

# Межвидовые гибриды картофеля как доноры долговременной устойчивости к патогенам

Е.В. Рогозина<sup>1</sup>, Э.Е. Хавкин<sup>2</sup>✉

<sup>1</sup> Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии», Москва, Россия

Межвидовая гибридизация – основной метод селекции картофеля на устойчивость к патогенам. В результате интрогрессии генетического материала видов рода *Solanum* L. и отбора наилучших комбинаций удается совместить в одном генотипе высокую продуктивность с устойчивостью к болезням и вредителям. Наибольшие успехи интрогрессивной селекции картофеля связаны с созданием сортов, устойчивых к *Phytophthora infestans*, Y вирусу картофеля и *Globodera rostochiensis*. В родословных современных сортов (селекционных линий), устойчивых к патогенам, присутствует генетический материал *Solanum andigenum*, *S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. acaule*, *S. vernei* и других дикорастущих и культурных видов картофеля. Селекционная ценность клубненосных видов *Solanum* зависит от их совместимости с культурным картофелем и характера наследования целевого признака. Для преодоления несовместимости при скрещивании применяют гибридизацию с изменением уровня пloidности скрещиваемых форм, метод посредника или различные клеточные технологии. Для селекции на основе межвидовых гибридов картофеля особое значение имеют выявление перспективного исходного материала, контроль за переносом целевых признаков в процессах скрещивания, отбор гибридных клонов, рекомендуемых для практической селекции, и определение их донорских способностей. Все эти процессы можно значительно ускорить и усовершенствовать при использовании методов маркер-опосредованной селекции. Селекционные клоны и сорта, созданные методом межвидовой гибридизации, отличаются высокой степенью разнообразия генотипов и отдельных генов и служат уникальными донорами для создания новых сортов с высокой и долговременной устойчивостью к болезням и вредителям.

Ключевые слова: картофель; межвидовые гибриды; R-гены; селекционные доноры; фитофтороз; вирусы; нематода.

## Interspecific potato hybrids as donors of durable resistance to pathogens

E.V. Rogozina<sup>1</sup>, E.E. Khavkin<sup>2</sup>✉

<sup>1</sup> Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

<sup>2</sup> All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia

Interspecific hybridization is the primary method of potato breeding for resistance to pathogens. By introgressing genetic material from various species of the genus *Solanum* L. and selecting the best combinations, it is possible to merge, in a single genotype, both high productivity and resistance to diseases and pests. Among the most impressive outcomes of potato breeding, we find varieties resistant to late blight, potato virus Y and nematodes. In the pedigrees of many recent varieties (breeding lines) that are resistant to pathogens of different nature (fungi, oomycetes, bacteria or viruses), we find genetic material of *Solanum andigenum*, *S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. acaule*, *S. vernei* and other wild and cultivated potato species. The breeding value of tuber-bearing *Solanum* species depends on their compatibility with the cultivated potato and the mechanism of target trait inheritance. To overcome incompatibility in crosses, breeders employ ploidy manipulation in the parental forms, bridge crosses, the mediator method and various *in vitro* technologies. Potato genotypic variation is significantly expanded by interspecific hybridization of wild and cultivated potato relatives. The main components of breeding technology based on interspecific potato hybrids are the identification of promising initial genotypes, the control over the introgression of the target traits through the crosses, the selection of hybrid clones prospective for practical breeding and the assessment of their donor properties. All of these processes are greatly accelerated and promoted by the methods of marker-assisted selection. Advanced lines and clones developed by interspecific hybridization manifest a high diversity of genotypes and particular genes and are unique donors for breeding new varieties maintaining high and durable resistance to diseases and pests.

Key words: potato; interspecific hybrids; R-genes; breeding donors; late blight; viruses; nematodes.

### КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Рогозина Е.В., Хавкин Э.Е. Межвидовые гибриды картофеля как доноры долговременной устойчивости к патогенам. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(1):30-41. DOI 10.18699/VJ17.221

### HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Rogozina E.V., Khavkin E.E. Interspecific potato hybrids as donors of durable resistance to pathogens. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(1):30-41. DOI 10.18699/VJ17.221

**К**артофель – вегетативно размножаемая культура, и потому вредные организмы опасны не только для посадок текущего года: сохраняясь в последующих репродукциях, они приводят к увеличению потерь и снижению качества продукции. Более 70 % потенциального урожая может быть утеряно из-за вредителей и болезней, если не использовать средства защиты. Фитофтороз, вирусы и нематоды наносят картофелеводству самый большой ущерб, который даже при проведении защитных мероприятий достигает 39 % (Oerke, Dehne, 2004). В современной системе интегрированной защиты картофеля основным элементом является возделывание сортов, устойчивых к вредителям и болезням. Создание сортов картофеля, устойчивых к патогенам, основано на интрогрессии генетического материала дикорастущих сородичей путем половой или соматической гибридизации либо на переносе изолированных генов устойчивости методом трансгеноза. В практической селекции в качестве доноров признаков устойчивости чаще всего используют межвидовые гибриды картофеля, полученные методом половой гибридизации. В настоящем обзоре обсуждаются основные итоги этой работы, а также проблемы и перспективы использования межвидовых гибридов для создания новых сортов картофеля.

### **История применения межвидовой гибридизации для создания сортов картофеля, устойчивых к патогенам**

История межвидовой гибридизации в селекции картофеля подразделяется на два периода: конец XIX – начало XX в. – время бессистемных опытов по скрещиванию картофеля с его дикорастущими сородичами; начиная с 1925 г. – этап научно обоснованной гибридизации с использованием разнообразного исходного материала.

Впервые о гибридизации сортов картофеля путем искусственного опыления сообщил Т. Найт (Т.А. Knight) в 1807 г. в Англии (Bradshaw et al., 2006). Катастрофические по своим последствиям эпифитотии фитофтороза (возбудитель оомицет *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) в 1845–1849 гг. и поражение картофеля раком (возбудитель – *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Pers.) в 1888 г. определили основные направления селекции на устойчивость к вредным организмам. Однако длительное время в скрещивания вовлекали близкородственные формы, и основным методом селекции была внутривидовая гибридизация (Glendinning, 1983). В качестве исходного материала использовали случайные единичные образцы культурного картофеля: Garnet Chili, Rough Purple Chili или неизвестную форму-прародитель сорта Alte Daber (Hawkes, 1979). В 1906–1910 гг. устойчивые к фитофторозу растения *Solanum edinense* (естественный гибрид *S. demissum* × *S. tuberosum*) начали использовать для скрещивания с местными сортами в Шотландии и Германии (Ross, 1966).

1925 г. ознаменовал начало новой эры в селекции картофеля (Букасов, 1933; Hawkes, 1979). Экспедиции ВИР 1925–1927 гг. и открытие центров генетического разнообразия привели к революционным изменениям: межвидовая гибридизация стала главным методом создания сортов картофеля, устойчивых к болезням и вредителям

(Ross, 1966; Росс, 1989). Плановая интродукция, изучение и использование в селекции разнообразия дикорастущих и культурных видов секции *Petota* рода *Solanum*, как и других родичей возделываемых растений, – это реализация на практике учения об исходном материале, ведущего раздела селекции как научной дисциплины (Вавилов, 1935). В XX в. селекция на основе межвидовой гибридизации успешно развивалась в СССР (Букасов, Камераз, 1972), США (Love, 2000) и странах Западной Европы: Германии (Ross, 1966; Росс, 1989; Darsow, 2014), Великобритании (Bradshaw, 2009), Польше (Zimnoch-Guzowska et al., 2013), Нидерландах. За неполное столетие методами научной селекции был создан обширный сортимент картофеля, многие представители которого устойчивы к возбудителям инфекционных заболеваний. В Европейской базе данных (<https://www.europotato.org>) собрана информация, характеризующая более 4000 сортов и 1500 селекционных линий, в том числе генотипов с высокой устойчивостью к возбудителям инфекционных заболеваний различной природы (см. таблицу). При создании этих форм картофеля использованы виды *S. andigenum*, *S. phureja*, *S. rybinii*, *S. stenotomum*, *S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. acaule*, *S. vernei*, *S. chacoense*, *S. simplicifolium*, *S. spagazzinii*, *S. sparsipilum*, *S. oplocense*, *S. bulbocastanum*, *S. vallis-mexici* и *S. chilotanum* (названия видов приведены в соответствии с классификацией С.М. Букасова (1978)). В родословных нескольких сортов, созданных в США, Польше и Великобритании, присутствуют и другие дикие виды: *S. kurtzianum*, *S. maglia*, *S. raphanifolium* и *S. toralapanum* (Love, 2000), *S. megistacrolobum* (Chrzanowska et al., 2002), *S. multidissectum* (Bradshaw, 2009).

Наибольшие успехи интрогрессивной селекции картофеля связаны с созданием сортов, устойчивых к *P. infestans*, Y вирусу картофеля и *Globodera rostochiensis* (Jansky et al., 2013; Vos et al., 2015). Сорт картофеля – это уникальный генотип, в котором объединены около 50 признаков продуктивности, качества урожая и устойчивости к неблагоприятным факторам среды. Основными факторами, определяющими успех интрогрессивной селекции картофеля, являются скрещиваемость дикорастущих *Solanum* с культурным картофелем, жизнеспособность потомства, полученного в этих скрещиваниях, и характер наследования родительских признаков у гибридных форм.

### **Скрещиваемость диких и культурных видов картофеля**

Для выделения дикорастущих сородичей возделываемых растений, приоритетных для сохранения и использования в селекции, применяют концепцию генных пулов (Harlan, de Wet, 1971), основанную на результатах межвидовых скрещиваний. В отсутствие таких данных обращаются к концепции таксономических групп, согласно которой таксономическая классификация отражает генетическую близость видов и, следовательно, возможность их гибридизации (Vincent et al., 2013). Перспективы использования клубненосных видов *Solanum* для интрогрессивной селекции картофеля также описывают в соответствии с концепцией генных пулов и с учетом филогенетических отношений видов секции *Petota* рода *Solanum* (Bradeen et al., 2011); кроме того, широко используется показатель

Устойчивые к патогенам сорта и селекционные линии картофеля, несущие генетический материал клубненосных видов *Solanum* (по данным www.europotato.org)

Заболевание, паразит (лат. название)	Виды <i>Solanum</i> в родословной*
Альтернариоз ( <i>Alternaria solani</i> Sorauer)	<i>adg, dms, chc</i>
Бактериальная гниль ( <i>Erwinia</i> ssp.)	<i>adg, dms</i>
Вирус скручивания листьев картофеля – ВСЛК	<i>adg, dms, vrn, sto, acl, spg</i>
Вирус метельчатости верхушки картофеля – ВМВК	<i>adg, dms</i>
Вирус погрелковости табака – ВПТ	<i>adg, phu, dms</i>
А-вирус картофеля – АВК	<i>adg, phu, ryb, dms, vrn, sto, acl, spg, chc, cht</i>
М-вирус картофеля – МВК	<i>adg, dms, sto, acl</i>
S-вирус картофеля – СВК	<i>adg, dms, sto, acl, spg</i>
X-вирус картофеля – ХВК	<i>adg, phu, ryb, dms, vrn, sto, acl, spg, chc, cht</i>
Y-вирус картофеля – YВК	<i>adg, phu, dms, sto, acl, spg, cht</i>
Бледная нематода ( <i>Globodera pallida</i> (Stone, 1973) Behrens) паса 1	<i>adg, vrn</i>
<i>G. pallida</i> паса 2	<i>adg, dms, vrn, sto</i>
<i>G. pallida</i> паса 3	<i>adg, dms, vrn, sto, acl, spg, spl, opl</i>
Золотистая нематода ( <i>Globodera rostochiensis</i> (Wollenweber, 1923) Behrens) паса 1	<i>adg, phu, ryb, stn, dms, vrn, sto, acl, chc, spg, spl, opl</i>
<i>G. rostochiensis</i> паса 2	<i>adg, dms, vrn, sto, acl</i>
<i>G. rostochiensis</i> паса 3	<i>adg, dms, vrn, sto, acl</i>
<i>G. rostochiensis</i> паса 4	<i>adg, ryb, dms, vrn, sto, acl, spg</i>
<i>G. rostochiensis</i> паса 5	<i>adg, dms, vrn, sto, acl</i>
Кольцевая гниль ( <i>Clavibacter michiganensis</i> subsp. <i>sepedonicus</i> (Spieckermann & Kotthoff) Davis et al.)	Нет данных
Парша обыкновенная ( <i>Streptomyces scabies</i> Lambert and Loria)	<i>adg, phu, dms, vrn, sto, acl, chc</i>
Парша порошистая ( <i>Spongospora subterranea</i> (Wallr.) Lagerh.)	<i>adg, phu, dms, vrn</i>
Ризоктониоз ( <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn)	<i>adg, phu, dms, acl</i>
Сухая гниль ( <i>Fusarium</i> spp.)	<i>adg, dms, chc</i>
Фитофтороз листьев ( <i>Phytophthora infestans</i> Mont. de Bary)**	<i>adg, phu, dms, vrn, sto, acl, spg, blb, vll</i>
Фитофтороз клубней ( <i>P. infestans</i> Mont. de Bary)	<i>adg, phu, dms, vrn, sto, acl, spg, cht, vll</i>
Фомоз ( <i>Phoma exigua</i> var. <i>foveata</i> (Foister) Boerema)	<i>adg, phu, dms, vrn, sto, acl, spg</i>
Фузариозное увядание ( <i>Fusarium oxysporum</i> Schlecht. ex Fr.)	<i>adg, dms, chc</i>
Черная ножка ( <i>Erwinia</i> ssp.)	<i>adg, phu, dms, sto, acl, spg, vrn, cht</i>

\* *acl* – *S. acaule*, *adg* – *S. andigenum*, *blb* – *S. bulbocastanum*, *chc* – *S. chacoense*, *cht* – *S. chilotatum*, *dms* – *S. demissum*, *opl* – *S. oplocense*, *phu* – *S. phureja*, *ryb* – *S. rybinii*, *spl* – *S. sparsipilum*, *spg* – *S. spegazzinii*, *stn* – *S. stenotomum*, *sto* – *S. stoloniferum*, *vll* – *S. vallis-mexici*, *vrn* – *S. vernei* (Huaman, Ross, 1985).

\*\* Устойчивость к фитофторозу в 2005, 2009, 2011 или 2015 гг., по данным www.europotato.org.

балансового числа эндосперма (endosperm balance number – EBN) (Johnston, Hanneman, 1980). Разные авторы по-разному распределяют дикие сородичи картофеля по трем уровням генных пулов. К первичному генофонду относят ландрасы и сорта картофеля (Bradeen et al., 2011) или дикорастущие виды *S. acaule*, *S. berthaultii*, *S. brevicaulis*, *S. candolleianum* и *S. vernei* (Castañeda-Álvarez et al., 2015).

В сравнении с другими важнейшими сельскохозяйственными культурами картофель располагает наибольшим разнообразием дикорастущих сородичей. Общее число клубненосных видов *Solanum* до настоящего времени остается предметом дискуссии: Дж. Хокс описал в составе подсекции *Potatoe* (G. Don.) 228 видов (Hawkes,

1990), Л.Е. Горбатенко (2006) разработала классификацию 212 видов, произрастающих в Южной Америке, тогда как Д. Спунер и А. Салаз (Spooner, Salaz, 2006) рассматривают многие таксоны в качестве синонимов и различают 110 видов картофеля. В «Атласе диких видов картофеля» приведены морфологические описания и сведения о географии местообитаний 196 видов картофеля (Hijmans et al., 2002). Для установления филогенетических отношений между клубнеобразующими видами *Solanum* использованы молекулярные методы генотипирования (Spooner et al., 2014; Machida-Hirano, 2015). Однако до настоящего времени нет общепризнанной классификации этих видов. При описании исходного материала селекци-

онеры часто пользуются названиями уже упраздненных видовых таксонов: *S. rybinii* – син. *S. phureja* (Bradshaw, 2009), *S. neoantipoviczii* – син. *S. stoloniferum* (Zoteyeva et al., 2014), *S. ruiz-ceballosii* – син. *S. sparsipilum* (Brylińska et al., 2015) и т. д.

С учетом ploидности и EBN (установленным экспериментальным путем) в секции *Petota* различают виды 6x (4 EBN), 4x (4 EBN), 4x (2 EBN), 2x (2 EBN), 2x (1 EBN) (Hanneman, 1994). Для нескольких десятков видов картофеля EBN не определено (Hijmans et al., 2002). В качестве диплоидного тестера (EBN = 1) используют *S. commersonii*, однако скрещивания с *S. mochiquense* (также EBN = 1) могут привести к другим выводам (Ochoa, 2004). Возможно, что EBN – часть сложной системы репродуктивной изоляции, действующей на пред- и послезиготной стадиях (Masuelli, Camadro, 1997). В работе (Spooner et al., 2014) предложено дифференцировать виды картофеля на пять групп, в соответствии с их показателями EBN и самонесовместимостью. Известны примеры удачных скрещиваний партнеров, чьи показатели EBN несовместимы, и, напротив, при благоприятных показателях EBN скрещивания не всегда оказывались удачными (Masuelli, Camadro, 1997; Jackson, Hanneman, 1999; Jansky, 2006). Концепции генных пулов, филогенетических отношений видов или EBN оперируют крупными комплексами, объединяющими по несколько серий, в составе которых значительное число клубненосных видов *Solanum*. Вероятно, этих подходов недостаточно для характеристики разнообразия генофондов родичей картофеля и прогнозирования результатов межвидовых скрещиваний.

Генетическая обособленность видов сохраняется благодаря механизмам репродуктивной изоляции. Действие таких докопуляционных преград, как временная и механическая изоляция при межвидовой гибридизации картофеля, можно преодолеть, оптимизируя условия и технику скрещивания, разные приемы которой подробно описаны в литературе (Букасов, Камераз, 1972; Jansky, 2006). Более серьезным препятствием для интрогрессивной селекции являются разнообразные послекопуляционные преграды. Непроращение пыльцы на рыльце пестика, ядерно-цитоплазматическая мужская стерильность и нарушения в развитии эндосперма – наиболее частые причины неудач при межвидовой гибридизации картофеля (Carputo, Frusciante, 2011). Стерильность или подавление мощности и плодовитости гибридного потомства (hybrid breakdown) также усложняют селекционную работу с видами *Solanum*.

Важной особенностью процесса генеративного размножения у многих видов картофеля является формирование нередуцированных (2n) гамет, которые появляются в результате мейотических мутаций в процессах микро- и/или мегаспорогенеза. У видов из разных серий секции *Petota* нередуцированная пыльца образуется с частотой до 33 % (Jackson, Hanneman, 1999). Цитологические механизмы и генетический контроль формирования диплогамет у картофеля хорошо исследованы. Считают, что 2n пыльца в основном образуется в результате нарушений в первом делении мейоза, а появление 2n яйцеклеток вызвано нарушениями во втором делении мейоза (Carputo, Frusciante, 2011). При межвидовой гибридизации тетраплоидное потомство можно получить за счет образования 2n гамет при

скрещивании диплоидных родительских форм (феномен мейотической полиплоидизации).

Результаты практической работы по проведению скрещиваний между близко- и дальнеродственными видами картофеля широко представлены в литературе (Житлова, 1969; Камераз и др., 1974; Лаптев, 1984; Hanneman, 1994; Hermsen, 1994; Jackson, Hanneman, 1999; Ochoa, 2004; Jansky, 2006). Более 50 дикорастущих видов скрещиваются с культурными формами картофеля. В зависимости от вида, вовлекаемого в гибридизацию, и целевого признака интрогрессия генетического материала сородичей картофеля осуществляется путем простого скрещивания или с изменением уровня ploидности, с помощью вида-посредника или соматической гибридизации. Гексаploидный (6x) вид *S. demissum* в качестве материнской формы напрямую скрещивается с *S. tuberosum*. Также очень часто в селекции используется *S. stoloniferum* (Росс, 1989). Но *S. stoloniferum*, равно как и другой тетраploидный (4x) вид *S. acaule*, с большим трудом скрещивается с *S. tuberosum*, поэтому необходима предварительная полиploидизация диких видов. В России первые полиploидные формы *S. punae* (син. *S. acaule*), *S. antipoviczii* (син. *S. stoloniferum*), *S. parodii* и *S. gibberulosum* (син. *S. chacoense*) были получены и применены в селекции Н.А. Лебедевой (1955). Н.А. Житлова (1969) создала полиploидные формы видов серий *Transaequatorialia*, *Cuneolata*, *Megistacroloba*, *Longipedicellata*, *Verrucosa* и гибриды на их основе, которые использовались при селекции сортов картофеля в России и Белоруссии.

В качестве вида-посредника наиболее широко использовался *S. chacoense*, который удачно скрещивался с видами серий *Demissa*, *Longipedicellata*, *Acaulia*, *Commerstoniana*, *Megistacroloba*, *Tarijensia*, *Simpliciora*, *Conicibaccata* и *Transaequatorialia* (Камераз и др., 1978б). Гибриды *S. chacoense* с видами серий *Cardiophylla* и *Trifida* получены с помощью культуры зародышей (Singsit, Hanneman, 1991), а в случае *S. commersonii* – после предварительной полиploидизации (Johnston, Hanneman, 1982). Виды-посредники *S. acaule*, *S. microdontum* и *S. verrucosum* использовали для вовлечения в селекцию филогенетически удаленных видов: *S. bulbocastanum*, *S. pinnatisectum*, *S. cardiophyllum*, *S. trifidum*, *S. chancayense* и *S. commersonii* (Dionne, 1963; Лаптев, 1984; Jansky, Hamernik, 2009). Предварительные межвидовые и межсерийные скрещивания позволили вовлечь в селекцию виды серий *Piurana*, *Commerstoniana*, *Circaefolia* и *Pinnatisecta* (Вавилова, 1978; Vamberg, Hanneman, 1990; Hermsen, 1994). Сравнительно легкая гибридизация между диплоидными южноамериканскими дикими и культурными видами показана в опытах Т.С. Седовой (1980). Южноамериканские диплоидные дикие виды скрещиваются с *S. tuberosum* при изменении уровня ploидности одного из партнеров, диплоидные североамериканские виды не скрещиваются с дигаплоидами *S. tuberosum* (Камераз и др., 1974; Лаптев, 1984; Серегина, 1991; Novy, Hanneman, 1991).

При половой гибридизации выбор оптимальной комбинации скрещивания во многом определяет продолжительность работы по интрогрессии в культурный картофель генетического материала дикого вида – источника желаемого признака. Метод митотической полиploидизации

является достаточно трудоемким как на этапе, предшествующем работе по скрещиванию, так и в дальнейшем, при оценке полученных межвидовых гибридов. Еще более длительный процесс – получение селекционного материала путем соматической гибридизации. Наши опыты (Рогозина, 2005) свидетельствуют об эффективности скрещивания с дигиплоидами сортов диплоидных диких южноамериканских видов *S. alandiae*, *S. × doddsii*, *S. hondelmannii*, *S. incamayoense*, *S. multidissectum* и *S. vidadurrei*, ранее не использованных в селекции. Нам удалось вовлечь в гибридизацию с *S. chacoense* трудно скрещивающийся с культурными формами картофеля вид *S. okadae* и не скрещивающийся вид *S. multiinterruptum*; впервые получены гибриды культурного картофеля с видом *S. gandarillasii*.

Многообразие клубнеобразующих диких видов *Solanum* недостаточно изучено с точки зрения скрещиваемости с культурным картофелем или межвидовой совместимости. Необходимо «дифференциальное понимание вида», т. е. знание генетической структуры популяций конкретных видов и видового потенциала, амплитуды различий по важнейшим хозяйственно ценным признакам (Вавилов, 1935). Вероятно, при интродукции в новые почвенно-климатические условия клубнеобразующие виды рода *Solanum* с разными системами скрещивания будут различаться по частоте и спектру рекомбинационной изменчивости. Специфические особенности партнеров, участвующих в гибридизации, определяют успех интрогрессии ценного генетического материала и тем самым эффективность использования в селекции конкретного вида картофеля.

## Первое поколение межвидовых гибридов как исходный материал для селекции картофеля

Особый интерес для селекции представляют виды с генами, интрогрессия которых позволяет улучшить качество культурного картофеля за минимальное число скрещиваний. Результаты гибридизации видов серии *Demissa* (Букасов, Камераз, 1972), *Longipedicellata* (Котова, 1976), *Acaulia* (Камераз и др., 1978а), *Simpliciora* и *Transaequatorialia* (Ross, 1966; Камераз и др., 1974), видов *S. commersonii* и *S. chomatophilum* (Вавилова, 1978) на исходном уровне плоидности или при привлечении полиплоидных форм свидетельствуют о том, что однократного скрещивания с *S. tuberosum* недостаточно. Использование поколения  $F_1$  в практической селекции ограничено незначительным урожаем, малым числом клубней в гнезде, их плохой формой, горьким вкусом, длинными столонами, интенсивной окраской. Продуктивные генотипы, обнаруживающие хозяйственно ценные признаки и хорошую форму клубней, можно выделить в потомстве от скрещивания диких видов картофеля с дигиплоидами *S. tuberosum* (Hermundstad, Peloquin, 1986) или культурными видами (Седова, 1980). Однако родительские формы, сочетающие хозяйственно ценные качества с устойчивостью к патогенам, получают лишь после нескольких поколений возвратных скрещиваний (Ross, 1966).

Возвратные скрещивания (беккроссы) применяют с целью фиксации желаемого признака дикого вида и улучшения хозяйственно полезных качеств гибридов. Выбор варианта скрещиваний (см. схему) и количество беккроссов зависят от дикого вида и целевого признака.

Варианты скрещиваний с использованием беккроссов (Будин, 1998; Колобаев, 2001; Darsow, 2014)\*

### Простой беккросс:

- 1 год  $W \times tbr = F_1$   
 2 год Отбор в потомстве  $F_1$  и скрещивание  $F_1(W \times tbr) \times tbr = B_1$   
 3 год Отбор в потомстве  $B_1$  и скрещивание  $B_1[(W \times tbr) \times tbr] \times tbr = B_2$   
 4 год Отбор в потомстве  $B_2$  и скрещивание  $B_2\{[(W \times tbr) \times tbr] \times tbr\} \times tbr = B_3$

### Прерывающийся беккросс:

- 1 год  $W \times tbr = F_1$   
 2 год Самоопыление гибридов  $F_1 = F_2(W \times tbr)$   
 3 год Отбор в потомстве  $F_2$  и скрещивание  $F_2(W \times tbr) \times tbr = F_2B_1$   
 4 год Отбор в потомстве  $F_2B_1$  и скрещивание  $F_2B_1[(W \times tbr) \times tbr] \times tbr = F_2B_2$   
 5 год Отбор в потомстве  $F_2B_2$  и самоопыление лучших клонов

### Комбинация беккроссов:

- 1 год  $W^1 \times tbr = F_1^1$  и  $W^2 \times tbr = F_1^2$   
 2 год Отборы в потомствах  $F_1^1, F_1^2$  и скрещивания  $F_1^1(W^1 \times tbr) \times tbr = B_1^1, F_1^2(W^2 \times tbr) \times tbr = B_1^2$   
 3 год Отборы в потомствах  $B_1^1, B_1^2$  и скрещивания  $B_1^1[(W^1 \times tbr) \times tbr] \times tbr = B_2^1, B_1^2[(W^2 \times tbr) \times tbr] \times tbr = B_2^2$   
 4 год Отборы в потомствах  $B_2^1, B_2^2$  и скрещивание  $B_2^1 \times B_2^2$

### Беккроссирование двувидавого гибрида:

- 1 год  $W^1 \times W^2 = F_{1a}$   
 2 год Отбор в потомстве  $F_{1a}$  и скрещивание  $F_{1a}(W^1 \times W^2) \times tbr = F_{1b}$   
 3 год Отбор в потомстве  $F_{1b}$  и скрещивание  $F_{1b}[F_{1a}(W^1 \times W^2) \times tbr] \times tbr = W_2B_1$   
 4 год Отбор в потомстве  $W_2B_1$  и скрещивание  $W_2B_1\{F_{1b}[F_{1a}(W^1 \times W^2) \times tbr] \times tbr\} \times tbr = W_2B_2$

\*  $W, W^1, W^2$  – виды картофеля,  $tbr$  – сорт картофеля,  $F_1$  – первое гибридное поколение,  $F_{1a}$  – первое гибридное поколение от скрещивания разных видов картофеля,  $F_2$  – самоопыление первого гибридного поколения,  $B_1$  – первый беккросс,  $W_2B_1$  – первый беккросс трехвидового гибрида.

Простой беккросс эффективен при передаче культурному картофелю от дикого вида признака устойчивости с моногенно-доминантным контролем: расоспецифической устойчивости к фитофторозу, крайней устойчивости к вирусам ХВК, YBK, устойчивости к нематоде патотипа Ro1. После трех-четырёхкратного беккроссирования гибридов *S. demissum* были получены урожайные и устойчивые к фитофторозу формы, в том числе сорта с *R*-генами: Камераз, Невский, Агрономический, Истринский, Веселовский 2-4. В потомстве трехкратных беккроссов отобраны сорта, унаследовавшие устойчивость к YBK от полиплоидной формы *S. chacoense* f. *garciae* 55d (Яшина, 2003), и нематодоустойчивые сорта на основе *S. andigenum* CPC 1673 (Bradshaw, 2009). Перспективный селекционный материал на основе *S. stoloniferum* был создан за пять-шесть циклов скрещивания и отбора (Ross, 1966; Murphy et al., 1999). Имунные к ХВК сорта Saphir и Anett получены после шести-семикратного беккроссирования *S. acaule* на *S. tuberosum* (Solomon-Blackburn, Barker, 2001).

В течение всего процесса гибридизации проводят индивидуальный отбор по целевому признаку и другим хозяйственно ценным качествам. Устойчивые к вирусам формы можно выделить на стадии семян, но для испытания на иммунитет к X и Y вирусам необходимо привить оцениваемые генотипы на инфицированные растения табака. При испытании на устойчивость к золотистой нематоде и возбудителю рака картофеля клоновое потомство оценивают в течение двух лет в специализированных лабораториях, и тогда один цикл скрещивания и отбора длится не менее четырех лет.

Прерывающийся беккросс (см. схему) применяют, если целевой признак контролируется полигенами или его проявление зависит от взаимодействия генетических факторов обеих скрещиваемых форм (Будин, 1998; Darsow, 2014). Чередование скрещиваний с получением потомств от самоопыления – один из факторов успеха В.А. Колобаева (2001) по созданию доноров горизонтальной устойчивости картофеля к фитофторозу. Отбор по полигенным признакам, например форм с горизонтальной устойчивостью к фитофторозу, проводят методами искусственного заражения и полевой оценки в условиях высокой инфекционной нагрузки (Dorrance, Inglis, 1997; Zimnoch-Guzowska, Tatarowska, 2004; Kuznetsova et al., 2014). При нестабильных погодных условиях полевые испытания не обеспечивают надежных результатов. При проведении опытов с отделенными листьями в лаборатории или с целыми растениями в теплице для искусственного заражения используют высоковирулентные изоляты *P. infestans*. При этом для достоверной характеристики сортообразцов картофеля по устойчивости к фитофторозу необходим набор изолятов из разных регионов. Оценки устойчивости к фитофторозу в лабораторных испытаниях и полевых опытах варьируют в широких пределах в зависимости от исследуемого материала и методов тестирования и не всегда согласуются между собой. Как показал опрос исследователей из 39 селекционных центров и лабораторий, не существует единой методики проведения таких испытаний (Zimnoch-Guzowska, Flis, 2002). Селекцию серьезно затрудняют невысокие агро-

номические качества родительских форм – источников фитофтороустойчивости (Zimnoch-Guzowska, Tatarowska, 2004). В результате продолжительность периода от первого скрещивания источников устойчивости к фитофторозу, отобранных среди диких видов *S. demissum* или *S. simplicifolium*, до регистрации сорта составляет 20 лет и более (Bradshaw, 2009). Принципиальным шагом в преодолении этих затруднений станет использование мономорфных линий *P. infestans* вместо полиморфных изолятов и характеристика этих линий по генам авирулентности с использованием молекулярных методов (Vleeshouwers et al., 2011).

Комбинация беккроссов (см. схему) позволяет повысить устойчивость межвидовых гибридов картофеля к фитофторозу (Колобаев, 2001). И.М. Яшина (2003) использовала этот же подход для создания интрогрессивных родительских линий с генами иммунитета к YBK и нематоде патотипа Ro1 и с полигенами полевой устойчивости к фитофторозу. Шотландские селекционеры в потомстве разных комбинаций беккроссов выделили сорта и линии, устойчивые к нематоде, и ценные родительские формы для селекции (Bradshaw, 2009).

Беккроссирование двух-, трех- и четырехвидовых гибридов результативно для некоторых комбинаций диких видов. Беккроссы гибрида *S. vernei* × *S. chacoense* 55d, при сравнении с полученными на основе только *S. chacoense* 55d, отличались лучшими показателями хозяйственно ценных признаков, что позволило уже в поколении B<sub>2</sub> отобрать генотипы – сорта Брянский деликатес, Накра, Мастер (Яшина, 2003). Сорт Pentland Ace выделен в потомстве B<sub>3</sub> гибрида *S. rybinii* × *S. demissum* (Bradshaw, 2009). Образец *S. bulbocastanum* был вовлечен в гибридизацию с *S. acaule* в 1959 г. В результате последующего скрещивания амфидиплоида *S. bulbocastanum* × *S. acaule* (6n) с культурным диплоидным видом *S. phureja*, а затем нескольких циклов беккроссирования получены устойчивые к фитофторозу сорта Бионика и Толука, унаследовавшие от *S. bulbocastanum* ген *Rpi-blb2* (Hermsen, 1994; Bradshaw, 2009).

Для выделения ценных форм в потомстве беккроссов межвидовых гибридов необходимо оценить большой объем селекционного материала. При работе с дикими видами и поколениями F<sub>1</sub> и B<sub>1</sub> результативность отбора источников иммунитета к YBK или устойчивости к нематоде составляет всего 2–2.5 % (Яшина, 2003). Создание беккроссов межвидового происхождения (поколений B<sub>2</sub>, B<sub>3</sub>) занимает в среднем 10–12 лет (Яшина и др., 2010). Еще более длительный процесс – создание сложных межвидовых гибридов, устойчивых к фитофторозу (Колобаев, 2001). Столь значительная продолжительность пребридинга вызвана необходимостью оценить и отобрать сегреганты по признакам устойчивости к патогенам в сочетании с хорошими агрономическими качествами – признакам, имеющим сложную генетическую природу.

В процессе беккроссирования у части потомства снижается устойчивость к патогенам, при этом отмечены случаи отклонения наблюдаемых в гибридном потомстве расщеплений от теоретически ожидаемых (Flis, 1995; De Jong et al., 2001; Simko et al., 2007). Возможное объяснение этого кроется в организации генома картофеля, в котором локусы большинства генов устойчивости сгруппированы

в кластеры и расположены в «горячих точках» (hotspots) генома с высокой частотой рекомбинации (Gebhardt, Valkonen, 2001). Гены, контролирующие продуктивность, напротив, в основном сосредоточены на участке между центромерой и проксимальной хиазмой (Buso et al., 1999). Другой возможной причиной снижения устойчивости к патогенам в новых поколениях межвидовых гибридов может быть влияние генетического фона или эпигенетические изменения. Так, например, у гибридов *S. tuberosum* × *S. kurtzianum* обнаружены изменения в метилировании цитозина и новые AFLP-фрагменты в поколении F<sub>1</sub> и последующих беккроссов, которые могут влиять на экспрессию или выключение (silencing) генов, в том числе потенциально ценных (Marfil et al., 2006).

### Место молекулярных маркеров в создании межвидовых гибридов картофеля, устойчивых к патогенам

За неполные тридцать лет своего развития маркер-опосредованная селекция картофеля открыла невиданные ранее возможности для поиска новых источников хозяйственно ценных признаков и определяющих их генов в генетических коллекциях, ускорения селекционного процесса и повышения его эффективности на всех стадиях создания новых сортов, от обследования больших генетических коллекций и подбора родительских форм до контроля подлинности зарегистрированных сортов в процессе семеноводства (Gebhardt et al., 2006; Gebhardt, 2013; Slater et al., 2013, 2014, 2016; Hirsch et al., 2016). Новые горизонты открывает геномная селекция, оперирующая всей совокупностью полиморфизмов исследуемого генома (Barrell et al., 2013).

Особенно эффективными оказались эти методы при создании сложных межвидовых гибридов картофеля, прежде всего гибридов, устойчивых к многочисленным патогенам. В силу уникальной специфичности молекулярных маркеров, позволяющих различать гены устойчивости к разным расам/штаммам патогенов картофеля, эти маркеры решают задачи, недоступные традиционным методам фенотипического анализа (Tiwari et al., 2012, 2013; Ramakrishnan et al., 2015).

Необходимо подчеркнуть, что большинство описанных к настоящему времени маркеров хозяйственно ценных признаков картофеля (Slater et al., 2014; Ramakrishnan et al., 2015) фланкируют соответствующие локусы, в то время как многие гены, отвечающие за эти признаки, остаются неидентифицированными. Между тем для мониторинга селекционного процесса предпочтительны маркеры, которые являются фрагментами самих целевых генов и, в отличие от фланкирующих маркеров, полностью сохраняют свою информационную ценность даже при значительной рекомбинации генетического материала в геномах межвидовых гибридов. В этом отношении лучше всего обстоит дело с маркерами генов расоспецифичной устойчивости к *P. infestans* и некоторыми маркерами устойчивости к вирусам и нематодам. В самое последнее время были идентифицированы некоторые гены расонеспецифичной устойчивости к фитофторозу (Muktar et al., 2015; Mosquera et al., 2016), однако маркеры этих генов еще не испытаны применительно к задачам селекции.

Однако и при работе с маркерами, созданными на основе последовательностей целевых генов, существуют две серьезные проблемы. Во-первых, многие маркеры, созданные с целью картировать и клонировать целевые гены, не верифицированы применительно к разнообразию культурных и дикорастущих форм картофеля, используемых при создании межвидовых гибридов. Во-вторых, при использовании этих маркеров необходимо отличать функциональные гены от их неактивных структурных гомологов, которые также будут узнаваться маркерами. В случае расоспецифичных генов устойчивости к фитофторозу эти проблемы удастся отчасти разрешить с помощью методов эффекторомики: в этом случае гены устойчивости растения распознаются с помощью индивидуальных генов авирулентности патогена (Vleeshouwers et al., 2011). Однако эти методы имеют свои ограничения и слишком громоздки для целей практической селекции.

### Донорские качества селекционных клонов и сортов картофеля

Методология генетического изучения исходного материала для селекции с целью поиска и создания доноров ценных признаков разработана А.Ф. Мережкой (ВИР) на примере мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). При скрещивании с культурной формой донор должен давать жизнеспособное и плодовитое потомство, которое наследует целевой признак, не сцепленный с отрицательными качествами (Мережка, 1994). Принципы создания доноров картофеля сформулированы К.З. Будиным (1997) и реализованы при создании межвидовых гибридов – доноров устойчивости картофеля к патогенам. В потомстве от скрещивания донора с сортом, восприимчивым к болезням и вредителям, можно отобрать генотипы с высокой продуктивностью, хорошими качествами клубней и устойчивостью к патогенам (Будин, 1997). В зарубежной литературе используют термины parents, parental lines – родительские формы, линии (Bradshaw, 2009; Zimnoch-Guzowska et al., 2013). Для определения селекционной ценности потенциальных родительских форм также проводят оценку потомства (progeny tests).

Большинство возделываемых сортов картофеля имеют межвидовое происхождение. Обилие сортов – межвидовых гибридов – уже в середине прошлого столетия послужило основанием для выделения их в особый подвид *Solanum tuberosum* L. ssp. × *europaeum* Buk. et Lechn. Позднее, принимая объем вида *S. tuberosum* в понимании Букасова и Лехновича и исправляя допущенные авторами неточности в оформлении таксона, Л.И. Костина (1991) обосновала правомерность выделения сортов картофеля в подвид *Solanum tuberosum* L. subsp. *tuberosum*.

Все устойчивые к фитофторозу сорта имеют в родословной *S. demissum* (Росс, 1989). Первый российский сорт – Фитофтороустойчивый, выведенный с участием *S. demissum*, не возделывался в производстве, но стал родоначальником многих отечественных сортов. Европейские селекционные линии, полученные с участием *S. demissum*, а возможно, и *S. andigenum*, так называемые W-расы (Glendinning, 1983), в 1932 г. были переданы в США, где послужили исходным материалом для создания сорта Кеннебек и многих других сортов (Hougas, Ross, 1956).

W-расы широко использовались селекционерами Бельгии и Великобритании. Надежно идентифицированные гены *R1*, *R2*, *R3a*, *R3b* и *R8* перенесены из *S. demissum* в сорта картофеля по одному или в разных сочетаниях.

Селекция на основе *S. demissum* в направлении сверхчувствительного типа устойчивости к фитофторозу оказалась малоэффективной. Вследствие быстрой эволюции *P. infestans* и отбора наиболее успешных рас этого патогена, действие одиночных генов расоспецифической устойчивости не обеспечивает длительной защиты сортового картофеля. Тем не менее в современной селекции продолжают использовать сорта и селекционные линии с генетическим материалом *S. demissum* как источник *R*-генов; механизм их действия остается дискуссионным (Gebhardt, 2013). В последние сорок лет основным направлением работы по созданию устойчивого к фитофторозу картофеля стала селекция на полевую (расонеспецифичную) устойчивость в сочетании с расонеспецифичной устойчивостью, основанной на *R*-генах. Расонеспецифичная устойчивость присуща широкому кругу клубненосных видов *Solanum* и контролируется многочисленными генами, многие из которых пока картированы только как локусы количественных признаков и исследованы значительно слабее, чем расоспецифичные гены (Gebhardt, 2013; Rodewald, Trognitz, 2013; Śliwka, Zimnoch-Guzowska, 2013). Примером длительной устойчивости к фитофторозу, которую обеспечивает соединение в одном растении (пирамидирование) *R*-генов разной специфичности, служат сорта Sargo Mira (Rietman et al., 2012; Tomczyńska et al., 2014b), дифференциатор MaR9 (Kim et al., 2012; Yo et al., 2015), а также сложные межвидовые гибриды картофеля, полученные в российских селекцентрах (Рогозина и др., 2013). Эти формы несут 4–7 *R*-генов (Kim et al., 2012; Rietman et al., 2012; Khavkin et al., 2014) – существенно больше, чем сорта, созданные методами генетической инженерии (Haltermann et al., 2016; Haverkort et al., 2016). На основе информации о профилях *R*-генов появляется возможность их комплементации с помощью накапливающих скрещиваний межвидовых гибридов.

Длительную устойчивость к YBK имеют сорта картофеля с генами *Rysto* и *Ryadg* (Solomon-Blackburn, Barker, 2001; Zimnoch-Guzowska et al., 2013). Использование нескольких разных источников – образцов *S. stoloniferum* – стало причиной различий по признаку фертильности между клонами и сортами российской, польской и немецкой селекции, одни из которых унаследовали мужскую стерильность и  $\gamma$ -тип цитоплазмы (Lindner et al., 2011), а другие являются фертильными (Flis et al., 2005).

Сорта и селекционные клоны с генами устойчивости к фитофторозу, вирусам или нематодам используют в качестве родительских форм для создания нового поколения сортов с улучшенными агрономическими качествами или групповой устойчивостью к патогенам. Обширный перечень таких сортов и селекционных клонов рекомендован для российских селекционеров (Симаков и др., 2006; Яшина и др., 2010).

Сорт Сага, устойчивый к различным штаммам YBK, XBK и нематоде патотипа Ro1, послужил родительской формой для 11 сортов селекции Шотландского института сельскохозяйственных исследований (Scottish Crop Re-

search Institute), которые были включены в Национальный перечень с 1993 по 2005 г. (Bradshaw, 2009). Клон 11-79 и его производные – сорта Pentland Crown, Pentland Javelin (источник гена *H1*) – также были неоднократно использованы как родительские формы в селекции. Ген *H1*, унаследованный от *S. andigenum*, – длительного действия и обеспечивает защитный эффект от инвазии *G. rostohiensis* Ro1. Но распространение в Великобритании сортов с геном *H1* стало причиной доминирования в популяции другого вида нематоды – *G. pallida* (Bradshaw et al., 2006). Устойчивые к бледной нематоде сорта Eden, Vales Everest – сложные многовидовые гибриды, отобранные в потомстве от скрещивания клона H1H3 (с *S. andigenum* и *S. multidissectum* в родословной) с сортами Pentland Ivory, Maris Piper или Saga. Продолжительность периода от скрещивания H1H3 и Pentland Ivory до внесения сорта Vales Everest в Национальный перечень сортов составила 33 года (Bradshaw, 2009). Российские сорта Ресурс и Эффект с *Rysto* геном крайней устойчивости к YBK, перенесенным из *S. stoloniferum*, использовали в качестве материнских форм при выведении сортов Слава Брянщины и Ветеран соответственно (Яшина, 2003).

Современный сорт картофеля создается методом комбинационной селекции при тщательном подборе родительских пар, дополняющих друг друга по возможно большему числу положительных признаков. В качестве исходных родительских форм российские селекционеры используют гибриды-беккроссы межвидового происхождения, унаследовавшие от клубненосных видов *Solanum* доминантные гены устойчивости к вирусам и нематоде. Устойчивость к фитофторозу повышают путем проведения накапливающих скрещиваний. Подбор родительских компонентов по генетической отдаленности обеспечивает гетерозиготность их потомства, что ведет к увеличению частоты появления гибридов с повышенной урожайностью (Яшина и др., 2010). Генетическое разнообразие современного сортимента и селекционных клонов картофеля оценивают с помощью ДНК-маркеров, ассоциированных с *R*-генами устойчивости к XBK, YBK, нематоде и фитофторозу (Milczarek et al., 2011; Gebhardt, 2013; Scharma et al., 2014; Бирюкова и др., 2015; Fulladolsa et al., 2015; Lopez et al., 2015; Ramakrishnan et al., 2015).

У сортового картофеля идентифицированы новые гены, прежде не обнаруживаемые у клубненосных видов *Solanum*. При заражении новыми рекомбинантными штаммами YBK эти гены обеспечивают реакцию сверхчувствительности у сортов Albatros, Sekwana и Romula (гены *Ny-1*, *Ny-2*) (Szajko et al., 2014) и Sargo Mira (ген *Ny-Smira*) (Tomczynska et al., 2014a). Сочетание (пирамидирование) генов разной специфичности у сорта Sargo Mira делает его высокоустойчивым к возбудителю фитофтороза (Rietman et al., 2012). Ген *Ryadg*, привнесенный от *S. andigenum*, контролирует иммунитет ко всем штаммам YBK, в том числе новым рекомбинантным формам PVY<sup>NTN</sup>, PVY<sup>N-Wi</sup> (Rodrigues de Paula et al., 2014). Вопрос о происхождении этих генов пока не выяснен, но о появлении множественной устойчивости к патогенам у гибридных клонов, не отселектированных по данному признаку, сообщают и другие исследователи (Jansky, Rouse, 2003). Генотипические изменения у современных сортов в сравнении с



сортами, созданными на начальных этапах научной селекции, отслежены с помощью SNP-маркеров (Hamilton et al., 2011; Vos et al., 2015). При анализе более 500 сортов и селекционных линий разного происхождения и назначения выявлены интрогрессивные сегменты и установлены значительные изменения в составе геномного пула. Частота уникальных аллелей у сортов, созданных после 1945 г., составляет 18 %, что значительно выше, чем у сортов, созданных в предыдущий период, – 1.4 %. Очевидно, что интрогрессивная селекция с привлечением генетического материала дикорастущих родичей способствует генетическому и генотипическому разнообразию сортов и селекционных клонов картофеля.

## Благодарности

Обзор подготовлен в рамках государственных заданий (проекты № 0662-2014-0018, 0574-2014-0020) и при финансовой поддержке РФФИ (проект 16-04-00098).

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## Список литературы

- Бирюкова В.А., Шмыглы И.В., Абросимова С.Б., Запекина Т.И., Мелешин А.А., Митюшкин А.В., Мананков В.В. Поиск источников генов устойчивости к патогенам среди образцов селекционно-генетических коллекций ВНИИКС с использованием молекулярных маркеров. Защита картофеля. 2015;1:3-7.
- Будин К.З. Генетические основы создания доноров картофеля. СПб.: ВИР, 1997.
- Будин К.З. Генетика картофеля. Генетика культурных растений (лен, картофель, морковь, зеленные культуры, гладиолус, яблоня, люцерна). СПб.: ВИР, 1998;53-96.
- Букасов С.М. Революция в селекции картофеля. Л.: Изд-во Всесоюз. ин-та растениеводства, 1933.
- Букасов С.М. Принципы систематики картофеля. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л.: ВИР, 1978;62(1):3-35.
- Букасов С.М., Камераз А.Я. Селекция и семеноводство картофеля. Л.: Колос, 1972.
- Вавилов Н.И. Селекция как наука. Теоретические основы селекции растений. М.: Сельхозгиз, 1935; 1:1-14.
- Вавилова М.А. Использование диких морозостойких видов картофеля *S. commersonii* Dup. и *S. chomatophilum* Bitt. в межвидовой гибридизации. Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л.: ВИР, 1978;62(1):123-131.
- Горбатенко Л.Е. Виды картофеля Южной Америки (экология, география, интродукция, систематика, селекционная значимость). СПб.: ВИР, 2006.
- Житлова Н.А. Использование экспериментальной полиплоидии при межвидовой гибридизации картофеля. Генетика. 1969;5(11):40-44.
- Камераз А.Я., Вавилова М.А., Житлова Н.А., Иванова В.Н. Межвидовая гибридизация картофеля с участием видов серий *Transaequatorialia* Buk. и *Simpliciora* Buk. Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л.: ВИР, 1974;53(1):170-193.
- Камераз А.Я., Вавилова М.А., Житлова Н.А., Иванова В.Н. Межвидовая гибридизация картофеля с участием диких видов серии *Acaulia* Juz. Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л.: ВИР, 1978а;62(1):92-109.
- Камераз А.Я., Житлова Н.А., Иванова В.Н. Использование в межвидовой гибридизации дикого диплоидного вида картофеля *S. chacoense* Bitt. Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л.: ВИР, 1978б;62(1):110-122.
- Колобаев В.А. Принципы и методы создания высокоэффективных доноров горизонтальной устойчивости картофеля к фитофторозу. СПб.: ВИЗР, 2001.
- Костина Л.И. Об объеме вида *Solanum tuberosum* L. Проблемы эволюции, популяционной изменчивости и систематики растений. Л.: ВИР, 1991;139:58-64.
- Котова К.А. Межвидовая гибридизация в селекции картофеля на устойчивость к фитофторе, вирусу Y и продуктивность. Генетические основы межсортной и межвидовой гибридизации картофеля и пшеницы (Науч. труды Ленингр. с.-х. ин-та). Л., 1976; 295:33-39.
- Лаптев Ю.П. Гетероплоидия в селекции растений. М.: Колос, 1984.
- Лебедева Н.А. Получение полиплоидов у некоторых диких видов картофеля. Ботан. журн. 1955;40:575-583.
- Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений. СПб.: ВИР, 1994.
- Рогозина Е.В. Южноамериканские дикорастущие виды картофеля: особенности онтогенеза и перспективы использования в селекции. С.-х. биология. 2005;5:33-41.
- Рогозина Е.В., Колобаев В.А., Хавкин Э.Э., Кузнецова М.А., Бекетова М.П., Соколова Е.А. Межвидовые гибриды картофеля как источник генов устойчивости к фитофторозу. Докл. РАСХН. 2013;3:10-12.
- Росс Х. Селекция картофеля – проблемы и перспективы. М.: Агропромиздат, 1989.
- Седова Т.С. Межвидовая гибридизация некоторых южноамериканских диплоидных диких и культурных видов картофеля. Бюл. ВНИИР. 1980;105:34-37.
- Серегина Н.И. Скрещиваемость дикорастущих видов картофеля с формами *Solanum tuberosum* L. Генетически изученные источники признаков для селекции важнейших сельскохозяйственных культур в Нечерноземной зоне РСФСР. Л.: ВИР, 1991;68-73.
- Симаков Е.А., Склярова Н.П., Яшина И.М. Методические указания по технологии селекционного процесса картофеля. М.: Достижения науки и техники АПК, 2006.
- Яшина И.М. Методические указания по технологии управления процессом интрогрессии ценных генов от диких видов картофеля в селекционные сорта и гибриды. М., 2003.
- Яшина И.М., Симаков Е.А., Морозова Н.Н., Деревягина М.К., Прохорова О.А., Склярова Н.А., Жарова В.А., Белов Г.Л., Усков А.И., Варицев Ю.А., Варицева Г.П. Доноры и генетические источники для использования в селекционном процессе картофеля. Каталог. М., 2010.
- Bamberg J., Hanneman R. Allelism of endosperm balance number (EBN) in Mexican tuber-bearing *Solanum* species. Theor. Appl. Genet. 1990;80(2):161-166. DOI 10.1007/BF00224380.
- Barrell P.J., Meiyalaghan S., Jacobs J.M.E., Conner A.J. Applications of biotechnology and genomics in potato improvement. Plant Biotechnol. J. 2013;11(8):907-920. DOI 10.1111/pbi.12099.
- Bradeen J.M., Haynes K.G., Kole C. Introduction to potato. Genetics, Genomics and Breeding of Potatoes. Eds. J.M. Bradeen, K.G. Haynes. Enfield, NH: Sci. Publ., 2011;1-19.
- Bradshaw J.E. Potato breeding at the Scottish Plant Breeding Station and the Scottish Crop Research Institute: 1920–2008. Potato Res. 2009;52(2):141-172. DOI 10.1007/s11540-009-9126-5.
- Bradshaw J., Bryan G., Ramsay G. Genetic resources (including wild and cultivated *Solanum* species) and progress in utilization. Potato Res. 2006;49(1):49-65. DOI 10.1007/s11540-006-9002-5.
- Brylińska M., Tomczyńska I., Jakuczun H., Wasilewicz-Flis I., Wittek K., Jones J., Śliwka J. Fine mapping of the *Rpi-rzc1* gene conferring broad-spectrum resistance to potato late blight. Eur. J. Plant Pathol. 2015;143(1):193-198. DOI 10.1007/s10658-015-0663-2.
- Buso J., Boiteux L., Tai G., Peloquin S. Chromosome regions between centromeres and proximal crossovers are the physical sites of major effect loci for yield in potato: Genetic analysis employing meiotic mutants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1999;96(4):1773-1778. DOI 10.1073/pnas.96.4.1773.

- Carpato D., Frusciante L. Classical genetics and traditional breeding. Genetics, Genomics and Breeding of Potatoes. Eds. J.M. Bradeen, K.G. Haynes. Enfield, NH: Sci. Publ., 2011;20-40.
- Castañeda-Álvarez N.P., de Haan S., Juárez H., Khoury C.K., Achicanoy H.A., Sosa C.C., Bernau V.V., Salas A., Heider B., Simon R., Maxted N., Spooner D. *Ex situ* conservation priorities for the wild relatives of potato (*Solanum* L. section *Petota*). PLoS ONE. 2015;10(4):e0122599. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0122599>.
- Chrzanowska M., Sieczka M., Zagórska H. Resistance to PMV in potato parental lines bred in Młochów Research Center, IHAR. Plant Breed. Seed Sci. 2002;46(2):57-65.
- Darsow U. Pre-breeding and breeding of potatoes for quantitative resistance to *Phytophthora infestans* on foliage and tubers and for different utilization – problems, solutions and results. Julius Kühn-Institute, Bundesforschungsinstitut für Kulturpflanzen, Quedlinburg, 2014;312. DOI 10.5073/jka.2014.441.000.
- De Jong H., Proudfoot K.G., Murphy A.M. The germplasm release of F87084, a fertile, adapted clone with multiple disease resistances. Am. J. Potato Res. 2001;78(2):141-149. DOI 10.1007/BF02874769.
- Dionne L. Studies on the use of *Solanum acaule* as a bridge between *Solanum tuberosum* and species in the series *Bulbocastana*, *Cardiophylla* and *Pinnatisecta*. Euphytica. 1963;12(3):263-269. DOI 10.1007/BF00027461.
- Dorrance A.E., Inglis D.A. Assessment of greenhouse and laboratory screening methods for evaluating potato foliage for resistance to late blight. Plant Dis. 1997;81(10):1206-1213. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS.1997.81.10.1206>.
- Flis B. Inheritance of extreme resistance to potato virus Y in potato. Potato Res. 1995;38(2):199-210. DOI 10.1007/BF02357933.
- Flis B., Hennig J., Strzelczyk-Zyta D., Gebhardt C., Marczewski W. The *Ry-sto* gene from *Solanum stoloniferum* for extreme resistance to *Potato virus Y* maps to potato chromosome XII and is diagnosed by PCR marker GP122<sub>718</sub> in PVY resistant potato cultivars. Mol. Breeding. 2005;15(1):95-101. DOI 10.1007/s11032-004-2736-3.
- Fulladolsa A.C., Navarro F.M., Kota R., Severson K., Palta J., Charkowski A. Application of marker assisted selection for *Potato virus Y* resistance in the University of Wisconsin Potato Breeding Program. Am. J. Potato Res. 2015;92(3):444-450. DOI 10.1007/s12230-015-9431-2.
- Gebhardt C. Bridging the gap between genome analysis and precision breeding in potato. Trends Genet. 2013;29(4):248-256. DOI 10.1016/j.tig.2012.11.006.
- Gebhardt C., Bellin D., Henselewski H., Lehmann W., Schwarzfischer J., Valkonen J. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato. Theor. Appl. Genet. 2006;112(8):1458-1464. DOI 10.1007/s00122-006-0248-8.
- Gebhardt C., Valkonen J. Organization of genes controlling diseases resistance in the potato genome. Annu. Rev. Phytopathol. 2001;39:79-102. DOI 10.1146/annurev.phyto.39.1.79.
- Glendinning D. Potato introductions and breeding up to the early 20th century. New Phytol. 1983;94(3):479-505. DOI 10.1111/j.1469-8137.1983.tb03460.x.
- Halterman D., Guenther J., Collinge S., Butler N., Douches D. Biotech potatoes in the 21st century: 20 years since the first biotech potato. Am. J. Potato Res. 2016;93(1):1-20. DOI 10.1007/s12230-015-9485-1.
- Hamilton J., Hansey C., Whitty B., Stoffel K., Massa A., Van Deynze A., De Jong V., Douches D., Buell R. Single nucleotide polymorphism discovery in elite North American potato germplasm. BMC Genomics. 2011;12:302. DOI 10.1186/1471-2164-12-302.
- Hanneman R. Assignment of Endosperm Balance Numbers to the tuber-bearing *Solanums* and their close non-tuber-bearing relatives. Euphytica. 1994;74(1):19-25. DOI 10.1007/BF00033762.
- Harlan J.R., de Wet J.M.J. Toward a rational classification of cultivated plants. Taxon. 1971;20(4):509-517. DOI 10.2307/1218252.
- 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 Res. 2016;59(1):35-66. DOI 10.1007/s11540-015-9312-6.
- Hawkes J. Genetic poverty of the potato in Europe. Proc. Conf. Broadening Genet. Base Crops, Wageningen, 1978. Pudoc. Wageningen, 1979;19-27.
- Hawkes J. The Potato, Evolution, Biodiversity and Genetic Resources. London: Belhaven Press, 1990.
- Hermesen J. Introgression of genes from wild species, including molecular and cellular approaches. Potato Genetics. Eds. J.E. Bradshaw, G.R. Mackay. CAB International. Wallingford, Oxon, UK, 1994; 515-538.
- Hermundstad S., Peloquin S. Tuber yield and tuber traits of haploid-wild F1 species hybrids. Potato Res. 1986;29(3):287-297. DOI 10.1007/BF02359958.
- Hijmans R.J., Spooner D.M., Salas A.R., Guarino L., de la Cruz J. Atlas of wild potatoes. Syst. Ecogeogr. Studies on Crop Genepools. 2002;10. <http://www.biodiversityinternational.org/e-library/publications/detail/atlas-of-wild-potatoes/>.
- Hirsch C.D., Buell C.R., Hirsch C.N. A toolbox of potato genetic and genomic resources. Am. J. Potato Res. 2016;93(1):21-32. DOI 10.1007/s12230-015-9486-0.
- Hougas R., Ross R. The use of foreign introductions in breeding American potato varieties. Am. Potato J. 1956;33(11):328-339. DOI 10.1007/BF02877174.
- Huaman Z., Ross R. Updated listing of potato species names, abbreviations and taxonomic status. Am. Potato J. 1985;62(11):629-641. DOI 10.1007/BF02854438.
- Jackson S.A., Hanneman R.E., Jr. Crossability between cultivated and wild tuber- and non-tuber-bearing *Solanums*. Euphytica. 1999; 109(1):51-67. DOI 10.1023/A:1003710817938.
- Jansky S. Overcoming hybridization barriers in potato. Plant Breed. 2006;125(1):1-12. DOI 10.1111/j.1439-0523.2006.01178.x.
- Jansky S., Dempewolf H.H., Camadro E.L., Simon R., Zimnoch-Guzowska E., Bisognin D.A., Bonierbale M. A case for crop wild relative preservation and use in potato. Crop Sci. 2013;53(3):746-754. DOI 10.2135/cropsci2012.11.0627.
- Jansky S., Hamernik A. The introgression of 2 × 1EBN *Solanum* species into the cultivated potato using *Solanum verrucosum* as a bridge. Genet. Resour. Crop Evol. 2009;56(8):1107-1115. DOI 10.1007/s10722-009-9433-3.
- Jansky S., Rouse D. Multiple disease resistance in interspecific hybrids of potato. Plant Dis. 2003;87(3):266-272. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS.2003.87.3.266>.
- Johnston S., Hanneman R. Support of the endosperm balance number hypothesis utilizing some tuber-bearing *Solanum* species. Am. Potato J. 1980;57(1):7-14. DOI 10.1007/BF02852750.
- Johnston S., Hanneman R. Manipulations of endosperm balance number overcome crossing barriers between diploid *Solanum* species. Science. 1982;217(4558):446-448. DOI 10.1126/science.217.4558.446.
- Khavkin E.E., Fadina O.A., Sokolova E.A., Beketova M.P., Drobyazina P.E., Rogozina E.V., Kuznetsova M.A., Yashina I.M., Jones R.W., Deahl K.L. Pyramiding R genes: genomic and genetic profiles of interspecific potato hybrids and their progenitors. PPO-Special Rep. no. 16. Wageningen, DLO Foundation, 2014;215-220.
- Kim H.J., Lee H.R., Jo K.R., Mortazavian S.M.M., Huigen D.J., Evenhuis B., Kessel G., Visser R.G.F., Jacobsen E., Vossen J.H. Broad spectrum late blight resistance in potato differential set plants MaR8 and MaR9 is conferred by multiple stacked R genes. Theor. Appl. Genet. 2012;124(5):923-935. DOI 10.1007/s00122-011-1757-7.
- Kuznetsova M.A., Spiglazova S.Yu., Rogozhin A.N., Smetanina T.I., Filippov A.V. New approaches for measuring potato susceptibility to *Phytophthora infestans*. PPO-Special Rep. no. 16. Wageningen, DLO Foundation, 2014;223-232. <http://130.226.173.223/euroblight/>

- Workshop/2013Limassol/Proceedings/Page223-232\_Kuznetsova.pdf.
- Lindner K., Behn A., Schwarzfischer A., Song Y.-S. Extreme Y-Resistance im aktuellen deutschen Kartoffelsortiment. *J. Kulturpflanz.* 2011;63(4):97-103.
- Lopez M., Riegel R., Lizana C., Behn A. Identification of virus and nematode resistance genes in the Chilota Potato Genebank of the Universidad Austral de Chile. *Chilean J. Agr. Res.* 2015;75(3). DOI 10.4067/S0718-58392015000400008.
- Love S.L. Founding clones, major contributing ancestors, and exotic progenitors of prominent North American potato cultivars. *Am. J. Potato Res.* 2000;76(5):263-272. DOI 10.1007/BF02853624.
- Machida-Hirano R. Diversity of potato genetic resources. *Breed. Sci.* 2015;65(1):26-40. DOI 10.1270/jsbbs.65.26.
- Marfil C.F., Masuelli R.W., Davison J., Comai L. Genomic instability in *Solanum tuberosum* × *Solanum kurtzianum* interspecific hybrids. *Genome.* 2006;49(2):104-113. DOI 10.1139/g05-088.
- Masuelli R.W., Camadro E.L. Crossability relationships among wild potato species with different ploidies and Endosperm Balance Numbers (EBN). *Euphytica.* 1997;94(2):228-235. DOI 10.1023/A:1002996131315.
- Milczarek D., Flis B., Przetakiewicz A. Suitability of molecular markers for selection of potatoes resistant to *Globodera* spp. *Am. J. Potato Res.* 2011;88(3):245-255. DOI 10.1007/s12230-011-9189-0.
- Mosquera T., Alvarez M.F., Jiménez-Gómez J.M., Muktar M.S., Paulo M.J., Steinemann S., Li J., Draffehn A., Hofmann A., Lübeck J., Strahwald J., Tacke E., Hofferbert H.R., Walkemeier B., Gebhardt C. Targeted and untargeted approaches unravel novel candidate genes and diagnostic SNPs for quantitative resistance of the potato (*Solanum tuberosum* L.) to *Phytophthora infestans* causing the late blight disease. *PLoS ONE.* 2016;11(6):e0156254. DOI 10.1371/journal.pone.0156254.
- Muktar M.S., Lübeck J., Strahwald J., Gebhardt C. Selection and validation of potato candidate genes for maturity corrected resistance to *Phytophthora infestans* based on differential expression combined with SNP association and linkage mapping. *Front. Genet.* 2015;6:294. DOI 10.3389/fgene.2015.00294.
- Murphy A., Jong H., Proudfoot K. A multiple disease resistant potato clone developed with classical breeding methodology. *Can. J. Plant Pathol.* 1999;21(3):207-212. <http://dx.doi.org/10.1080/0706069909501183>.
- Novy R., Hanneman R. Hybridization between *Tuberosum* haploids and 1EBN wild potato species. *Am. Potato J.* 1991;68(3):151-169. DOI 10.1007/BF02853896.
- Ochoa C. The Potatoes of South America: Peru. CIP. 2004.
- Oerke E.-C., Dehne H.-W. Safeguarding production—losses in major crops and the role of crop protection. *Crop Protection.* 2004;23(4):275-285. DOI 10.1016/j.cropro.2003.10.001.
- Ramakrishnan A.P., Ritland C.E., Blas Sevillano R.H., Riseman A. Review of potato molecular markers to enhance trait selection. *Am. J. Potato Res.* 2015;92(4):455-472. DOI 10.1007/s12230-015-9455-7.
- Rietman H., Bijsterbosch G., Cano L.M., Lee H.-R., Vossen J.H., Jacobsen E., Visser R.G.F., Kamoun S., Vleeshouwers V.G.A.A. Qualitative and quantitative late blight resistance in the potato cultivar Sarpo Mira is determined by the perception of five distinct RXLR effectors. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 2012;25(7):910-919. DOI 10.1094/MPMI-01-12-0010-R.
- Rodewald J., Trognitz B. *Solanum* resistance genes against *Phytophthora infestans* and their corresponding virulence genes. *Mol. Plant Pathol.* 2013;14(7):740-757. DOI 10.1111/mpp.12036.
- Rodrigues de Paula R.S.R., Pereira Pinto C.A.B., Galvino Costa S.B.F., de Menezes M., dos Reis Figueira A. Resistance of potato clones to necrotic recombinant strains of potato virus y (pvY). *Ciênc. Agrotec.* 2014;38(4):343-351. <http://dx.doi.org/10.1590/S1413-70542014000400004>.
- Ross H. The use of wild *Solanum* species in German potato breeding of the past and today. *Am. Potato J.* 1966;43:63-80.
- Scharma R., Bhardwaj V., Dalamu D., Kaushik S.K., Singh B.P., Sharma S., Umamaheshwari R., Baswaraj R., Kumar V., Gebhardt C. Identification of elite potato genotypes possessing multiple disease resistance genes through molecular approaches. *Scientia Hort.* 2014;179:201-211. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2014.09.018>.
- Simko I., Jansky S., Stephenson S., Spooner D. Genetics of resistance to pests and disease. *Potato Biology and Biotechnology: Advances and Perspectives.* Eds. R. Vreugdenhil et al. Amsterdam: Elsevier, 2007;7:117-155.
- Singsit C., Hanneman R. Rescuing abortive inter-EBN potato hybrids through double pollinations and embryo culture. *Plant Cell Rep.* 1991;9(9):475-478. DOI 10.1007/BF00232099.
- Slater A.T., Cogan N.O., Forster J.W. Cost analysis of the application of marker-assisted selection in potato breeding. *Mol. Breeding.* 2013;32(2):299-310. DOI 10.1007/s11032-013-9871-7.
- Slater A.T., Cogan N.O., Forster J.W., Hayes B.J., Daetwyler H.D. Improving genetic gain with genomic selection in autotetraploid potato. *Plant Genome.* 2016;9(3). DOI 10.3835/plantgenome2016.02.0021.
- Slater A.T., Cogan N.O., Hayes B.J., Schultz L., Dale M.F., Bryan G.J., Forster J.W. Improving breeding efficiency in potato using molecular and quantitative genetics. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127(11):2279-2292. DOI 10.1007/s00122-014-2386-8.
- Śliwka J., Zimnoch-Guzowska E. Resistance to late blight in potato. *Translational Genomics for Crop Breeding: Biotic Stress.* Vol. 1. Eds. R.K. Varsnhey, R. Tuberosa. John Wiley & Sons, 2013; 221-240.
- Solomon-Blackburn R.M., Barker H. Breeding virus resistant potatoes (*Solanum tuberosum*): a review of traditional and molecular approaches. *Heredity.* 2001;86(1):17-35.
- Spooner D., Ghislain M., Simon R., Jansky S.H., Gavrilenko T. Systematics, diversity, genetics, and evolution of wild and cultivated potatoes. *Bot. Rev.* 2014;80(4):283-383. DOI 10.1007/s12229-014-9146-y.
- Spooner D., Salas A. Structure, biosystematics and genetic resources. *Handbook of Potato, Production, Improvement and Postharvest Management.* Eds. J. Gopal, S.M.P. Khurana. N.Y.: Haworth Press, 2006;1-39.
- Szajko K., Strzelczyk-Żyta D., Marczewski W. *Ny-1* and *Ny-2* genes conferring hypersensitive response to potato virus Y (PVY) in cultivated potatoes: mapping and marker-assisted selection validation for PVY resistance in potato breeding. *Mol. Breeding.* 2014;34:267-271. DOI 10.1007/s11032-014-0024-4.
- The European Cultivated Potato Database. Available at: <https://www.europotato.org/menu> (accessed 20 Sept. 2016).
- Tiwari J.K., Gopal J., Singh B.P. Marker-assisted selection for virus resistance in potato: options and challenges. *Potato J.* 2012;39(2):101-117.
- Tiwari J.K., Siddappa S., Singh B.P., Kaushik S.K., Chakrabarti S.K., Bhardwaj V., Chandel P. Molecular markers for late blight resistance breeding of potato: an update. *Plant Breeding.* 2013;132(3):237-245. DOI 10.1111/pbr.12053.
- Tomczyńska I., Jupe F., Hein I., Marczewski W., Śliwka J. Hypersensitive response to *Potato virus Y* in potato cultivar Sarpo Mira is conferred by the *Ny-Smira* gene located on the long arm of chromosome IX. *Mol. Breeding.* 2014a;34(2):471-480. DOI 10.1007/s11032-014-0050-2.
- Tomczyńska I., Stefańczyk E., Chmielarczyk M., Karasiewicz B., Kamiński P., Jones J.D.G., Lees A.K., Śliwka J. A locus conferring effective late blight resistance in potato cultivar Sarpo Mira maps to chromosome XI. *Theor. Appl. Genet.* 2014b;127(3):647-657. DOI 10.1007/s00122-013-2248-9.
- Vincent H., Wiersema J., Kell S., Fielder H., Dobbie S., Castañeda-Álvarez N.P., Guarino L., Eastwood R., Leo B., Maxted N. A prioritized crop wild relative inventory to help underpin global food security. *Biol. Conservation.* 2013;167:265-275. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2013.08.011>.

- Vleeshouwers V.G.A.A., Raffaele S., Vossen J., Champouret N., Oli-  
va R., Segretin M.E., Rietman H., Cano L.M., Lokossou A., Kes-  
sel G., Pel M.A., Kamoun S. Understanding and exploiting late  
blight resistance in the age of effectors. *Annu. Rev. Phytopathol.*  
2011;49:507-531. DOI 10.1146/annurev-phyto-072910-095326.
- Vos P.G., Uitdewilligen J.G., Voorrips R.E., Visser R.G., van Eck H.J.  
Development and analysis of a 20K SNP array for potato (*Solanum*  
*tuberosum*): an insight into the breeding history. *Theor. Appl. Genet.*  
2015;128(12):2387-2401. DOI 10.1007/s00122-015-2593-y.
- Yo K.-R., Visser R.G.F., Jacobsen E., Vossen J.H. Characterisation of  
the late blight resistance in potato differential MaR9 reveals a quali-  
tative resistance gene, *R9a*, residing in a cluster of *Tm22* homologs  
on chromosome IX. *Theor. Appl. Genet.* 2015;128(5):931-941. DOI  
10.1007/s00122-015-2480-6.
- Zimnoch-Guzowska E., Flis B. Evaluation of resistance to *Phytoph-  
thora infestans*: A survey. *Late Blight: Managing the Global Threat:*  
*Proc. Global Initiative on Late Blight Conf.* Eds. N.E. Adler et al.  
Hamburg, 2002;37-47.
- Zimnoch-Guzowska E., Tatarowska B. Bottle necks in breeding late  
blight resistant potato. *Plant Breed. Seed Sci.* 2004;50(1):71-79.
- Zimnoch-Guzowska E., Yin Z., Chrzanowska M., Flis B. Sources and  
effectiveness of potato PVY resistance in IHAR's breeding research.  
*Am. J. Potato Res.* 2013;90(1):21-27. DOI 10.1007/s12230-012-9289-5.
- Zoteyeva N., Mežaka I., Vilcāne D., Carlson-Nilsson U., Skrabule I.,  
Rostoks N. Assessment of genes *R1* and *R3* conferring resistance to  
late blight and of gene *Ry<sub>sto</sub>* conferring resistance to potato virus Y in  
two wild species accessions and their hybrid progenies. *Proc. Latv.  
Acad. Sci. Sect. B.* 2014;68(3/4):133-141.