



Потенциально опасные для отечественного картофелеводства карантинные виды и патотипы нематод: изменчивость популяций и генетика устойчивости картофеля

Н.В. Мироненко^{1, 2}, Т.А. Гавриленко^{2, 3}, А.В. Хютти^{1, 2}, О.С. Афанасенко^{1, 2} 

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия

² Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

³ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия


 e-mail: olga.safan@gmail.com

Аннотация. Обзор посвящен проблеме потенциально опасных для отечественного картофелеводства карантинных видов и патотипов нематод. Картофель поражают более 30 видов паразитических нематод, однако в статье основное внимание уделено самым вредоносным, приносящим большой ущерб картофелеводству представителям родов *Globodera*, *Ditylenchus*, *Nacobbus* и *Meloidogyne*. Проанализированы фитопатологические и молекулярные методы идентификации видов и патотипов и основные достижения в изучении изменчивости популяций паразитических нематод картофеля. Показано, что, благодаря особенностям жизненного цикла нематод и лабильности их геномов, генетическая изменчивость этих организмов очень велика, что создает угрозу образования новых патогенных генотипов паразита. Сведения о внутри- и межпопуляционной изменчивости нематод важны для изучения путей интродукции и распространения отдельных видов, а также поиска корреляций молекулярных маркеров с определенным патотипом. Филогенетические исследования, основанные на современных данных по генетической изменчивости популяций, позволили выявить комплексы видов у *Globodera pallida* (Stone) Behrens и *Nacobbus aberrans* (Thorne) Thorne & Allen (sensu lato), включающие криптические виды. К основным составляющим успешной защиты, предотвращающей массовое распространение паразитических нематод, относятся карантинные мероприятия, агротехнические приемы, биологические способы защиты и возделывание устойчивых сортов. Особое внимание в обзоре уделено вопросам селекции сортов картофеля с длительной устойчивостью к различным видам нематод, поскольку возделывание таких сортов – экологически наиболее безопасный и экономически выгодный способ предотвращения эпифитотий. В настоящее время достигнуты значительные успехи в генетической защите сортов картофеля, особенно в отношении цистообразующих нематод. Приведены сведения об источниках устойчивости картофеля к паразитическим нематодам, выделенных в коллекциях диких и культурных видов. Проанализированы данные об идентифицированных *R*-генах и QTL устойчивости, которые были интрогрессированы в селекционный материал с помощью различных методов и подходов. Представлены результаты изучения структурной и функциональной организации генов устойчивости к цистообразующим нематодам картофеля. Рассмотрены результаты исследований по использованию молекулярных маркеров определенных генов в маркер-опосредованной селекции для создания новых устойчивых сортов, в том числе с групповой устойчивостью.

Ключевые слова: картофель; паразитические нематоды; *Globodera*; *Ditylenchus*; *Nacobbus*; *Meloidogyne*; патотипы; изменчивость популяций; устойчивость сортов; гены устойчивости; QTL.

Для цитирования: Мироненко Н.В., Гавриленко Т.А., Хютти А.В., Афанасенко О.С. Потенциально опасные для отечественного картофелеводства карантинные виды и патотипы нематод: изменчивость популяций и генетика устойчивости картофеля. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(7):705-721. DOI 10.18699/VJ20.665

Quarantine nematode species and pathotypes potentially dangerous for domestic potato production: populations diversity and the genetics of potato resistance

N.V. Mironenko^{1, 2}, T.A. Gavrilenko^{2, 3}, A.V. Khiutti^{1, 2}, O.S. Afanasenko^{1, 2} 

¹ All-Russian Research Institute of Plant Protection, Pushkin, St. Petersburg, Russia

² Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

³ Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

 e-mail: olga.safan@gmail.com

Abstract. The review considers quarantine species and nematode pathotypes potentially dangerous for domestic potato production. Potatoes are affected by more than 30 types of parasitic nematodes, but the review focuses on the most harmful representatives of genera that cause great damage to potato production: *Globodera*, *Ditylenchus*, *Nacob-*

bus and *Meloidogyne*. Phytopathological and molecular methods of identification of species and pathotypes and the main achievements in studying the population variability of parasitic potato nematodes were analyzed. It was shown that due to the peculiarities of the life cycle of nematodes and lability of their genomes, the genetic variability of these organisms is very high, which creates a threat of forming new pathogenic genotypes of the parasites. The information about the intra- and interpopulation variability of nematodes is important for studying the ways of introduction and distribution of separate species, as well as for searching for the correlations of molecular markers with the pathotype. Phylogenetic studies based on modern data on genetic variability of populations have allowed to reveal species complexes in *Globodera pallida* (Stone) Behrens and *Nacobbus aberrans* (Thorne) Thorne & Allen (sensu lato), including cryptic species. The main components of successful protection preventing a wide distribution of parasitic nematodes are quarantine measures, agricultural techniques, biological methods of protection and cultivation of resistant cultivars. Special attention in the review is paid to the breeding of potato cultivars with durable resistance to various nematode pathotypes, because the cultivation of such varieties is the most ecologically safe and economically advantageous way to prevent epiphytotic. Currently, significant progress has been made in the genetic protection of potato cultivars, especially against cyst-forming nematodes. The review provides data on sources of potato resistance to parasitic nematodes identified in collections of wild and cultivated species. Data on identified R-gens and QTL of resistance that have been introduced into breeding varieties using different methods and approaches are analyzed. The literature data on the study of structural and functional organization of genes for resistance to potato cyst nematodes are given. The results of molecular research on revealing the polymorphisms of loci involved in the control of resistance to cyst and gall nematodes, the development of molecular markers of certain genes and their use in marker-assisted selection for developing of new resistant cultivars, including those with group resistance, are considered.

Key words: potato; parasitic nematodes; *Globodera*; *Ditylenchus*; *Nacobbus*; *Meloidogyne*; pathotypes; population variability; resistance cultivars; resistance genes; QTL.

For citation: Mironenko N.V., Gavrilenko T.A., Khiutti A.V., Afanasenko O.S. Quarantine nematode species and pathotypes potentially dangerous for domestic potato production: populations diversity and the genetics of potato resistance. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(7):705-721. DOI 10.18699/VJ20.665 (in Russian)

Введение

Картофель (*Solanum tuberosum* L.) является одной из основных сельскохозяйственных культур и возделывается на более чем 19 млн га сельскохозяйственных угодий по всему миру с ежегодным производством более 390 млн тонн картофеля (FAOSTAT, 2019). По валовому сбору картофеля Российская Федерация занимает третье место в мире после Китая и Индии, и его среднегодовое производство в стране составляет примерно 29 млн тонн в год. Основной фактор, снижающий рентабельность возделывания картофеля, – болезни, способом контроля которых продолжают оставаться химические средства защиты. Возделывание сортов картофеля с длительной устойчивостью к болезням – экологически наиболее безопасный и экономически выгодный способ предотвращения эпифитотий.

Паразитические нематоды повсеместно приносят большой ущерб производству картофеля, ежегодные глобальные потери урожая от них составляют 10–15 % и оцениваются в 78 млрд долларов (Fábia et al., 2018). Картофель поражают 34 вида паразитических нематод, 6 из которых, по крайней мере, могут вызывать значительные потери урожая. Среди них распространенными во всех зонах возделывания картофеля и наиболее вредоносными являются цистообразующие картофельные нематоды (ЦКН) – золотистая картофельная нематода (ЗКН) *Globodera rostochiensis* (Woll.) и бледная картофельная нематода (БКН) *Globodera pallida* (Stone). Эти виды считаются объектами внешнего и внутреннего карантина и широко распространены на всех континентах: в Европе, Северной и Южной Америке, Азии, Африке, Океании (EPPO, 2020a, b), ЗКН распространена также и в Австралии (Blackett et al., 2019).

Кроме ЦКН, существенные потери урожая картофеля повсеместно могут вызывать карантинные, широкоспе-

циализированные виды нематод, на настоящий день отсутствующие на территории Российской Федерации. В соответствии с единым перечнем карантинных объектов Евразийского экономического союза (ЕАЭС) от 30 ноября 2016 г. № 158 с изменениями и дополнениями от 8 августа 2019 г. в перечень карантинных вредных организмов, отсутствующих на территории ЕАЭС, входят: ложная галловая нематода *Nacobbus aberrans* (Thorne) (EPPO, 2019), колумбийская корневая галловая нематода *Meloidogyne chitwoodi* Golden et al., корневая галловая нематода *M. enterolobii* Golden et al. и ложная колумбийская галловая нематода *M. fallax* Karssen (https://docs.eaeunion.org/docs/ru-ru/01413200/cncd_06032017_158). Стеблевая нематода картофеля *Ditylenchus destructor* (Thorne) относится к карантинным видам в Европейском союзе (список A2), но из-за широкого распространения в нашей стране входит в список A3 – регулируемых некарантинных вредных организмов на территории Российской Федерации (EPPO, 2019b; EPPO, 2020d; OEP/EPPO, 2017a).

Вопросы классификации видов паразитических картофельных нематод еще не приведены к единой системе. Согласно классификации, принятой EPPO (EPPO, 2000), виды нематод родов *Globodera*, *Ditylenchus*, *Nacobbus* и *Meloidogyne*, рассмотренных в этом обзоре, относятся к одному классу Chromadorea, и порядку Rhabditida, но к четырем различным семействам: Heteroderidae (виды: *Globodera rostochiensis*, *G. pallida* – цистообразующие нематоды), Anguinidae (*Ditylenchus destructor* – стеблевая нематода картофеля), Pratylenchidae (*Nacobbus aberrans* – ложная галловая нематода) и Meloidogynidae (*Meloidogyne chitwoodi*, *M. fallax* – галловые нематоды). Кроме перечисленных видов рода *Meloidogyne*, рассматриваются также другие виды этого рода, сведения об устойчивости к которым видов рода *Solanum* имеются в литературе:

M. javanica (Treub, 1885), *M. hapla* Chitwood, 1949, *M. arenaria* Chitwood (1949), *M. incognita* Kofoed & White, 1919.

В литературе обсуждается возможность существования криптических видов у ЦКН (Thevenoux et al., 2019) и видовых комплексов, как, например, у *G. pallida* (Subbotin et al., 2011) и *N. aberrans* (Cabrera-Hidalgo et al., 2019). На филогенетическом древе, построенном на основании сходства нуклеотидных последовательностей малой субъединицы рДНК, филум *Nematoda* разделен на 12 клад, из которых 4 включают нематоды, паразитирующие на растениях. Наиболее вредоносные виды нематод, приводящие к значительным экономическим потерям в картофелеводстве, – представители четырех родов: *Meloidogyne* spp., *Globodera* spp., *Ditylenchus* spp. и *Nacobbus* spp., отнесены к кладе *Tylenchomorpha* (Holterman et al., 2006). Развитие исследований по таксономии паразитических нематод необходимо, прежде всего, для понимания эволюционных процессов в популяциях патогенов, связанных с решением проблемы генетической защиты. Например, в работе R. Thevenoux с коллегами (2019) показано, что генетические расстояния между географическими популяциями *G. pallida* на территории Перу могут свидетельствовать о дивергенции популяций с возможным образованием нового вида.

Составляющие успешной защиты, предотвращающей массовое распространение паразитических нематод, – это карантинные мероприятия и возделывание устойчивых сортов. Из существующих биологических способов защиты картофеля от паразитических нематод можно отметить использование растений-нехозяев, которые стимулируют выход личинок из яиц, но не являются субстратом для их размножения. Таким видом-ловушкой считается, например, *Solanum sisymbriifolium* (Lam.) (Timmermans et al., 2006). В США (штат Айдахо) использование в качестве ловушки *S. sisymbriifolium* в трех очагах *G. pallida* позволило снизить жизнеспособность яиц на 95–100 % (Dandurand et al., 2019).

Сорта картофеля с устойчивостью к расширенному спектру патогенов более конкурентоспособны на рынке и обеспечивают получение экологически чистой продукции и сохранение окружающей среды. Последние два фактора имеют не только экономическое, но и существенное социальное значение.

Результатом длительной селекции картофеля на устойчивость как в нашей стране, так и за рубежом стала серия сортов, генетически защищенных от наиболее распространенных патотипов цистообразующих картофельных нематод. Например, в списке из 216 сортов картофеля, устойчивых к цистообразующим нематодам, одобренных для использования в ЕС, 213 защищены геном *H1*, детерминирующим устойчивость к наиболее распространенному, в том числе и на территории РФ, патотипу Ro1 (https://lbt.dk/fileadmin/user_upload/NaturErhverv/Sortsliste_til_internetet_marts_2019.pdf). В России в Государстве селекционных достижений зарегистрировано 455 сортов картофеля, 254 из них устойчивы к ЗКН, т.е. 55,8 % (Государственный реестр селекционных достижений, 2019). При этом необходимо учитывать опыт селекционных программ Великобритании, где во второй половине 20-го века преимущественно возделывались сорта

картофеля с геном *H1* устойчивости к ЗКН, что привело к замещению популяций *G. rostochiensis* на *G. pallida* (Evans, 1993).

Основная проблема селекции растений на устойчивость к болезням – высокая адаптивная изменчивость патогенов, приводящая к обязательной потере устойчивости при длительном возделывании сортов, защищенных одними и теми же генами, на больших площадях. В отношении ЦКН, и, в частности ЗКН, широкое использование устойчивых сортов, защищенных геном устойчивости *H1*, эффективным против распространенного патотипа Ro1, создает условия для адаптивной эволюции паразита и опасность появления новых патотипов. Не исключен и занос других патотипов ЦКН, а также вида *G. pallida* с семенным картофелем из Западной Европы. В настоящее время в РФ вид *G. rostochiensis* представлен исключительно одним патотипом, Ro1, а бледная нематода *G. pallida* до сих пор не обнаружена. Такая же ситуация существует в Австралии, где распространен только один вид *G. rostochiensis* и патотип Ro1, а *G. pallida* не обнаружен, что было доказано секвенированием ITS участков рибосомных генов (Faggian et al., 2012).

В наше время активно развиваются молекулярно-генетические методы видовой диагностики паразитических нематод, появились новые данные по механизмам изменчивости популяций цистообразующих и галловых нематод, что позволяет определить происхождение местных популяций патогена и прогнозировать их возможные адаптационные изменения к возделываемым сортам картофеля. Имеются успехи в разработке молекулярных маркеров генов устойчивости и создании сортов картофеля, генетически защищенных против разных патотипов и видов цистообразующих картофельных нематод. Все эти сведения необходимы для разработки стратегии эффективной генетической защиты против ЦКН в Российской Федерации.

В этом обзоре представлены последние достижения в изучении изменчивости популяций паразитических картофельных нематод, молекулярной диагностики, генетики устойчивости картофеля к нематодам, а также результаты селекции на устойчивость к потенциально опасным для России видам и патотипам цистообразующих и галловых нематод. В статье не затрагивались вопросы биологии фитопаразитических нематод, хозяино-паразитных отношений, особенностей патогенеза растений, биохимических факторов устойчивости растений и мер контроля вредоносности нематод, поскольку эти темы подробно анализировались в ряде иностранных обзоров (Sato et al., 2019; Abd-Elgawad, Askary, 2020; Holbein et al., 2020), а также в монографии по фитопаразитическим нематодам (https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_1781721#99; Зиновьева и др., 2012).

Цистообразующие нематоды

Центр происхождения ЦКН – регион Центральных Анд в Южной Америке (Evans et al., 1975; Plantard et al., 2008). Считается, что ЦКН попали в Европу из Южной Америки в середине 19-го века с селекционным материалом картофеля, а оттуда распространились по всему миру. Таким образом, Европа является вторичным центром

происхождения ЦКН (Evans, Rowe, 1998; Hockland et al., 2012; Boucher et al., 2013). На территории Российской Федерации широкое распространение получила ЗКН, которая встречается очагами в 7 федеральных округах 61 субъекта РФ на территории общей площадью около 1.8 млн га (Справочник..., 2017). По данным Европейской и Средиземноморской организации по защите растений (EPPO), в настоящее время ЗКН распространена во всех странах Европы, в том числе и на территории сопредельных стран, таких как Беларусь, Латвия, Эстония, Литва, Украина, Грузия, Армения; на Азиатском континенте в Таджикистане, Японии и Индии (EPPO, 2020a, b). В РФ до настоящего времени БКН не обнаружена (Limantseva et al., 2014; Хютти и др., 2017). В то же время вид *G. pallida* широко встречается в Европе. По данным EPPO, *G. pallida* зарегистрирована во всех странах Европы, кроме Беларуси, Латвии, Литвы, Польши и Словакии (https://gd.eppo.int/taxon/HETDPA/distribution/RU_ru). В Украине первое обнаружение *G. pallida* было отмечено в Ужгороде в 2005 г. (Pulyenko et al., 2005), но после карантинных мероприятий уже в 2014 г. в существующем очаге патоген не был выявлен, EPPO официально зафиксировала отсутствие этого вида для страны. В сопредельных с РФ Европейских государствах *G. pallida* была выявлена в 2018 и в 2019 гг. в Эстонии (NPPO of Estonia (2018-02, 2018-11, 2019-06)), а также в Норвегии и Финляндии (Holgado, Magnusson, 2012). На Азиатском континенте очаги БКН зафиксированы в Индии и Японии. В связи с большими объемами импорта как продовольственного, так и семенного картофеля в Россию в последние десятилетия существует потенциальная возможность заноса БКН на территорию страны.

Известны еще два вида ЦКН из рода *Globodera*, паразитирующие на картофеле. *G. leptonepia* (Cobb & Taylor) была обнаружена только однажды в партии картофеля из Южной Америки, но интенсивные поиски в районе Андского Нагорья, известного как центр происхождения ЦКН, не были успешными, таким образом, *G. leptonepia* – редкий и неизученный вид (Thevenoux et al., 2019). В 2008 г. в США в штатах Айдахо и Орегон обнаружены единичные цисты, которые по морфологической и молекулярной диагностике не соответствовали ни *G. rostochiensis*, ни *G. pallida* (Dandurand et al., 2019). Новый вид был определен как *Globodera ellingtonae* n.sp. (Handoo et al., 2012) и было показано, что картофель и томаты – его растения-хозяева (Skantar et al., 2011). Отсутствие сведений о распространении этого вида в других регионах мира, по-видимому, свидетельствует о наличии локальной эндемичной популяции на Северо-Американском континенте.

Цистообразующие картофельные нематоды – облигатные специализированные седентарные паразиты, для которых характерно наличие в жизненном цикле цист, содержащих яйца и инвазионные личинки. Потери урожая могут достигать более 80–90 % (OEPP/EPPO, 2017b). Основной диагностический признак *G. pallida* – окраска цист: в конце созревания они не приобретают золотистый цвет, как у *G. rostochiensis*, а остаются бледными. Цисты обоих видов могут выживать в почве без растений-хозяев до 10 лет (Sijmons, 1993; Williamson, Hussey, 1996), однако имеются данные о сохранении их жизнеспособности до

30 лет (Winslow, Willis, 1972). Максимальные потери урожая, ассоциированные с поражением ЦКН, определены в 80 % (Brodie, Mai, 1989), но при высокой инфекционной нагрузке ЦКН в почве урожай картофеля может быть полностью уничтожен (Whitehead, Turner, 1998). Четкие симптомы глободероза часто не заметны в период вегетации картофеля (Lilley et al., 2007). Вследствие этого потери урожая могут быть приписаны вторичным болезням, возникшим на уже зараженных нематодой ослабленных растениях картофеля.

Видовая диагностика с применением морфометрических и молекулярных методов широко применяется в практике карантина растений для идентификации видов ЦКН в обнаруженном очаге в посадках картофеля. Морфометрические методы диагностики достаточно подробно описаны в коллективной монографии (Зиновьева и др., 2012), а также в обзорах и методических указаниях (Шестеперов, 2002; Ryss, 2002; Bairwa et al., 2017; Christoforou et al., 2017; OEPP/EPPO, 2017b).

Молекулярные методы идентификации видов ЦКН

Молекулярные методы идентификации видов нематод меняются параллельно с развитием базовых методов молекулярной генетики и зависят от конкретных задач исследователя. В последние годы молекулярную диагностику различных видов нематод проводят методами обычной ПЦР, ПЦР в реальном времени (количественная ПЦР) и обратной ПЦР (ОТ-ПЦР). Во всех случаях обычно используют праймеры, разработанные к последовательностям участков кластера генов рибосомных РНК. Методы идентификации *G. rostochiensis* и *G. pallida*, основанные на рестриктивном анализе продуктов амплификации фрагментов ITS1 или ITS1+5.8S+ITS2 (Thiéry, Mugniery, 1996; Fleming et al., 1998), сменились более удобными методами ПЦР с видоспецифичными праймерами (Bulman, Marshall, 1997; Zouhar et al., 2000; Vejl et al., 2002).

В наших работах для молекулярной идентификации видов *G. rostochiensis* и *G. pallida* (Мироненко и др., 2013, 2015; Limantseva et al., 2014) применен метод мультиплексной ПЦР с двумя наборами видоспецифичных праймеров (Bulman, Marshall, 1997). Эти же праймеры используют другие авторы, например, для количественной ПЦР (Nakhla et al., 2010).

Для оценки эффективности методов деконтаминации растительного материала от ЦКН определяют жизнеспособность цист, применяя ОТ-ПЦР как индикатор экспрессии генов «домашнего хозяйства», например гена *gpd1*, кодирующего глицерол-3-фосфат-дегидрогеназу – одного из основных ферментов гликолиза (Kaemmerer, 2012). В этой работе виды нематод были определены предварительно по методу S.R. Bulman и J.W. Marshall (1997) с помощью стандартной ПЦР, так как ОТ-ПЦР не может быть использована для идентификации видов нематод, пока не будут обнаружены видоспецифичные гены, необходимые для выживания организма, аналогичные генам «домашнего хозяйства». Вероятно, полногеномное секвенирование обоих видов нематод (Cotton et al., 2014; Eves-van den Akker et al., 2016) сделает доступной информацию для выявления таких генов.

Патотипы *G. rostochiensis* и *G. pallida*

Оба вида ЦКН могут быть классифицированы на патотипы на основании их реакций вирулентности/авирулентности на дифференцирующих тест-клонах картофеля с различными генами устойчивости (табл. 1) (Canto Saenz, De Scurrah, 1977; Kort et al., 1977). Для *G. rostochiensis* были определены пять патотипов, Ro1–Ro5; для *G. pallida* – три, Pa1–Pa3 (Kort et al., 1977).

В 1990 г. дифференциация популяций ЦКН была пересмотрена на основании нечетких различий между патотипами, определяемыми на данном наборе, что связано с различной жизнеспособностью инокулюма и наличием количественной частичной устойчивости, уровень которой трудно интерпретировать (Nijboer, Parlevliet, 1990). По мнению авторов, основанном на анализе литературы и собственных экспериментальных данных, возможно идентифицировать только три патотипа: Ro1 (бывшие Ro1 и Ro4), Ro3 (бывшие Ro2 и Ro3) и Ro5 (бывший Ro5). Клоны-дифференциаторы 60.21.19 и 65.346.19 различают только виды нематод, но не их патотипы. В отношении *G. pallida* Н. Nijboer и J.E. Parlevliet (1990) считают возможным характеризовать популяцию только как более или менее вирулентную, не выделяя патотипы. В то же время в Нидерландах в 1975 г. было отмечено обильное размножение БКН на сортах, устойчивых к патотипу Pa2. По реакции клон-дифференциатора (VTN) 62-33-3 изolat был отнесен к патотипу Pa3 (Dellaert, Vinke, 1987). Авторами показан различный уровень размножения патотипа Pa3 на разных генотипах картофеля.

По мнению Европейской и Средиземноморской организации по защите растений, термин «патотип» в отношении ЦКН считается слишком общим, и многие популяции, основываясь на Международной схеме по дифференциации (Kort et al., 1977), не могут быть адекватно идентифицированы и отнесены к тому или иному патотипу (ОЕПР/ЕРРО, 2017b). В настоящее время предлагается проводить изучение вирулентности местных популяций *G. rostochiensis* и *G. pallida* на наборах сортов, выращиваемых в той или иной стране, со следующими эталонными популяциями ЦКН: Ro1 Ecosse (INRA, Франция), Ro5 Harmerz (BBA, Германия), Pa1 Scottish (SASA, Великобритания) и Pa3 Chavornay (INRA, Франция). В связи с тем, что в селекции картофеля используются различные генетические источники устойчивости, вирулентность эталонных популяций ЦКН должна регулярно перепроверяться по отношению к этим наборам сортов. Точно так же, если в результате мониторинга будет обнаружено, что характеристики вирулентности популяций ЦКН нематод в Европе изменились, то эталонные популяции ЦКН следует пересмотреть (ОЕПР/ЕРРО, 2006, 2017b).

Во всем мире широко распространен патотип ЗКН Ro1, и, соответственно, большинство устойчивых к ЗКН сортов защищены эффективным против этого патотипа геном *H1*. Преодоление этого гена другими патотипами ЗКН зарегистрировано в Польше, где впервые в 2013 г. был выявлен патотип Ro5 (Przetakiewicz, 2013). В США в течение более 50 лет с момента первого обнаружения ЗКН ген *H1* оставался эффективным против распространенного патотипа Ro1. В 1995–1996 гг. на Лонг Айленде и в северной части штата Нью-Йорк на сортах, защищенных геном *H1*, было

Таблица 1. Дифференциаторы картофеля для определения патотипов ЦКН (Canto Saenz, De Scurrah, 1977; Kort et al., 1977)

Дифференцирующие тест-клоны картофеля	Патотипы
<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> hybr. CPC 1673	Ro1,4
<i>S. kurtzianum</i> hybr. KTT/60.21.19	Ro1,2
<i>S. vernei</i> hybr. 58.1642/4	Ro1,2,3
<i>S. vernei</i> hybr. 62.33.3	Ro1,2,3,4; Pa1,2
<i>S. vernei</i> hybr. 65.346/19	Ro1,2,3,4,5
<i>S. multidissectum</i> hybr. P55/7	Pa1
<i>S. vernei</i> hybr. 69.1377/94	Ro1,2,3,4,5; Pa1,2,3

отмечено появление размножающейся популяции ЗКН, которая была определена как патотип Ro2 (Brodie, 1995; 1996). Интересно, что на обширных территориях, например в Российской Федерации и Австралии (Виктория), встречается только один вид, *G. rostochiensis*, и один патотип этого вида, Ro1 (Limantseva et al., 2014; Blacket et al., 2019).

Появление патотипа Pa2/3 *G. pallida* в США в штате Айдахо произошло в результате одной интродукции в 2006 г. Последующие интенсивные исследования показали распространение этого вида на полях общей площадью 369 га, в основном путем механического переноса инокулюма с сельскохозяйственной техникой. В связи с этим немедленно было введено эмбарго на импорт картофеля из этого штата традиционным партнерам в Канаду, Южную Корею и Мексику. Япония прекратила импорт картофеля из США (Dandurand et al., 2019). Таким образом, серьезный экономический ущерб от появления *G. pallida* на небольших площадях одного региона был связан главным образом с необходимыми карантинными ограничениями.

Генетическая изменчивость популяций ЗКН и БКН

Цистообразующие картофельные нематоды группируются в патотипы согласно их способности размножаться на дифференциаторах (Canto Saenz, De Scurrah, 1977; Kort et al., 1977). Идентификация патотипа фитопатологическим методом занимает много времени, поэтому предпринимаются попытки найти молекулярные маркеры, способные идентифицировать патотипы. Однако до сих пор эти попытки были безуспешны.

В работах, посвященных изучению генетической изменчивости ЦКН, употребляется термин «популяция», которую рассматривают как вариант патотипа. Интересно, что разные популяции одного патотипа можно различить с использованием комбинации молекулярных маркеров, например гена-эффектора *rbp-1*, некодирующих участков ядерной (ITS регион) и митохондриальной (scmtDNA IV) ДНК (Hoolahan et al., 2012).

В этом плане представлял интерес результаты изучения нуклеотидного полиморфизма гена-эффектора *pel-2*, который у нематод рода *Globodera* кодирует эффекторную молекулу пектат-лиазу, участвующую в деградации кле-

точной стенки растения-хозяина. Однако наблюдаемый полиморфизм не был связан с определенным патотипом *G. rostochiensis* или *G. pallida*, хотя были выявлены видо-специфичные сайты (Geric Stare et al., 2011).

В качестве генетического маркера патотипов *G. pallida* рассматривают также ген-эффектор *Gp-Rbp-1* (Carpentier et al., 2012), который кодирует секретируемый белок, индуцирующий специфический, или эффектор-активированный иммунитет (effector-triggered immunity), опосредованный геном устойчивости *Gpa2 Solanum tuberosum*. Создана база данных из 158 полиморфных последовательностей гена *Gp-Rbp-1*, найдено 8 сайтов, которые находятся под контролем положительного естественного отбора. Из них только один сайт, P/S 187, подходит для объяснения узнавания *Gp-Rbp-1* геном *Gpa2* (Carpentier et al., 2012).

Данные, полученные при анализе внутри- и межпопуляционной изменчивости ЦКН, важны для оценки путей интродукции и распространения, а также поиска корреляций с патотипом. Для этого используют различные молекулярные маркеры – RAPD (Blok et al., 2006; Мироненко и др., 2015), AFLP (Folkertsma et al., 2001), SSR (Plantard et al., 2008; Boucher et al., 2013), SNP (Davis et al., 2005). Например, с помощью микросателлитных маркеров была оценена изменчивость популяций патотипа Ro1 *G. rostochiensis* в Австралии (штат Виктория). Показано большое сходство между австралийскими популяциями по частотам аллелей микросателлитных локусов и в то же время отличие их от других популяций, собранных по всему миру. Этот факт свидетельствует об одноразовом заносе ЗКН в Австралию, что дает возможность легко контролировать появление новых видов и патотипов нематод (Blacket et al., 2019).

В 2011 г. был разработан новый высокопроизводительный метод генотипирования GBS (genotyping-by-sequencing) (Elshire et al., 2011). Позднее был внедрен метод Pool-Seq, основанный на секвенировании ДНК сложных образцов, пулов, вместо индивидуумов (Futschik, Schlotterer, 2010). Среди ЦКН распространена полиандрия, т.е. множественное оплодотворение самки разными самцами (Turner, Rowe, 2006), поэтому одна циста может содержать несколько сотен генетически различных яиц. Именно пулы цист (по 15 цист) нематод были объектом исследования с помощью комбинации подходов Pool-Seq и GBS, что позволило изучить отношения между 23 популяциями *G. rostochiensis* из девяти стран, представляющими пять патотипов (Mimee et al., 2015). На филогенетическом древе, построенном для 23 популяций на основании частот аллелей для 604 SNP-локусов, популяции сгруппировались по генетическому сходству и патотипному составу в два кластера: Ro1, Ro2 и Ro3, Ro4, Ro5. Отмечено большое генетическое сходство двух популяций ЗКН из США, относящихся к разным патотипам (Ro1 и Ro2). Авторы считают, что из-за длительного использования устойчивых сортов картофеля с геном *H1* развитие вирулентной популяции (Ro2) может быть результатом недавней мутации, а не интродукции нового патотипа ЗКН (Mimee et al., 2015).

Возможно, в ближайшее время будет разработан новый подход к молекулярной диагностике патотипов Ro1 и Ro2, основанный на использовании результатов полно-

геномного секвенирования множественных линий Ro1 и Ro2, полученных из одной цисты, и выявлении однонуклеотидных полиморфизмов (Dandurand et al., 2019).

Данные литературы по генотипированию популяций нематод с помощью молекулярных маркеров показывают, что один патотип может объединять популяции нематод, различающиеся не только по географическому происхождению, но и генетическим параметрам изменчивости. Например, с использованием комбинации методов Pool-Seq и GBS были получены сведения о генетическом разнообразии популяций, на основании которых рассчитаны индексы фиксации (*Fst*) при попарном сравнении популяций *G. rostochiensis*. Так, патотип Ro1 был представлен в работе 14 популяциями из девяти стран: минимальное значение, *Fst* = 0.04, получено при сравнении популяций из Германии и Бельгии, а максимальное, *Fst* = 0.43, – для популяций из США и Канады. Можно предполагать, что на фоне такой высокой генетической изменчивости высока вероятность адаптивной эволюции, приводящей к образованию новых патотипов (Mimee et al., 2015).

Адаптация паразита к генотипам хозяина, защищенным эффективными генами устойчивости, может быть связана со сниженной фитностью на восприимчивых сортах. «Цена» новой вирулентности состоит в том, что клоны с такой вирулентностью становятся менее агрессивны на сортах с отсутствием комплементарного гена устойчивости, т.е. на восприимчивых сортах. Вследствие этого снижается конкурентоспособность таких особей в природных популяциях паразитов. Такие факты приведены в обзоре (Laine, Barres, 2013) для грибов, оомицетов, вирусов и нематод, в частности *Meloidogyne incognita* (Castagnone-Sereno et al., 2007). На примере *G. pallida* была показана адаптация паразита после 8–10 пассажей на сорте картофеля Iledher с QTL устойчивости *GpaV_{vir}*, интрогрессированным от *Solanum vernei* и картированным на хромосоме V (Fournet et al., 2013). Авторы пришли к неожиданному выводу об увеличении фитности линий с новой вирулентностью на восприимчивом сорте Desiree, которая выражалась в формировании увеличенных по размеру цист, содержащих большее количество личинок, и в сокращении времени образования личинок из яиц. Поскольку эти данные были получены в лабораторных условиях, то, безусловно, требуется подтверждение такого сценария адаптации *G. pallida* в условиях природных популяций.

Для понимания эволюционной истории *G. pallida* проведены обширные сборы популяций ЦКН на картофельных полях Перу (Picard et al., 2004). Сорок две перуанские популяции *G. pallida* были проанализированы с использованием восьми микросателлитных маркеров. Популяции разделились на южные и северные и образовали пять кластеров. Большое генетическое разнообразие выявлено на юге Перу. В связи с этим была выдвинута идея о том, что процессы горообразования в Андах вызвали множество адаптивных изменений у нематод и стимулировали процесс видообразования у представителей рода *Globodera* (Grenier et al., 2010). Эти исследования были продолжены на более широком материале перуанских популяций *G. pallida*. Были генотипированы 117 популяций с использованием данных секвенирования гена *cathepsin L*, уча-

ствующего в процессе питания нематоды и включающего 12 интронов, и нового набора из 13 микросателлитных локусов (Thevenoux et al., 2019). В результате было выявлено гораздо большее генетическое разнообразие популяций, которые были структурированы в шесть групп: 1a, 1b, 2, 3, 4 и “pallida Chilean type”. Оказалось, что генетические расстояния между популяциями *G. pallida* объясняются не только географическим фактором, но и климатическими условиями, а также типом почвы. Показано, что длина продукта амплификации гена *cathepsin L* служит диагностическим видоспецифичным маркером для видов *G. rostochiensis*, *G. pallida* и *G. ellingtonae*. Изоляты групп 1, 2 и 3 имеют один и тот же аллель гена *cathepsin L*, что свидетельствует об их генетической близости и позволяет считать их популяциями одного вида. Популяции группы 4 и группы *pallida Chilean type* могут считаться криптическими видами внутри видового комплекса *G. pallida*. О генетической отдаленности группы 4 от остальных говорит факт обнаружения у изолятов этой группы уникальной аллели гена *cathepsin L*. О дивергенции группы *pallida Chilean type* свидетельствуют высокие значения *Fst* при сравнении с *G. pallida*, которые были выше 0.5, что сравнимо для *Fst* между перуанскими *G. rostochiensis* и *G. pallida* (=0.58) и *G. pallida* и *G. mexicana* (=0.48) (Thevenoux et al., 2019).

Генетика устойчивости картофеля к цистообразующим нематодам и перспективы селекции

***G. rostochiensis* (ЗКН).** Источниками устойчивости картофеля к различным патотипам ЗКН и БКН служат многие южноамериканские и мексиканские виды картофеля (Castelli et al., 2003; Nunziata et al., 2010; Dalamu et al., 2012). У ряда устойчивых образцов культурных и близкородственных диких видов картофеля было идентифицировано около 25 генетических факторов, детерминирующих устойчивость к ЦКН: *R*-гены, обеспечивающие реакцию сверхчувствительности (*HI*, *Gpa2*) или конститутивно экспрессирующиеся во всех тканях растения (*Grol-4*), и локусы количественных признаков (QTL), вовлеченные в контроль длительной олиго- и полигенной устойчивости либо в контроль частичной устойчивости к одному или нескольким патотипам одного из видов нематод (табл. 2). Идентифицированы также два QTL, вовлеченные в контроль частичной групповой устойчивости к разным видам ЦКН, оба картированы на хромосоме V в одном и том же кластере: *Grp1*_QTL, определяющий устойчивость картофеля к патотипу Ro5 ЗКН и к патотипам Pa2/3 БКН (Finkers-Tomczak et al., 2009, 2011), и *Ro2_A* QTL устойчивости к патотипу Ro2 ЗКН и к патотипам Pa2/3 БКН (Park et al., 2019).

Гены, контролирующие устойчивость к наиболее распространенным патотипам ЦКН, были клонированы и секвенированы: ген *Gpa2* устойчивости к патотипам Pa2 и Pa3 БКН (Roupre van der Voort et al., 1997; Van der Vossen et al., 2000), *Grol-4*, определяющий специфическую устойчивость растений к патотипу Ro1 ЗКН, входящий в сложный кластер генов семейства *Grol* (Paal et al., 2004), и ген *HI* устойчивости к патотипам Ro1/Ro4 ЗКН (Finkers-Tomczak et al., 2011). Выявлена сложная структура

этих локусов, содержащих как полноразмерные, так и дефектные копии гомологов *R*-генов, – *RGH* (resistance gene homologues). Продукты этих генов относятся к разным классам рецепторных белков, взаимодействующих с эффекторами патогена. Так, ген *Gpa2* кодирует белок семейства LZ-NBS-LRR (Van der Vossen et al., 2000), *HI* – белок семейства CC-NB-LRR (Finkers-Tomczak et al., 2011), а *Grol-4* – структурно отличный белок, относящийся к семейству TIR-NB-LRR с дополнительным TIR-доменом, гомологичным Toll-подобному рецептору, активирующему IL-1 (Paal et al., 2004).

Для детекции у растений функциональных аллелей *R*-генов устойчивости к ЦКН, а также локусов количественных признаков, контролирующих частичную устойчивость к глободерозам, разработаны многочисленные ДНК-маркеры, которые широко применяются в маркеропосредованной селекции (MAS) (Dalamu et al., 2012; Хютти и др., 2017), а также мультиплексные системы (Asano et al., 2012), позволяющие существенно повысить эффективность селекционно-генетических программ по созданию устойчивых к ЦКН сортов картофеля.

Как упоминалось выше, наиболее часто нематодоустойчивые сорта защищены доминантным аллелем гена *HI*, сохраняющим уже более 50 лет свою эффективность против наиболее распространенного патотипа ЗКН Ro1 (Ellenby, 1954; Gebhardt et al., 1993). Сорта с генами *Grol-4*, или *GroV1*, или с QTL-локусами серии *Grol* также проявляют устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* (см. табл. 2). В то же время в сортименгах сортов и селекционных клонов разных стран частота встречаемости образцов с этими генами различна. Так, по данным польских коллег, 77 % из 61 протестированных зарубежных сортов обладали маркерами гена *HI* и 28 % – маркером гена *Grol-4*, причем результаты молекулярного скрининга коррелировали с данными фитопатологических тестов (Milczarek et al., 2011). Из 812 сортов и селекционных клонов японского селекцентра NARO (Хоккайдо) у 33 % образцов были выявлены маркеры гена *HI*, в то же время ни один из протестированных образцов не обладал маркером гена *Grol-4* (Asano et al., 2012). Аналогично в выборке из 58 селекционных клонов индийской селекции около 60 % генотипов имели маркеры гена *HI*, а генотипов с маркером гена *Grol-4* не обнаружено (Sudha et al., 2016, 2019). При этом около 20 % из 217 протестированных образцов коллекции UACH Университета Южного Чили оказались MAS-позитивными в скрининге с маркером гена *Grol-4* (López et al., 2015). Согласно суммарным результатам молекулярного скрининга 225 российских сортов картофеля и сортов ближнего зарубежья (114 из которых входят в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в РФ), от 2 до 5 маркеров гена *HI* были выявлены у 28 % изученных сортов, а маркеры гена *Grol-4* – лишь у 2 % (Антонова и др., 2016; Клименко и др., 2017; Гавриленко и др., 2018). Очевидно, что в селекционных программах разных стран использованы разные доноры *R*-генов устойчивости к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*. В цитированных выше работах описано различное число маркеров, но в большинстве случаев в наборы входили и наиболее информативные из них: *Gro1-4-1* гена *Grol-4*, а также маркеры TG689 и 57R гена *HI*.

Таблица 2. Гены и QTL, детерминирующие устойчивость к различным патотипам цистообразующих и галловых нематод, идентифицированные у культурных и диких видов картофеля

Вид паразитических нематод	Патотип	Дикие и культурные виды – источники устойчивости к нематодозам	Гены и QTL (хромосомная локализация)	Лит. источник
Цистообразующие картофельные нематоды				
Золотистая картофельная нематода <i>Globodera rostochiensis</i>	Ro1	<i>S. spagazzinii</i>	Gro1-4 (VII)	Paal et al., 2004; Gebhardt et al., 2006
	Ro1	<i>S. spagazzinii</i>	QTL <i>Gro</i> _{1,2} (X) QTL <i>Gro</i> _{1,3} (XI) QTL <i>Gro</i> _{1,4} (III)	Kreike et al., 1993, 1996
		<i>S. vernei</i>	<i>GroV1</i> (V)	Jacobs et al., 1996
	Ro2	<i>S. canasense</i> , <i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i>	–	Nunziata et al., 2010
	Ro2	Селекционные клоны, в родословных которых участвовали <i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> и/или <i>S. vernei</i>	<i>Ro2_A</i> QTL (V) <i>Ro2_B</i> QTL (V)	Park et al., 2019
	Ro5	Межвидовые гибриды <i>S. tuberosum</i> с <i>S. vernei</i> , <i>S. oplocense</i> , ssp. <i>andigena</i>	<i>Grp1_QTL</i> (V)	Roupe van der Voort et al., 1998; Finkers-Tomczak et al., 2009
	Ro1, 5	<i>S. spagazzinii</i>	<i>Gro1</i> (VII)	Barone et al., 1990; Paal et al., 2004
	Ro1, Ro4	<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i>	H1 (V)	Ellenby, 1952; Ross, 1979; Gebhardt et al., 1993; Bakker et al., 2004; Finkers-Tomczak et al., 2011
Бледная картофельная нематода <i>Globodera pallida</i>	Pa1	<i>S. multidissectum</i>	H2 (V)	Dunnett, 1960; Strachan et al., 2019
	Pa3	<i>S. tarijense</i>	<i>Gpa3_QTL</i> (XI)	Wolters et al., 1998
	Pa3	<i>S. tarijense</i>	<i>GpaIV^{tar}_QTL</i> (XI)	Tan et al., 2009
	Pa2/Pa3	<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i>	H3 (IV)	Howard et al., 1970; Bradshaw et al., 1998
		<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i>	Gpa2 (XII)	Roupe Van der Voort et al., 1997; Van der Vossen et al., 2000
		<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i>	<i>GpaIV^{sdg}</i> (IV)	Moloney et al., 2010
		<i>S. sparsipilum</i>	<i>GpaV^{spl}_QTL</i> (V)	Caromel et al., 2005
		<i>S. sparsipilum</i>	<i>GpaXI^{spl}_QTL</i>	Caromel et al., 2005
		<i>S. spagazzinii</i>	<i>Gpa_QTL</i>	Kreike et al., 1994
		<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	<i>Gpa</i> (IV)	Bradshaw et al., 1998
		<i>S. sparsipilum</i>	<i>Gpa4_QTL</i> (V)	Wolters et al., 1998
		Межвидовые гибриды <i>S. tuberosum</i> с <i>S. vernei</i> , <i>S. oplocense</i> , ssp. <i>andigena</i>	<i>Gpa5_QTL</i> (V), <i>Gpa6_QTL</i> (IX)	Roupe van der Voort et al., 2000; Bryan et al., 2002
		<i>S. spagazzinii</i>	<i>GpaM1_QTL</i> (V) <i>GpaM2_QTL</i> (VI) <i>GpaM3_QTL</i> (XII)	Caromel et al., 2003
		<i>S. vernei</i>	<i>GpaV^{ym}_QTL</i> (V)	Sattarzadeh et al., 2006
		Селекционные клоны, в родословных которых участвовали <i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> и/или <i>S. vernei</i>	<i>Ro2_A</i> QTL (V)	Park et al., 2019
	Межвидовые гибриды <i>S. tuberosum</i> с <i>S. vernei</i> , <i>S. oplocense</i> , ssp. <i>andigena</i>	<i>Grp1_QTL</i> (V)	Roupe van der Voort et al., 1998; Finkers-Tomczak et al., 2009	

Окончание табл. 2

Вид паразитических нематод	Патотип	Дикие и культурные виды – источники устойчивости к нематодам	Гены и QTL (хромосомная локализация)	Лит. источник
Галловые нематоды				
Колумбийская галловая корневая нематода <i>Meloidogyne chitwoodi</i>	Расы 1, 2	<i>S. bulbocastanum</i>	<i>R_{Mc1(blb)}</i> (XI) [<i>RMc1</i>]	Brown et al., 1996
		<i>S. fendleri</i>	<i>R_{Mc1(fen)}</i> (XI)	Draaistra, 2006
		<i>S. hougasii</i>	<i>R_{Mc1(hou)}</i> (XI)	Brown et al., 1999, 2003
Галловая северная нематода <i>Meloidogyne hapla</i>		<i>S. tarijense</i>	<i>R_{Mh-tar}</i> _QTL (VII)	Draaistra, 2006
		<i>S. chacoense</i>	<i>R_{Mh-chcA}</i> _QTL, <i>R_{Mh-chcB}</i> _QTL	
<i>Meloidogyne fallax</i>		<i>S. chacoense</i>	<i>R_{Mf-chc}</i>	
		<i>S. fendleri</i>	<i>R_{Mc1(fen)}</i> (XI)	
<i>M. arenaria</i> , <i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i>		Гибриды <i>S. tuberosum</i> с <i>S. sparsipilum</i>	<i>Mh</i>	Berthou et al., 2003

Примечание. Жирным шрифтом обозначены гены, которые были клонированы и секвенированы.

G. pallida (БКН). Источники устойчивости картофеля к патотипам Pa2/P3 БКН достаточно широко использованы в селекции. Так, маркеры гена *Gpa2* выявлены у 17.5 % образцов выборки из 812 сортов и селекционных клонов японского селекцентра NARO, (Asano et al., 2012); маркеры гена *Gpa2* и/или *Gpa5*_QTL детектированы у устойчивых к БКН зарубежных сортов и отсутствовали у восприимчивых (Milczarek et al., 2011). Из 66 клонов индийской селекции примерно у половины были детектированы маркеры локусов *GPaV_{vrn}*_QTL и *Gpa5*_QTL устойчивости к Pa2/3 БКН, причем почти все MAS-позитивные генотипы были фенотипически устойчивы к БКН (Sudha et al., 2019). Целенаправленный поиск источников устойчивости к *G. pallida* в нашей стране до последнего времени фактически не проводился, поскольку этот патоген в России не обнаружен. С использованием аллель-специфичного маркера гена *Gpa2* среди 193 отечественных сортов выявлено 24 (12.4 %) MAS-позитивных – потенциальных источников устойчивости к БКН (Гавриленко и др., 2018; Клименко и др., 2019). Особый интерес для последующих селекционных работ, направленных на пирамидирование генов устойчивости к разным вредным организмам, представляют сорта, сочетающие маркеры генов *Gpa2* и *H1* устойчивости к обоим видам цистообразующих нематод – *G. pallida* и *G. rostochiensis*.

Сорта и селекционные клоны картофеля, устойчивые к *G. rostochiensis*, несущие доминантный аллель гена *H1* устойчивости к патотипам Ro1/4, поражаются другими патотипами ЗКН (Brodie, 1995, 1996; Przetakiewicz, 2013), известно также, что растения с маркерами локуса *Gpa5* поражаются ЗКН (Sudha et al., 2019). В связи с этим в последнее десятилетие усилия исследователей разных стран направлены на поиск источников групповой устойчивости к глободерозам. С этой целью проведены фитопатологические тесты, по результатам которых среди образцов диких (*S. kurtzianum*, *S. sparsipilum*, *S. vernei*) и культурных видов (*S. stenotomum*) были отобраны источники устойчивости ко всем известным патотипам *G. rostochiensis*

(Ro1–Ro5) и *G. pallida* (Pa1–Pa3) (Dalamu et al., 2012). Такие источники групповой устойчивости были также выделены в различных комбинациях межсортных скрещиваний (Przetakiewicz et al., 2017). В селекционных программах США удалось отобрать пять селекционных клонов, одновременно устойчивых к трем видам цистообразующих картофельных нематод: *G. rostochiensis* (Ro1 и Ro4), *G. pallida* и *G. ellingtonae* (Whitworth et al., 2018). Интересно отметить, что большая часть генотипов, устойчивых и к *G. rostochiensis* (Ro1 и Ro4), и к *G. ellingtonae*, обладали маркерами локуса *H1*, что позволило авторам предположить наличие у этих клонов нового локуса, тесно сцепленного с *H1*, детерминирующего устойчивость картофеля к *G. ellingtonae* (Whitworth et al., 2018).

В европейской базе данных по сортам картофеля (The European Cultivated Potato Database, ECPD) приведены списки большого количества сортов с устойчивостью к различным патотипам цистообразующих картофельных нематод.

Галловые нематоды

Известно более 90 видов галловых нематод из рода *Meloidogyne* – широко специализированных патогенов, поражающих более 2000 видов растений, в том числе картофель (Hunt et al., 2009; Moens et al., 2009). Наибольший ущерб картофелеводству галловые нематоды наносят в районах тропического и субтропического климата (Lima et al., 2018). Благоприятными для развития большинства видов рода *Meloidogyne* являются условия повышенной температуры, наличие ирригации и легкая песчаная почва (Jones et al., 2017). В таких условиях потери от поражения галловыми нематодами, например такими, как *M. javanica* и *M. incognita*, могут составлять 100 %. В регионах с умеренным климатом, таких как Европа и Северная Америка, распространенный и вредоносный на картофеле вид – колумбийская галловая корневая нематода – *M. chitwoodi*. Этот вид может поражать картофель при температуре ниже 6 °C (Jones et al., 2017).

Галловые нематоды – эндопаразиты. Инфекционными являются личинки второй стадии развития, которые, вылупившись из яиц, передвигаются в почве и находят корни растения, а далее с использованием стилета и набора энзимов, проникают в клетки корня и начинают питаться. В результате гипертрофии и гиперплазии соседних клеток образуются гигантские клетки, в которых происходят еще три линьки. Половозрелая самка откладывает в среднем 400–500 яиц между клетками кортикальной паренхимы или на поверхности корней. Первая линька личинок происходит внутри яйца, после чего появляется инфекционная личинка второго возраста. Взрослые самцы не паразитируют на растении, они выходят в почву и погибают (Lima et al., 2018). Пораженные растения картофеля – низкорослые, хлоротичные, с бурыми пятнами на листьях и гнилью клубней.

Для галловых нематод характерны различные типы размножения: от классического амфимиксиса до митотического партеногенеза. Для партеногенетических видов *Meloidogyne*, к которым относятся *M. chitwoodi*, *M. javanica* и *M. incognita*, не подходит концепция биологического вида. Идентификация видов построена на определении морфологических признаков и поддержана биохимическими данными, основанными на изоферментном анализе (Dalmasso, Berge, 1978). Для применения этих методов требуются зрелые самки. Последние 30 лет разрабатывали методы молекулярной диагностики галловых нематод на основе ДНК полиморфизмов рибосомной и митохондриальной ДНК и анонимных локусов, таких как RFLP, RAPD и AFLP (Human, Powers, 1991; Powers, 2004). Источниками ДНК в этом случае могут быть яйца, личинки или взрослые особи. В настоящее время методы диагностики галловых нематод, как и других, основаны на ПЦР с видоспецифичными праймерами, например для *M. incognita* и *M. javanica* (Donkers-Venne et al., 2000; Dong et al., 2001), *M. chitwoodi* и *M. fallax* (Wishart et al., 2002).

Генетика устойчивости картофеля к галловым нематодам и перспективы селекции

На сегодняшний день устойчивые к галловым нематодам селекционные сорта картофеля еще не выведены, однако источники устойчивости к разным видам рода *Meloidogyne* были выделены среди диких видов, на их основе создаются перспективные селекционные клоны и исследуется генетика устойчивости картофеля к этим видам паразитических нематод. Так, в результате фитопатологического скрининга на устойчивость к галловым нематодам более 5000 индивидуальных растений 64 диких видов картофеля показано, что устойчивые к *M. chitwoodi* и *M. fallax* образцы встречаются в основном среди центрально- и североамериканских видов (Janssen et al., 1996), у которых был установлен моногенный контроль устойчивости (Brown et al., 1989, 1991). Многие диплоидные виды этих регионов принадлежат к третичному генпулу и из-за барьеров презиготической несовместимости не могут скрещиваться с *S. tuberosum*. Интрогрессия гена $R_{Mc1(blb)}$, обеспечивающего резистентность диплоидного мексиканского вида *S. bulbocastanum* к расам 1 и 2 колумбийской галловой корневого нематоды *M. chitwoodi*, была осуществлена с помощью межвидовой соматической

гибридизации с *S. tuberosum*. В результате косегрегационного анализа популяций, полученных в возвратных скрещиваниях этих соматических гибридов, проведенного с использованием хромосомспецифичных RFLP-маркеров, ген $R_{Mc1(blb)}$ был картирован на хромосоме XI (Brown et al., 1996).

Ортологичные гены устойчивости к *M. chitwoodi* – $R_{Mc1(fen)}$ и $R_{Mc1(hou)}$ – идентифицированы у аллополиплоидных мексиканских видов *Solanum hougasii* и *S. fendleri* (Brown et al., 1999, 2003, 2009; Draaistra, 2006) (см. табл. 2). В серии работ С.Р. Brown с коллегами (1996, 1999, 2003, 2009, 2014; Zhang et al., 2007) получены интрогрессивные формы картофеля поколений BC₅–BC₆ с генами $R_{Mc1(blb)}$, $R_{Mc1(fen)}$ и $R_{Mc1(hou)}$ диких мексиканских видов, а также разработаны сцепленные с ними STS- и CAPS-маркеры для проведения маркер-опосредованной селекции. Устойчивость интрогрессивных форм обусловлена генерацией активных форм кислорода и активацией защитных механизмов, в которых центральную роль играет салициловая кислота. Она запускает реакции сверхчувствительности и каскада физиологических и биохимических реакций, предотвращающих развитие *M. chitwoodi* в корнях растений (Bali et al., 2019). Важно отметить, что клоны с идентифицированным геном $R_{Mc1(fen)}$ устойчивости к *M. chitwoodi* одновременно обладали и устойчивостью к *M. fallax* (Draaistra, 2006).

Среди южноамериканских диких видов картофеля образцов, устойчивых к *M. chitwoodi* и к *M. fallax*, не обнаружено, за исключением единичных образцов у трех видов: *S. berthaultii*, *S. chacoense*, *S. gourlayi*. По результатам AFLP-анализа гибридной популяции *S. tuberosum* × *S. chacoense*, был идентифицирован QTL *RMf-chc* устойчивости к *M. fallax* (Draaistra, 2006).

Многочисленные источники устойчивости к северной галловой нематоде *M. hapla* были отобраны среди как северо-, так и южноамериканских видов (Janssen et al., 1996). Постзиготическая несовместимость, проявляющаяся в большинстве комбинаций межвидовых скрещиваний диких видов Южной Америки с *S. tuberosum*, относительно легко преодолевалась использованием дигаметоидов сортов картофеля или экспериментальных полиплоидов диких диплоидных видов для достижения значений «эффективной плоидности» (EBN), а также подбором совместимых комбинаций скрещиваний (Гавриленко, Ермишин, 2017).

Таким образом, устойчивые к *M. hapla* образцы диких видов Южной Америки относительно легко вовлекались в гибридизацию с *S. tuberosum*; расщепляющиеся гибридные популяции использовали для картирования локусов, обуславливающих частичную устойчивость к *M. hapla* (Draaistra, 2006). В этой работе на хромосоме VII был картирован R_{Mh-tar} -QTL дикого аргентинского вида *S. tarijense*, два других QTL, R_{Mh-chc}^A и R_{Mh-chc}^B , так и не удалось картировать из-за нарушений коллинеарности хромосом *S. chacoense* и *S. tuberosum*, однако были отобраны AFLP-маркеры, ассоциированные с локусами устойчивости к северной галловой нематоде (Draaistra, 2006) (см. табл. 2).

Важным практическим результатом работ по картированию *R*-генов и QTL устойчивости картофеля к галло-

вым нематодам считается разработка сцепленных с ними ДНК-маркеров (Roupe van der Voort et al., 1999; Draaistra, 2006), которые применяются в маркер-опосредованной селекции. Следует отметить, что первые результаты исследований по пирамидированию R_{Mh-cha} -QTL и R_{Mh-tar} -QTL оказались нерезультативными, поскольку среди клонов, отобранных в MAS, не выявлено устойчивых к *M. hapla* (Tan et al., 2009). Исследования, направленные на поиск эффективных комбинаций QTL-локусов и *R*-генов для создания высокоустойчивых к галловым нематодам генотипов, продолжаются.

В работе F. Berthou с коллегами (2003) изучен характер наследования устойчивости к различным видам галловых нематод гибридов ди- и тетраплоидных культурных видов картофеля с близкородственным южноамериканским видом *S. sparsipilum*. Результаты анализа девяти гибридных комбинаций (из F_1 , F_2 и возвратных скрещиваний) позволили установить моногенную устойчивость к трем видам галловых нематод, *M. arenaria*, *M. incognita*, *M. javanica*, обусловленную доминантным аллелем гена *Mh* (см. табл. 2). Вместе с тем отобранные устойчивые генотипы поражались *M. mayaguensis*, *M. chitwoodi*, *M. fallax*, *M. hapla*. Важно отметить, что устойчивость гибридов, определяемая геном *Mh*, существенно снижается при повышении температуры от 24 до 29 °C (Berthou et al., 2003), что необходимо учитывать при проведении фитопатологических тестов в регионах с тропическим и субтропическим климатом, где широко распространены галловые нематоды.

Виды паразитических нематод картофеля, генетика устойчивости к которым не изучена

Стеблевая нематода картофеля *Ditylenchus destructor* (Nematoda, Tylenchida) – широко распространенные виды в регионах с умеренным климатом в Европе, в том числе в России, Северной Америке, Азии, Океании и Южной Африке (Mai et al., 1990; Шестеперов и др., 2006, 2010; Sigareva et al., 2012; ОЕПП/ЕРРО, 2017а).

Вредоносность стеблевой нематоды картофеля *D. destructor* состоит в повреждении клубней, которые покрываются растрескивающимися темными пятнами, при этом симптомы поражения надземной части растения отсутствуют. Весь жизненный цикл нематод длится около шести дней и проходит в клубнях картофеля, в которые они проникают через кожуру около глазков, питаясь крахмальными зёрнами (Mai et al., 1990).

Стеблевая нематода *D. dipsaci* поражает стебли, столоны и клубни картофеля. На клубнях образуются серовато-бурые пятна, растение отстает в росте. Пораженные стебли изгибаются и становятся вздутыми. Источник инфекции – пораженные клубни (Lima et al., 2018). Многочисленные исследования генетической изменчивости популяций *D. dipsaci* показали, что этот вид фактически является комплексом видов (Subbotin et al., 2005). Для идентификации видов *Ditylenchus* были разработаны видоспецифичные универсальные праймеры к последовательностям генов и спейсерным участкам генов рибосомального кластера, дававшие в ПЦР специфический продукт амплификации: *D. destructor* – 1200 п. о., *D. dipsaci* и *D. myceliophagus* – 900 п. о. (Vrain et al., 1992). Для идентификации

нормальной и гигантской рас *D. dipsaci* использовали ПЦР с применением SCAR-праймеров (Esquibet et al., 2003); праймеры на 5.8S рДНК были разработаны для молекулярной диагностики *D. destructor* (Marek et al., 2005). Протоколы по молекулярной диагностике подробно описаны ЕРРО – European and Mediterranean Plant Protection Organization (ОЕПП/ЕРРО, 2017а). Видоспецифичные праймеры на ITS-участки были использованы для идентификации *D. destructor* в Московской области (Mahmoudi et al., 2019). В литературе были сообщения об устойчивых и толерантных к *D. destructor* и *D. dipsaci* сортах картофеля (Mwaura et al., 2015). Генетика устойчивости картофеля к клубневой и стеблевой нематодам не изучена.

Ложная галловая нематода *Nacobbus aberrans* – эндемичный вид для Южно-Американского континента, тем не менее из-за широкого диапазона хозяев, включающего 84 вида растений, и экономического значения для таких культур, как картофель, томат и сахарная свекла, она отнесена к карантинным объектам. Для картофеля потери урожая составили в среднем 65 % в Андском регионе Латинской Америки. Таксономические проблемы рода *Nacobbus* рассмотрены в обзоре (Manzanilla-López, 2010). Современные молекулярные данные позволили присвоить *N. aberrans* статус видового комплекса. Для обнаружения *Nacobbus* spp. в почве и клубнях картофеля используют методы RFLP и секвенирование ITS-rDNA-областей (Reid et al., 2003), ПЦР с видоспецифичными праймерами (Atkins et al., 2005). В литературе сообщалось об источниках устойчивости к *Nacobbus aberrans*, отобранных среди образцов диких южноамериканских видов: *S. microdontum*, *S. acaule*, *S. okadae* (Franco, Main, 2006), генетика устойчивости картофеля к ложной галловой нематоде не изучена.

Закключение

В настоящее время защита картофеля от паразитических нематод сводится к двум основным составляющим: 1) карантинным мероприятиям, которые не всегда эффективны из-за иногда неконтролируемого перевоза посадочного материала и сельскохозяйственной техники между частными хозяйствами, и 2) использованию устойчивых к нематодам сортов, в том числе с групповой устойчивостью к разным видам нематод. Вследствие этого поиск для селекции новых генов устойчивости, в том числе эффективных против потенциально опасных патотипов и видов паразитических нематод, создадут «подушку безопасности» в случае их заноса на территорию РФ или появления в результате адаптационных процессов. Информация о картированных *R*-генах и QTL устойчивости к нематодам и ассоциированных с ними ДНК-маркерах существенно повышает эффективность селекционно-генетических программ по созданию новых сортов, устойчивых к разным патотипам и видам паразитических нематод.

Перспективным представляется развитие новых молекулярных технологий. Последние 20 лет с момента обнаружения РНК интерференции (RNAi) (Fire et al., 1998), эту технологию пытаются использовать для защиты растений от различных видов нематод (Lilley et al., 2007; Bairwa et al., 2017). Показано, что экспрессия в растении-хозяине двуцепочечной РНК, нацеленной на гены домашнего хозяйства или паразитизма у галловой нематоды, приводит к

устойчивости против этой нематоды (Gheysen, Vanholme, 2007). Дальнейшее развитие молекулярных технологий, а также исследований биологии паразитических нематод картофеля, изменчивости популяций, эволюции, структурной и функциональной геномики как паразитов, так и их хозяев позволит совершенствовать способы контроля заболеваний картофеля, вызываемых паразитическими нематодами.

Список литературы / References

- Антонова О.Ю., Швачко Н.А., Новикова Л.Ю., Шувалов О.Ю., Костина Л.И., Клименко Н.С., Шувалова А.Р., Гавриленко Т.А. Генетическое разнообразие сортов картофеля российской селекции и стран ближнего зарубежья по данным полиморфизма SSR-локусов и маркеров R-генов устойчивости. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(5):596-606. DOI 10.18699/VJ19.534.
- [Antonova O.Y., Shvachko N.A., Novikova L.Y., Shuvalov O.Y., Kostina L.I., Klimenko N.S., Shuvalova A.R., Gavrilenko T.A. Genetic diversity of potato varieties bred in Russia and its neighboring countries based on the polymorphism of SSR-loci and markers associated with resistance R-genes. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.* 2017; 7(5):489-500. DOI 10.1134/S2079059717050021.]
- Гавриленко Т.А., Ермишин А.П. Межвидовая гибридизация картофеля: теоретические и прикладные аспекты. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(1):16-29. DOI 10.18699/VJ17.220.
- [Gavrilenko T.A., Yermishin A.P. Interspecific hybridization of potato: Theoretical and applied aspects. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(1): 16-29. DOI 10.18699/VJ17.220. (in Russian)]
- Гавриленко Т.А., Клименко Н.С., Антонова О.Ю., Лебедева В.А., Евдокимова З.З., Гаджиев Н.М., Апаликова О.В., Алпатьева Н.В., Костина Л.И., Зотеева Н.М., Мамадобокирова Ф.Т., Егорова К.В. Молекулярный скрининг сортов и гибридов картофеля Северо-Западной зоны Российской Федерации. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(1):35-45. DOI 10.18699/VJ18.329.
- [Gavrilenko T.A., Klimenko N.S., Antonova O.Yu., Lebedeva V.A., Evdokimova Z.Z., Gadjiyev N.M., Apalikova O.V., Alpatyeva N.V., Kostina L.I., Zoteyeva N.M., Mamadbokirova F.T., Egorova K.V. Molecular screening of potato varieties bred in the northwestern zone of the Russian Federation. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(1):35-45. DOI 10.18699/VJ18.329. (in Russian)]
- Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорта растений (официальное издание). М.: Росинформагротех, 2019.
- [State Register of Selection Achievements Authorized for Use for Production Purposes. Vol. 1. Plant Varieties (official publication). Moscow: Rosinformagroteh Publ., 2019. (in Russian)]
- Зиновьева С.В., Чижов В.Н., Приданников М.В., Субботин С.А., Рысс А.Ю., Хусайнов Р.В. Фитопаразитические нематоды России. Товарищество научных изданий КМК, 2012.
- [Zinovieva S.V., Chizhov V.N., Pridannikov M.V., Subbotin S.A., Ryss A.Yu., Khusainov R.V. Phytoparasitic Nematodes in Russia. KMK Scientific Publishing Association Publ., 2012. (in Russian)]
- Клименко Н.С., Антонова О.Ю., Костина Л.И., Мамадобокирова Ф.Т., Гавриленко Т.А. Маркер-опосредованная селекция отечественных сортов картофеля с маркерами генов устойчивости к золотистой картофельной нематоды (патотип Ro1). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(4):66-75. DOI 10.30901/2227-8834-2017-4-66-75.
- [Klimenko N.S., Antonova O.Yu., Kostina L.I., Mamadbokirova F.T., Gavrilenko T.A. Marker-associated selection of russian potato varieties with using markers of resistance genes to the golden potato cyst nematode (pathotype Ro1). *Trudi po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2017;178(4):66-75. DOI 10.30901/2227-8834-2017-4-66-75. (in Russian)]
- Клименко Н.С., Гавриленко Т.А., Костина Л.И., Мамадобокирова Ф.Т., Антонова О.Ю. Поиск источников устойчивости к *Globodera pallida* и к вирусу X картофеля в коллекции отечественных сортов картофеля с использованием молекулярных маркеров. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(1):42-48. DOI 10.30901/2658-6266-2019-1-42-48.
- [Klimenko N.S., Gavrilenko T.A., Kostina L.I., Mamadbokirova F.T., Antonova O.Yu. Search for resistance sources to *Globodera pallida* and potato virus X in the collection of potato varieties using molecular markers. *Biotechnologiya i Seleksiya Rasteniy = Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(1):42-48. DOI 10.30901/2658-6266-2019-1-42-48. (in Russian)]
- Мироненко Н.В., Афанасенко О.С., Рогозина Е.В. Изменчивость генного пула популяции *Globodera rostochiensis* Woll. в результате отбора на слабоустойчивых гибридных клонах картофеля. *Вестник защиты растений*. 2015;2(84):24-28.
- [Mironenko N.V., Afanasenko O.S., Rogozina E.V. Variability of gene pool of *Globodera rostochiensis* population as a result of selection on weakly resistant potato hybrid clones. *Vestnik Zashchity Rasteniy = Plant Protection News*. 2015;2(84):24-28. (in Russian)]
- Мироненко Н.В., Афанасенко О.С., Рогозина Е.В., Лиманцева Л.А., Хютти А.В., Антонова О.Ю., Шувалов О.Ю., Новикова Л.Ю., Гавриленко Т.А. Механизмы взаимодействия золотистой картофельной нематоды *Globodera rostochiensis* со слабоустойчивыми межвидовыми гибридами картофеля. *Вестник защиты растений*. 2013;4:37-42.
- [Mironenko N.V., Afanasenko O.S., Rogozina E.V., Limantseva L.A., Khutti A.V., Antonova O.Yu., Shuvalov O.Yu., Novikova L.Yu., Gavrilenko T.A. Mechanisms of interaction of *Globodera rostochiensis* with the partially resistant interspecific potato hybrids. *Vestnik Zashchity Rasteniy = Plant Protection News*. 2013;4:37-42. (in Russian)]
- Справочник по карантинному фитосанитарному состоянию территорий государств-участников СНГ на 01.01.2017 г. М.: Россельхознадзор; ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений», 2017.
- [All-Russia Center for Plant Quarantine. Book of reference on the plant quarantine states of CIS countries as of January 1, 2017. Moscow: Rosselkhoz nadzor, 2017. (in Russian)]
- Шестеперов А.А. Картирование эпифитотических очагов глободероза картофеля. *Защита и карантин растений*. 2002;7: 38-40.
- [Shestepеров A.A. Mapping of epiphytotic foci of potato globe disease. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2002;7:38-40. (in Russian)]
- Шестеперов А.А., Бутенко К.О. Дитиленхоз картофеля: распространение, эпифитотология, диагностика. *Защита картофеля*. 2010;1:26-37.
- [Shestepеров A.A., Butenko K.O. Potato rot: distribution, epiphytology, diagnosis. *Zashchita Kartofelya = Potato Protection*. 2010;1: 26-37. (in Russian)]
- Шестеперов А.А., Черкашин В.И., Бутенко К.О. Дитиленхоз картофеля и меры борьбы с ним. М.: Росинформагротех, 2006.
- [Shestepеров A.A., Cherkashin V.I., Butenko K.O. Potato Rot and Control Measures. Moscow: Rosinformagroteh Publ., 2006. (in Russian)]
- Хютти А.В., Антонова О.Ю., Мироненко Н.В., Гавриленко Т.А., Афанасенко О.С. Устойчивость картофеля к карантинным болезням. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(1): 51-61. DOI 10.18699/VJ17.223.
- [Khiutti A.V., Antonova O.Yu., Mironenko N.V., Gavrilenko T.A., Afanasenko O.S. Potato resistance to quarantine diseases. *Vavilov-*

- skii Zhurnal Genetiki i Selektcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(1):51-61. DOI 10.18699/VJ17.223. (in Russian)]
Abd-Elgawad M.M.M., Askary T.H. Factors affecting success of biological agents used in controlling the plant-parasitic nematodes. *Egypt J. Biol. Pest Control*. 2020;30:17. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-00215-2>.
- Asano K., Kobayashi A., Tsuda S., Nishinaka M., Tamiya S. DNA marker-assisted evaluation of potato genotypes for potential resistance to potato cyst nematode pathotypes not yet invading into Japan. *Breed. Sci.* 2012;62(2):142-150. DOI 10.1270/jsbbs.62.142.
- Atkins S.D., Manzanilla-López R.H., Franco J., Peteira B., Kerry B.R. A molecular diagnostic method for detecting *Nacobbus* in soil and in potato tubers. *Nematology*. 2005;7:193-202. DOI 10.1163/1568541054879539.
- Bairwa A., Venkatasalam E.P., Sudha R., Umamaheswari R., Singh B.P. Techniques for characterization and eradication of potato cyst nematode: a review. *J. Parasit. Dis.* 2017;41:607-620. DOI 10.1007/s12639-016-0873-3.
- Bakker E., Achenbach U., Bakker J., van Vliet J., Peleman J., Segers B., van der Heijden S., van der Linde P., Graveland R., Hutten R., van Eck H., Coppoolse E., van der Vossen E., Govere A. A high-resolution map of the *H1* locus harbouring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. *Theor. Appl. Genet.* 2004;109:146-152. DOI 10.1007/s00122-004-1606-z.
- Bali S., Vining K., Gleason C., Majtahedi H., Brown C.R., Sathuvali V. Transcriptome profiling of resistance response to *Meloidogyne chitwoodi* introgressed from wild species *Solanum bulbocastanum* into cultivated potato. *BMC Genomics*. 2019;20:907. DOI 10.1186/s12864-019-6257-1.
- Barone A., Ritter E., Schachtschabel U., Debener T., Salamini F. Localization by restriction fragment length polymorphism mapping in potato of a major dominant gene conferring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. *Mol. Gen. Genet.* 1990;224:177-182.
- Berthou F., Kouassi A., Bossis M., Dantec J.-P., Eddaoudi M., Ferji Z., Pellé R., Taghzouti M., Ellisseche D., Mugniery D. Enhancing the resistance of the potato to Southern Root-knot Nematodes by using *Solanum sparsipilum* germplasm. *Euphytica*. 2003;132:57-65.
- Blacket M.J., Agarwal A.A., Wainer J., Triska M.D., Renton M., Edwards J. Molecular assessment of the introduction and spread of potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis*, in Victoria, Australia. *Phytopathology*. 2019;109:659-669. DOI 10.1094/PHYTO-06-18-0206-R.
- Blok V.C., Pylypenko L., Phillips M.S. Molecular variation in the potato cyst nematode, *Globodera pallida*, in relation to virulence. *Commun. Agric. Appl. Biol. Sci.* 2006;71(3PtA):637-638.
- Boucher A.C., Mimee B., Montarry J., Bardou-Valette S., Bélair G., Moffett P., Grenier E. Genetic diversity of the golden potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* and determination of the origin of populations in Quebec, Canada. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2013;69:75-82. DOI 10.1016/j.ympev.2013.05.020.
- Bradshaw J.E., Hackett C.A., Meyer R.C., Milbourne D., McNicol J.W., Phillips M.S., Waugh R. Identification of AFLP and SSR markers associated with quantitative resistance to *Globodera pallida* (Stone) in tetraploid potato (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*) with a view to marker-assisted selection. *Theor. Appl. Genet.* 1998;97:202-210.
- Brodie B.B. The occurrence of a second pathotype of potato cyst nematodes in New York. *J. Nematol.* 1995;27:493-494.
- Brodie B.B. The identification and distribution of a second pathotype of potato cyst nematodes in the United States. *Nematropica*. 1996;26:246.
- Brodie B.B., Mai W.F. Control of the Golden Nematode in the United States. *Annu. Rev. Phytopathol.* 1989;27(1):443-461. DOI 10.1146/annurev.py.27.090189.002303.
- Brown C.R., Mojtahedi H., Santo G.S. Comparison of the reproductive efficiency of *Meloidogyne chitwoodi* on *Solanum bulbocastanum* in soil and *in vitro* tests. *Plant Dis.* 1989;73:957-959. DOI 10.1094/PD-73-0957.
- Brown C.R., Mojtahedi H., Santo G.S. Resistance to Columbia root-knot nematode in *Solanum* spp. and in hybrids of *S. hougasii* with cultivated tetraploid potato. *Am. Potato J.* 1991;68:445-452.
- Brown C.R., Mojtahedi H., Santo G.S. Genetic analysis of resistance to *Meloidogyne chitwoodi* introgressed from *Solanum hougasii* in cultivated potato. *J. Nematol.* 1999;31:264-271.
- Brown C.R., Mojtahedi H., Santo G.S. Characteristics of resistance to Columbia root-knot nematode introgressed from several Mexican and North American wild potato species. *Acta Hort.* 2003;619:117-125.
- Brown C.R., Mojtahedi H., Zhang L.-H., Riga E. Independent resistant reactions expressed in root and tuber of potato breeding lines with introgressed resistance to *Meloidogyne chitwoodi*. *Phytopathology*. 2009;99:1085-1089.
- Brown C.R., Yang C.-P., Mojtahedi H., Santo G.S., Masuelli R. RFLP analysis of resistance to Columbia root-knot nematode derived from *Solanum bulbocastanum* in a BC2 population. *Theor. Appl. Genet.* 1996;92:572-576.
- Brown C.R., Zhang L., Mojtahedi H. Tracking the R Mc1 gene for resistance to race 1 of Columbia root-knot nematode (*Meloidogyne chitwoodi*) in three Mexican wild potato species with different ploidies. *Am. J. Potato Res.* 2014;91:180-185. DOI 10.1007/s12230-013-9336-x.
- Bryan G.J., Bradshaw J.E., De Jong W., Phillips M., Castelli L., Waugh R. Mapping QTLs for resistance to the cyst nematode *Globodera pallida* derived from the wild potato species *Solanum vernei*. *Theor. Appl. Genet.* 2002;105:68-77.
- Bulman S.R., Marshall J.W. Differentiation of Australasian potato cyst nematode (PCN) populations using the polymerase chain reaction (PCR). *N. Z. J. Crop. Hort. Sci.* 1997;25:123-129.
- Cabrera-Hidalgo A.J., Marban-Mendoza N., Valadez-Moctezuma E. Phylogenetic relationships among Mexican populations of *Nacobbus aberrans* (Nematoda, Pratylenchidae) reveal the existence of cryptic (complex) species. *Nematropica*. 2019;49:1-11.
- Canto-Saenz M., de Scurrah M.M. Races of the potato cyst nematode in the andean region and a new system of classification. *Nematologica*. 1977;23:340-349.
- Caromel B., Mugniery D., Kerlan M.C., Andrzejewski S., Palloix A., Ellisseche D., Bourgeois F.R., Lefebvre V. Resistance quantitative trait loci originating from *Solanum sparsipilum* act independently on the sex ratio of *Globodera pallida* and together for developing a necrotic reaction. *MPMI*. 2005;18(11):1186-1194.
- Caromel B., Mugniery D., Lefebvre V., Andrzejewski S., Ellisseche D., Kerlan M.C., Rousselle P., Bourgeois F.R. Mapping QTLs for resistance against *Globodera pallida* (Stone) Pa2/3 in a diploid potato progeny originating from *Solanum spegazzinii*. *Theor. Appl. Genet.* 2003;106:1517-1523.
- Carpentier J., Esquibet M., Fouville D., Manzanares-Dauleux M.J., Kerlan M.C., Grenier E. The evolution of the Gp-Rbp-1 gene in *Globodera pallida* includes multiple selective replacements. *Mol. Plant Pathol.* 2012;13(6):546-555. DOI 10.1111/j.1364-3703.2011.00769.x.
- Castagnone-Sereno P., Bongiovanni M., Wajnberg E. Selection and parasite evolution: a reproductive fitness cost associated with virulence in the parthenogenetic nematode *Meloidogyne incognita*. *Evol. Ecol.* 2007;21:259-270.
- Castelli L., Ramsay G., Bryan G., Neilson S.J., Phillips M.S. New sources of resistance to the potato cyst nematodes *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* in the Commonwealth Potato Collection. *Euphytica*. 2003;129:377-386. DOI 10.1023/A:1022264111096.
- Christoforou M., Orford M., Tsaltas D. Molecular diagnostic tools for nematodes chapter from the book nematology – concepts, diagnosis and control. Published by INTECH. 2017;37-50. Available at: <http://www.intechopen.com/books/nematology-conceptsdiagnosis-and-control>
- Cotton J.A., Lilley C.J., Jones L.M., Kikuchi T. The genome and life-stage specific transcriptomes of *Globodera pallida* elucidate key aspects of plant parasitism by a cyst nematode. *Genome Biol.*

- 2014;15:1-17. Available at: <https://www.genomebiology.com/2014/15/3/R43>.
- Dalamu V.B., Umamaheshwari R., Sharma R., Kaushik S., Joseph T., Singh B., Gebhardt C. Potato cyst nematode (PCN) resistance: genes, genotypes and markers. *SABRAO J. Breed. Genet.* 2012;44(2): 202-228.
- Dalmasso A., Berge J.B. Molecular polymorphism and phylogenetic relationship in some *Meloidogyne* spp.: application to the taxonomy of *Meloidogyne*. *J. Nematol.* 1978;10(4):323-332.
- Dandurand L.M., Zasada I.A., Wang X., Mimeo B., De Jong W., Novy R., Whitworth J., Kuhl J.C. Current status of potato cyst nematodes in North America. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2019;25(57): 117-133. DOI 10.1146/annurev-phyto-082718-100254.
- Davis M.W., Hammarlund M., Harrach T., Hullett P., Olsen S., Jorgensen E.M. Rapid single nucleotide polymorphism mapping in *C. elegans*. *BMC Genomics.* 2005;6:118.
- Dellaert L.M.W., Vinke J.H. Testing potatoes for resistance to *Globodera pallida* pathotype Pa-3; resistance spectra of plant genotypes and virulence spectra of Pa-3 isolates. *Revue Nématol.* 1987;10(4): 445-453.
- Dong K., Dean R.A., Fortnum B.A., Lewis S.A. Development of PCR primers to identify species of root-knot nematodes: *Meloidogyne arenaria*, *M. hapla*, *M. incognita* and *M. javanica*. *Nematropica.* 2001;31(2):271-280.
- Donkers-Venne D.T.H.M., Fargette M., Zijlstra C. Identification of *Meloidogyne incognita*, *M. javanica* and *M. arenaria* using sequence characterized amplified regions (SCAR) based PCR assays. *Nematology.* 2000;2(8):847-853. DOI 10.1163/156854100750112798.
- Draaisra J. Genetic analysis of root-knot nematode resistance in potato: PhD thesis. Laboratory of Plant Breeding, Wageningen University, The Netherlands. 2006;96. Available at: <http://library.wur.nl/wda/dissertations/dis3880.pdf>.
- Dunnet J.M. Inheritance of resistance to potato root eelworm in a breeding line stemming from *Solanum multidissectum* Hawkes. In: Annual Report of the Scottish Plant Breeding Station, Edinburgh, 1960;39-46.
- Ellenby C. Resistance to the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. *Nature.* 1952;170:1016.
- Ellenby C. Tuber forming species and varieties of the genus *Solanum* tested for resistance to the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. *Euphytica.* 1954;3:195-202.
- Elshire R.J., Glaubitz J.C., Sun Q., Poland J.A., Kawamoto K., Buckler E.S., Mitchell S.E. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS One.* 2011;6(5): e19379. DOI 10.1371/journal.pone.0019379.
- EPPO. *Ditylenchus destructor*. Distribution map. Last updated: 2020-05-15. 2020d. Available at: <https://gd.eppo.int/taxon/DITYDE/distribution>.
- EPPO. *Ditylenchus dipsaci*. Distribution map. Last updated: 2019-10-17. 2019b. Available at: <https://gd.eppo.int/taxon/DITYDI/distribution>.
- EPPO. *Globodera pallida*. Distribution map. Last updated: 2020-03-02. 2020b. Available at: <https://gd.eppo.int/taxon/HETDPA/distribution>.
- EPPO. *Globodera rostochiensis*. Distribution map. Last updated: 2020-06-29. 2020a. Available at: <https://gd.eppo.int/taxon/HETDRO/distribution>.
- EPPO. *Nacobbus aberrans*. Distribution map. Last updated: 2019-01-29. 2019a. Available at: <https://gd.eppo.int/taxon/NACOPA/distribution>.
- Esquibet M., Grenier E., Plantard O., Andaloussi F.A., Caubel G. DNA polymorphism in the stem nematode *Ditylenchus dipsaci*: development of diagnostic markers for normal and giant races. *Genome.* 2003;46(6):1077-1083. DOI 10.1139/g03-072.
- Evans K. Reviews: New approaches for potato cyst nematode management. *Nematropica.* 1993;23(2):221-231.
- Evans K., Franco J., De Scurrah M.M. Distribution of species of potato cyst-nematodes in South America. *Nematologica.* 1975;21:365-369.
- Evans K., Rowe J. Distribution and economic importance. In: Sharma S.B. (Ed.). *The Cyst Nematodes*. The Netherlands: Springer, 1998;1-30.
- Eves-van den Akker S., Laetsch D.R., Thorpe P., Lilley C.J., Danchin E.G.J., Da Rocha M., Rancurel C., Holroyd N.E., Cotton J.A., Szitenberg A., Grenier E., Montarry J., Mimeo B., Duceppe M.-O., Boyes I., Marvin J.M.C., Jones L.M., Yusup H.B., Lafond-Lapalme J., Esquibet M., Sabeh M., Rott M., Overmars H., Finkers-Tomczak A., Smant G., Koutsovoulos G., Blok V., Mantelin S., Cock P.J.A., Phillips W., Henriessat B., Urwin P.E., Blaxter M., Jones J.T. The genome of the yellow potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis*, reveals insights into the basis of parasitism and virulence. *Genome Biol.* 2016;17:124. DOI 10.1186/s13059-016-0985-1.
- Fábria S.O. Lima, Mattos V.S., Silva E.S., Carvalho M.A.S., Teixeira R.A., Silva J.C., Correa V.R. Nematodes Affecting Potato and Sustainable Practices for their Management, Potato – from Incas to All Over the World, Mustafa Yildiz, IntechOpen (February 16th 2018). DOI 10.5772/intechopen.73056. Available at: <https://www.intechopen.com/books/potato-from-incas-to-all-over-the-world/nematodes-affecting-potato-and-sustainable-practices-for-their-management>.
- Faggian R., Powell A., Slater A.T. Screening for resistance to potato cyst nematode in Australian potato cultivars and alternative solanaceous hosts. *Australas. Plant Pathol.* 2012;41:453-461. DOI 10.1007/s13313-011-0098-y.
- FAOSTAT. Database. 2019. Available at: <http://www.fao.org/faostat/en/#home>.
- Finkers-Tomczak A., Bakker E., Boer J., Vossen E., Achenbach U., Golas T., Suryaningrat S., Smant G., Bakker J., Goverse A. Comparative sequence analysis of the potato cyst nematode resistance locus H1 reveals a major lack of co-linearity between three haplotypes in potato (*Solanum tuberosum* ssp.) *Theor. Appl. Genet.* 2011;122:595-608. DOI 10.1007/s00122-010-1472-9.
- Finkers-Tomczak A., Danan S., van Dijk T., Beyene A., Bouwman L., Overmars H., van Eck H., Goverse A., Bakker J., Bakker E. A high-resolution map of the *Grp1* locus on chromosome V of potato harbouring broad-spectrum resistance to the cyst nematode *Globodera pallida* and *Globodera rostochiensis*. *Theor. Appl. Genet.* 2009;119: 165-173. DOI 10.1007/s00122-009-1026-1
- Fire A., Xu S., Montgomery M.K., Kostas S.A., Driver S.E., Mello C.C. Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans*. *Nature.* 1998;391(6669):806-811. DOI 10.1038/35888.
- Fleming C.C., Turner S.J., Powers T.O., Szalansky A.L. Diagnostics of cyst nematodes: Use of the polymerase chain reaction to determine species and estimate population levels. *Asp. Appl. Biol.* 1998;52: 375-382.
- Folkertsma R.T., Van Koert P., Rouppe Van der Voort J.N.A.M. The effects of founding events and agricultural practices on the genetic structure of three metapopulations of *Globodera pallida*. *Phytopathology.* 2001;91:753-758. doi.org/10.1094/PHYTO.2001.91.8.753.
- Fournet S., Kerlan M.C., Renault L., Dantec J.P., Rouaux C., Montarry J. Selection of nematodes by resistant plants has implications for local adaptation and cross-virulence. *Plant. Pathol.* 2013;62:184-193. doi.org/10.1111/j.1365-3059.2012.02617.x.
- Franco J., Main G. Screening for resistance to *Nacobbus aberrans* and *Globodera* spp. in wild potato species resistant to other pathogens. *Nematol. Medit.* 2006;34(2):165-169.
- Futschik A., Schlotterer C. The next generation of molecular markers from massively parallel sequencing of pooled DNA samples. *Genetics.* 2010;186:207-218. doi.org/10.1534/genetics.110.114397.
- Gebhardt C., Bellin D., Henselewski H., Lehmann W., Schwarzfischer J., Valkonen J.P.T. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato. *Theor. Appl. Genet.* 2006; 112:1458-1464. DOI 10.1007/s00122-006-0248-8.
- Gebhardt C., Mugniery D., Ritter E., Salamin F., Bonnel E. Identification of RFLP markers closely linked to the *H1* gene conferring resistance to *Globodera rostochiensis* in potato. *Theor. Appl. Genet.* 1993;85(5):541-544.
- Geric Stare B., Fouville D., Širca S., Gallot A., Urek G., Grenier E. Molecular variability and evolution of the pectate lyase (pel-2)

- parasitism gene in cyst nematodes parasitizing different solanaceous plants. *J. Mol. Evol.* 2011;72(2):169-181. DOI 10.1007/s00239-010-9413-4.
- Gheysen G., Vanholme B. RNAi from plants to nematodes. *Trends Biotechnol.* 2007;25(3):89-92. DOI 10.1016/j.tibtech.2007.01.007.
- Grenier E., Fournet S., Petit E., Anthoine G. A cyst nematode 'species factory' called the Andes. *Nematology*. 2010;12(2):163-169. doi.org/10.1163/138855409X12573393054942.
- Handoo Z.A., Carta L.K., Skantar A.M., Chitwood D.J. Description of *Globodera ellingtonae* n. sp. (Nematoda: Heteroderidae) from Oregon. *J. Nematol.* 2012;44:40-57.
- Hockland S., Niere B., Grenier E., Blok V., Phillips M., Den Nijs L., Anthoine G., Pickup G., Viaene N. An evaluation of the implications of virulence in non-European populations of *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* for potato cultivation in Europe. *Nematology*. 2012;14(1):1-13.
- Holbein J., Grundler F.M.W., Siddique S. Plant basal resistance to nematodes: an update. *J. Exp. Bot.* 2020;67(7):2049-2061. https://doi.org/10.1093/jxb/erw005.
- Holgado R., Magnusson C. Half a century of potato cyst nematodes (*Globodera* spp.) management in Norway. Proceedings of the International Symposium on current trends in plant protection (Belgrade, RS, 2012-09-25/28). 2012;583-592.
- Holterman M., van der Wurff A., van den Elsen S., van Megen H., Bongers T., Holovachov O., Bakker J., Helder J. Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades. *Mol. Biol. Evol.* 2006;23:1792-1800. DOI 10.1093/molbev/msl044.
- Hoolahan A.H., Blok V.C., Gibson T., Dowton M. A Comparison of three molecular markers for the identification of populations of *Globodera pallida*. *J. Nematol.* 2012;44(1):7-17.
- Howard H.W., Cole C.S., Fuller J.M. Further sources of resistance to *Heterodera rostochiensis* Woll in Andigena potatoes. *Euphytica*. 1970;19:210-216.
- Hunt D., Handoo Z. Taxonomy, identification and principal species. In: Perry R.N., Moens M., Starr J.L. (Eds). *Root Knot Nematodes*. 1st ed. London: CAB International, 2009;55-88.
- Hyman B.C., Powers T.O. Integration of molecular data with systematics of plant parasitic nematodes. *Ann. Rev. Phytopathol.* 1991;29:89-107.
- Jacobs J.M.E., van Eck H.J., Horsman K., Arens P.F.P., Verkerk-Bakker B., Jacobsen E., Pereira A., Stiekema W.J. Mapping of resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* from the wild potato species *Solanum vernei*. *Mol. Breed.* 1996;2:51-60.
- Janssen G.J.W., van Norel A., Verkerk-Bakker B. Resistance to *Meloidogyne chitwoodi*, *M. fallax* and *M. hapla* in wild tuber-bearing *Solanum* spp. *Euphytica*. 1996;92:287-294. DOI 10.1007/BF00037110.
- Jones R.K., Storey S.G., Knoetze R., Fourie H. Nematode Pests of Potato and Other Vegetables – Nematology in South Africa. A View from the 21st Century. Vol. 1. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, 2017;231-260.
- Kaemmerer D. Detection of viable potato cyst nematodes (*Globodera rostochiensis* and *G. pallida*) by reverse transcription PCR. *J. Plant Dis. Prot.* 2012;119(3):100-106.
- Kort J., Ross H., Rumpfenhorst H.J., Stone A.R. An international scheme for identifying and classifying pathotypes of potato cyst-nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Nematologica*. 1977;23:333-339.
- Kreike C.M., de Koning J.R.A., Vinke J.H., van Ooijen J.W., Stiekema W.J. Mapping of loci involved in quantitatively inherited resistance to the potato cyst-nematode *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1. *Theor. Appl. Genet.* 1993;87:464-470.
- Kreike C.M., de Koning J.R.A., Vinke J.H., van Ooijen J.W., Stiekema W.J. Quantitatively-inherited resistance to *Globodera pallida* is dominated by one major locus in *Solanum spegazzinii*. *Theor. Appl. Genet.* 1994;88:764-769.
- Kreike C.M., Kok-Westeneng A.A., Vinke J.H. Mapping of QTLs involved in nematode resistance, tuber yield and root development in *Solanum* species. *Theor. Appl. Genet.* 1996;92:463-470.
- Laine A.L., Barres B. Epidemiological and evolutionary consequences of life-history trade-offs in pathogens. *Plant Pathol.* 2013;62:96-105. doi.org/10.1111/ppa.12129.
- Lilley C.J., Bakhiet M., Charlton W.L., Urwin P.E. Recent progress in the development of RNA interference for plant parasitic nematodes. *Mol. Plant Pathol.* 2007;8(5):701-711. DOI 10.1111/j.1364-3703.2007.00422.x.
- Lima F.S.O., Mattos V.S., Silva E.S., Carvalho M.A.S., Teixeira R.A., Silva J.C., Correa V.R. Nematodes affecting potato and sustainable practices for their management. 2018. Available at: http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.73056
- Limantseva L., Mironenko N., Shuvalov O., Antonova O., Khiutti A., Novikova L., Aфанасенко O., Spooner D., Gavrilenko T. Characterization of resistance to *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1 in cultivated and wild potato species accessions from the Vavilov Institute of Plant Industry. *Plant Breed.* 2014;133:660-665. DOI 10.1111/pbr.12195.
- López 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. Agric. Res. (Chilean JAR)*. 2015;75(3):320-327. doi.org/10.4067/S0718-58392015000400008.
- Mahmoudi N., Naserzadeh Y., Pakina E., Limantseva L., Nejad D.K. Molecular identification of *Ditylenchus destructor* nematode with PCR Species-Specific primers in the Moscow region. *RUDN J. Agron. Anim. Industries*. 2019;14(4):430-436. DOI 10.22363/2312-797X-2019-14-4-430-436.
- Mai W.F., Brodie B.B., Harisson M.B. Nematodes. In: Hooker W. (Ed.). *Compendium of Potato Diseases*. 1st ed. Saint Paul, USA: The American Phytopathological Society, 1990;93-101.
- Manzanilla-López R. Speciation within *Nacobbus*: consilience or controversy? *Nematology*. 2010;12(3):321-334. DOI 10.1163/138855409x12584547412734.
- Marek M., Zouhar M., Rysanek P., Havranek P. Analysis of ITS sequences of nuclear rDNA and development of a PCR-based assay for the rapid identification of the stem nematode *Ditylenchus dipsaci* (Nematoda: Anguinidae) in plant tissues. *Helminthologia*. 2005;42(2):49-56.
- Milczarek D., Flis B., Przetakiewicz A. Suitability of molecular markers for selection of potatoes resistant to *Globodera* spp. *Am. J. Potato Res.* 2011;88:245-255. DOI 10.1007/s12230-011-9189-0.
- Mimee B., Duceppe M.O., Véronneau P.Y., Lafond-Lapalme J., Jean M. A new method for studying population genetics of cyst nematodes based on Pool-Seq and genomewide allele frequency analysis. *Mol. Ecol. Resour.* 2015;15:1356-1365. DOI 10.1111/1755-0998.12412.
- Moens M., Perry R.N., Starr J.L. *Meloidogyne* species – a diverse group of novel and important plant parasites. In: Perry R.N., Moens M., Starr J.L. (Eds.). *Root Knot Nematodes*. Wallingford, UK: CAB International, 2009;1-18.
- Moloney C., Griffin D., Jones P.W., Bryan G.J., McLean K., Bradshaw J.E., Milbourne D. Development of diagnostic markers for use in breeding potatoes resistant to *Globodera pallida* pathotype Pa2/3 using germplasm derived from *Solanum tuberosum* ssp. *Andigena* CPC 2802. *Theor. Appl. Genet.* 2010;120:679-689.
- Mwaura P., Niere B., Vidal S. Resistance and tolerance of potato varieties to potato rot nematode (*Ditylenchus destructor*) and stem nematode (*Ditylenchus dipsaci*). *Ann. Appl. Biol.* 2015;166(2):257-270. DOI 10.1111/aab.12180.
- Nakhla K.M., Owens K.J., Wei W.L.G., Skantar A.M., Levy L. Multiplex real-time PCR assay for the identification of the potato cyst and tobacco cyst nematodes. *Pest Manag. Sci.* 2010;8:959-965. DOI 10.1094/PDIS-94-8-0959.
- Nijboer H., Parlevliet J.E. Pathotype-specificity in potato cyst nematodes, a reconsideration. *Euphytica*. 1990;49:39-47.

- Nunziata A., Ruggieri V., Greco N., Frusciantone L., Barone A. Genetic diversity within wild potato species (*Solanum* spp.) revealed by AFLP and SCAR markers. *AJPS*. 2010;1(2):95-103. DOI 10.4236/ajps.2010.12012.
- OEPP/EPPO. PM 7/40 (4) *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*. 2017b;47(2):174-197.
- OEPP/EPPO. PM 7/41 (3) *Meloidogyne chitwoodi* and *Meloidogyne fallax*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*. 2016;46(2):171-189. DOI 10.1111/epp.12292.
- OEPP/EPPO. PM 7/87 (2) *Ditylenchus destructor* and *Ditylenchus dipsaci*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*. 2017a;47(3):401-419. DOI 10.1111/epp.12433.
- OEPP/EPPO. Testing of potato varieties to assess resistance to *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*. 2006;36:419-420.
- Paal J., Henselewski H., Muth J., Meksem K., Menendez C.M., Salamini F., Ballvora A., Gebhardt C. Molecular cloning of the potato *Gro1-4* gene conferring resistance to pathotype *Ro1* of the root cyst nematode *Globodera rostochiensis*, based on a candidate gene approach. *Plant J*. 2004;38:285-297. DOI 10.1111/j.1365-313X.2004.02047.x.
- Park J., Hackett C.A., Dandurand L., Wang X., Dejong W.S. QTL for resistance to *Globodera rostochiensis* pathotype Ro2 and *G. pallida* pathotype Pa2/3 in autotetraploid potato. *Am. J. Potato Res.* 2019; 96:552-563. DOI 10.1007/s12230-019-09745-4.
- Picard D., Plantard O., Scurrah M., Mugniery D. Inbreeding and population structure of the potato cyst nematode (*Globodera pallida*) in its native area (Peru). *Mol. Ecol.* 2004;13(10):2899-2908. DOI 10.1111/j.1365-294X.2004.02275.x.
- Plantard O., Picard D., Valette S., Scurrah M., Grenier E., Mugniery D. Origin and genetic diversity of Western European populations of the potato cyst nematode (*Globodera pallida*) inferred from mitochondrial sequences and microsatellite loci. *Mol. Ecol.* 2008;17:2208-2218. DOI 10.1111/j.1365-294X.2008.03718.x.
- Powers T.O. Nematode molecular diagnostics: from bands to barcodes. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2004;42:367-383. DOI 10.1146/annurev.phyto.42.040803.140348.
- Przetakiewicz A. The first report of *Globodera rostochiensis* pathotypes Ro5 occurrence in Poland. *Plant Dis.* 2013;97(8):1125. DOI 10.1094/PDIS-12-12-1156-PDN.
- Przetakiewicz A., Milczarek D., Zimnoch-Guzowska E., Flis B. Improvement level of nematode resistance in potato facing changes in population of *Globodera* spp. *J. Anim. Plant Sci.* 2017;27(6):1958-1962.
- Pylypenko L.A., Uehara T., Phillips M.S., Sigareva D.D., Blok V.C. Identification of *Globodera rostochiensis* and *G. pallida* in the Ukraine by PCR. *Eur. J. Plant Pathol.* 2005;111(1):39-46. DOI 10.1007/s10658-004-2732-9.
- Reid A., Manzanilla-López R.H., Hunt D.J. *Nacobbus aberrans* (Thorne, 1935) Thorne & Allen, 1944 (Nematoda: Pratylenchidae); a nascent species complex revealed by RFLP analysis and sequencing of the ITS-rDNA region. *Nematology*. 2003;5:441-551.
- Ross H. Wild species and primitive cultivars as ancestors of potato varieties. In: Proc. Conf. Broadening Genet. Base Crops, Wageningen. Pudoc., 1979;237-244.
- Roupe van der Voort J.N., Janssen G.J., Overmars H. Development of a PCR-based selection assay for root-knot nematode resistance (*Rmc1*) by a comparative analysis of the *Solanum tuberosum* and *S. tuberosum* genome. *Euphytica*. 1999;106:187-195. DOI 10.1023/A:1003587807399.
- Roupe van der Voort J., Lindeman W., Folkertsma R., Hutten R., Overmars H., van der Vossen E., Jacobsen E., Bakker J. A QTL for broad-spectrum resistance to cyst nematode species (*Globodera* spp.) maps to a resistance gene cluster in potato. *Theor. Appl. Genet.* 1998;96:654-661.
- Roupe van der Voort J., van der Vossen E., Bakker E. Two additive QTLs conferring broad-spectrum resistance in potato to *Globodera pallida* are localized on resistance gene clusters. *Theor. Appl. Genet.* 2000;101:1122-1130. DOI 10.1007/s001220051588.
- Roupe van der Voort J., Wolters P., Folkertsma R., Hutten R., van Zandvoort P., Vinke H., Kanyuka K., Bendahmane A., Jacobsen E., Janssen R., Bakker J. Mapping of the cyst nematode resistance locus *Gpa2* in potato using a strategy based on comigrating AFLP markers. *Theor. Appl. Genet.* 1997;95:874-880.
- Ryss A.Yu. Express technique to prepare collection slides of nematodes. *Zoosystematica Rossica*. 2002;11(2):257-260.
- Sato K., Kadota Y., Shirasu K. Plant Immune Responses to Parasitic Nematodes. *Front. Plant Sci.* 2019;10:1165. DOI 10.3389/fpls.2019.01165.
- Sattarzadeh A., Achenbach U., Lübeck J., Strahwald J., Tacke E., Hofferbert H.R., Rothsteyn T., Gebhardt C. Single nucleotide polymorphism (SNP) genotyping as basis for developing a PCR-based marker highly diagnostic for potato varieties with high resistance to *Globodera pallida* pathotype Pa2/3. *Mol. Breed.* 2006;18:301-312.
- Sigareva D., Zhylyna T., Galagan T. Detection of *Ditylenchus destructor* in potato during the growing season and storage. In: Proceedings of the International Symposium on Current Trends in Plant Protection (Belgrade, RS, 2012-09-25/28). 2012;575-578.
- Sijmons P.C. Plant-nematode interactions. *Plant Mol. Biol.* 1993;23: 917-931.
- Skantar A.M., Handoo Z.A., Zasada I.A., Ingham R.E., Carta L.K. Morphological and molecular characterization of *Globodera* populations from Oregon and Idaho. *Phytopathology*. 2011;101:480-491. DOI 10.1094/PHYTO-01-10-0010.
- Strachan S.M., Armstrong M.R., Kaur A., Wright K.M., Lim T.Y., Baker K., Jones J., Bryan G., Blok V., Hein I. Mapping the *H2* resistance effective against *Globodera pallida* pathotype Pa1 in tetraploid potato. *Theor. Appl. Genet.* 2019;132:1283-1294. DOI 10.1007/s00122-019-03278-4.
- Subbotin S.A., Madani M., Krall E., Sturhan D., Moens M. Molecular diagnostics, taxonomy, and phylogeny of the stem nematode *Ditylenchus dipsaci* species complex based on the sequences of the Internal Transcribed Spacer-rDNA. *Phytopathology*. 2005;95(11):1308-1315. DOI 10.1094/PHYTO-95-1308. PMID: 18943362.
- Subbotin S.A., Prado Vera I.C.D., Mundo-Ocampo M., Baldwin J.G. Identification, phylogeny and phylogeography of circum-fenestrated cyst nematodes (Nematoda: *Heteroderidae*) as inferred from analysis of ITS-rDNA. *Nematology*. 2011;13:805-824.
- Sudha R., Mhatre P.H., Lekshmanan D.K., Venkatasalam E.P., Bairwa A., Bhardwaj V., Sharma D., Sharma R. Phenotypic and molecular characterization of potato germplasm for potato cyst nematode resistance. *Indian J. Genet. Plant Breed.* 2019;79(2):394-403. DOI 10.31742/IJGPB.79.2.2.
- Sudha R., Venkatasalam E.P., Bairwa A., Bhardwaj V. Identification of potato cyst nematode resistant genotypes using molecular markers. *Sci. Hort.* 2016;198:21-26.
- Tan M.Y.A., Park T.H., Alles R., Ronald C.B.H., Visser R.G.F., van Eck H.J. *GpaXII* originating from *Solanum tarijense* is a major resistance locus to *G. pallida* and is localized on chromosome 11 of potato. *Theor. Appl. Genet.* 2009;119:1477-1487.
- Thevenoux R., Folcher L., Esquibet M., Fouville D., Montarry J., Grenier E. The hidden diversity of the potato cyst nematode *Globodera pallida* in the south of Peru. *Evol. Appl.* 2019;13(4):727-737. DOI 10.1111/eva.12896.
- Thiery M., Mugniery D. Interspecific rDNA restriction fragment length polymorphism in *Globodera* species, parasites of solanaceous plants. *Fundam. Appl. Nematol.* 1996;19:471-479.
- Timmermans B.G.H., Vos J., Stomph T.J., Van Nieuwburg J., Van der Putten P.E.L. Growth duration and root length density of *Solanum sisymbriifolium* (Lam.) as determinants of hatching of *Globodera pallida* (Stone). *Ann. Appl. Biol.* 2006;148:213-222.
- Turner S.J., Rowe J.A. Cyst nematodes. In: Plant Nematology. CAB International, Wallingford, 2006;91-122.

- Van Der Vossen E.A.G., Rouppe Van Der Voort J.N.A.M., Kanyuka K., Bendahmane A., Sandbrink H., Baulcombe D.C., Bakker J., Stiekema W.J., Klein-Lankhorst R.M. Homologues of a single resistance-gene cluster in potato confer resistance to distinct pathogens: a virus and a nematode. *Plant J.* 2000;23:567-576. DOI 10.1046/j.1365-3113x.2000.00814.x.
- Vejl P., Skupinová S., Sedlák P., Domkářová J. Identification of PCN species (*Globodera rostochiensis*, *G. pallida*) by using of ITS-1 region's polymorphism. *ROSTLINNÁ VÝROBA*. 2002;48(11):486-489.
- Vrain T.C., Wakarchuk D.A., Levesque A.C., Hamilton R.I. Intraspecific rDNA restriction fragment length polymorphism in the *Xiphinema americanum* group. *Fundam. Appl. Nematol.* 1992;15:563-573.
- Whitehead A.G., Turner S.J. Management and regulatory control strategies for potato cyst nematodes (*Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida*). In: Marks R., Brodie B. (Eds.). *Potato Cyst Nematodes, Biology, Distribution and Control*. Cambridge, UK: University Press, 1998;135-152.
- Whitworth J.L., Novy R.G., Zasada I.A., Wang X., Dandurand L.M., Kuhl J.C. Resistance of potato breeding clones and cultivars to three species of potato cyst nematode. *Plant Dis.* 2018;102(11):2120-2128. DOI 10.1094/PDIS-12-17-1978-RE.
- Williamson V.W., Hussey R.S. Nematode pathogenesis and resistance in plants. *Plant Cell.* 1996;8:1735-1745.
- Winslow R.D., Willis R.J. Nematode diseases of potatoes. II. Potato cyst nematode, *Heterodera rostochiensis*. In: Webster J. (Ed). *Economic Nematology*. N.Y.: Acad. Press, 1972;18-34.
- Wishart J., Phillips M.S., Blok V.C. Ribosomal Intergenic Spacer: A polymerase chain reaction diagnostic for *Meloidogyne chitwoodi*, *M. fallax*, and *M. hapla*. *Phytopathology*. 2002;92(8):884-892. DOI 10.1094/PHYTO.2002.92.8.884.
- Wolters P., Vinke H., Bontjer I., Rouppe van der Voort J., Colon L., Hoogendoorn C. Presence of major genes for resistance to *Globodera pallida* in wild tuber-bearing *Solanum species* and their location on the potato genome. In: 5th Int. Symp. Mol. Biol. Pot., August 2–6, Bogensee, Germany, 1998.
- Zhang L.-H., Mojtahedi H., Kuang H., Baker B., Brown C.R. Marker-Assisted Selection of Columbia Root-Knot Nematode Resistance Introgressed from *Solanum bulbocastanum*. *Crop Sci.* 2007;47:2021-2026. DOI 10.2135/cropsci2007.01.0003.
- Zouhar M., Ryšánek P., Kočová M. Determination and differentiation of the potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida* by PCR. *Plant Protect. Sci.* 2000;36:81-84. DOI 10.17221/9628-PPS.

ORCID ID

N.V. Mironenko orcid.org/0000-0003-3383-2973
T.A. Gavrilenko orcid.org/0000-0002-2605-6569
A.V. Khiutti orcid.org/0000-0003-1479-7746
O.S. Afanasenko orcid.org/0000-0001-7368-0797

Благодарности. Работа поддержана грантом РФ № 16-16-04073.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 13.07.2020. После доработки 14.10.2020. Принята к публикации 15.10.2020.