (Будин, 1997) или конвергентных скрещиваний нескольких источников устойчивости из числа разных диких родичей картофеля (Колобаев, 2002).

**Таблица 3.** Расщепление по устойчивости к фитофторозу и отбор хозяйственно ценных форм в потомстве *S. alandiae* (к-21240).

Происхождение популяции	Число растений	Распределение растений по баллам устойчивости				Средняя устойчивость популяции, балл	Число отобранных клонов	Продуктивность, min-max г/куст
		7	5	3	1			
<i>S. alandiae</i> к-21240, S2	35	16	10	4	5	5,0	0	
F1 (Atzimba× <i>S. alandiae</i> к-21240)	29	8	7	6	8	4,0	7	0-540
F2 24-1	37	23	5	3	6	5,43	0	
F2 117-2	79	51	18	8	2	5,99	0	
F2 117-3	50	39	5	2	4	6,16	0	
F2 117-4	35	22	8	3	2	5,86	0	
F2 117-5	18	11	5	1	1	5,89	0	
B1 (Елизавета× 24-1)	27	27	0	0	0	7,0	4	870-1270
B1 (Невский × 24-1)	30	20	2	2	6	5,4	6	710-2840

Клоны поколения F<sub>1</sub> на основе видов *S. abancayense*, *S. alandiae*, *S. ambosinum*, *S. avilesii*, *S. gandarillasii*, *S. doddsii*, *S. incamayoense*, *S. multidissectum* *S. okadae*, *S. oplocense*, *S. famatinae*, *S. vidaurrei* оценены по устойчивости к золотистой нематоды патотипа Ro1. Оценено 90 клонов, предварительно отобранных по комплексу хозяйственно ценных признаков

(скороспелость, короткие столоны, правильная форма клубней). Устойчивые к нематоду 36 клонов выделены в потомстве 10 комбинаций скрещивания 8 диких видов: *S. abancayense*, *S. alandiae*, *S. ambosinum*, *S. doddsii*, *S. famatinae*, *S. gandarillasii*, *S. okadae*, *S. vidadurrei*. Слабо поражаемые 15 клонов выделены в потомстве 6 комбинаций скрещивания 5 видов: *S. abancayense*, *S. alandiae*, *S. gandarillasii*, *S. okadae*, *S. famatinae*.

Источниками генов устойчивости к нематоду патотипа Ro1 являются образцы видов *S. alandiae* (к-21240), *S. abancayense* (к-18064), *S. doddsii* (к-20709), *S. ambosinum* (к-20883), *S. gandarillasii* (к-20698), *S. okadae* (к-20921), *S. vidadurrei* (к-22574) так как дигаплоиды *S. tuberosum* поражаются вредителем. Устойчивые к патотипу Ro1 образцы видов *S. alandiae*, *S. doddsii*, *S. okadae*, *S. gandarillasii* обнаружены в коллекции картофеля Великобритании (Castelli et al., 2003). Данные об устойчивости гибридов – производных *S. ambosinum*, *S. vidadurrei* к нематоду патотипа Ro1 впервые получены в нашем исследовании.

В поколении F<sub>1</sub> на стадии семян отмечены симптомы **вирусного поражения** у значительной части гибридов диких видов с дигаплоидами *S. tuberosum*. Диагностика методом ИФА визуальной здоровых растений клубневой репродукции не выявила X-вируса, но установила инфицирование значительной части межвидовых гибридов Y- и M-вирусами, слабое поражение S-вирусом картофеля. Генотипы, не пораженные YВК выявлены среди поколения F<sub>1</sub>: Atzimba × *S. alandiae* к-21240, Delos × *S. alandiae* к-21240, Delos × *S. gandarillasii* к-20698, *S. okadae* к-20921 × *S. chacoense* к-19759, Kardula × *S. doddsii* к-20704, Delos × *S. doddsii* к-20704.

Перспективный материал отобран в потомстве скрещивания двух образцов диких видов: *S. chacoense* (к-19759) и *S. okadae* (к-20921) (табл. 4).

**Таблица 4.** Характеристика родительских форм и гибридов F<sub>1</sub> (*S. okadae* к-20921 × *S. chacoense* к-19759).

Вид (номер образца)/ клон гибрида F <sub>1</sub>	Устойчивость к фитофторозу, балл	Реакция на YВК	Реакция на нематоду Ro1	Продук- тивность г/куст
<i>S. okadae</i> (к-20921)	6	В	У	0
<i>S. chacoense</i> (к-19759)	1	У	В	200
F <sub>1</sub> ( <i>S. okadae</i> к-20921 × <i>S. chacoense</i> к-19759)				
8-1 (137)	3-5	У	У	800-1000
8-3 (138)	3-5	У	У	800-950
8-5 (138)	5-7	У	У	900-1000
8-8 (137)	5-7	У	У	900-1200
135-3-2005	5-7	У	У	800-1000
135-5-2005	3-5	У	У	500-800

У – устойчивость, В – восприимчивость.

Клоны 135-3-2005, 135-5-2005, 8-1(137), 8-8(137), 8-3(138), 8-5(138) унаследовали устойчивость к Y-вирусу от образца *S. chacoense* (к-19759), ранее идентифицированного как источник крайней устойчивости к YВК. Два гибридных клона: 8-1(137) и 8-3 (138) после шестилетней репродукции в полевых условиях, по результатам ИФА свободны от инфекции X-, S-, M-, Y-

вирусов. Все клоны унаследовали от материнской формы – образца *S. okadae* (к-20921) устойчивость к нематоду Ro1. По устойчивости к фитофторозу у отобранных клонов проявляется промежуточный фенотип (см. табл. 4).

Испытание устойчивости первой клубневой репродукции гибридов F<sub>1</sub> к возбудителю рака картофеля показало, что клоны 8-1(137), 8-8(137), 8-5(138), 135-3-2005, 135-5-2005 обладают высокой устойчивостью, клоны 24-1, 24-2, 117-1, 117-5 – полевой устойчивостью к возбудителю рака картофеля. Предварительный анализ родительских форм образцов *S. okadae* (к-20921) и *S. chacoense* (к-19759) на ракоустойчивость не проводился. Известно, что некоторые образцы видов *S. chacoense*, *S. okadae* устойчивы к возбудителю рака (Bamberg et al. 1994). Генетическая природа наследования устойчивости к *S. endobioticum* в потомстве от скрещивания *S. okadae* к-20921 и *S. chacoense* к-19759 требует изучения.

Один из партнеров другой гибридной комбинации – дигаплоид сорта Atzimba восприимчив к возбудителю рака картофеля. В потомстве F<sub>1</sub> (Atzimba × *S. alandiae* к-21240) признак полевой устойчивости к раку, вероятно, получен от образца боливийского вида *S. alandiae* или взаимодействия генов обоих родительских форм.

#### Селекционная ценность южноамериканских видов картофеля серий *Bukasoviana*, *Simpliciora*

Виды серии *Bukasoviana*: *S. alandiae*, *S. avilesii*, *S. doddsii*, *S. hondelmannii*, *S. incamayoense*, *S. marinasense*, *S. multidissectum*, *S. okadae*, *S. oplocense*, *S. sucrense*, *S. vidaurrei*, серии *Simpliciora* *S. gandarillasii* различаются по числу устойчивых к фитофторозу, нематоду и вирусам генотипов, количеству гибридных семян в скрещиваниях с дигаплоидами *S. tuberosum* (табл. 5).

**Таблица 5.** Селекционная ценность видов серии *Bukasoviana*, *Simpliciora*.

Вид	оценено образцов	устойчивость к патогенам								КС
		Фитофтороз <sup>1</sup>			Вирусы <sup>2</sup>		Нематода Ro1 <sup>1</sup>		Рак	
		R	M	S	ХВК	УВК	R	M		
<i>S. alandiae</i>	5		3	2	2 / 1	– / 5	2	3	1	10
<i>S. avilesii</i>	3	1	1		2 / –	– / 3	–	–	–	4
<i>S. doddsii</i>	6		2	4	1 / –	1 / 2	1	1	–	15
<i>S. gandarillasii</i>	2			2	–	– / 2	1	1	– / 2	7
<i>S. hondelmannii</i>	10		1	7	6 / –	1 / 9	–	–	–	15
<i>S. incamayoense</i>	4		1	3	1 / –	1 / 3	–	2	–	11
<i>S. marinasense</i>	3		2	1	1 / 1	0 / 2	–	2	2 / 1	2
<i>S. multidissectum</i>	5		3	2	3 / 3	3 / 2	–	1	1 / 2	28
<i>S. okadae</i>	4		3		2 / 2	– / 3	1	1	1	0,02
<i>S. oplocense</i>	8		3	5	– / 4	– / 5	–	1	–	2
<i>S. sucrense</i>	5		1	4	– / 3	– / 3	–	1	1 / 1	0
<i>S. vidaurrei</i>	3		1	2	1 / 1	– / 2	1	–	1 / 1	23

<sup>1</sup> R – устойчивый, M- средне устойчивый, S – восприимчивый.

<sup>2</sup> В числителе – устойчивые, в знаменателе – неустойчивые образцы; – нет данных оценки.

У большинства видов изучено по несколько образцов, что объясняется их малой представленностью в коллекции ВИР. Для селекции на устойчивость к фитофторозу перспективны высоко или среднеустойчивые к заболеванию образцы *S. avilesii* (кк-20884, 20158), *S. alandiae* (кк-21240, 19956), *S. doddsii* (к-20709), *S. incamayoense* (к-19825), *S. marinasense* (к-18500), *S. okadae* (кк-20921, 20175, 20177), *S. multidissectum* (к-23477, 23475). Для селекции на устойчивость к нематоду патотипа Ro1 перспективны образцы *S. alandiae* (кк-21240, 19956), *S. gandarillasii* (к-20698), *S. okadae* (к-20921), *S. doddsii* (к-20709), *S. vidaurrei* (к-22574). Для селекции на устойчивость к вирусам перспективны генотипы *S. hondelmannii* (к-20160), *S. vidaurrei* (к-22961) с крайней устойчивостью к ХВК и генотипы *S. multidissectum* (к-21190), *S. doddsii* (к-20704) устойчивые к заражению YBK. В коллекции США обнаружены устойчивые к возбудителю рака картофеля генотипы *S. alandiae*, *S. marinasense*, *S. multidissectum*, *S. okadae*, *S. sucrense*, *S. vidaurrei* (Bamberg et al. 1986).

Особую ценность для селекции среди изученных южноамериканских диких родичей представляют виды *S. alandiae*, *S. okadae*, при использовании которых уже в первом поколении межвидовых гибридов возможен отбор хозяйственно-ценных форм сочетающих полезные признаки дикого и культурного картофеля.

#### **4.2. Стратегия поиска среди диких клубненосных видов *Solanum* генетических источников и создания исходного материала для селекции картофеля устойчивого к патогенам**

Стратегия создания исходного материала и доноров для селекции картофеля устойчивого к патогенам заключается в использовании в качестве источников новых генов эндемичных или узко распространенных южноамериканских диких клубненосных видов рода *Solanum*, способных к размножению в условиях умеренных широт восточного полушария.

Эндемичные или представленные локальными пространственно изолированными популяциями южноамериканские дикие виды картофеля характеризуются высокой степенью генетической дивергенции, их генофонды несходны и неизбежно содержат иные гены, нежели уже присутствующие в родословных возделываемых сортах картофеля. В изолированных областях в результате различного и неповторяемого действия мутаций, рекомбинаций и отборов создаются условия для независимого развития генофонда, что является предпосылкой для «закрепления нового адаптивного сочетания генов» (Грант, 1984) «перестройки генетического состава популяции и достижения равновесия возникшей новой генетической системы» (Майр, 1974).

Эволюционно обособленные виды, формирование которых происходило в условиях благоприятных для растения-хозяина и паразита являются источником устойчивых форм, несходной генетической природы. Среди эндемичных видов Боливии выявлены источники устойчивости к фитофторозу – виды *S. avilesii*, *S. alandiae* (серия *Bukasoviana*), к золотистой нематоду патотипа Ro1 – виды *S. alandiae*, *S. doddsii* (*Bukasoviana*), *S. gandarillasii* (*Simpliciora*). У вида *S. okadae* (*Bukasoviana*), ареал которого состоит из популяций изолированных, расположенных на территориях Боливии и

Аргентины, на расстоянии более 500 км, обнаружена устойчивость к фитофторозу и золотистой нематоде патотипа Ro1.

Наши исследования указывают на эффективность интрогрессии в культурный картофель устойчивости диплоидных южноамериканских диких видов к вредным организмам. При этом уже в первом поколении межвидовых гибридов появляются перспективные для селекции формы – устойчивые к фитофторозу, золотистой нематоде патотипа Ro1, вирусу Y. Проявление в гибридном генотипе ценных качеств обоих родителей обусловлено специфическими особенностями диплоидных диких родичей картофеля, которые порождает их аллогамный способ размножения. Перекрестно опыляемые диплоидные виды отличаются высокой гетерозиготностью, что отражает гетерогенность их полового потомства по реакции на фитофтороз, вирусные инфекции, вариативность морфологических признаков.

При скрещивании эволюционно удаленных видов, представителей разных серий: *S. okadae* (*Bukasoviana*) и *S. chacoense* (*Glabrescentia*), форм из разных центров происхождения: боливийского вида *S. alandiae* (*Bukasoviana*) и дигаплоида сорта Atzimba (созданного на основе североамериканского вида *S. demissum*) – достигнуто объединение ценного потенциала родителей в гибридном потомстве. Вид *S. chacoense* – высоко адаптивный, полиморфный, произрастает на территории пяти южноамериканских стран, в разнообразных фитогеографических формациях. Дигаплоид Atzimba является производной формой сорта созданного с участием *S. demissum* – другого вида имеющего большой ареал и способного адаптироваться к изменению средовых факторов. Второй партнер в каждой комбинации – эндемичный вид *S. alandiae* или *S. okadae*. В потомстве комбинаций скрещивания генетически различающихся родительских пар появились генотипы с новыми признаками, трансгрессивные формы (с более высокой устойчивостью к фитофторозу, хорошей продуктивностью), что позволило проводить отбор уже в поколении F<sub>1</sub>. Генетическая отдаленность и гетерозиготность родителей послужили причиной возникновения в поколении F<sub>1</sub> «хозяйственно значимой генотипической изменчивости» (Жученко, 2004).

Родительские пары комбинаций Atzimba × *S. alandiae* и *S. okadae* × *S. chacoense* взаимно дополняют друг друга по устойчивости к патогенам. В потомстве скрещивания дигаплоида сорта Atzimba и образца *S. alandiae* (к-21240) в отдельных генотипах достигнуто сочетание устойчивости к нематоде дикого вида и более выраженная устойчивость к фитофторозу, чем у родителей. В потомстве скрещивания *S. okadae* × *S. chacoense* получены гибриды, которые характеризуются сочетанием полезных признаков обоих родителей: устойчивости к фитофторозу и нематоде вида *S. okadae* и устойчивости к YVK вида *S. chacoense*.

Таким образом, основными принципами стратегии создания исходного материала для селекции картофеля на устойчивость к патогенам являются:

- использование в качестве источников генов устойчивости эндемичных южноамериканских видов дикого картофеля, способных размножаться в условиях умеренных широт восточного полушария;

- скрещивание эволюционно удаленных партнеров, взаимодополняющих друг друга по наличию признаков устойчивости;
- подбор совместимых комбинаций родительских пар для получения в гибридном потомстве нового сочетания генов обеспечивающего проявление комплекса селекционно ценных признаков в одном генотипе.

## **Глава 5. Межвидовые гибриды картофеля как источники и доноры устойчивости к патогенам**

### **5.1. Клоны межвидовых гибридов устойчивые к фитофторозу, вирусам, золотистой картофельной нематоды патотипа Ro1, возбудителю рака картофеля, с групповой устойчивостью к вредным организмам**

Выделение источников и создание доноров устойчивости картофеля к патогенам является продолжением исследований в области межвидовой и отдаленной гибридизации начатых под руководством А.Я. Камераз и К.З. Будина (Камераз, 1958, 1968; Камераз и др., 1974, 1978; Будин, Соболева, 1970; Будин 1987). Недостатками доноров созданных в ВИР в 1980–1990-х гг., являются позднеспелость, невысокая товарность. Для улучшения агрономических качеств и достижения резистентности к большему числу патогенов проведены конвергентные скрещивания гибридных клонов или их скрещивания с сортами Bobr, Hertha, Загадка Питера, I-1035. Партнеры в скрещиваниях с гибридными клонами являлись источниками признаков: продуктивности (Загадка Питера), скороспелости (Hertha), устойчивости к нематоды (Bobr, Hertha, I-1035), устойчивости клубней к фитофторозу (I-1035). Получено новое поколение гибридов с улучшенным комплексом качеств: более скороспелые, устойчивые к фитофторозу клубней, нематоды Ro1, вирусам и возбудителю рака картофеля. Созданы межвидовые гибриды 97-155-1, 97-159-3, 97-162-5, 159-1, 99-6-1, 99-6-2, 99-6-5, 99-6-6, 99-6-10, которые отличаются хорошим вкусом, содержанием крахмала от 13–14 до 20–23 %, ягодообразованием при естественном опылении, что означает их пригодность для использования в качестве материнского компонента в скрещиваниях.

Сложные межвидовые гибриды созданы на основе дикого вида *S. stoloniferum*, вторичного дигамплоида южноамериканских культурных видов *S. andigenum*, *S. rybinii*, сортов-демиссидов Atzimba, Bobr, Sunia, Tunika, интродуцированного селекционного материала. В течение многих лет, в том числе в период эпифитотий фитофтороза, клоны трех-четырех видовых гибридов 90-7-7, 97-155-1, 97-159-3, 97-162-5, 159-1 имеют устойчивость 8-9 баллов. Клоны 90-7-7, 97-159-3, 97-162-5 характеризуются устойчивостью к фитофторозу не только листьев, но и клубней. Клоны 97-155-1, 97-159-3, 159-1 отличаются крайней устойчивостью к УВК. Клоны 97-155-1, 97-159-3 устойчивы к возбудителю рака картофеля.

Клоны 99-6-1, 99-6-2, 99-6-5, 99-6-6, 99-6-10 отобраны в комбинации скрещивания двух нематодоустойчивых родителей: гибридного клона 90-6-2 и сорта Hertha. Каждая из родительских форм имеет нежелательные качества: сорт Hertha слабоустойчив к фитофторозу, клон 90-6-2 (создан на основе культурного вида *S. andigenum*) – позднеспелый. В потомстве скрещивания сорта Hertha с клоном 90-6-2 отобраны клоны 99-6-1, 99-6-2, 99-6-6, 99-6-10

устойчивые к нематоду, Y-вирусу, с полевой устойчивостью к возбудителю рака картофеля, более скороспелые.

Донорские способности межвидовых гибридов картофеля оценены по характеру проявления в их потомстве признаков устойчивости к патогенам. Подробные характеристики 12 гибридов-доноров приведены в Приложении.

## 5.2. Наследование устойчивости к фитофторозу, золотистой картофельной нематоду и Y-вирусу в потомстве межвидовых гибридов-доноров

### *Наследование устойчивости к фитофторозу*

Оценка потомства от скрещивания (семьи F1) клонов 90-7-7, 97-155-1 и самоопыления (семьи F2) клонов 90-7-7, 97-155-1, 97-159-3, 97-162-5, 159-1 по устойчивости к фитофторозу в 2000, 2005, 2007, 2010 гг. доказывает донорские свойства гибридных клонов (табл. 6).

В потомстве от самоопыления гибридных клонов 90-7-7, 97-155-1, 97-162-5 и скрещивания клона 97-155-1 с сортом Загадка Питера преобладают устойчивые (7 баллов) к болезни сеянцы, доля которых больше, нежели сеянцев относящихся к средне устойчивым (5 баллов) и неустойчивым (1–3 балла) классам. Средняя устойчивость к фитофторозу генеративного потомства гибридов-доноров составляет 5,0–6,97 баллов. Вариация признака зависит от происхождения популяции: максимальная (2,89–3,90 балла) в потомстве от скрещивания с сортом или другим гибридным клоном, менее выраженная (0,12–1,86 балла) в потомстве от самоопыления гибридных клонов картофеля (см. табл. 6).

**Таблица 6.** Расщепление по признаку полевой устойчивости к фитофторозу в потомстве гибридных клонов 90-7-7, 97-155-1, 97-159-3, 97-162-5.

Происхождение популяции	Число растений	Устойчивость родительских форм, балл		Распределение растений по баллам устойчивости					$\bar{x} \pm S_x$ , балл	$\sigma \pm S_{\delta}$ , балл
		♀	♂	9	7	5	3	1		
<b>2000 г.</b>										
Поколение F1										
90-7-7 × 90-21-1	61	8,5	6	7	35	3	7	9	5,79±0,49	3,90±0,35
Поколение F2										
90-7-7	35	8,5	3	27	3	0	2	6,66±0,21	1,22±0,15	
“	36 *	8,5	0	30	2	3	1	6,39±0,19	1,13±0,13	
97-155-1	67	8	0	66	1	0	0	6,97±0,10	0,12±0,01	
97-162-5	65	9	4	58	2	0	1	6,97±0,08	0,67±0,06	
<b>2005 г.</b>										
Поколение F2										
90-7-7	33	8,5	0	27	3	2	1	6,4±0,18	1,03±0,13	
159-1	38	8	0	23	8	4	3	5,7±0,35	2,15±0,25	
<b>2007 г.</b>										
Поколение F1										
З.П.**×97-155-1	24	5	8	0	13	2	5	4	5,0±0,59	2,89±0,42

Поколение F2									
90-7-7	32	8,5	0	21	6	2	3	5,81±0,33	1,86±0,23
97-155-1	29	8	0	17	8	2	2	5,76±0,33	1,8±0,24
“	75 *	8	0	56	14	4	1	6,34±0,21	1,83±0,15
97-159-3	53	8	0	34	10	7	2	5,87±0,32	2,37±0,23
2010 г. Поколение F2									
97-155-1	33	8	0	26	3	1	3	6,15±0,27	1,58±0,19

\* – вторая повторность.

\*\* – сорт Загадка Питера.

В потомстве от самоопыления клонов 159-1, 97-159-3 также преобладают устойчивые к заболеванию генотипы: средняя устойчивость к фитофторозу популяций поколения F<sub>2</sub> составляет 5,7–5,87 баллов, вариация признака 2,15-2,37 баллов (см. табл. 6).

#### *Наследование устойчивости к Y-вирусу картофеля*

Потомство от самоопыления (семьи F<sub>2</sub>) клонов 99-6-1, 99-6-2, 8-1(137) и скрещивания (семьи F<sub>1</sub>) клонов 99-6-1, 99-6-6 с сортами Загадка Питера и Петербургский испытано на устойчивость к Y вирусу при искусственном заражении. Анализ потомства гибридных клонов удостоверяет их донорские способности по признаку крайней устойчивости к Y вирусу.

Распределение потомства клонов-доноров на фенотипы устойчивые и поражаемые YВК значительно не различалось от соотношений 3:1, 1:1, 15:1 по критерию хи-квадрат ( $\chi^2_{st}=3,84$ ). Результаты гибридологического анализа указывают на олигогенную природу устойчивости к YВК у всех гибридных клонов (табл. 7).

**Таблица 7.** Расщепление по признаку устойчивости к YВК в потомстве гибридных клонов 99-6-1, 99-6-2, 99-6-6, 8-1(137).

Происхождение популяции	Поколение	Число растений	Отношение числа растений устойчивых к неустойчивым		$\chi^2$	Число генов
			фактическое	теоретическое		
99-6-1	F2	41	36:5	3:1	3,58	1
“	“	38 *	32:6	3:1	1,71	1
Загадка Питера × 99-6-1	F1	24	10:14	1:1	0,67	1
Петербургский × 99-6-1	F1	23	14:9	1:1	1,09	1
99-6-2	F2	31	29:2	15:1	0,01	2
Загадка Питера × 99-6-6	F1	24	13:11	1:1	0,17	1
Петербургский × 99-6-6	F1	22	13:9	1:1	0,73	1
8-1 (137)	F2	88	83:5	15:1	0,05	2

\* – вторая повторность F2 99-6-1.

В поколении F<sub>2</sub> клон 99-6-1 расщепление на устойчивые и поражаемые при искусственном заражении YВК фенотипы соответствует отношению 3:1, которое характерно для наследования признака детерминированного одним

доминантным геном. В поколении F<sub>1</sub> от скрещивания клонов 99-6-1, 99-6-6 с сортами Загадка Питера и Петербургский наблюдается соотношение устойчивых и поражаемых YBK фенотипов 1:1, что также свидетельствует о детерминации устойчивости клонов 99-6-1, 99-6-6 к Y-вирусу одним доминантным геном (см. табл. 7). Данные гибридологического анализа доказывают, что клоны 99-6-1, 99-6-6 – гетерозиготы, содержащие в генотипах по одному доминантному гену устойчивости *Ry*.

В поколении F<sub>2</sub> клонов 99-6-2 и 8-1(137) наблюдается расщепление на устойчивые и поражаемые YBK фенотипы в отношении 15:1, которое соответствует пропорции, возникающей при самоопылении дуплексного аллотетраплоида типа *Ryry Ryry*.

#### *Наследование устойчивости к нематоду патотипа Ro1*

Потомство от самоопыления (семьи F<sub>2</sub>) сорта Наяда (устойчивый контроль), устойчивых к нематоду клонов 99-6-6, 99-6-10, 24-1, 24-2, 117-5, восприимчивого клона 117-1 и потомство от скрещивания (семьи F<sub>1</sub>) клонов 99-6-6, 24-2 с сортами картофеля испытано на устойчивость к нематоду патотипа Ro1. В потомстве анализируемых клонов и сорта Наяда обнаружено доминирование устойчивости к паразиту и различия в частоте появления фенотипов поражаемых и устойчивых, в том числе имеющих пустые цисты на корнях растений (табл. 8).

**Таблица 8.** Расщепление по признаку устойчивости к нематоду патотипа Ro1 в потомстве гибридных клонов 99-6-6, 99-6-10, 24-1, 24-2, 117-1, 117-5.

Происхождение популяции	Число растений	Распределение растений по группам			Отношение числа растений устойчивых к неустойчивым		$\chi^2$	Число генов
		устойчивые, число цист		поражаемые	фактическое	теоретическое		
		0	1-5 пустых					
Поколение F <sub>2</sub>								
99-6-6	175	53	83	39	136:39	3:1	1,23	1
99-6-10	48	35	0	13	35:13	3:1	0,11	1
24-2	18	15	0	3	15:3	3:1	0,66	1
24-1	60	36	1	23	37:23	9:7	0,72	2
“	59*	36	2	21	38:21	9:7	1,58	2
117-5	58	47	1	10	48:10	3:1	1,85	1
Наяда – устойчивый	38	32	0	6	32:6	3:1	1,72	1
117-1 - восприимчивый	90	28	0	62	28:62	1:3	1,79	
Поколение F <sub>1</sub>								
Загадка Питера × 99-6-6	55	22	25	8	47:8	5:1	0,19	2
Петербургский × 99-6-6	86	25	28	33	53:33	н.о.		
24-2 × Петербургский	24	15	0	9	15:9	1:1	1,5	1
“	72*	38	1	33	39:33	1:1	0,50	1

\* – вторая повторность; н.о. – не определено.

Расщепление в поколении  $F_2$  указывает на детерминацию устойчивости клонов 99-6-10, 117-5, 24-2 и сорта Наяда к паразиту одним доминантным геном. При скрещивании клона 24-2 с сортом Петербургский, также наблюдается моногенно-доминантное наследование признака. Расщепление в поколении  $F_2$  клона 24-1 свидетельствует о дигенном контроле устойчивости (см. табл. 8). Олигогенный контроль устойчивости к нематоду у сорта Наяда и клонов 99-6-10, 117-5, 24-2, 24-1 подтверждается распределением их генеративного потомства в каждом изученном поколении на две контрастные группы: сеянцы устойчивые, не имеющие цист на корнях, и сеянцы восприимчивые, имеющие 6 и более (до 30) цист. В потомстве от самоопыления восприимчивого клона 117-1 обнаружены устойчивые к нематоду фенотипы, доля которых в поколении  $F_2$  соответствует доле рецессивных гомозигот (см. табл. 8). Расщепления во всех анализируемых семьях значимо не различалось от теоретически ожидаемых соотношений по критерию хи-квадрат ( $\chi^2_{st}=3,84$ ).

В потомстве гибридного клона 99-6-6 обнаружены слабоустойчивые к нематоду растения, имеющие на корнях от 1 до 5 пустых цист паразита. В зависимости от происхождения в семьях генеративного потомства клона 99-6-6 появляется от 25 до 83 слабоустойчивых фенотипов, что составляет от 33 до 47 % анализируемых потомков (см. табл. 8).

В потомстве клона 99-6-6 числовые отношения фенотипов устойчивых и поражаемых паразитом изменялись в зависимости от происхождения анализируемой популяции (см. табл. 8). Различия в характере фенотипического расщепления в зависимости от комбинации скрещивания и появление в генеративном потомстве значительного числа слабоустойчивых растений указывают на полигенную природу устойчивости клона 99-6-6 к золотистой нематоду.

### **5.3. Использование ДНК-маркеров в селекционно-генетических исследованиях культуры картофеля**

*Генетический контроль устойчивости межвидовых гибридов к золотистой нематоду патотипа Ro1*

Анализ ДНК клона 90-6-2 (источника гена *HI*) и клонов 99-6-1, 99-6-2, 99-6-5, 99-6-6, 99-6-10, отобранных в поколении  $F_1$  (90-6-2 × Hertha), установил наличие маркерного фрагмента, соответствующего гену *HI*, в продуктах ПЦР всех анализируемых клонов кроме 99-6-6. Полученные данные согласуются с результатами гибридологического анализа клонов 99-6-6 и 99-6-10 (табл. 8) и подтверждают, что защитную реакцию клона 99-6-10 детерминирует ген *HI*, а устойчивость клона 99-6-6 к нематоду патотипа Ro1 имеет полигенную природу.

Анализ ДНК дигиплоида сорта Atzimba и клонов 24-1, 24-2, 117-1, 117-2, 117-3, 117-5, 39-1-2005, 39-3-2005, отобранных в поколении  $F_1$  (Atzimba × *S. alandiae* к-21240), установил наличие маркерного фрагмента, соответствующего гену *HI*, в продуктах ПЦР клонов 24-1 и 117-2 и отсутствие в продуктах амплификации остальных анализируемых клонов. Сопоставление данных ПЦР теста и гибридологического анализа клонов 24-1, 24-2, 117-5 (см. табл. 8) позволяет сделать вывод, что из двух генов, контролирующей устойчивость

клона 24-1 к нематоде, один ген может соответствовать гену *H1*. Другой ген, отличный от гена *H1*, контролирует устойчивость к нематоде у генотипов 24-2, 117-5. Эти клоны, отобранные в первом поколении гибридов  $F_1$  (*Atzimba* × *S. alandiae* к-21240), унаследовали защитную реакцию дикого вида картофеля, проявление которой, как показывают гибридологический и маркерный анализ, зависит от действия нескольких генов. Комплексный подход, основанный на фитопатологической оценке, проведении гибридологического анализа и анализа методом ПЦР, подтверждает донорские качества клонов межвидовых гибридов картофеля 24-1, 24-2, 117-5 и отличие генетической природы устойчивости к нематоде этих клонов от ранее использованных в селекции источников.

#### *Генетический контроль устойчивости межвидовых гибридов к фитофторозу*

Клоны межвидовых гибридов, созданные на основе видов *S. berthaultii*, *S. microdontum*, *S. stoloniferum*, *S. bulbocastanum*, *S. acaule*, *S. alandiae*, *S. polytrichon*, *S. simplicifolium*, *S. vernei*, сортов, дигаплоидов сортов и культурных видов *S. andigenum*, *S. rybinii*, изучены методами фитопатологического и ДНК-анализа. Оценены 26 клонов по наличию маркеров генов *R1*, *RB* и устойчивости к фитофторозу в течение трех лет полевых испытаний, из которых в 2008, 2009 гг. отмечено эпифитотийное проявление заболевания.

Выявлено присутствие маркерного фрагмента, соответствующего гену *R1*, в продуктах ДНК анализа 12 гибридных клонов. Установлена тесная связь между присутствием маркера гена *R1* и устойчивостью к фитофторозу гибридных клонов. Диагностический фрагмент, соответствующий гену *R1*, обнаружен в продуктах амплификации ДНК 9 из 11 гибридных клонов, слабо поражаемых фитофторозом, т. е. имевших не более 20 % инфицированной площади листовой поверхности. Тест Манна–Уитни ( $z=-1,97$ ,  $p=0,04$ ) указывает на статистически значимые различия двух выборок по наблюдаемому признаку.

Все изученные клоны межвидовых гибридов созданы с участием сортов – демиссоидов, что объясняет достаточно высокую частоту встречаемости маркера гена *R1*. Неизвестна генетическая детерминация признака фитофтороустойчивости у гибридных клонов 24-2, 93-5-30, 159-31. При выращивании в условиях высокой инфекционной нагрузки эти генотипы проявляли достаточную степень устойчивости к заболеванию (не ниже средней), но в продуктах ДНК анализа маркеры генов *R1*, *R3*, *RB* не обнаружены. Высокую степень горизонтальной устойчивости клона 93-5-30 подтверждают результаты искусственного заражения отделенных листьев сложной высоковирулентной расой *P. infestans*. В отсутствие генов *R1*, *R3*, *RB* устойчивость клонов 93-5-30 и 159-31 к фитофторозу могут обеспечивать другие гены вертикальной устойчивости, подобно генам *R2* - *R4*, уже перенесенным в сорта картофеля из вида *S. demissum*, или гены горизонтальной устойчивости. Гибридные клоны 24-1 и 24-2 отобраны в потомстве  $F_1$  (*Atzimba* × *S. alandiae* к-21240), т.е. имеют иное происхождение, чем сорта и ранее созданные в ВИР межвидовые гибриды. Клон 24-1 имеет нечетко детектируемый фрагмент, соответствующий маркеру гена *R1*. Возможное

присутствие гена *R1* или его структурных гомологов у *S. alandiae* ранее не исследовалось.

Маркерный компонент, соответствующий гену *RB*, обнаружен в продуктах амплификации ДНК семи из 26 анализируемых клонов. Ген *RB* контролирует устойчивость к фитофторозу дикого североамериканского вида *S. bulbocastanum*. В нашем исследовании маркерный фрагмент, соответствующий участку интрона с СС доменом гена *RB*, обнаружен в продуктах ДНК анализа селекционных клонов, которые по своим хозяйственно ценным качествам отличаются от дикого картофеля и более соответствуют характеристикам сорта. Обнаружение гомологии отдельных участков геномов дикого вида и гибридных клонов расширяет представление о полиморфизме локусов картофеля культурного и дикого типа.

#### 5.4. Селекционная ценность созданных доноров устойчивости картофеля к патогенам.

Гибриды-доноры проходят оценку в различных почвенно-климатических условиях: в сети опытных станций ВИР и научно-исследовательских учреждений. По результатам испытаний определяют наиболее перспективные и ценные клоны. Данные оценки в Подмосковье указывают на перспективность для селекции гибридов-доноров 99-6-5, 99-6-6, 99-6-10, 117-2 (Симаков и др., 2009). В качестве исходного материала эти гибриды задействованы в селекционном процессе ВНИИ картофельного хозяйства им. А.Г. Лорха. Гибриды-доноры устойчивости к фитофторозу, вирусу Y, нематоду, включены в селекционные программы стран ближнего и дальнего зарубежья (Белоруссия, Казахстан, Эстония). Справки об использовании селекцентрами гибридов-доноров представлены в Приложении.

### ВЫВОДЫ

1. В диссертационной работе впервые представлены сведения о пригодности южноамериканских диких клубненосных видов серий: ***Piurana***: *S. acroglossum*, *S. paucissectum*, *S. piurae*, *S. solisii*; ***Minutifoliola***: *S. cajamarquense*; ***Conicibaccata***: *S. paucijugum*, *S. violaceimarmoratum*; ***Megistacroloba***: *S. dolichocremastrum*; ***Bukasoviana***: *S. abancayense*, *S. alandiae*, *S. acroscopicum*, *S. ambosinum*, *S. avilesii*, *S. chancayense*, *S. × doddsii*, *S. hondelmannii*, *S. incamayoense*, *S. marinasense*, *S. okadae*, *S. multiinterruptum*, *S. pampasense*, *S. rechei*, *S. × sucrense*, *S. velardei*, *S. venturii*, *S. vidaurrei*, *S. ugentii*, *S. weberbaueri*; ***Simpliciora***: *S. gandarillasii* для селекции картофеля.

2. Дикие виды картофеля различаются по способности к размножению в условиях умеренных широт восточного полушария. Продолжительность периода от посева до цветения в оранжерее и число клубней у растений сеянцев южноамериканских видов картофеля коррелируют отрицательно ( $r=-0,47$ ). Виды *S. alandiae*, *S. chancayense*, *S. doddsii*, *S. sparsipilum*, *S. sucrense*, *S. pampasense*, *S. venturii*, *S. hondelmannii*, *S. okadae*, *S. gandarillasii* пригодны для интрогрессивной селекции. Специфические требования в отношении температурного и светового режима видов серии *Piurana*: *S. acroglossum*, *S. paucissectum*, *S. piurae*, серии *Minutifoliola*: *S. cajamarquense*, серии

*Conicibaccata*: *S. paucijugum*, *S. violaceimarmoratum*, серии *Bukasoviana*: *S. acroscopicum*, *S. hypacrarthrum*, *S. immite* делают их мало доступными для использования в качестве источников селекционно-ценных признаков.

3. Виды *S. alandiae*, *S. × doddsii*, *S. hondelmannii*, *S. incamayoense*, *S. multidissectum*, *S. vidaurrei* скрещиваются с дигаплоидами *S. tuberosum* (коэффициент скрещиваемости 10-28). Трудно скрещивается с культурным картофелем вид *S. okadae* и не скрещивается вид *S. multiinterruptum*. Для интрогрессии генетического материала этих видов целесообразно использовать вид *S. chacoense* в качестве посредника.

4. Дикие виды картофеля в коллекции ВИР представлены образцами разной структуры по степени поражения фитофторозом. Образцы гомогенные слабо поражаемые составляют меньшую часть (8–23 %) изученной выборки диких видов. Около трети (36 %) изученной выборки гетерогенно по реакции на фитофтороз. Показатели устойчивости к фитофторозу образцов североамериканских видов картофеля, установленные в результате ранее проведенных исследований и при повторной оценке в современных эпидемиологических условиях, значимо коррелируют ( $r=0,65$ ).

5. Первое поколение гибридов диких видов и дигаплоидов культурного картофеля характеризуется разнообразием генотипов с широким спектром ответных реакций на фитофтороз: от восприимчивых до слабо поражаемых. В гибридном потомстве видов *S. avilesii*, *S. alandiae*, *S. incamayoense*, *S. multidissectum*, *S. marinasense*, *S. hondelmannii* с *S. tuberosum* появляются генотипы, которые превосходят по уровню устойчивости своих родителей. Частота появления таких форм варьирует от 7–8 до 50–55 %.

6. Дикие виды картофеля в условиях естественного инфекционного фона слабо поражаются X-вирусом (0–11 % пораженных образцов), более восприимчивы к Y-вирусу (26–52 % пораженных образцов). Чувствительность растений дикого картофеля к YВК зависит от происхождения: чаще поражаются образцы южноамериканских, чем североамериканских видов – 64 и 40 % образцов, соответственно. Крайнюю устойчивость растений *S. stoloniferum* и *S. pinnatisectum* к YВК детерминируют разные гены.

7. Устойчивые к нематоду патотипа Ro1 клоны F<sub>1</sub> гибридов являются производными видов: *S. abancayense*, *S. alandiae*, *S. ambosinum*, *S. doddsii*, *S. famatinae*, *S. gandarillasii*, *S. okadae*, *S. vidaurrei*. Устойчивость к нематоду гибридов картофеля, производных вида *S. alandiae*, детерминируют два гена, один из которых обладает структурным сходством с геном *H1* тетраплоидного культурного вида *S. andigenum*.

8. Стратегия создания исходного материала для селекции картофеля на устойчивость к патогенам заключается в привлечении эндемичных южноамериканских диких видов, их скрещивании с полиморфными неродственными видами и использовании фитопатологического, гибридологического и маркерного анализов для изучения генетического контроля устойчивости созданного селекционного материала.

9. У северо- и южноамериканских видов серий: *Demissa*, *Longipedicellata*, *Bulbocastana*, *Cardiophylla*, *Pinnatisecta*, *Polyadenia*, *Simpliciora* (*S. microdontum*), *Tarijensia* (*S. berthaultii*) существует гомология сайтов ассоциированных с

генами устойчивости к фитофторозу *R1*, *R3* и *RB/Rpi-blb1*. У южноамериканского культурного вида *S. andigenum* и североамериканских диких видов *S. stoloniferum*, *S. pinnatisectum* существует гомология сайтов ассоциированных с геном устойчивости к вирусу Y - *Ry<sub>adg</sub>*.

10. SCAR-маркер R-1205 пригоден для отбора гибридных генотипов устойчивых к фитофторозу, SCAR-маркер RYSC3 пригоден для отбора генотипов *S. stoloniferum* устойчивых к вирусу Y.

#### **Селекционным учреждениям рекомендуется:**

- использовать в качестве источников устойчивости к фитофторозу и нематод патотипа Ro1 образцы видов *S. alandiae* (к-19956, 21240), *S. doddsii* (к-20709), *S. okadae* (к-20921); устойчивости к фитофторозу – *S. avilesii* (к-20884, 20158); устойчивости к вирусу Y – *S. doddsii* (к-20704); устойчивости к нематод патотипа Ro1 – *S. gandarillasii* (к-20698), *S. vidaurrei* (к-22574);
- для привлечения в селекцию диких видов, не скрещивающихся с культурным картофелем, проводить их предварительные скрещивания с видом *S. chacoense*;
- образцы из клоновой коллекции, охарактеризованные по устойчивости к патогенам и наличию ДНК-маркеров соответствующих R-генов, применять в интрогрессивной селекции основанной на технологии MAS;
- использовать в качестве родительских форм доноры устойчивости к фитофторозу и Y-вирусу – клоны 97-155-1, 97-159-3; донор устойчивости к фитофторозу и нематод патотипа Ro1 – клон 24-1; донор устойчивости к Y-вирусу и нематод патотипа Ro1 – клон 99-6-6; доноры устойчивости к фитофторозу – клоны 159-1, 97-162-5; доноры устойчивости к Y-вирусу – клоны 8-1(137), 99-6-1, 99-6-2, 99-6-5; доноры устойчивости к нематод патотипа Ro1 – клоны 99-6-10, 24-2, 117-5.

#### **Список работ, опубликованных по теме диссертации**

##### **Статьи, изданные в журналах, рекомендованных ВАК**

1. **Рогозина Е.В.**, Патрикеева М.В. (2001) Пути создания новых источников устойчивости к фитофторозу. Вестник защиты растений, 2: 43-49.
2. **Рогозина Е.В.** (2002) Устойчивость дикорастущих видов картофеля к Y-вирусу. Сельскохозяйственная биология, 3: 114-116.
3. **Рогозина Е.В.** (2003) Межвидовые гибриды картофеля – доноры устойчивости к фитофторозу. Доклады РАСХН, 2: 8-11.
4. **Рогозина Е. В.** (2005) Южноамериканские дикорастущие виды картофеля. Особенности онтогенеза и перспективы использования в селекции. Сельскохозяйственная биология, 5: 33-41.
5. Киру С.Д., Гавриленко Т.А., Костина Л.И., **Рогозина Е.В.**, Антонова О.Ю., Трускинов Э.В., Швачко Н.А., Крылова Е.А., Смирнова А.Б. (2007) Сохранение, изучение и использование в селекции генетических ресурсов картофеля во ВНИИР им. Н.И. Вавилова (ВИР). Достижения науки и техники АПК, 7: 2-6.
6. **Рогозина Е.В.**, Лиманцева Л.А., Хютти А.В. (2008) Исходный материал для селекции сортов картофеля с групповой устойчивостью к патогенам. Вестник защиты растений, 4: 62-64.

7. **Рогозина Е.В.**, Лиманцева Л.А., Гуськова Л.А. (2008) Новые источники и донор устойчивости картофеля к золотистой картофельной нематоды *Globodera rostochiensis* Woll. патотип Ro1. Вестник защиты растений, 1: 39-44.
8. Киру С.Д., Костина Л.И., **Рогозина Е.В.** (2010) Изучение генетических ресурсов картофеля на Московском отделении ВИР и их значение для селекции. Плодоводство и ягодоводство России, 23 (1): 58-68.
9. Pankin A., Sokolova E., **Rogozina E.**, Kuznetsova M., Deahl K., Jones R. and Khavkin E. (2011) Allele mining in the gene pool of wild *Solanum* species for homologues of late blight resistance gene *RB/Rpi-blb1*. Plant Genet. Resources, 9(2): 305–308.
10. Sokolova E., Pankin A., Beketova M., Kuznetsova M., Spiglazova S., **Rogozina E.**, Yashina I. and Khavkin E. (2011) SCAR markers of the *R*-genes and germplasm of wild *Solanum* species for breeding late blight-resistant potato cultivars. Plant Genet. Resources, 9(2): 309–312.
11. **Рогозина Е.В.**, Чалая Н.А, Лиманцева Л.П., Козлов Л.П., Колесников Л.Е. (2011) Использование генотипического потенциала дикорастущих видов рода *Solanum* секции *Petota* для решения приоритетных задач селекции. СПб.: Известия СПГАУ, 22: 37-40.
12. Фасулати С.Р., Лиманцева Л.А., Иванова О.В., **Рогозина Е.В.** (2011) Комплексная устойчивость картофеля к колорадскому жуку, картофельной коровке и золотистой картофельной нематоды. Защита и карантин растений, 10: 14-17.
13. **Рогозина Е.В.** (2011) Молекулярно-генетические взаимодействия в системе «патоген-хозяин» при фитофторозе картофеля и современные стратегии селекции. Сельскохозяйственная биология, 5: 17-30.

### **Прочие основные публикации**

14. **Рогозина Е.В.** (1995) Изучение устойчивости к вирусу Y некоторых видов картофеля. В кн.: Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность. СПб. ВИЗР: 239-240.
15. **Рогозина Е.В.** (1997) Скрининг устойчивых к вирусной и грибной инфекциям форм картофеля. В кн.: Актуальные проблемы современного картофелеводства. Минск. 60-61.
16. Будин К.З., **Рогозина Е.В.** (1998) Доноры и источники устойчивости к патогенам картофеля. Каталог мировой коллекции ВИР. СПб. ВИР: 691. 24 с.
17. Палеха С.В., **Рогозина Е.В.** (2000) Новый исходный материал для селекции картофеля на устойчивость к вирусным болезням В кн.: Совершенствование технологии возделывания картофеля. Пенза: 58-60.
18. Колобаев В.А., **Рогозина Е.В.** (2001) Использование генофонда рода *Solanum* для достижения сильно выраженной горизонтальной устойчивости картофеля к фитофторозу. В кн.: Генетические ресурсы растений. СПб. ВИР: 308-309.
19. **Рогозина Е.В.** (2001) Использование генофонда картофеля в селекции на устойчивость к патогенам. В кн.: Генетические ресурсы растений. СПб. ВИР: 399-400.
20. **Rogozina E.V.**, Patrikeyeva M.V. (2002) Strategy and Methods of Obtaining Potato resistance to *Phytophthora infestans*. Abstracts of GILB'02 Conference. Hamburg, Germany: 44-45.
21. **Рогозина Е.В.**, Патрикеева М.В., Маковская С.А., Бычков Д.А. (2003) Новые ценные для селекции межвидовые гибриды картофеля. В кн.: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 75-летию Института картофелеводства НАН Беларуси. Минск: 215-221.
22. **Рогозина Е.В.**, Горбатенко Л.Е., Палеха С.В. (2003) Межвидовая гибридизация картофеля с участие дикорастущих видов серии *Bukasoviana* Gorbat. В кн.: Отдаленная гибридизация. Современное состояние и перспективы развития. М. МСХА: 212-216.
23. **Rogozina E.**, Patrikeyeva M. (2004) Resistance of potato tubers to *Phytophthora infestans* evaluated in laboratory tests and field trials. Plant Breeding and Seed Science. Poland. Radzikow, 50: 147-154.
24. **Рогозина Е. В.**, Палеха С.В. (2005) Использование дикорастущих видов серии *Bukasoviana* в селекции на устойчивость к патогенам В кн.: Актуальные проблемы защиты

картофеля, плодовых и овощных культур от болезней, вредителей и сорняков. Минск. Самохваловичи: 234-240.

25. **Рогозина Е. В.**, Киру С. Д. (2005) Доноры устойчивости картофеля к патогенам и качества продукции В кн.: Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб. ВИР: 443-470.

26. Гавриленко Т. А., Антонова О. Ю., **Рогозина Е. В.** (2005) Создание устойчивых к вирусам растений картофеля на основе традиционных подходов и методов биотехнологии. В кн.: Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб. ВИР: 644-662.

27. Патрикеева М. В., **Рогозина Е. В.**, Чингаева Ю. Н. (2005) Популяция возбудителя фитофтороза картофеля *Phytophthora infestans* и новые родительские формы для селекции на устойчивость к заболеванию В кн.: Методические основы селекции зерновых культур и картофеля на устойчивость к болезням. СПб. ВИЗР: 74-79.

28. **Рогозина Е. В.**, Гуськова Л. А., Лиманцева Л. А. (2005) Гибрид картофеля 99-6-6 – донор устойчивости к золотистой картофельной нематоде *Globodera rostochiensis* Woll. В кн.: Фитосанитарное оздоровление экосистем. СПб. ВИЗР, 1: 555-556.

29. Киру С.Д., Гавриленко Т.А., Костина Л.И., **Рогозина Е.В.**, Антонова О.Ю., Трускинов Э.В., Швачко Н.А., Крылова Е.А., Смирнова А.Б. (2007) Сохранение, изучение и использование в селекции генетического разнообразия картофеля во ВНИИР им. Н. И. Вавилова (ВИР) В кн.: Картофелеводство России: актуальные проблемы науки и практики. М.: 4-11.

30. Kiru S.D., Gavrilenko T.A., Kostina L.I., **Rogozina E.V.**, Antonova O.Y., Truskinov E.V., Shvachko N.A., Krylova E.A. and Smirnova A. B. (2007) Conservation, evaluation and use in breeding of potato genetic diversity at the N. I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR) In: Potato production and innovative technologies. Wageningen Acad. Publ.: 353-362.

31. **Рогозина Е.В.**, Патрикеева М.В., Гуськова Л.А., Лиманцева Л.А., Козлов Л.П. (2007) Использование генетического разнообразия видов картофеля в селекции на устойчивость к патогенам. В кн.: Картофелеводство России: актуальные проблемы науки и практики. М.: 27-32.

32. Лиманцева Л.А., Гуськова Л.А., **Рогозина Е.В.** (2007) Новые источники устойчивости картофеля к *Globodera rostochiensis* Woll., Ro1. В кн.: Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Петрозаводск. ПИН: 58-60.

33. Limantseva L.A., Guskova L.A., **Rogozina E.V.** (2007) Potato new sources and donors of stability to *Globodera rostochiensis* Woll., Ro1. Russian Journal of Nematology, 15 (2): 166-167.

34. **Рогозина Е.В.**, Бекетова М.П., Хавкин Э.Е. (2007) Генетически различные устойчивые к фитофторозу гибриды картофеля – ценный исходный материал для селекции. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб. ВИР, 163: 99-109.

35. Трускинов Э.В., **Рогозина Е.В.** (2007) Мировой генофонд картофеля ВИР: ретроспектива, реальные итоги и перспективы селекции на вирусоустойчивость. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб. ВИР, 163: 73-90.

36. Киру С.Д., Костина Л.И., **Рогозина Е.В.** (2007) Мировой генофонд картофеля – источник исходного материала для селекции. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб. ВИР, 164: 180-193.

37. **Рогозина Е.В.**, Гуськова Л.А., Лиманцева Л.А., Козлов Л.П., Патрикеева М.В. (2008) Использование коллекции диких видов картофеля ГНЦ РФ ВИР для расширения генетической базы селекции. В кн.: Научное обеспечение и инновационное развитие картофелеводства. М.: 64-72.

38. Горковенко М.Н., **Рогозина Е.В.**, Дергачева Н.В. (2008) Результаты экологического изучения межвидовых гибридов картофеля. В кн.: Картофелеводство. Минск, 14: 166-173.

39. Kiru S.D., **Rogozina E.V.** (2008) Use of VIR Potato collection's genetic diversity as initial material for breeding. AGRAARTEADUS. Journal of Agricultural Science. XIX, 1:13-18.

40. Дробязина П. Е., Воробьев В.А., **Рогозина Е.В.**, Соколова Е.А., Хавкин Э.Е., Царькова Е.А., Яковлева Г.А., Яшина И.М. (2007) SCAR маркеры дикорастущих видов

- Solanum* для селекции картофеля методом интрогрессивной гибридизации. В кн.: Генетические ресурсы растений в XXI веке. СПб.: 267-269.
41. Колобаев В.А., **Рогозина Е.В.** (2007) Использование в скрещиваниях разнообразия видов рода *Solanum* усиливает проявление горизонтальной устойчивости картофеля к фитофторозу. В кн.: Генетические ресурсы растений в XXI веке. СПб.: 487-489.
42. Хютти А.В., Гуськова Л.А., Патрикеева М.В., Козлов Л.П., **Рогозина Е.В.** (2007) Исходный материал для селекции картофеля на групповую устойчивость к патогенам. В кн.: Генетические ресурсы растений в XXI веке. СПб.: 625-626.
43. Антонова О.Ю., **Рогозина Е.В.**, Исламшина А.Р., Шувалов О.Ю., Большакова Е.И., Чалая Н.А., Гавриленко Т.А. (2009) Использование маркер-вспомогательной селекции и фитопатологической оценки для отбора устойчивых к вирусам Y и X генотипов картофеля. Тр. по прикл., бот., ген. и селекции. СПб, 166: 343.
44. **Рогозина Е.В.** (2009) Создание доноров устойчивости картофеля к фитофторозу как развитие творческих идей академика К.З. Будина. В кн.: Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб.: 104-110.
45. Хютти А.В., **Рогозина Е.В.** (2009) Оценка межвидовых гибридов картофеля селекции ГНУ ГНЦ РФ ВНИИР на устойчивость к *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. В кн.: Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб.: 140-142.
46. Антонова О.Ю., **Рогозина Е.В.**, Исламшина А.Р., Большакова Е.И., Чалая Н.А., Гавриленко Т.А. (2009) Молекулярный скрининг культурных и диких видов картофеля на устойчивость к вирусам X и Y В кн.: Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб.: 238-240.
47. Соколова Е.А., **Рогозина Е.В.**, Хавкин Э.Е. (2009). Маркеры R генов устойчивости к фитофторозу у дикорастущих сородичей картофеля. В кн.: Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб.: 255-259.
48. Соколова Е.А., **Рогозина Е.В.**, Хавкин Э.Е. (2009) Маркеры R генов устойчивости к фитофторозу у дикорастущих сородичей картофеля. Тез. V Съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров. М. РГАУ-МСХА: 328.
49. Гавриленко Т.А., Афанасенко О.С., Антонова О.Ю., **Рогозина Е.В.**, Хютти А.В., Шувалов О.Ю., Исламшина А.Р., Чалая Н.А. (2009) Разработка технологии оценки генетического разнообразия культурных и диких видов картофеля по устойчивости к вирусным заболеваниям и раку на основе современных молекулярно-генетических и фитопатологических методов (08-04-13747) В кн.: Ориентированные фундаментальные исследования и их реализация в АПК России. М.: 94-100.
50. Pankin A., Sokolova E., **Rogozina E.**, Kuznetsova M., Khavkin E. (2010) Allele mining in the gene pool of orphan *Solanum* species for homologues of late blight resistance gene *RB/Rpi-blb1*. Abstracts, 2nd Intern. Symp. Genomics of Plant Genetic Resources, Bologna (Italy), p. 148.
51. Колобаев В.А., Патрикеева М. В., **Рогозина Е.В.** (2010) Современная селекция устойчивого к фитофторозу картофеля. В кн. Технологии создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений. СПб. ВИЗР: 272-277.
52. Гуськова Л.А., **Рогозина Е.В.**, Лиманцева Л.А., Колобаев В.А. (2010) Новые источники и доноры устойчивости к золотистой картофельной нематоды *Globodera rostochiensis*, патотипа Ro1. В кн.: Технологии создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений. СПб. ВИЗР: 277-284.
53. **Рогозина Е.В.**, Лиманцева Л.А., Хютти А.В. (2010) Групповая устойчивость картофеля к возбудителям карантинных заболеваний *Synchytrium endobioticum* и *Globodera rostochiensis* В кн.: Технологии создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений. СПб. ВИЗР: 289-293.

54. **Rogozina E.V.**, Maria A. Kuznetsova, Maria V. Patrikeyeva, Svetlana Y. Spiglazova, Tatjana I. Smetanina, Natalia N. Semenova , Kenneth L. Deahl. (2010) Late blight-resistant tuber-bearing *Solanum* species in field and laboratory trials. PPO-Special Report, 14: 239-246.
55. Pankin A., Ekaterina A. Sokolova, **Elena V. Rogozina**, Maria A. Kuznetsova, Kenneth L. Deahl, Richard W. Jones and Emile E. Khavkin (2010) Searching among wild *Solanum* species for homologues of *RB/Rpi-blb1* gene conferring durable late blight resistance. PPO-Special Report, 14: 277-284.
56. Лиманцева Л.А., **Рогозина Е.В.**, Колобаев В.А. (2011) Новые доноры устойчивости к золотистой картофельной нематоды патотипа Ro1. В кн.: Интегрированная защита растений: стратегия и тактика. Несвиж: 108-111.