

Оценка устойчивости перспективных гибридов цветного картофеля к фитофторозу

А. К. Королева, М. К. Деревягина, В. А. Бирюкова, О. Б. Поливанова[✉], О. Г. Казаков
ФИЦ картофеля имени А. Г. Лорха, Московская область, д. п. Красково, Россия
[✉]E-mail: polivanovaoks@gmail.com

Аннотация. Картофель с пигментированной мякотью содержит антоцианы и другие фенольные соединения, которые обладают антиоксидантной активностью и оказывают благоприятное влияние на здоровье человека. Питательная ценность и другие потребительские качества доступных сортов картофеля должны сочетаться с устойчивостью к различным инфекциям, прежде всего к фитофторозу, который приводит к значительным потерям урожая и существенным затратам на химическую защиту. **Целью данной работы** являлась оценка устойчивости к фитофторозу 46 перспективных гибридов картофеля с различным паттерном пигментации как в полевых условиях, так и лабораторными методами, включая молекулярный скрининг. **В задачи данного исследования** входило получение перспективных гибридов цветного картофеля, характеризующихся совокупностью хозяйственно полезных признаков, лабораторная и полевая оценка устойчивости листьев и клубней к возбудителю фитофтороза *Phytophthora infestans*, а также молекулярный скрининг маркеров генов устойчивости к фитофторозу (*Rpi*-генов). Получение, выращивание и оценка гибридного материала производилась по стандартным **методиками**. Полевая и лабораторная устойчивость листьев и клубней оценивалась по 9-балльной шкале. Молекулярный скрининг осуществлялся при помощи ПЦР-анализа. **Научная новизна** работы заключается в том, что впервые была произведена комплексная оценка устойчивости к фитофторозу гибридного материала цветного картофеля, полученного на территории Российской Федерации. Согласно полученным **результатам**, исследованные образцы продемонстрировали высокий уровень устойчивости клубней и листьев в полевых условиях и лабораторных испытаниях. Однако не было выявлено зависимости между лабораторной или полевой устойчивостью и наличием маркеров *Rpi*-генов, что может быть связано с влиянием множества независимых факторов, обуславливающих горизонтальную устойчивость.

Ключевые слова: картофель, фитофтороз, горизонтальная устойчивость, *Rpi*-гены, молекулярные маркеры, антоцианы

Для цитирования: Королева А. К., Деревягина М. К., Бирюкова В. А., Поливанова О. Б., Казаков О. Г. Оценка устойчивости перспективных гибридов цветного картофеля к фитофторозу // Аграрный вестник Урала. 2024. Т. 24, № 03. С. 319–337. <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2024-24-03-319-337>.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра картофеля имени А. Г. Лорха согласно тематическому плану НИР по теме FGGM-2022-0002 «Изучение изменчивости геномов культурных растений для повышения эффективности селекции и семеноводства».

Дата поступления статьи: 09.10.23, **дата рецензирования:** 15.11.2023, **дата принятия:** 09.01.2024.

Resistance assessment of promising colored potato hybrids to late blight

A. K. Koroleva, M. K. Derevyagina, V. A. Biryukova, O. B. Polivanova✉, O. G. Kazakov

Russian Potato Research Center, Moscow region, Kraskovo holiday village, Russia

✉E-mail: polivanovaoks@gmail.com

Abstract. Potatoes with pigmented tubers contain anthocyanins and other phenolic compounds that demonstrate antioxidant activity and have a beneficial effect on human health. The nutritional value and other consumer qualities of available potato varieties must be combined with resistance to various infections, primarily late blight, which leads to significant yield losses and considerable costs for chemical protection. **The purpose of this work** was to assess late blight resistance of 46 promising potato hybrids with different pigmentation patterns, both in the field and by laboratory methods, including molecular screening. **The objectives** of this study included obtaining promising hybrids of colored potatoes characterized by a set of economically important traits, laboratory and field assessment of the resistance of leaves and tubers to the late blight pathogen *Phytophthora infestans*, as well as molecular screening of late blight resistance gene markers (*Rpi* genes). The production, cultivation and evaluation of the hybrid material was carried out using standard **methods**. Field and laboratory resistance of leaves and tubers was assessed on a 9-point scale. Molecular screening was carried out using PCR analysis. **The scientific novelty** of the work lies in the fact that for the first time a comprehensive assessment of the resistance to late blight of hybrid material of colored potatoes obtained on the territory of Russian Federation was carried out. According to the **results** obtained, the studied samples demonstrated a high level of resistance of tubers and leaves in field conditions and laboratory tests. However, the results of the study did not reveal a relationship between laboratory or field resistance and the presence of *Rpi* gene markers, which may be due to the influence of many independent factors that determine horizontal resistance.

Keywords: potato, late blight, horizontal resistance, *Rpi* genes, molecular markers, anthocyanins

For citation: Koroleva A. K., Derevyagina M. K., Biryukova V. A., Polivanova O. B., Kazakov O. G. Resistance assessment of promising colored potato hybrids to late blight. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2024; 24 (03): 319–337. <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2024-24-03-319-337>. (In Russ.)

Acknowledgements. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Russian Potato Research Center in accordance with the thematic research plan on the topic FGGM-2022-0002 “Study of the variability of the genomes of cultivated plants to increase the efficiency of breeding and seed production.”

Date of paper submission: 09.10.23, **date of review:** 15.11.2023, **date of acceptance:** 09.01.2024.

Постановка проблемы (Introduction)

Селекция сортов картофеля для здорового и диетического питания с повышенным содержанием антиоксидантов (в первую очередь антоцианов и каротиноидов) – относительно новое и востребованное потребителями направление исследований. Формы картофеля с фиолетовой или красной мякотью клубней характеризуются высокой антиоксидантной активностью по сравнению с сортами с белой или с желтой мякотью [1]. Показано, что потребление картофеля с окрашенной мякотью снижает воспалительные процессы и окислительный стресс у людей, что напрямую связано с антиоксидантной активностью антоцианов и других фенольных соединений, концентрация которых в таких сортах картофеля значительно выше [2]. Доступность и распространенность пигментированных сортов картофеля также позволяет расширить ассортимент

продуктов из картофеля и найти новое применение в пищевой промышленности. Это особенно актуально, учитывая существенную долю картофеля в рационе питания населения.

Сортимент картофеля с пигментированной мякотью клубней у нас в стране представлен небольшим количеством отечественных (Фиолетовый, Северное сияние, Сюрприз, Индиго) сортов. Необходимо дальнейшее совершенствование и расширение существующего набора сортов картофеля с высоким содержанием антиоксидантов. При этом актуальной остается задача совмещения в новых сортах картофеля продуктивности и качества урожая с надежной устойчивостью к абиотическим и биотическим факторам среды. Возделывание устойчивых к патогенам сортов позволяет также минимизировать пестицидную нагрузку как на саму агроэкосистему, так и на окружающую среду в целом.

В системе защиты картофеля от вредителей и болезней существенное количество химических обработок направлено на борьбу с грибными болезнями, что оказывает воздействие на окружающую среду и человека. Среди патогенов, поражающих картофель, фитофтороз (возбудитель – оомицет *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) является одним из наиболее распространенных и вредоносных заболеваний.

Интенсивные исследования фитофтороза картофеля привели к открытию доминантных генов устойчивости к *P. infestans* (гены *Rpi*) у диких видов картофеля. Исследования по внедрению генов *Rpi* из *Solanum demissum* привели к появлению сортов картофеля с устойчивостью к фитофторе, культивируемых на территории Европы в широких масштабах. Однако новые вирулентные штаммы *P. infestans* быстро преодолели данный тип устойчивости [3; 4]. В настоящее время ведется поиск новых источников устойчивости к *P. infestans*. В связи с этим в селекционные программы включаются виды картофеля и гены *Rpi*, ранее не задействованные в традиционной селекции. Во избежание быстрого преодоления устойчивости у вновь созданных сортов целесообразно вводить не один, а несколько генов *Rpi* одновременно [5].

На сегодняшний день идентифицировано и картировано более 70 *Rpi* генов у 32 видов *Solanum*. Единичные гены устойчивости были идентифицированы у 15 диких видов картофеля. Однако часто в пределах одного вида обнаруживают несколько функциональных генов *Rpi*. Так, у *S. demissum* идентифицировано 14 генов *Rpi*; у *S. bulbocastanum* и *S. berthaultii* – по 5; у *S. stoloniferum*, *S. edinense* и *S. venturii* – по 4; у *S. hjertingii* и *S. chacoense* – по 3; у *S. huancabambense*, *S. pinnatisectum*, *S. schenckii* и *S. tarijense* – по 2. Гены *Rpi* были картированы кластерами на I, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X и XI хромосомах картофеля [6]. В популяции, созданной с использованием дикого вида *S. pampasense*, QTL устойчивости были обнаружены на хромосомах 11 и 12 [7].

Помимо традиционной селекции, для получения устойчивых к фитофторозу форм картофеля используются соматическая гибридизация [8] и технологии редактирования генома [9; 10].

Успех внедрения *Rpi*-генов можно оценить путем скрининга устойчивости в фитопатологических тестах в лабораторных или полевых условиях. При лабораторном заражении создаются наиболее благоприятные условия для развития спор гриба, а сложный комплексный состав инокулюма создает максимально вирулентную среду, с которой в полевых условиях растения не встречаются. Поэтому лабораторная оценка с большей эффективностью позволяет выделить устойчивые генотипы к широкому расовому составу патогена, на оценку которых

в полевых условиях потребовалось бы несколько сезонов. Фенотипические тесты можно дополнить молекулярными маркерами, которые в рамках маркер-опосредованной селекции ускоряют процесс отбора растений, несущих интересующий ген. Фенотипическая оценка устойчивости в сочетании с применением хорошо валидированных молекулярных маркеров является более информативным подходом для широкого скрининга перспективных форм картофеля.

Программы селекции картофеля с устойчивостью к фитофторозу в настоящее время включают в себя стратегии с применением молекулярных маркеров, чтобы оценить возможность объединения нескольких генов устойчивости [11]. По всему миру проводятся широкомасштабные молекулярно-генетические и фенотипические исследования зародышевой плазмы картофеля с целью выявления перспективных генотипов с устойчивостью к фитофторозу [4; 12–15].

В производстве сортов картофеля для функционального питания, требованиям к которому во многом отвечают пигментированные формы, остро стоит потребность в сортах с устойчивостью к фитофторозу, несмотря на перспективы использования различных биопрепаратов в защите картофеля от фитофтороза [16]. Поэтому важно, чтобы новые формы картофеля с пигментированной мякотью клубней обладали высокой фитофтороустойчивостью.

Цель работы – оценка устойчивости к фитофторозу 46 перспективных гибридов картофеля с пигментированными клубнями как в полевых условиях, так и лабораторными методами, включая применение молекулярных маркеров.

Методология и методы исследования (Methods)

Растительный материал для оценки лабораторной и полевой устойчивости к фитофторозу листьев и клубней включал в себя 46 гибридов картофеля, полученных в ФИЦ картофеля имени А. Г. Лорха и отобранных по комплексу хозяйственно-биологических признаков в ходе селекции на пигментацию мякоти клубня. Морфологические признаки, в соответствии с которыми осуществлялся отбор, а также происхождение изучаемых гибридов, представлены в таблице 1.

Основные этапы получения, выращивания и оценки гибридного материала были выполнены в соответствии с методическими указаниями по технологии селекционного процесса картофеля [17], методикой исследований по защите картофеля от болезней, вредителей, сорняков и иммунитета [18].

Оценка устойчивости к фитофторозу. Заражение листьев и клубней изучаемых образцов проводилось в лабораторных условиях. В качестве инфекции применили сложный инокулюм различных рас фитофтороза – 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, ..., хуз, –

полученный из Всероссийского научно-исследовательского института фитопатологии. Концентрация инокулюма для заражения как листьев, так и клубней – 50 000 зооспор/см³. Опыт проводили в двух повторностях.

Оценка устойчивости листьев. Листья собирали со среднего яруса трех растений исследуемого образца для каждой из повторностей. Для заражения листьев каплю инокулюма помещали в центральную часть листа. После заражения листья инкубировали при 17 °С в условиях повышенной влажности в течение 7 суток, после чего произво-

дили оценку поражения с использованием шкалы от 1 до 9, где 9 означает полное отсутствие проявлений инфекции. Общим критерием оценки было сочетание процента пораженной площади листа и интенсивности развития мицелия.

Оценка устойчивости клубней. Для оценки устойчивости клубней применяли метод декапитации клубней [19]. Инокулированные клубни инкубировали в темноте при 17 °С в течение 12 дней, после чего оценивали площадь инфекционного пятна на продольном разрезе клубней по 9-балльной шкале.

Таблица 1
Морфологическая характеристика и происхождение исследуемых образцов

№ п/п	Селекционный номер	Происхождение	Цвет кожуры	Цвет глазка	Цвет мякоти	Узор пигмента	Степень пигментации
1	686А-58	54-10-3 × Терра Роза	Фиолетовый	Фиолетовый	Бело-фиолетовый	Мраморный	7
2	686А-19	54-10-3 × Терра Роза	Красный	Красный	Желто-красный	Центр	3
3	687А-18	(М16 × 31ТС) × Гала	Желтый	Красный	Желтый		
4	621-2-21	Успех × Терра Роза	Красный	Красный	Бело-красный	Кольцо	2
5	683-1-21	60-10-6 × Терра Роза	Красный	Красный	Розовый	Сплошной	7
6	608-56-21	Барин × Терра Роза	Красный	Красный	Кремово-розовый	Кольцо	1
7	687А-4	(М16 × 31ТС) × Гала	Желто-фиолетовый	Фиолетовый	Желтый		
8	686А-4	54-10-3 × Терра Роза	Красный	Красный	Красный	Сплошной	8
9	687А-5	(М16 × 31ТС) × Гала	Желто-фиолетовый	Фиолетовый	Кремово-фиолетовый	Центр	2
10	687А-1	(М16 × 31ТС) × Гала	Красно-фиолетовый	Фиолетовый	Кремово-фиолетовый	Кольцо	3
11	633-2-21	59У01-3 × Терра Роза	фиолетовый	Фиолетовый	Желто-фиолетовый	Центр	6
12	654-1	(М16 × 31ТС) × Гала	Красный	Красный	Желто-красный	Центр	5
13	686А-18	54-10-3 × Терра Роза	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Мраморный	8
14	686А-9	54-10-3 × Терра Роза	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Сплошной	8
15	613-1-21	КС211ХУ04-10 × Гала	Красно-фиолетовый	Фиолетовый	Желтый		
16	608-58-21	Барин × Терра Роза	Красно-фиолетовый	Фиолетовый	Кремово-фиолетовый	Кольцо	1
17	623-1-21	726 × 46-98-6	Красный	Красный	Бело-розовый	Полукольцо	1
18	654-2-21	(М16 × 31ТС) × Гала	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Сплошной	9
19	686А-17	54-10-3 × Терра Роза	Фиолетовый	Фиолетовый	Бело-фиолетовый	Кольцо, Центр	6
20	623-2-21	726 × 46-98-6	Красный	Красный	Кремово-розовый	Центр	6

21	686A-21	54-10-3 × Терра Роза	Фиолетовый	Фиолетовый	Бело- фиолетовый	Кольцо	6
22	654-3-21	(M16 × 31TC) × Гала	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Сплошной	9
23	662-3-21	(1229 × 5/1ЦВ) × (Лель × 5/1)	Красный	Красный	Красный	Сплошной	7
24	687A-17	(M16 × 31TC) × Гала	Фиолетовый	Фиолетовый	Желто- фиолетовый	Мрамор- ный	7
25	617-2-21	4421-13 × Blue Congo	Фиолетовый	Фиолетовый	Кремово- фиолетовый	Центр	7
26	686A-14	54-10-3 × Терра Роза	Коричневато- фиолетовый	Фиолетовый	Желто- фиолетовый	Кольцо	6
27	618-1-21	1049 × Бриз	Желто- красный	Желтый	Желто- красный	Кольцо	5
28	686A-10	54-10-3 × Терра Роза	Розовый	Розовый	Светло- желтый		
29	686A-46	54-10-3 × Терра Роза	Красный	Красный	Желто- красный	Кольцо	2
30	3178-22	Кумач × Блю Конго	Темно- фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Сплошной	8
31	3164-22	5 cip 302290.23	Розовато- бежевый	Розовый	Светло- желто- розовый	Пятно	1
32	3175-22	2775-10 × Роза Монтана	Красно- желтый	Красный/ желтый	Розовый	Сплошной	8
33	3174-22	705029 × Кенза	Желто- красный	Красный/ желтый	Красный	Сплошной	7
34	3163-22	2cip 302289.41	Красно- фиолетовый	Фиолетовый	Кремово- Фиолетовый	Центр	5
35	3179-22	Лекарь × Роза Монтана	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Сплошной	8
36	3170-22	Василек × Роза Монтана	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Сплошной	8
37	3171-22	Салатовый голубой × свободное опыление	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Сплошной	9
38	3169-22	Лекарь × Роза Монтана	Фиолетовый	Фиолетовый	Бело- фиолетовый	Центр, градиент	5
39	3177-22	705029 × Гала	Красный	Красный	Красный	Сплошной	8
40	3167-22	Кумач × Блю Конго	Темно- фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Сплошной	9
41	3173-22	Алл Ред × Блю Конго	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Мрамор- ный	8
42	3166-22	Алл Блю × Гала	Красный	Красный	Желто- розовый	Центр	2
43	3168-22	Северное сияние × Русский сувенир	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Сплошной	9
44	3165-22	Блю Конго × Беллароза	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Сплошной	9
45	3176-22	Пигмей × Блю Конго	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Мрамор- ный	8
46	3172-22	4421-7 × Роза Монтана	Фиолетовый	Фиолетовый	Фиолетовый	Сплошной	7

Table 1

Morphological characteristics and origin of the studied samples

Агротехнологии

No.	Breeding number	Origin	Peel color	Eye color	Flesh color	Pigment pattern	Degree of pigmentation
1	686A-58	54-10-3 × Terra Rosa	Violet	Violet	White-violet	Marble	7
2	686A-19	54-10-3 × Terra Rosa	Red	Red	Yellow-red	Center	3
3	687A-18	(M16 × 31TC) × Gala	Yellow	Red	Yellow		
4	621-2-21	Uspekh × Terra Rosa	Red	Red	White-red	Ring	2
5	683-1-21	60-10-6 × Terra Rosa	Red	Red	Pink	Entire	7
6	608-56-21	Barin × Terra Rosa	Red	Red	Creamy-pink	Ring	1
7	687A-4	(M16 × 31TC) × Gala	Yellow-violet	Violet	Yellow		
8	686A-4	54-10-3 × Terra Rosa	Red	Red	Red	Entire	8
9	687A-5	(M16 × 31TC) × Gala	Yellow-violet	Violet	Creamy-violet	Center	2
10	687A-1	(M16 × 31TC) × Gala	Red-violet	Violet	Creamy-violet	Ring	3
11	633-2-21	59Y01-3 × Terra Rosa	Violet	Violet	Yellow-violet	Center	6
12	654-1	(M16 × 31TC) × Gala	Red	Red	Yellow-red	Center	5
13	686A-18	54-10-3 × Terra Rosa	Violet	Violet	Violet	Marble	8
14	686A-9	54-10-3 × Terra Rosa	Violet	Violet	Violet	Entire	8
15	613-1-21	KS211KhU04-10 × Gala	Red-violet	Violet	Yellow		
16	608-58-21	Barin × Terra Rosa	Red-violet	Violet	Creamy-violet	Ring	1
17	623-1-21	726 × 46-98-6	Red	Red	White-pink	Half-ring	1
18	654-2-21	(M16 × 31TC) × Gala	Violet	Violet	Violet	Entire	9
19	686A-17	54-10-3 × Terra Rosa	Violet	Violet	White-violet	Ring, Center	6
20	623-2-21	726 × 46-98-6	Red	Red	Creamy-pink	Center	6
21	686A-21	54-10-3 × Terra Rosa	Violet	Violet	White-violet	Ring	6
22	654-3-21	(M16 × 31TC) × Gala	Violet	Violet	Violet	Entire	9
23	662-3-21	(1229 × 5/1TsV) × (Lel' × 5/1)	Red	Red	Red	Entire	7
24	687A-17	(M16 × 31TC) × Gala	Violet	Violet	Yellow-violet	Marble	7
25	617-2-21	4421-13 × Blue Congo	Violet	Violet	Creamy-violet	Center	7
26	686A-14	54-10-3 × Terra Rosa	Brownish-violet	Violet	Yellow-violet	Ring	6
27	618-1-21	1049 × Briz	Yellow-red	Yellow	Yellow-red	Ring	5
28	686A-10	54-10-3 × Terra Rosa	Pink	Pink	Light-yellow		
29	686A-46	54-10-3 × Terra Rosa	Red	Red	Yellow-red	Ring	2
30	3178-22	Kumach × Blue Congo	Dark-violet	Violet	Violet	Entire	8
31	3164-22	5 cip 302290.23	Pinkish-beige	Pink	Light-yellow-pink	Пятно	1
32	3175-22	2775-10 × Rosa Montana	Red-yellow	Red/yellow	Pink	Entire	8
33	3174-22	705029 × Kenza	Yellow-red	Red/yellow	Red	Entire	7
34	3163-22	2cip 302289.41	Red-violet	Violet	Creamy-violet	Center	5
35	3179-22	Lekar' × Rosa Montana	Violet	Violet	Violet	Entire	8
36	3170-22	Vasilek × Rosa Montana	Violet	Violet	Violet	Entire	8
37	3171-22	Salatovyy goluboy × open pollination	Violet	Violet	Violet	Entire	9
38	3169-22	Lekar' × Rosa Montana	Violet	Violet	White-violet	Center, gradient	5
39	3177-22	705029 × Gala	Red	Red	Red	Entire	8
40	3167-22	Kumach × Blue Congo	Dark-violet	Violet	Violet	Entire	9
41	3173-22	All Red × Blue Congo	Violet	Violet	Violet	Marble	8

End of table 1

42	3166-22	All Blue × Gala	Red	Red	Yellow-pink	Center	2
43	3168-22	Severnoye siyanie × Russkiy souvenir	Violet	Violet	Violet	Entire	9
44	3165-22	Blue Congo × Bellarosa	Violet	Violet	Violet	Entire	9
45	3176-22	Pigmei × Blue Congo	Violet	Violet	Violet	Marble	8
46	3172-22	4421-7 × Rosa Montana	Violet	Violet	Violet	Entire	7

Таблица 2

SCAR-маркеры генов Rpi, использованные в исследовании

Ген	Размер маркера, п. н.	Температура отжига, °С	Последовательности праймеров	Ссылка
R1	1205	65	F: CACTCGTGACATATCCTCACTA R: GTAGTACCTATCTTATTTCTGCAAGAAT	[21]
R2	686	54	F: GCTCCTGATACGATCCATG R: ACGGCTTCTTGAATGAA	[22]
R3a	1380	64	F: TCCGACATGTATTGATCTCCCTG R: AGCCACTTCAGCTTCTTACAGTAGG	[23]
R3b	378	64	F: GTCGATGAATGCTATGTTTCTCGAGA R: ACCAGTTTCTTGCAATTCCAGATTG	[24]
Rpi-blb1 = Rpi-sto1	890	65	F: ACCAAGGCCACAAGATTCTC R: CCTGCGGTTCTGTTAATACA	[25]

Table 2

SCAR markers of Rpi genes used in the study

Gene	Marker size, b. p.	Annealing temperature, °C	Primer's sequences	Reference
R1	1205	65	F: CACTCGTGACATATCCTCACTA R: GTAGTACCTATCTTATTTCTGCAAGAAT	[21]
R2	686	54	F: GCTCCTGATACGATCCATG R: ACGGCTTCTTGAATGAA	[22]
R3a	1380	64	F: TCCGACATGTATTGATCTCCCTG R: AGCCACTTCAGCTTCTTACAGTAGG	[23]
R3b	378	64	F: GTCGATGAATGCTATGTTTCTCGAGA R: ACCAGTTTCTTGCAATTCCAGATTG	[24]
Rpi-blb1 = Rpi-sto1	890	65	F: ACCAAGGCCACAAGATTCTC R: CCTGCGGTTCTGTTAATACA	[25]

Полевая оценка. В ходе полевой оценки в течение трех лет фиксировали визуальное наличие патогена и оценивали по 9-балльной шкале, где 9 – полное отсутствие визуальных признаков поражения фитофторозом, 8 – единичные пятна, 7 – поражено до ¼ поверхности листьев, 6 – поражено более ¼, но менее ½ поверхности листьев, 5 – поражено до ½ поверхности листьев, 4 – поражено более ½ поверхности листьев, 3 – поражено до ¾ поверхности, 2 – поражено более ¾ поверхности листьев, 1 – поражена вся площадь листьев.

При оценке как полевой, так и лабораторной устойчивости к фитофторозу в качестве положительного контроля использовали сорт Ильинский (восприимчивый), а в качестве отрицательного – высокоустойчивый сорт Sarpo Mira, несущий как минимум 5 генов устойчивости (R3a, R3b, R4, Rpi-Smira1 и Rpi-Smira2/R8) [20].

ПЦР-анализ. Для определения наличия доминантных олигогенов устойчивости к фитофторозу применяли молекулярно-генетические методы на основе ПЦР. Были использованы молекулярные

маркеры Rpi-генов (R1, R2/Rpi-blb3, R3a, R3b, Rpi-blb1 = Rpi-sto1), перечисленные в таблице 2.

Геномную ДНК выделяли по протоколу, основанному на СТАВ-методе Sagai – Maroof [26]. ПЦР проводилась в 25 мкл реакционной смеси, содержащей 1 реакционный буфер, 0,25 мМ dNTPs, 2,5 мМ хлорида магния, 0,2 мМ каждого из праймеров, 1 ед. Taq-полимеразы и геномную ДНК. Амплификацию осуществляли в термоциклере (Thermo Fisher) при параметрах, соответствующих каждой паре праймеров. Амплифицированные фрагменты разделяли при помощи электрофореза в агарозном геле с концентрацией агарозы 1,5 %.

Статистическая обработка полученных данных. Для статистической обработки полученных данных использовали Microsoft Excel.

Результаты (Results)

Существуют два типа устойчивости к фитофторозу: сверхчувствительность (вертикальная, или специфическая, устойчивость), обусловленная R-генами и эффективная только против некоторых рас возбудителя, которые несут и экспрессируют

аллель авирулентности, совместимый с соответствующим R-геном хозяина; и полевая устойчивость (горизонтальная, или общая), которая неспецифична для расы возбудителя. В полевых условиях эти два типа устойчивости сложно различимы [27].

Исследователями отмечено, что полевая устойчивость к фитофторозу (прежде всего ботвы) характеризуется несколькими факторами: устойчивость к проникновению, устойчивость к распространению, устойчивость к росту и размножению патогена, которые наследуются как независимые признаки. Сумма этих механизмов определяет наблюдаемый уровень устойчивости сортов к фитофторозу в полевых условиях [28]. Исходя из понимания устойчивости как комплексного признака, состоящего из нескольких независимых компонентов, возможно подбирать исходные родительские формы картофеля, дополняющие друг друга по отдельным компонентам.

В таблице 3 представлены результаты лабораторной и полевой оценки устойчивости к фитофторозу листьев и клубней 46 новых перспективных образцов картофеля с пигментированной мякотью.

По результатам лабораторного скрининга выделено 4 образца с очень высокой и 25 образцов с высокой устойчивостью, 15 характеризовались средней устойчивостью, 2 образца были восприимчивыми к фитофторозу листьев.

При лабораторной оценке учет степени поражения листа фитофторозом проводится в два этапа с интервалом в 24 часа, что позволяет оценить степень проникновения и динамику распространения патогена. Оценка степени поражения *очень высокоустойчивых образцов* (7,1–9,0 балла) по первому и второму учету различалась не более чем на 1 балл, что свидетельствует о наличии у них механизмов, препятствующих как проникновению, так и распространению патогена в ткани листа. Реакция этих гибридов на заражение выражена по типу сверхчувствительности.

При этом также выделяется группа *высокоустойчивых* к фитофторозу листьев (5,1–7,0 балла) образцов. Гибриды этой группы показали меньшее сопротивление к проникновению инфекции, но ее дальнейшее распространение было затруднено. Например, формы 686А-58-21, 686А-19-21, 687А-4-21 имеют различия в оценке по первым двум учетам в пределах 0,6 балла. В то же время гибриды 687А-5-31, 633-2-21, 3164-22 имеют разницу между первым и вторым учетом более 2 баллов.

Группа *восприимчивых (средне- и низкоустойчивых)* образцов (с итоговой оценкой ниже 5,0 балла) характеризуется в основном средней устойчивостью к проникновению патогена, но последующим интенсивным его распространением в тканях листа. Поэтому в эпифитотийные годы эта группа

гибридов будет сильно поражаться патогеном и потребует количественного увеличения пестицидных обработок.

В полевых условиях в отсутствие массового развития фитофтороза 18 образцов показали очень высокую степень устойчивости, 15 – высокую, 11 – среднюю, 2 – низкую. Таким образом, отсутствует сильная корреляция между лабораторной и полевой устойчивостью листьев в изучаемой выборке (коэффициент корреляции Пирсона – 0,35), что может отличаться от ранее опубликованных данных. Некоторые исследования демонстрируют сильную взаимосвязь показателей полевой и лабораторной устойчивости (коэффициент корреляции Пирсона – около 0,9) [27; 29]. Различия в результатах полевой оценки и лабораторного тестирования прежде всего объясняются тем, что в лабораторном тесте создаются наиболее благоприятные условия для развития инфекции [29], а для заражения использовался сложный инокулом различных рас патогена. Данные различия также можно объяснить вкладом других органов растения в развитие устойчивости [30]. Следует также учитывать, что на горизонтальную устойчивость оказывают влияние условия окружающей среды. Поэтому при оценке стабильности устойчивости к фитофторе очень важно подвергать изучаемые образцы воздействию сложных изолятов *P. infestans* в контрастных условиях в лабораторных тестах [31].

Многие авторы отмечают слабую связь между устойчивостью к фитофторозу листьев и клубней картофеля [29]. Согласно полученным нами данным, корреляция между устойчивостью листьев и клубней в изучаемой выборке также отсутствует (коэффициент корреляции Пирсона – 0,03). Устойчивость ботвы и клубней проявляется независимо и контролируется, по-видимому, разными системами полигенов. Поэтому для выделения генотипов, сочетающих обе эти устойчивости, требуется получение и анализ большого объема гибридного материала.

По устойчивости клубней к заражению фитофторозом в лабораторных условиях генотипы распределились следующим образом: 12 очень высокоустойчивых, 19 высокоустойчивых, 11 среднеустойчивых, 4 низкоустойчивых.

Устойчивость к фитофторозу клубней, как и листьев, является полигенным признаком, гибриды с устойчивыми к фитофторозу клубнями можно получить при использовании любого материала, хотя частота их появления прямо пропорциональна устойчивости родительских форм. Нами выделен ряд форм картофеля с пигментированной мякотью клубней, сочетающих обе устойчивости на высоком уровне.

Устойчивость к фитофторозу новых перспективных гибридов картофеля с пигментированной мякотью клубней

№ п/п	Селекционный номер	Происхождение	Лабораторная оценка листьев, балл			Полевая устойчивость, балл	Лабораторная оценка устойчивости клубней, балл
			1-й учет	2-й учет	Итог. балл		
1	686А-58-21	54-10-3 × Терра Роза	7	6,7	6,85	7	5,6
2	686А-19-21	54-10-3 × Терра Роза	7	7	7	9	6,4
3	687А-18-21	(М16 × 31ТС) × Гала	7	5,6	6,3	7	7,2
4	621-2-21	Успех × Терра Роза	7	5,6	6,3	7	5,8
5	683-1-21	60-10-6 × Терра Роза	5	4,2	4,6	9	6,8
6	608-56-21	Барин × Терра Роза	6	4,6	5,3	7	6,2
7	687А-4-21	(М16 × 31ТС) × Гала	6	5,6	5,8	9	6,7
8	686А-4-21	54-10-3 × Терра Роза	6	5,5	5,75	9	3,4
9	687А-5-21	(М16 × 31ТС) × Гала	6,6	4,3	5,45	7	6
10	687А-1-21	(М16 × 31ТС) × Гала	6	5,8	5,9	7	2,6
11	633-2-21	59У01-3 × Терра Роза	8	5,3	6,65	9	3,8
12	654-1-21	М16-31Тс × Терра Роза	6	5,6	5,8	9	4,6
13	686А-18-21	54-10-3 × Терра Роза	6	5,3	5,65	7	7
14	686А-9-21	54-10-3 × Терра Роза	5,6	5,3	5,45	9	4,2
15	613-1-21	КС211ХУ04-10 × Гала	6	5,3	5,65	7	7
16	608-58-21	Барин × Терра Роза	8	7,9	7,95	7	9
17	623-1-21	726 × 46-98-6	4	2,1	3,05	3	7,8
18	654-2-21	М16-31Тс × Терра Роза	7	6,2	6,6	7	4,4
19	686А-17-21	54-10-3 × Терра Роза	5	3,6	4,3	9	4,7
20	623-2-21	726 × 46-98-6	6	4,4	5,2	9	6,2
21	686А-21-21	54-10-3 × Терра Роза	6	4,3	5,15	7	5,2
22	654-3-21	М16-31Тс × Терра Роза	7	5,7	6,35	9	8,4
23	662-3-21	(1229 × 5/1 ЦВ) + (Лель × 5/1)	6	4,8	5,4	9	3
24	687А-17-21	(М16 × 31ТС) × Гала	6	5,2	5,6	9	4,9
25	617-2-21	4421-13 × Blue Congo	6	3,6	4,8	5	3
26	686А-14-21	54-10-3 × Терра роза	6	2,5	4,25	5	5
27	618-1-21	1049 × Бриз	6	2,8	4,4	9	1
28	686А-10-21	54-10-3 × Терра Роза	6	3	4,5	9	4,8
29	686А-46-21	54-10-3 × Терра Роза	7,6	6,9	7,25	7	7,8
30	3178-22	Кумач × Блю Конго	5,6	1,6	3,6	5	6,8
31	3164-22	5 сир 302290.23	7	3,4	5,2	7	6,55
32	3175-22	2775-10 × Роза Монтана	8	8	8	9	5,5
33	3174-22	705029 × Кенза	5,6	2,4	4	5	4,6
34	3163-22	2сир 302289.41	6	5,3	5,65	9	7,2
35	3179-22	Лекарь × Роза Монтана	5,6	3,96	4,78	5	9
36	3170-22	Василек × Роза Монтана	5,3	2,8	4,05	5	6,7
37	3171-22	Салатовый голубой × свободное опыление	6	5,1	5,55	9	7,7

Окончание таблицы 3

Агротехнологии

38	3169-22	Лекарь × Роза Монтана	6	4	5	5	6,2
39	3177-22	705029 × Гала	5,8	1	3,4	5	3,2
40	3167-22	Кумач × Блю Конго	5,5	3,8	4,65	5	5,9
41	3173-22	Алл Ред × Блю Конго	5	3	4	5	7
42	3166-22	Алл Блю × Гала	4,8	1	2,9	3	7
43	3168-22	Северное сияние × Русский сувенир	8	7,4	7,7	9	8,4
44	3165-22	Блю Конго × Беллароза	6	5	5,5	7	8
45	3176-22	Пигмей × Блю Конго	6	1	3,5	5	8,6
46	3172-22	4421-7 × Роза Монтана	6,8	6,8	6,8	7	8,6
47	Отрицательный контроль	Sarpo Mira	7,0	6,3	6,7	9,0	9,0
48	Положительный контроль	Ильинский	5,0	4,6	4,8	7,0	5,6

Table 3
Resistance to late blight of new promising potato hybrids with pigmented tuber flesh

No.	Breeding number	Origin	Laboratory assessment of leaves, score			Field resistance, score	Laboratory assessment of tuber resistance, score
			1st count	2nd count	Overall score		
1	686A-58	54-10-3 × Terra Rosa	7	6,7	6,85	7	5,6
2	686A-19	54-10-3 × Terra Rosa	7	7	7	9	6,4
3	687A-18	(M16 × 31TC) × Gala	7	5,6	6,3	7	7,2
4	621-2-21	Uspekhh × Terra Rosa	7	5,6	6,3	7	5,8
5	683-1-21	60-10-6 × Terra Rosa	5	4,2	4,6	9	6,8
6	608-56-21	Barin × Terra Rosa	6	4,6	5,3	7	6,2
7	687A-4	(M16 × 31TC) × Gala	6	5,6	5,8	9	6,7
8	686A-4	54-10-3 × Terra Rosa	6	5,5	5,75	9	3,4
9	687A-5	(M16 × 31TC) × Gala	6,6	4,3	5,45	7	6
10	687A-1	(M16 × 31TC) × Gala	6	5,8	5,9	7	2,6
11	633-2-21	59Y01-3 × Terra Rosa	8	5,3	6,65	9	3,8
12	654-1	(M16 × 31TC) × Gala	6	5,6	5,8	9	4,6
13	686A-18	54-10-3 × Terra Rosa	6	5,3	5,65	7	7
14	686A-9	54-10-3 × Terra Rosa	5,6	5,3	5,45	9	4,2
15	613-1-21	KS211KhU04-10 × Gala	6	5,3	5,65	7	7
16	608-58-21	Barin × Terra rosa	8	7,9	7,95	7	9
17	623-1-21	726 × 46-98-6	4	2,1	3,05	3	7,8
18	654-2-21	(M16 × 31TC) × Gala	7	6,2	6,6	7	4,4
19	686A-17	54-10-3 × Terra Rosa	5	3,6	4,3	9	4,7
20	623-2-21	726 × 46-98-6	6	4,4	5,2	9	6,2
21	686A-21	54-10-3 × Terra Rosa	6	4,3	5,15	7	5,2
22	654-3-21	(M16 × 31TC) × Gala	7	5,7	6,35	9	8,4
23	662-3-21	(1229 × 5/1TsV) × (Lel' × 5/1)	6	4,8	5,4	9	3
24	687A-17	(M16 × 31TC) × Gala	6	5,2	5,6	9	4,9
25	617-2-21	4421-13 × Blue Congo	6	3,6	4,8	5	3
26	686A-14	54-10-3 × Terra Rosa	6	2,5	4,25	5	5

27	618-1-21	1049 × Briz	6	2,8	4,4	9	1
28	686A-10	54-10-3 × Terra Rosa	6	3	4,5	9	4,8
29	686A-46	54-10-3 × Terra Rosa	7,6	6,9	7,25	7	7,8
30	3178-22	Kumach × Blue Congo	5,6	1,6	3,6	5	6,8
31	3164-22	5 cip 302290.23	7	3,4	5,2	7	6,55
32	3175-22	2775-10 × Rosa Montana	8	8	8	9	5,5
33	3174-22	705029 × Kenza	5,6	2,4	4	5	4,6
34	3163-22	2cip 302289.41	6	5,3	5,65	9	7,2
35	3179-22	Lekar' × Rosa Montana	5,6	3,96	4,78	5	9
36	3170-22	Vasilek × Rosa Montana	5,3	2,8	4,05	5	6,7
37	3171-22	Salatovyy goluboy × open pollination	6	5,1	5,55	9	7,7
38	3169-22	Lekar' × Rosa Montana	6	4	5	5	6,2
39	3177-22	705029 × Gala	5,8	1	3,4	5	3,2
40	3167-22	Kumach × Blue Congo	5,5	3,8	4,65	5	5,9
41	3173-22	All Red × Blue Congo	5	3	4	5	7
42	3166-22	All Blue × Gala	4,8	1	2,9	3	7
43	3168-22	Severnoye siyaniye × Russkiy suvenir	8	7,4	7,7	9	8,4
44	3165-22	Blue Congo × Bellarosa	6	5	5,5	7	8
45	3176-22	Pigmey × Blue Congo	6	1	3,5	5	8,6
46	3172-22	4421-7 × Rosa Montana	6,8	6,8	6,8	7	8,6
47	Positive control	Sarpo Mira	7,0	6,3	6,7	9,0	9,0
48	Negative control	Il'inskiy	5,0	4,6	4,8	7,0	5,6

Среди изученных перспективных гибридов выделился 3168-22, который показал очень высокую стабильную устойчивость по всем трем критериям оценки. Также следует отметить гибриды 686A-19-21, 687A-18-21, 687A-4-21, 608-58-21, 623-2-21, 654-3-21, 686A-46-21, 3175-22, 3163-22, 3171-22, 3165-22, 3172-22, сочетающие очень высокую и высокую степени полевой устойчивости и устойчивости листьев и клубней. Гибриды 686A-58-21, 621-2-21, 608-56-21, 687A-5-21, 686A-18-21, 613-1-21, 686A-21-21, 3164-22 показали стабильно высокую устойчивость по всем трем критериям. Использование их в дальнейшей селекции позволит существенно повысить выход гибридов с нужным уровнем устойчивости.

У новых перспективных форм картофеля с пигментированной мякотью клубней было определено наличие маркеров четырех *R*-генов устойчивости к фитофторозу. Выявленные маркеры генов *R1*, *R2*, *R3a*, *R3b*, вероятно, были перенесены в геном картофеля из *S. demissum*. Маркеры генов устойчивости *Rpi-blb1*, *Rpi-sto1* в исследуемом материале обнаружены не были, что может указывать на то, что такие виды, как *S. bulbocastanum* и *S. stoloniferum*,

из геномов которых, вероятно, были перенесены данные маркеры, в родословной изучаемых гибридов отсутствуют.

В таблице 4 представлены результаты ДНК-маркирования генов устойчивости к фитофторозу перспективных гибридов картофеля с пигментированной мякотью клубней.

Только в генотипе образца 3175-22 идентифицированы сразу 4 маркера генов устойчивости. В генотипе 686A-14 обнаружено 3 маркера. Из исследуемых образцов 9 сочетают 2 гена, 15 образцов имеют только один ген устойчивости. Наиболее часто встречающимся маркером среди изучаемых образцов, в том числе в сочетании с другими маркерами, является *R3b*. У 20 генотипов не выявлено ни одного из анализируемых ДНК-маркеров (таблица 5).

Не было установлено зависимости между наличием маркеров *Rpi*-генов, их количеством и лабораторной устойчивостью изучаемых образцов. Образцы 621-2-21, 608-56-21, 686A-18-21, 613-1-21, 608-58-21, 686A-46-21, 3163-22, 3165-22 показали стабильную высокую полевую и лабораторную устойчивость листьев и клубней, несмотря на отсутствие соответствующих маркеров.

Таблица 4

Наличие маркеров устойчивости к фитофторозу у перспективных гибридов с пигментированной мякотью

Агротехнологии

№ п/п	Селекционный номер	Происхождение	Маркеры генов устойчивости к фитофторозу			
			R1-1250	R2-686	R3a-1380	R3b-378
			Ген R1	Ген R2	Ген R3a	Ген R3b
1	686A-58-21	54-10-3 × Терра Роза	–	–	–	+
2	686A-19-21	54-10-3 × Терра Роза	–	–	–	+
3	687A-18-21	(M16 × 31TC) × Гала	–	–	–	+
4	621-2-21	Успех × Терра Роза	–	–	–	–
5	683-1-21	60-10-6 × Терра Роза	–	–	+	+
6	608-56-21-21	Барин × Терра Роза	–	–	–	–
7	687A-4-21	(M16 × 31TC) × Гала	–	+	–	+
8	686A-4-21	54-10-3 × Терра Роза	–	–	–	–
9	687A-5-21	(M16 × 31TC) × Гала	–	–	+	+
10	687A-1-21	(M16 × 31TC) × Гала	–	–	–	–
11	633-2-21	59У01-3 × Терра Роза	–	–	–	+
12	654-1-21	(M16 × 31TC) × Гала	–	–	+	+
13	686A-18-21	54-10-3 × Терра Роза	–	–	–	–
14	686A-9-21	54-10-3 × Терра Роза	+	–	–	–
15	613-1-21	КС211ХУ04-10 × Гала	–	–	–	–
16	608-58-21	Барин × Терра Роза	–	–	–	–
17	623-1-21	726 × 46-98-6	–	–	–	+
18	654-2-21	(M16 × 31TC) × Гала	–	–	–	+
19	686A-17-21	54-10-3 × Терра Роза	–	–	–	–
20	623-2-21	726 × 46-98-6	+	–	–	+
21	686A-21	54-10-3 × Терра Роза	+	–	–	+
22	654-3-21	(M16 × 31TC) × Гала	–	–	–	+
23	662-3-21	(1229 × 5/ЩВ) × (Лель × 5/1)	–	–	–	–
24	687A-17-21	(M16 × 31TC) × Гала	–	–	–	–
25	617-2-21	4421-13 × Блю Конго	–	–	–	+
26	686A-14-21	54-10-3 × Терра Роза	+	–	+	+
27	618-1-21	1049 × Бриз	–	–	–	+
28	686A-10-21	54-10-3 × Терра Роза	+	–	–	–
29	686A-46-21	54-10-3 × Терра Роза	–	–		–
30	3178-22	Кумач × Блю Конго	–	–	–	–
31	3164-22	5 сир 302290.23	–	–	+	+
32	3175-22	2775-10 × Роза Монтана	+	+	+	+
33	3174-22	705029 × Кенза	–	–	–	–
34	3163-22	2сир 302289.41	–	–	–	–
35	3179-22	Лекарь × Роза Монтана	–	–	–	–
36	3170-22	Василек × Роза Монтана	–	–	–	–
37	3171-22	Салатовый голубой × свободное опыление	+	–	–	–
38	3169-22	Лекарь × Роза Монтана	+	–	–	–
39	3177-22	705029 × Гала	+	+	–	–
40	3167-22	Кумач × Блю Конго	–	–	–	–
41	3173-22	Алл Ред × Блю Конго	–	–	–	–
42	3166-22	Алл Блю × Гала	–	–	–	–
43	3168-22	Северное сияние × Русский сувенир	–	+	–	–
44	3165-22	Блю Конго × Беллароза	–	–	–	–
45	3176-22	Пигмей × Блю Конго	+	+	–	–
46	3172-22	4421-7 × Роза Монтана	–	+	–	–

Table 4

Presence of late blight resistance markers in promising hybrids with pigmented flesh

No.	Breeding number	Origin	Markers of late blight resistance genes			
			R1-1250	R2-686	R3a-1380	R3b-378
			gene R1	gene R2	gene R3a	gene R3b
1	686A-58	54-10-3 × Terra Rosa	–	–	–	+
2	686A-19	54-10-3 × Terra Rosa	–	–	–	+
3	687A-18	(M16 × 31TC) × Gala	–	–	–	+
4	621-2-21	Uspekh × Terra Rosa	–	–	–	–
5	683-1-21	60-10-6 × Terra Rosa	–	–	+	+
6	608-56-21	Barin × Terra Rosa	–	–	–	–
7	687A-4	(M16 × 31TC) × Gala	–	+	–	+
8	686A-4	54-10-3 × Terra Rosa	–	–	–	–
9	687A-5	(M16 × 31TC) × Gala	–	–	+	+
10	687A-1	(M16 × 31TC) × Gala	–	–	–	–
11	633-2-21	59Y01-3 × Terra Rosa	–	–	–	+
12	654-1	(M16 × 31TC) × Gala	–	–	+	+
13	686A-18	54-10-3 × Terra Rosa	–	–	–	–
14	686A-9	54-10-3 × Terra Rosa	+	–	–	–
15	613-1-21	KS211KhU04-10 × Gala	–	–	–	–
16	608-58-21	Barin × Terra Rosa	–	–	–	–
17	623-1-21	726 × 46-98-6	–	–	–	+
18	654-2-21	(M16 × 31TC) × Gala	–	–	–	+
19	686A-17	54-10-3 × Terra Rosa	–	–	–	–
20	623-2-21	726 × 46-98-6	+	–	–	+
21	686A-21	54-10-3 × Terra Rosa	+	–	–	+
22	654-3-21	(M16 × 31TC) × Gala	–	–	–	+
23	662-3-21	(1229 × 5/1TsV) × (Lel' × 5/1)	–	–	–	–
24	687A-17	(M16 × 31TC) × Gala	–	–	–	–
25	617-2-21	4421-13 × Blue Congo	–	–	–	+
26	686A-14	54-10-3 × Terra Rosa	+	–	+	+
27	618-1-21	1049 × Briz	–	–	–	+
28	686A-10	54-10-3 × Terra Rosa	+	–	–	–
29	686A-46	54-10-3 × Terra Rosa	–	–		–
30	3178-22	Kumach × Blue Congo	–	–	–	–
31	3164-22	5 cip 302290.23	–	–	+	+
32	3175-22	2775-10 × Rosa Montana	+	+	+	+
33	3174-22	705029 × Kenza	–	–	–	–
34	3163-22	2cip 302289.41	–	–	–	–
35	3179-22	Lekar' × Rosa Montana	–	–	–	–
36	3170-22	Vasilek × Rosa Montana	–	–	–	–
37	3171-22	Salatovyy goluboy × open pollination	+	–	–	–
38	3169-22	Lekar' × Rosa Montana	+	–	–	–
39	3177-22	705029 × Gala	+	+	–	–
40	3167-22	Kumach × Blue Congo	–	–	–	–
41	3173-22	All Red × Blue Congo	–	–	–	–
42	3166-22	All Blue × Gala	–	–	–	–
43	3168-22	Severnoye siyaniye × Russkiy souvenir	–	+	–	–
44	3165-22	Blue Congo × Bellarosa	–	–	–	–
45	3176-22	Pigmey × Blue Congo	+	+	–	–
46	3172-22	4421-7 × Rosa Montana	–	+	–	–

Таблица 5

Частота встречаемости генотипов в исследуемой выборке

Генотип	Количество образцов	Частота встречаемости
R1	4	0,086956522
R2	2	0,043478261
R3b	9	0,195652174
R1R2	2	0,043478261
R1R3b	2	0,043478261
R2R3b	1	0,02173913
R3aR3b	4	0,086956522
R1R3aR3b	1	0,02173913
R1R2R3aR3b	1	0,02173913
Маркеры отсутствуют	20	0,434782609

Table 5

Frequency of genotypes in the study sample

Genotype	Number of samples	Frequency
R1	4	0.086956522
R2	2	0.043478261
R3b	9	0.195652174
R1R2	2	0.043478261
R1R3b	2	0.043478261
R2R3b	1	0.02173913
R3aR3b	4	0.086956522
R1R3aR3b	1	0.02173913
R1R2R3aR3b	1	0.02173913
No markers	20	0.434782609

Многие авторы исследовали взаимосвязь между наличием *Rpi*-генов и устойчивостью картофеля к фитофторе как полевой, так и в лабораторных тестах. Некоторые отмечают тесную связь устойчивости по результатам полевых и лабораторных тестов с присутствием *R*-генов, причем устойчивость возрастала с увеличением числа выявленных маркеров [29]. Степень устойчивости также объяснялась не только количеством, но и комбинацией *R*-генов. В то же время в других работах показано отсутствие четких корреляций между количеством выявленных маркеров *Rpi*-генов и уровнем устойчивости [32].

Отсутствие заметных корреляций между лабораторной и полевой устойчивостью, а также наличием и количеством идентифицированных маркеров *Rpi*-генов может быть связано с тем, что в исследуемых образцах были обнаружены маркеры этих генов, предположительно связанные с *S. demissum*. Появление новых вирулентных штаммов *P. infestans* во многом способствовало преодолению устойчивости, полученной от *S. demissum*. В изучаемых образцах отсутствовали маркеры генов от *S. stoloniferum* и *S. bulbocastanum*, контролирующей устойчивость к более широкому спектру рас фитофторы. Скрининг на наличие маркеров, которые ассоциированы с другими видами *Solanum*, например, такими как *S. venturi* (маркер *Rpi-vnt1*), в нашем исследовании не проводился. Наличие в

родословной перечисленных видов и других видов *Solanum*, несущих *R*-гены, ранее не задействованные в крупномасштабной селекции, могло бы замедлить преодоление устойчивости.

Еще одной причиной отсутствия видимых связей может быть использование в лабораторных тестах сложного инокулюма, содержащего различные расы *P. Infestans*. Ряд генотипов с наличием маркеров двух генов устойчивости, например 3177-22, по результатам лабораторной и полевой оценки оказался менее устойчив, чем с одним геном (3168-22). Таким образом, в данном исследовании однозначно оценить вклад горизонтальной и вертикальной устойчивости не представляется возможным. Это подтверждает сложный характер генетического контроля признака фитофтороустойчивости, которую могут обеспечивать другие гены вертикальной устойчивости в сочетании с генами горизонтальной устойчивости.

При заражении вирулентной расой фитофторы степень пораженности растений с одними и теми же *R*-генами бывает различной и зависит от присутствия полигенов, контролирующей полевую (горизонтальную) устойчивость. *R*-гены обеспечивают иммунитет к определенным расам гриба, но при появлении новых рас защитного действия не оказывают, поэтому селекция на фитофтороустойчивость, основанная лишь на доминантных генах вертикаль-

ной устойчивости, малоэффективна, и необходимо комбинировать обе устойчивости [28].

Действие *R*-генов не всегда распространяется на клубни, и последние могут поражаться расами, к которым листья устойчивы. Это связано, по видимому, с пониженным уровнем метаболической активности клубней и поэтому с медленным протеканием активных защитных реакций, которые в листьях идут с достаточной скоростью.

Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

Результаты оценки новых гибридов картофеля с пигментированной мякотью клубней свидетельствуют об отсутствии генетических барьеров в совмещении высокой фитофтороустойчивости ботвы и клубней с повышенным содержанием антоцианов.

Устойчивые к фитофторозу гибриды выщепляются практически во всех комбинациях, хотя их количество различно, что обусловлено особенностями родительских генотипов и спецификой первоначального отбора, при котором предпочтение отдается урожайности и качеству клубней. При этом первоначальная полевая оценка фитофтороустойчивости не всегда возможна в отсутствие подходящих условий для массового развития гриба.

Следует отметить возникновение положительных трансгрессий, которые дают возможность подбирать компоненты для скрещиваний также среди форм, слабо и средне поражаемых патогеном, но с другими хозяйственно ценными признаками [28].

В результате изучения около 3000 гибридов, полученных в 23 гибридных комбинациях скрещива-

ний, выделены перспективные формы, сочетающие высокую устойчивость к фитофторозу с пигментированной мякотью клубней и комплексом других хозяйственно ценных признаков.

Среди новых перспективных гибридов картофеля с пигментированной мякотью клубней нами выделены формы, которые характеризуются высокой устойчивостью листьев и клубней. Их высокая устойчивость подтверждается лабораторными тестами и трехлетней оценкой в полевых условиях на естественном инфекционном фоне.

В настоящее время ассортимент картофеля с цветной мякотью довольно ограничен. Создание новых форм картофеля с высоким содержанием антоцианов не только решает задачу расширения разнообразия существующего сортимента, но и способствует выделению новых источников и доноров этих признаков для селекции, так как полученные нами формы представляют следующую генерацию гибридов с новым уровнем и сочетанием хозяйственно ценных признаков

Однако потенциал генетической изменчивости и возможности традиционных методов селекции в дальнейшем повышении продуктивности и качества урожая форм картофеля с повышенной питательной ценностью далеко не исчерпаны.

Селекция устойчивого к фитофторозу сорта ввиду сложного полигенного контроля и наследования большинства хозяйственно ценных признаков всегда в конечном своем выражении представляет компромисс с урожайностью и качеством.

Библиографический список

1. Eichhorn C., Winterhalter P. Anthocyanins from pigmented potato (*Solanum tuberosum* L.) varieties // Food Research International. 2005. No. 38. Pp. 943–948. DOI: 10.1016/j.foodres.2005.03.011.
2. Поливанова О. Б., Гинс Е. М. Антиоксидантная активность пигментированного картофеля (*Solanum tuberosum* L.), содержание антоцианов, их биосинтез и физиологическая роль // Овощи России. 2019. № 6 (50). С. 84–90. DOI: 10.18619/2072-9146-2019-6-84-90.
3. Jo K. R., Kim C. J., Kim S. J., Kim T. Y., Bergervoet M., Jongsma M. A., Visser R. G., Jacobsen E., Vossen J. H. Development of late blight resistant potatoes by cisgene stacking // BMC Biotechnology. 2014. No. 14. Article number 50. DOI: 10.1186/1472-6750-14-50.
4. Rogozina E. V., Gurina A. A., Chalaya N. A., Zoteyeva N. M., Kuznetsova M. A., Beketova M. P., Muratova O. A., Sokolova E. A., Drobyazina P. E., Khavkin E. E. Diversity of Late Blight Resistance Genes in the VIR Potato Collection // Plants. 2023. No. 12 (2). Article number 273. DOI: 10.3390/plants12020273.
5. Haverkort A. J., Boonekamp P. M., Hutten R., Jacobsen E., Lotz L. A. P., Kessel G. J. T., Vossen J. H., Visser R. G. F. Durable late blight resistance in potato through dynamic varieties obtained by cisgenesis: scientific and societal advances in the DuRPh project // Potato Research. 2016. No. 59. Pp. 35–66. DOI: 10.1007/s11540-015-9312-6.
6. Paluchowska P., Śliwka J., Yin Z. Late blight resistance genes in potato breeding // Planta. 2022. No. 255. Article number 127. DOI: 10.1007/s00425-022-03910-6.
7. Meade F., Hutten R., Wagener S., Prigge V., Dalton E., Kirk H. G., Griffin D., Milbourne D. Detection of novel QTLs for late blight resistance derived from the wild potato species *Solanum microdontum* and *Solanum pampasense* // Genes. 2020. No. 11 (7). Article number 732. DOI: 10.3390/genes11070732.
8. Tiwari J. K., Rawat S., Luthra S. K., Zinta R., Sahu S., Varshney S., Kumar V., Dalamu D., Mandadi N., Kumar M., Chakrabarti S. K., Rao A. R., Rai A. Genome sequence analysis provides insights on genomic variation and late blight resistance genes in potato somatic hybrid (parents and progeny) // Molecular Biology Reports. 2021. No. 48 (1). Pp. 623–635. DOI: 10.1007/s11033-020-06106-x.

9. Kieu N. P., Lenman M., Wang E. S., Petersen B. L., Andreasson E. Mutations introduced in susceptibility genes through CRISPR/Cas9 genome editing confer increased late blight resistance in potatoes // *Scientific Reports*. 2021. No. 11. Article number 4487. DOI: 10.1038/s41598-021-83972-w.
10. Hegde N., Joshi S., Soni N., Kushalappa A. C. The caffeoyl-CoA O-methyltransferase gene SNP replacement in Russet Burbank potato variety enhances late blight resistance through cell wall reinforcement // *Plant Cell Reports*. 2021. No. 40 (1). Pp. 237–254. DOI: 10.1007/s00299-020-02629-6.
11. Angmo D., Sharma S. P., Kalia A. Breeding strategies for late blight resistance in potato crop: recent developments // *Molecular Biology Reports*. 2023. No. 50 (9). Pp. 7879–7891. DOI: 10.1007/s11033-023-08577-0.
12. Duan Y., Duan S., Xu J., Zheng J., Hu J., Li X., Li B., Li G., Jin L. Late blight resistance evaluation and genome-wide assessment of genetic diversity in wild and cultivated potato species // *Frontiers in Plant Science*. 2021. No. 12. Article number 710468. DOI: 10.3389/fpls.2021.710468.
13. Cucak M., de Andrade Moral R., Fealy R., Lambkin K., Kildea S. Opportunities for improved potato late blight management in the republic of ireland: field evaluation of the modified irish rules crop disease risk prediction model // *Phytopathology*. 2021. No. 111 (8). Pp. 1349–1360. DOI: 10.1094/PHYTO-01-20-0011-R.
14. Dalamu, Tiwari J. K., Bairwa A., Bhatia N., Zinta R., Kaushal N., Kumar V., Sharma A. K., Sharma S., Choudhary B., Luthra S. K., Buckseth T., Singh R. K., Thakur A. K., Kumar M., Kumar D. Resistance evaluation for native potato accessions against late blight disease and potato cyst nematodes by molecular markers and phenotypic screening in India // *Life*. 2022. No. 13 (1). Article number 33. DOI: 10.3390/life13010033.
15. Perez W., Alarcon L., Rojas T., Correa Y., Juarez H., Andrade-Piedra J. L., Anglin N. L., Ellis D. Screening south american potato landraces and potato wild relatives for novel sources of late blight resistance // *Plant Disease*. 2022. No. 106 (7). Pp. 1845–1856. DOI: 10.1094/PDIS-07-21-1582-RE.
16. Дзедзаев Х. Т., Газданова И. О., Бекмурзов Б. В. Биологическая борьба с фитофторозом картофеля, вызываемым *Phytophthora infestans* // *Аграрный вестник Урала*. 2023. Т. 23, № 09. С. 2–10.
17. Симаков Е. А. Складорова Н. П., Яшина И. М. Методические указания по технологии селекционного процесса картофеля. Москва: Достижения науки и техники АПК, 2006. 70 с.
18. Барков В. А. Методика исследований по защите картофеля от болезней, вредителей, сорняков и имунитету. Москва: ВНИИКС, 1995. 108 с.
19. Зотева Н., Зимнох-Гузовска Е. Новый метод оценки устойчивости клубней картофеля к фитофторозу // *Микология и фитопатология*. 2004. Т. 38, № 1. С. 89–93.
20. Blatnik E., Horvat M., Berne S., Humar M., Dolničar P., Meglič V. Late blight resistance conferred by Rpi-smira2/r8 in potato genotypes in vitro depends on the genetic background // *Plants*. 2022. No. 11 (10). Article number 1319. DOI: 10.3390/plants11101319.
21. Sokolova E., Pankin A., Beketova M., Kuznetsova M., Spiglazova S., Rogozina E., Yashina I., Khavkin E. SCAR markers of the R-genes and germplasm of wild *Solanum* species for breeding late blight-resistant potato cultivars // *Plant Genetic Resources*. 2011. No. 9 (2). Pp. 309–312. DOI: 10.1017/S1479262111000347.
22. Kim H. J., Lee H. R., Jo K. R. et al. Broad spectrum late blight resistance in potato differential set plants MaR8 and MaR9 is conferred by multiple stacked R genes // *Theoretical and Applied Genetics*. 2012. No. 124. Pp. 923–935. DOI: 10.1007/s00122-011-1757-7.
23. Wang M., Allefs S., van den Berg R. G., Vleeshouwers V. G., van der Vossen E. A., Vosman B. Allele mining in *Solanum*: conserved homologues of Rpi-b1b1 are identified in *Solanum stoloniferum* // *Theoretical and Applied Genetics*. 2008. Vol. 116. Pp. 933–943. DOI: 10.1007/s00122-008-0725-3.
24. Rietman H., Bijsterbosch G., Cano L. M., Lee H. R., Vossen J. H., Jacobsen E., Visser R. G., Kamoun S., Vleeshouwers V. G. Qualitative and quantitative late blight resistance in the potato cultivar Sarpo Mira is determined by the perception of five distinct RXLR effectors // *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2012. No. 25 (7). Pp. 910–919. DOI: 10.1094/MPMI-01-12-0010-R.
25. Zhu S., Li Y., Vossen J. H., Visser R. F., Jacobsen E. Functional stacking of three resistance genes against *Phytophthora infestans* in potato // *Transgenic Research*. 2012. No. 21. Pp. 89–99. DOI: 10.1007/s11248-011-9510-1.
26. Sagai-Marooof M. A., Soliman K. M., Jorgensen R. A., Allard R. W. Ribosomal DNA spacer-length polymorphism in barley: mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1984. No. 81. Pp. 8014–8018. DOI: 10.1073/pnas.81.24.8014.
27. Sharma B. P., Gregory A. F., Hira K. M., Sundar M. S., Resham B. T. Determination of Resistance to *Phytophthora Infestans* on Potato Plants in Field, Laboratory and Greenhouse Conditions // *Journal of Agricultural Science*. 2013. No. 5 (5). Pp. 148–157. DOI: 10.5539/jas.v5n5p148.
28. Будин К. З. Генетические основы селекции картофеля. Ленинград: Агропромиздат, 1986. С. 61–66.
29. Фадинова О. А., Бекетова М. П., Соколова Е. А., Кузнецова М. А., Сметанина Т. И., Рогозина Е. В., Хавкин Э. Е. Упреждающая селекция: использование молекулярных маркеров при создании доноров

устойчивости картофеля (*Solanum tuberosum* L.) к фитофторозу на основе сложных межвидовых гибридов // Сельскохозяйственная биология. 2017. Т. 52, № 1. С. 84–94. DOI: 10.15389/agrobiol.2017.1.84rus.

30. Fry W. E. *Phytophthora infestans*: New tools (and old ones) lead to new understanding and precision management // Annual Review of Phytopathology. 2016. No. 54. Pp. 529–547. DOI: 10.1146/annurev-phyto-080615-095951.

31. Gastelo M., Perez W., Quispe K. et al. Phenotypic stability and correlation for late blight resistance in advanced potato clones under field and controlled conditions // American Journal of Potato Research. 2022. No. 99. Pp. 150–159. DOI: 10.1007/s12230-022-09861-8.

32. Mahfouze H. A., El-Sayed O. E., Mahfouze S. A. Characterization of resistance genes to late blight (*Phytophthora infestans*) in potato by marker-assisted selection // Journal of Applied Biology & Biotechnology. 2023. No. 11 (2). Pp. 178–186. DOI: 10.7324/JABB.2023.110218.

Об авторах:

Алина Кирилловна Королева, аспирант, младший научный сотрудник лаборатории генетики, ФИЦ картофеля имени А. Г. Лорха, Московская область, д. п. Красково, Россия; ORCID 0000-0001-7647-848X, AuthorID 1037547. *E-mail: alkoroleva18@mail.ru*

Марина Константиновна Деревягина, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории защиты растений, ФИЦ картофеля имени А. Г. Лорха, Московская область, д. п. Красково, Россия; ORCID 0000-0002-4131-3965, AuthorID 310470. *E-mail: vzeyruk@mail.ru*

Виктория Александровна Бирюкова, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией молекулярных методов анализа генома, ФИЦ картофеля имени А. Г. Лорха, Московская область, д. п. Красково, Россия; ORCID 0000-0001-7521-6883, AuthorID 151131. *E-mail: vika_biryukova@inbox.ru*

Оксана Борисовна Поливанова, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории клеточных и геномных технологий, ФИЦ картофеля имени А. Г. Лорха, Московская область, д. п. Красково, Россия; ORCID 0000-0002-3992-5452, AuthorID 920037. *E-mail: polivanovaoks@gmail.com*

Олег Геннадьевич Казаков, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией генетики, ФИЦ картофеля имени А. Г. Лорха, Московская область, д. п. Красково, Россия; ORCID 0000-0002-4131-3965, AuthorID 334383. *E-mail: kazakov-og@yandex.ru*

References

1. Eichhorn C., Winterhalter P. Anthocyanins from pigmented potato (*Solanum tuberosum* L.) varieties. *Food Research International*. 2005; 38: 943–948. DOI: 10.1016/j.foodres.2005.03.011.

2. Polivanova O. B., Gins E. M. Antioxidant activity of potatoes (*Solanum tuberosum* L.) and anthocyanin content, its biosynthesis and physiological role. *Vegetable crops of Russia*. 2019; 6 (50): 84–90. DOI: 10.18619/2072-9146-2019-6-84-90. (In Russ.)

3. Jo K. R., Kim C. J., Kim S. J., Kim T. Y., Bergervoet M., Jongsma M. A., Visser R. G., Jacobsen E., Vossen J. H. Development of late blight resistant potatoes by cisgene stacking. *BMC Biotechnology*. 2014; 14: 50. DOI: 10.1186/1472-6750-14-50.

4. Rogozina E. V., Gurina A. A., Chalaya N. A., Zoteyeva N. M., Kuznetsova M. A., Beketova M. P., Muratova O. A., Sokolova E. A., Drobyazina P. E., Khavkin E. E. Diversity of Late Blight Resistance Genes in the VIR Potato Collection. *Plants*. 2023; 12 (2): 273. DOI: 10.3390/plants12020273.

5. Haverkort A. J., Boonekamp P. M., Hutten R., Jacobsen E., Lotz L. A. P., Kessel G. J. T., Vossen J. H., Visser R. G. F. Durable late blight resistance in potato through dynamic varieties obtained by cisgenesis: scientific and societal advances in the DuRPh project. *Potato Research*. 2016; 59: 35–66. DOI: 10.1007/s11540-015-9312-6.

6. Paluchowska P., Śliwka J., Yin Z. Late blight resistance genes in potato breeding. *Planta*. 2022; 255: 127. DOI: 10.1007/s00425-022-03910-6.

7. Meade F., Hutten R., Wagener S., Prigge V., Dalton E., Kirk H. G., Griffin D., Milbourne D. Detection of novel qtls for late blight resistance derived from the wild potato species *Solanum microdontum* and *Solanum pampasense*. *Genes*. 2020; 11 (7): 732. DOI: 10.3390/genes11070732.

8. Tiwari J. K., Rawat S., Luthra S. K., Zinta R., Sahu S., Varshney S., Kumar V., Dalamu D., Mandadi N., Kumar M., Chakrabarti S. K., Rao A. R., Rai A. Genome sequence analysis provides insights on genomic variation and late blight resistance genes in potato somatic hybrid (parents and progeny). *Molecular Biology Reports*. 2021; 48 (1): 623–635. DOI: 10.1007/s11033-020-06106-x.

9. Kieu N. P., Lenman M., Wang E. S., Petersen B. L., Andreasson E. Mutations introduced in susceptibility genes through CRISPR/Cas9 genome editing confer increased late blight resistance in potatoes. *Scientific Reports*. 2021; 24; 11 (1): 4487. DOI: 10.1038/s41598-021-83972-w.

10. Hegde N., Joshi S., Soni N., Kushalappa A. C. The caffeoyl-CoA O-methyltransferase gene SNP replacement in Russet Burbank potato variety enhances late blight resistance through cell wall reinforcement. *Plant Cell Reports*. 2021; 40 (1): 237–254. DOI: 10.1007/s00299-020-02629-6.
11. Angmo D., Sharma S. P., Kalia A. Breeding strategies for late blight resistance in potato crop: recent developments. *Molecular Biology Reports*. 2023; 50 (9): 7879–7891. DOI: 10.1007/s11033-023-08577-0.
12. Duan Y., Duan S., Xu J., Zheng J., Hu J., Li X., Li B., Li G., Jin L. Late blight resistance evaluation and genome-wide assessment of genetic diversity in wild and cultivated potato species. *Frontiers in Plant Science*. 2021; 12: 710468. DOI: 10.3389/fpls.2021.710468.
13. Cucak M., de Andrade Moral R., Fealy R., Lambkin K., Kildea S. Opportunities for improved potato late blight management in the republic of ireland: field evaluation of the modified irish rules crop disease risk prediction model. *Phytopathology*. 2021; 111 (8): 1349–1360. DOI: 10.1094/PHYTO-01-20-0011-R.
14. Dalamu, Tiwari J. K., Bairwa A., Bhatia N., Zinta R., Kaushal N., Kumar V., Sharma A. K., Sharma S., Choudhary B., Luthra S. K., Buckseth T., Singh R. K., Thakur A. K., Kumar M., Kumar D. Resistance evaluation for native potato accessions against late blight disease and potato cyst nematodes by molecular markers and phenotypic screening in India. *Life*. 2022; 13 (1): 33. DOI: 10.3390/life13010033.
15. Perez W., Alarcon L., Rojas T., Correa Y., Juarez H., Andrade-Piedra J. L., Anglin N. L., Ellis D. Screening south american potato landraces and potato wild relatives for novel sources of late blight resistance. *Plant Disease*. 2022; 106 (7): 1845–1856. DOI: 10.1094/PDIS-07-21-1582-RE.
16. Dzedaev Kh. T., Gazdanova I. O., Bekmurzov B. V. Biological control of Phytophthora infestans in potatoes. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2023; 23 (09): 2–10. (In Russ.)
17. Simakov E. A. Sklyarova N. P., Yashina I. M. Guidelines for the technology of the potato breeding process. Moscow: Achievements of science and technology of the agro-industrial complex, 2006. 70 p. (In Russ.)
18. Barkov V. A. Research methodology for protecting potatoes from diseases, pests, weeds and immunity. Moscow: VNIKH, 1995. 108 p. (In Russ.)
19. Zoteeva N., Zimnokh-Guzovska E. A new method for evaluation of potato tubers resistance to phytophthora infestans. *Mycology and Phytopathology*. 2004; 38 (1): 89–93. (In Russ.)
20. Blatnik E., Horvat M., Berne S., Humar M., Dolničar P., Meglič V. Late blight resistance conferred by Rpi-smira2/r8 in potato genotypes in vitro depends on the genetic background. *Plants*. 2022; 11 (10): 1319. DOI: 10.3390/plants11101319.
21. Sokolova E., Pankin A., Beketova M., Kuznetsova M., Spiglazova S., Rogozina E., Yashina I., Khavkin E. SCAR markers of the R-genes and germplasm of wild Solanum species for breeding late blight-resistant potato cultivars. *Plant Genetic Resources*. 2011; 9 (2): 309–312. DOI: 10.1017/S1479262111000347.
22. Kim H. J., Lee H. R., Jo K. R. et al. Broad spectrum late blight resistance in potato differential set plants MaR8 and MaR9 is conferred by multiple stacked R genes. *Theoretical and Applied Genetics*. 2012; 124: 923–935. DOI: 10.1007/s00122-011-1757-7.
23. Wang M., Allefs S., van den Berg R. G., Vleeshouwers V. G., van der Vossen E. A., Vosman B. Allele mining in Solanum: conserved homologues of Rpi-blb1 are identified in Solanum stoloniferum. *Theoretical and Applied Genetics*. 2008; 116: 933–943. DOI: 10.1007/s00122-008-0725-3.
24. Rietman H., Bijsterbosch G., Cano L. M., Lee H. R., Vossen J. H., Jacobsen E., Visser R. G., Kamoun S., Vleeshouwers V. G. Qualitative and quantitative late blight resistance in the potato cultivar Sarpo Mira is determined by the perception of five distinct RXLR effectors. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2012; 25 (7): 910–919. DOI: 10.1007/s11248-011-9510-1.
25. Zhu S., Li Y., Vossen J. H., Visser R. F., Jacobsen E. Functional stacking of three resistance genes against Phytophthora infestans in potato. *Transgenic Research*. 2012; 21: 89–99. DOI: 10.1007/s11248-011-9510-1.
26. Sagai-Marooof M. A., Soliman K. M., Jorgensen R. A., Allard R. W. Ribosomal DNA spacer-length polymorphism in barley: mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1984; 81: 8014–8018.
27. Sharma B. P., Gregory A. F., Hira K. M., Sundar M. S., Resham B. T. Determination of Resistance to Phytophthora Infestans on Potato Plants in Field, Laboratory and Greenhouse Conditions. *Journal of Agricultural Science*. 2013; 5 (5): 148–157. DOI: 10.5539/jas.v5n5p148.
28. Budin K. Z. Genetic basis of potato breeding. Leningrad: Agropromizdat, 1986. Pp. 61–66. (In Russ.)
29. Fadina O. A., Beketova M. P., Sokolova E. A., Kuznetsova M. A., Smetanina T. I., Rogozina E. V., Khavkin E. E. Anticipatory breeding: molecular markers as a tool in developing donors of potato (Solanum tuberosum L.) Late blight resistance from complex interspecific hybrids. *Agricultural Biology*. 2017; 52 (1): 84–94. DOI: 10.15389/agrobiology.2017.1.84rus. (In Russ.)
30. Fry W. E. Phytophthora infestans: New tools (and old ones) lead to new understanding and precision management. *Annual Review of Phytopathology*. 2016; 54: 529–547. DOI: 10.1146/annurev-phyto-080615-095951.

31. Gastelo M., Perez W., Quispe K. et al. Phenotypic stability and correlation for late blight resistance in advanced potato clones under field and controlled conditions. *American Journal of Potato Research*. 2022; 99: 150–159. DOI: 10.1007/s12230-022-09861-8.

32. Mahfouze H. A., El-Sayed O. E., Mahfouze S. A. Characterization of resistance genes to late blight (*Phytophthora infestans*) in potato by marker-assisted selection. *Journal of Applied Biology & Biotechnology*. 2023; 11 (2): 178–186. DOI: 10.7324/JABB.2023.110218.

Authors' information:

Alina K. Koroleva, postgraduate, junior researcher of the laboratory of genetics, Russian Potato Research Center, Moscow region, Kraskovo holiday village, Russia; ORCID 0000-0001-7647-848X, AuthorID 1037547.

E-mail: alkoroleva18@mail.ru

Marina K. Derevyagina, candidate of biological sciences, leading researcher of the laboratory of plant protection, Russian Potato Research Center, Moscow region, Kraskovo holiday village, Russia;

ORCID 0000-0002-4131-3965, AuthorID 310470. *E-mail: vzeyruk@mail.ru*

Viktoriya A. Biryukova, candidate of biological sciences, head of the laboratory of molecular methods for genome analysis, Russian Potato Research Center, Moscow region, Kraskovo holiday village, Russia;

ORCID 0000-0001-7521-6883, AuthorID 151131. *E-mail: vika_biryukova@inbox.ru*

Oksana B. Polivanova, candidate of biological sciences, researcher at the laboratory of cell and genomic technologies, Russian Potato Research Center, Moscow region, Kraskovo holiday village, Russia;

ORCID 0000-0002-3992-5452, AuthorID 920037. *E-mail: polivanovaoks@gmail.com*

Oleg G. Kazakov, candidate of agricultural sciences, head of the laboratory of genetics, Russian Potato Research Center, Moscow region, Kraskovo holiday village, Russia; ORCID 0000-0002-4131-3965, AuthorID 334383.

E-mail: kazakov-og@yandex.ru