

УДК 582.926 + 581.2:632.651

## **РАЗВИТИЕ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКОЙ НЕМАТОДЫ *GLOBODERA ROSTOCHIENSIS* WOLL. НА КОРНЯХ ДИКОГО КЛУБНЕНОСНОГО ВИДА КАРТОФЕЛЯ *SOLANUM COMMERSONII* DUN.**

**В. В. Лаврова, Е. М. Матвеева**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск*

Проведено исследование возможности развития картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis* Woll. на корнях растений картофеля из семейства *Commersoniana* на примере *Solanum commersonii* Dun. (уругвайский картофель). В результате проведенных исследований установлено, что личинки *G. rostochiensis* способны инвазировать и проходить основные стадии развития в корнях растений *S. commersonii*. При этом значения зараженности индивидуальных растений варьировали от 98 до 171 цисты. Анализ «качества» содержимого новой генерации цист *G. rostochiensis*, развившихся на корнях *S. commersonii*, показал, что, несмотря на высокий уровень зараженности растений, жизнеспособность яиц и личинок в цистах довольно низкая за счет высокой смертности личинок I возраста внутри яиц, а также присутствия большого количества blastomeres яиц (яйца с развитыми яйцевыми оболочками и отсутствием вителлиновой жидкости; яйца, содержащие только вителлиновую жидкость без сформированной внутри личинки) и мертвых личинок II возраста, которые вылупились из яиц, но не вышли из цист. Значения коэффициента размножения нематоды свидетельствуют о сниженных репродуктивных возможностях паразита при развитии на корнях растений *S. commersonii*. Полученные результаты могут быть связаны с географическими и экологическими особенностями ареала распространения растений, которые обуславливают физиолого-биохимические качества (не связанные с генетической устойчивостью) растительного организма, оказывающие влияние на эффективность паразитирования нематоды.

**Ключевые слова:** картофельная цистообразующая нематода; дикий вид картофеля; восприимчивость; цисты; жизнеспособность яиц и личинок; коэффициент размножения.

## **V. V. Lavrova, E. M. Matveeva. DEVELOPMENT OF THE PHYTOPARASITIC NEMATODE *GLOBODERA ROSTOCHIENSIS* WOLL. IN THE ROOTS OF THE WILD TUBER-BEARING POTATO *SOLANUM COMMERSONII* DUN.**

The ability of the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* Woll. to reproduce in the roots of potato plants from the family *Commersoniana* (*Solanum commersonii* Dun., Uruguayan potato) was investigated. The results showed that *G. rostochiensis* juveniles are able to infest and develop in the roots of *S. commersonii*. The values of the nematode infection in individual plants varied from 98 to 171 cysts. Analysis of the “quality” of cysts indicated that the viability of eggs and juveniles was low due to high mortality of juveniles (J1) inside the eggs, as well as the presence of a large number of blastomere eggs (eggs lacking vitelline fluid but with well-developed eggshells; eggs containing only vitel-

line fluid but no larva) and dead juveniles (J2) that hatched from eggs but did not emerge from cysts. The low value of *G. rostochiensis* multiplication factor indicates a reduced reproductive ability of the nematode during its development in *S. commersonii* roots. The results may be due to the geographical and environmental features of the distribution area of the plants, which define their physiological and biochemical state (non-genetic resistance), affecting the success of nematode parasitism.

**Key words:** potato cyst nematode; wild potato; susceptibility; cysts; viability of eggs and juveniles; multiplication factor.

## Введение

Картофельная цистообразующая нематода (КЦН) *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975 является облигатным узкоспециализированным эндопаразитом корневой системы растений семейства *Solanaceae*, и прежде всего картофеля. В настоящее время *G. rostochiensis* широко распространена в зонах картофелеводства многих стран, в том числе Российской Федерации, и является объектом внешнего и внутреннего карантина [РМ..., 2013].

На протяжении многих лет изучаются особенности развития нематоды на культурных растениях картофеля (*S. tuberosum*, восприимчивые сорта) [Trudgill, Cotes, 1983; Greco, Moreno, 1992; Renčo, 2007; Urek et al., 2008; Ebrahimi et al., 2014]. При этом особый акцент делается на поиск факторов, подавляющих развитие паразита, с целью оптимизации контроля численности *G. rostochiensis* и защиты растений. Кроме того, в рамках исследований, направленных на изучение основных принципов взаимоотношений нематоды с хозяином, внимание ученых привлекают дикие клубненоносные виды картофеля. Известно, что *G. rostochiensis* прошла длительную сопряженную эволюцию с растениями картофеля в Южной Америке, в результате которой жизненный цикл паразита полностью синхронизирован с основными этапами развития растения-хозяина, что обеспечивает успешную инвазию. Изучение особенностей природных эволюционно сложившихся взаимоотношений диких видов картофеля с фитопаразитической нематодой позволят определить наиболее уязвимые этапы жизненного цикла паразита, выявить основные механизмы устойчивости растений к нематоде, а также осуществить подбор растений для вовлечения в селекционные программы в качестве источников устойчивости к паразиту и создать на их основе устойчивые сорта картофеля, ограничивая распространение нематоды и снижая ее вредоносность [Бирюкова и др., 2015].

Наиболее изученными дикими видами картофеля, обладающими разной степенью

устойчивости к нематоде рода *Globodera* за счет подавления ее нормального развития, являются *S. tuberosum* spp. *andigena*, *S. spengazzinii* и *S. vernei* [Jacobs et al., 1996]. Исследования последних десятилетий выделяют еще ряд видов растений рода *Solanum* как ценных источников устойчивости к паразиту [Castelli et al., 2005; Рогозина, 2012]. Большинство работ основывается на существующих коллекциях диких видов картофеля, собранных в результате научных экспедиций в Южную Америку как центр происхождения картофеля (Мексика, Боливию, Аргентину и Перу) – коллекция картофеля на базе International Potato Centre (CIP) (Перу), The Commonwealth Potato Collection (CPC) на базе Университета Джеймса Хаттона (Шотландия) и Мировая коллекция картофеля на базе Всероссийского НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова (Российская Федерация). Несмотря на многолетние научные работы, до сих пор особенности развития нематоды на диких видах картофеля остаются малоисследованными, и поиск новых устойчивых форм к *G. rostochiensis* среди диких видов продолжается. В частности, устойчивость *Solanum commersonii* (уругвайский картофель) к биотическому фактору изучена лишь частично. Известна его устойчивость к некоторым грибным и бактериальным патогенам [Narancio et al., 2013]. Однако данные об устойчивости *S. commersonii* к *G. rostochiensis* и насколько это растение подходит паразиту в качестве хозяина (создание благоприятных условий для развития) отсутствуют. В связи с этим целью настоящей работы явилось изучение возможности развития личинок картофельной цистообразующей нематоды *G. rostochiensis* на корнях дикого вида картофеля *S. commersonii*.

## Материалы и методы

Исследование проводилось на растениях дикого вида картофеля *Solanum commersonii* Dup. (семейство *Commersoniana*), полученных на базе лаборатории сельскохозяйственных наук Университета Хельсинки, Финляндия, PhD Mervi Seppanen: растения картофеля получены

из апикальных (верхушечных) меристем этиолированных ростков клубней с последующим культивированием *in vitro* в течение трех недель при температуре 20/18 °С путем микрочеренкования на модифицированную питательную среду Мурасиге – Скуга.

Схема эксперимента по изучению размножения *G. rostochiensis* на корнях *S. commersonii* включала несколько этапов. Растения (n = 10) выращивали в сосудах с песком при поливе питательным раствором с добавлением микроэлементов в камере искусственного климата при оптимальных для роста и развития условиях – температуре 23 °С, фотопериоде (день/ночь) 12/12 ч и освещенности 10 клк в течение 2 недель. Затем растения заражали картофельной цистообразующей нематодой, патотип Ro1, путем внесения цист в прикорневую зону. Доза заражения составляла 10 цист/раст., что соответствует 2500 личинок/раст. Далее растения выращивали 1,5 месяца в камере искусственного климата при оптимальных условиях. В конце эксперимента оценивали устойчивость картофеля к заражению нематодой по численности самок (цист) нового поколения, развившихся на корнях растений. Для этого цисты выделяли из субстрата флотационным методом [Seinhorst, 1964]. Репродуктивный потенциал нематоды оценивали по коэффициенту размножения ( $k_r$ ), который определяется как отношение  $Pf / Pi$  (конечная / исходная численность популяции нематоды) [Seinhorst, 1967]. Цисты нового поколения оценивали по следующим показателям: размерная характеристика – крупные (длина и ширина цисты >0,6 мкм), средние (0,5–0,6 мкм), мелкие (<0,5 мкм) (n = 40) и «качество» содержимого цист – количество яиц и личинок в одной цисте, их жизнеспособность, степень зрелости яиц (n = 30).

Исследования выполнены на научном оборудовании ЦКП НО ИБ КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера». Данные обработаны статистически с использованием пакета программ Statgraphics.

## Результаты

Результаты исследования показали, что для растений *S. commersonii* характерен высокий уровень заражения *G. rostochiensis* – средняя зараженность корней составляла 129 цист/раст. При этом значения зараженности индивидуальных растений варьировали от 98 до 171 цисты.

Об особенностях развития нематоды на корнях *S. commersonii* и соответствии данного

вида растения в качестве хозяина для нематоды (установление совместимых взаимоотношений партнеров в паразитарной системе) судили по размерной характеристике цист нового поколения и «качества» их содержимого. Показано, что более 50 % популяции нематоды составляли цисты средних размеров. На доли цист мелкого и крупного размера приходилось 22 и 24 % соответственно (рис. 1).

Анализ содержимого цист показал, что в зависимости от размерной группы цисты содержат от 156 до 382 яиц и личинок. Их жизнеспособность характеризовалась как невысокая и составляла в среднем 55 % от общего количества яиц и личинок, содержащихся в цистах. При этом самая низкая жизнеспособность яиц и личинок определена для группы мелких цист (табл. 1). Следует отметить большой размах варьирования значений, что свидетельствует о колебаниях индивидуальных показателей размножения нематод.

Снижение инвазионности нового поколения нематоды происходило за счет высокой смертности полностью сформированных личинок I возраста внутри яиц, присутствия яиц, находящихся на разных стадиях бластомеризации (отсутствие в яйцах вителлиновой жидкости, развиты только яйцевые оболочки и яйца, содержащие только вителлиновую жидкость без сформированной личинки), а также мертвых личинок II возраста, которые вылупились из яиц, но не вышли из цист (рис. 2). Отмечено, что в группах крупных и средних цист преобладают бластомерные яйца (76 и 69 % соответственно), в то время как в мелких цистах – яйца, содержащие мертвые личинки I возраста (51 %) и бластомерные яйца (48 %).

Коэффициент размножения ( $k_r$ ), рассчитанный на основе количества цист новой генерации, составлял 12,9. Однако учитывая тот факт, что в цистах присутствует только около 50 % жизнеспособных яиц и личинок, величина  $k_r$  значительно уменьшалась до 7,5 (табл. 2).

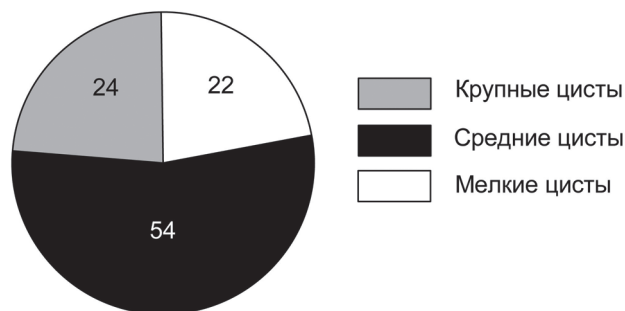


Рис. 1. Соотношение (%) размерных групп цист в популяции *G. rostochiensis*, развившихся на корнях *S. commersonii*

Таблица 1. Характеристика цист популяции *G. rostochiensis*, развившихся на корнях *S. commersonii*

Размерная категория цист	Общее кол-во яиц и личинок (в 1 цисте)	Яйца и личинки (в 1 цисте)			
		Жизнеспособные		Нежизнеспособные	
		Общее кол-во, экз.	%	Общее кол-во, экз.	%
Крупные	382 ± 163	231 ± 120	60	151 ± 99	40
Средние	255 ± 106	148 ± 107	58	107 ± 44	42
Мелкие	156 ± 40	73 ± 15	47	83 ± 18	53

Таблица 2. Численность популяции *G. rostochiensis* на корнях *S. commersonii*

Исходная численность популяций нематоды, экз./раст.		Конечная численность популяций нематоды, экз./раст.		Коэффициент размножения нематоды, $k_f$		
цисты	яйца и личинки	цисты	яйца и личинки	на основе количества		с учетом жизнеспособности яиц и личинок
				цист	яиц и личинок	
10	2500	129	34 099	12,9	13,6	7,5

## Обсуждение

Результаты проведенного исследования показали, что растения *S. commersonii* обладают восприимчивостью к заражению *G. rostochiensis*. Причем степень восприимчивости (по средним значениям зараженности корневой системы) сопоставима с таковой у ранее исследованного культурного вида картофеля *S. tuberosum*, сорт Детскосельский [Матвеева, 1998] и Невский [Сысоева и др., 2011]. Причина поражения нематодой *S. commersonii* может быть связана с отсутствием природной генетической устойчивости к паразиту. Считается, что выработка у растений неких природных механизмов защиты к паразитарной инвазии, а соответственно, формирование устойчивых форм, связано с появлением в геноме так называемых генов устойчивости (*R*-генов, от англ. resistance genes), кодирующих цитоплазматические рецепторы, распознающие продукты комплементарных генов авирулентности нематоды внутри клетки растения и передающие в геном сигнал о запуске защитных реакций

[Williamson et al., 2006]. Данные гены являются ключевыми в развитии устойчивости к нематоде. К настоящему времени в геноме растений *S. commersonii* идентифицирован ряд *R*-генов, количество которых гораздо меньше, чем у *S. tuberosum* [Contaldi et al., 2013; Aversano et al., 2015]. При этом гены, обеспечивающие устойчивость к *G. rostochiensis*, пока не обнаружены. Кроме того, известно, что возникновение генетически устойчивых форм картофеля к *G. rostochiensis* происходит в результате их сопряженной эволюции, которая возможна только при совпадении ареалов распространения паразита и хозяина [Castelli et al., 2003]. Большинство устойчивых к *G. rostochiensis* растений сосредоточено на юге Южной Америки (Аргентина и Боливия), что совпадает с областью происхождения и распространения нематоды. Считается, нематоды рода *Globodera* (*G. rostochiensis* и *G. pallida*) берут свое начало в северо-западной части Аргентины. Однако после плейстоценового оледенения два близкородственных вида были разделены: центром распространения *G. pallida* стала северная

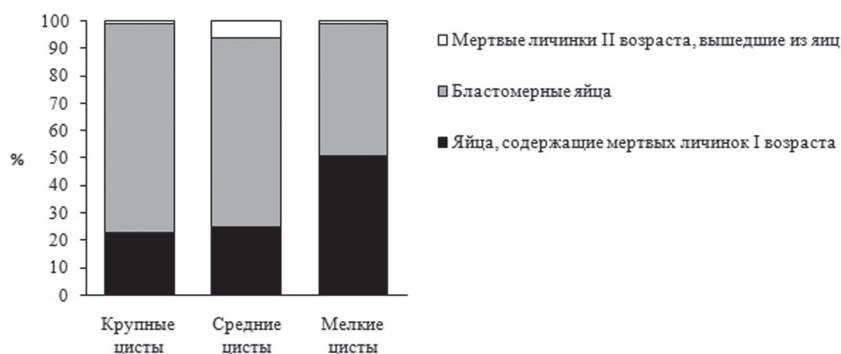


Рис. 2. Соотношение (%) групп нежизнеспособных яиц и личинок *G. rostochiensis*, развившихся на корнях *S. commersonii*



◆ Ареал распространения *G. rostochiensis*

▲ Ареал распространения диких видов растений рода *Solanum*, устойчивых к заражению *G. rostochiensis*

● Ареал распространения *S. commersonii*

Ареалы распространения *G. rostochiensis* и растений рода *Solanum* [по: Castelli et al., 2003; Narancio et al., 2013]

часть Южной Америки от озера Титикака, а *G. rostochiensis* – южная часть [Castelli et al., 2003]. В то же время областью происхождения и распространения *S. commersonii* является в основном Уругвай, а также восточная часть Аргентины и юг Бразилии [Narancio et al., 2013]. Таким образом, ареалы распространения нематоды и *S. commersonii* не совпадают (схема), соответственно, отсутствует совместная коэволюция между паразитом и хозяином, и у данного вида картофеля еще не выработалась природная генетическая (*R*-ген-опосредованная) устойчивость к нематоду.

В полученных результатах обращает на себя внимание не только факт заражения *S. commersonii*, но большая вариабельность значений зараженности индивидуальных растений: от 98 до 171 цисты на растение. Среди диких видов часто встречается проявление разной степени зараженности при отсутствии у них природной генетической устойчивости к паразиту [Trudgill, 1991], что отличается от

культурных растений картофеля (восприимчивых сортов), у которых заражение происходит примерно с одинаковой интенсивностью и различия в индивидуальной зараженности выражены в меньшей степени [Матвеева, 1998; Lavrova, Matveeva, 2015]. Такие различия могут быть связаны с тем, что восприимчивые сорта картофеля являются генетически однородными вследствие селекции при выравнивании по ряду сельскохозяйственных признаков, тогда как дикие представители рода *Solanum* обладают большим генетическим разнообразием, а соответственно, и разной реакцией на заражение. Кроме того, вариабельность в зараженности растений *S. commersonii* может в значительной степени определяться особенностями физиолого-биохимического статуса растений. Так, в ряде исследований показано, что повышенное содержание и/или активность тех или иных соединений оказывает негативное влияние на успешность прохождения паразитом жизненного цикла и возможность давать

следующее поколение, тем самым способствуя снижению паразитарной нагрузки на растительный организм и поддержанию его жизнедеятельности [Зиновьева и др., 2004; Удалова и др., 2014]. Растения *S. commersonii* характеризуются высоким содержанием сахаров, углеводов и гликоалколоидов [Vazquez et al., 1997; Seppanen, Coleman, 2003; Folgado et al., 2013]. Кроме того, растения обладают высоким уровнем некоторых PR-белков (от англ. pathogenesis-related proteins) [Folgado et al., 2013], которые играют важную роль не только в нормальной жизнедеятельности, но и участвуют в развитии защитных реакций при действии стресс-факторов, в том числе заражении фитопаразитическими организмами [Зиновьева и др., 2004]. На основании этого можно предположить, что физиолого-биохимический статус растений *S. commersonii* создает неблагоприятные условия для развития нематоды, определяя варьирование показателей зараженности отдельных растений.

Высказанное предположение находит свое подтверждение при анализе содержимого цист новой генерации *G. rostochiensis*, полученных при развитии нематоды на корнях *S. commersonii*. Известно, что «качество» содержимого цист (количество яиц и личинок, их жизнеспособность, степень зрелости яиц) является прямым отражением успешности прохождения жизненного цикла нематоды и обеспеченности личинок питательными веществами, т. е. зависит от условий их обитания в организме растения-хозяина как среде I порядка, его физиолого-биохимического и иммунного статуса. Изучение содержимого цист, развившихся на корнях растений, показало, что жизнеспособной является лишь половина всех яиц и личинок, что свидетельствует о существовании неких механизмов, препятствующих нормальному развитию личинок нематоды. Более детальный анализ нежизнеспособных яиц и личинок показал, что основной вклад в снижение инвазионности нового поколения вносит высокая смертность личинок, сформировавшихся внутри яиц, а также присутствие большого количества blastomeres яиц. Это может быть связано с ограничением питания личинок, доступности соединений, необходимых для нормальной жизнедеятельности, вследствие активности защитных реакций со стороны хозяина (например, высокая активность PR-белков). Таким образом, результаты изучения «качества» содержимого цист нового поколения *G. rostochiensis* свидетельствуют о том, что развитие инвазионных личинок нематоды после проникновения в корни растений происходило

в неблагоприятных условиях и сопровождалось нарушением репродуктивной функции сформировавшихся на корнях растений *S. commersonii* самок нематоды; это подтверждается низкими значениями коэффициента размножения паразита. Следует отметить, что полученные данные отличаются от показателей развития нематод на корнях растения восприимчивого сорта, для которых характерна более высокая репродуктивная способность и максимальная жизнеспособность яиц и личинок нового поколения (99 %) [Матвеева, 1998; Lavrova, Matveeva, 2015].

## Заключение

Проведенные экспериментальные исследования показали, что личинки *G. rostochiensis* способны инвазировать и проходить основные стадии развития в корнях растений *S. commersonii*. Однако проникшие в корни личинки нематоды полностью завершить жизненный цикл не могут, подавляются репродуктивные возможности нематоды: цисты формируются, но с некачественным содержимым, что не позволяет сохранять инвазионный потенциал популяции для последующего заражения растений. Такая реакция может быть связана с географическими и экологическими особенностями ареала распространения растений, которые обуславливают физиолого-биохимические качества (не связанные с генетической устойчивостью) растительного организма, оказывающие влияние на эффективность паразитирования нематоды.

Полученные результаты свидетельствуют о различиях в реакции дикого вида картофеля и культурного представителя рода *Solanum* (*S. tuberosum*) на заражение *G. rostochiensis*, а соответственно, о различиях во взаимоотношениях между паразитом и хозяином. Несмотря на то что дикий вид картофеля *S. commersonii* является восприимчивым к заражению *G. rostochiensis* наравне с культурными растениями (восприимчивые сорта) по интенсивности инвазии, плохое «качество» цист нового поколения показывает несоответствие растений *S. commersonii* в качестве оптимального хозяина для нематоды. Полученные результаты являются предметом дальнейших исследований для изучения тонких механизмов взаимодействия партнеров в паразитарной системе.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (темы №№ 0221-2014-0004, 0221-2014-0030).*

## Литература

- Бирюкова В. А., Шмыгля И. В., Абросимова С. Б., Запекина Т. И., Мелешин А. А., Митюшкин А. В., Мананков В. В. Поиск источников генов устойчивости к патогенам среди образцов селекционно-генетических коллекций ВНИИКХ с использованием молекулярных маркеров // Защита картофеля. 2015. № 1. С. 3–7.
- Зиновьева С. В., Васюкова Н. И., Озерецковская О. Л. Биохимические аспекты взаимодействия растений с паразитическими нематодами // Прикл. биохимия и микробиология. 2004. Т. 40, № 2. С. 133–142.
- Матвеева Е. М. Популяционные аспекты взаимодействия паразитической нематоды *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behren, 1975 и растений картофеля: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 28 с.
- Рогозина Е. В. Дикие клубненозные виды рода *Solanum* L. и перспективы их использования в селекции картофеля на устойчивость к патогенам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2012. 42 с.
- Сысоева М. И., Лаврова В. В., Матвеева Е. М., Шерудило Е. Г., Топчиева Л. В. Кросс-адаптация растений картофеля к действию низких температур и заражению картофельной цистообразующей нематодой // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 6. С. 853–858.
- Удалова Ж. В., Ревина Т. А., Герасимова Н. А., Зиновьева С. В. Участие ингибиторов протеиназ в защите растений томатов от галловых нематод // ДАН. 2014. Т. 458, № 6. С. 726–729. doi: 10.7868/S0869565214300264
- Aversano R., Contaldi F., Ercolano M. R., Grosso V., Iorizzo M., Tatino F., Xumerle L., Molin A. D., Avanzato C., Ferrarini A., Delledonne M., Sanseverino W., Cigliano R. A., Capella-Gutierrez S., Gabaldón T., Frusciante L., Bradeen J. M., Carputo D. The *Solanum commersonii* Genome Sequence Provides Insights into Adaptation to Stress Conditions and Genome Evolution of Wild Potato Relatives // The Plant Cell. 2015. Vol. 27, no. 4. P. 954–968. doi: 10.1105/tpc.114.135954
- Castelli L., Bryan G., Blok V. C., Ramsay G., Phillips M. S. Investigation of resistance specificity amongst fifteen wild *Solanum* species to a range of *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* populations // Nematology. 2005. Vol. 7, no. 5. P. 689–699. doi: 10.1163/156854105775143017
- 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. Vol. 129, no. 3. P. 377–386. doi: 10.1023/A:1022264111096
- Contaldi F., Aversano R., Aiese C. R., Bradeen J. M., Buson G., Molin A. D., Delledonne M., Ercolano M. R., Ferrarini A., Frusciante L., Iorizzo M., Sanseverino W., Venturini L., Zamperin G., Carputo D. The draft genome sequence of *Solanum commersonii* Dun., a valuable source of resistant genes for potato breeding // Proceedings of the 58<sup>th</sup> Italian Society of Agricultural Genetics Annual Congress (Alghero, 15–18 September, 2013), Italy 2013. Poster Communication Abstract – 6.15.
- Ebrahimi N., Viaene N., Demeulemeester K., Moens M. Observations on the life cycle of potato cyst nematodes, *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*, on early potato cultivars // Nematology. 2014. Vol. 16. P. 937–952. doi: 10.1163/15685411-00002821
- Folgado R., Panis B., Sergeant K., Renaut J., Swennen R., Hausman J.-F. Differential Protein Expression in Response to Abiotic Stress in Two Potato Species: *Solanum commersonii* Dun and *Solanum tuberosum* L. // Int. J. Mol. Sci. 2013. Vol. 14, no. 3. P. 4912–4933. doi: 10.3390/ijms14034912
- Greco N., Moreno I. L. Development of *Globodera rostochiensis* during three different growing seasons in Chile // Nematropica. 1992. Vol. 22, no. 2. P. 175–181.
- 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* // Molecular Breeding. 1996. Vol. 2, no. 1. P. 51–60. doi: 10.1007/BF00171351
- Lavrova V. V., Matveeva E. M. Temperature as management strategy for plant-parasitic nematode *Globodera rostochiensis* Woll. // Abstracts of the Eleventh International Symposium of the Russian Society of Nematologists (Russia, Cheboksary, 6–11 July, 2015) in Russian Journal of Nematology. 2015. Vol. 23, no. 2. P. 160.
- Narancio R., Zorrilla P., Robello C., Gonzalez M., Vilaró F., Pritsch C., Dalla Rizza M. Insights on gene expression response of a characterized resistant genotype of *Solanum commersonii* Dun. against *Ralstonia solanacearum* // Eur. J. Plant Pathol. 2013. Vol. 136, no. 4. P. 823–835. doi: 10.1007/s10658-013-0210-y
- PM 7/40 (3) *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida* // Bulletin OEPP/EPPO Bulletin. 2013. Vol. 43, no. 1. P. 119–138. doi: 10.1111/epp.12025
- Renčo M. Comparison of the life cycle of potato cyst nematode (*Globodera rostochiensis*) pathotype Ro1 on selected potato cultivars // Biologia. 2007. Vol. 62. P. 195–200. doi: 10.2478/s11756-007-0029-0
- Seinhorst J. W. Methods for the extraction of *Heterodera* cysts from not previously dried soil samples // Nematologica. 1964. Vol. 10, no. 1. P. 87–94. doi: 10.1163/187529264X00664
- Seinhorst J. W. The relationship between population increase and population density in plant-parasitic nematodes // Nematologica. 1967. Vol. 13. P. 429–450. doi: 10.1163/187529267X01048
- Seppanen M. M., Coleman G. D. Characterization of genotypic variation in stress gene expression and photosynthetic parameters in potato // Plant, Cell and Environment. 2003. Vol. 26. P. 401–410.
- Trudgill D. L. Resistance to and Tolerance of Plant Parasitic Nematodes in Plants // Annual Review of Phytopathology. 1991. Vol. 29. P. 167–192. doi: 10.1146/annurev.py.29.090191.001123
- Trudgill D. L., Cotes L. M. Differences in the tolerance of potato cultivars to potato cyst nematodes (*Globodera rostochiensis* and *G. pallida*) in field trials with and without nematicides // Annals of Applied Biology. 1983. Vol. 102, no. 2. P. 373–384. doi: 10.1111/j.1744-7348.1983.tb02707.x

Vázquez A., González G., Ferreira F., Moyna P., Kenne L. Glycoalkaloids of *Solanum commersonii* Dun. ex Poir // *Euphytica*. 1997. Vol. 95, no. 2. P. 195–201. doi: 10.1023/A:1002997616784

Williamson V. M., Kumar A. Nematode resistance in plants: the battle underground // *Trends in Genetics*. 2006. Vol. 22, no. 7. P. 396–403. doi: 10.1016/j.tig.2006.05.003

Urek G., Širca S., Geric Stare B., Dolničar P., Strajnar P. The influence of potato cyst nematode *G. rostochiensis* infestation on different potato cultivars // *Journal of Central European Agricultural*. 2008. Vol. 9, no. 1. P. 71–76.

Поступила в редакцию 02.03.2017

## References

Biryukova V. A., Shmyglya I. V., Abrosimova S. B., Zapekina T. I., Meleshin A. A., Mityushkin A. V., Manankov V. V. Poisk istochnikov genov ustoichivosti k patogenam sredi obraztsov selektsionno-geneticheskikh kolleksii VNIKKH s ispol'zovaniem molekulyarnykh markerov [The search for pathogen-resistant genes sources among the samples of plant breeding and genetic collections of the All-Russian A. G. Lorch Research Institute of Potato Farming using molecular markers]. *Zashchita kartofelya* [Potato Protection]. 2015. No. 1. P. 3–7.

Matveeva E. M. Populyatsionnye aspekty vzaimodeistviya paraziticheskoi nematody *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behren, 1975 i rastenii kartofelya [Population aspects of the interaction between the parasitic nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behren, 1975, and potato plants]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1998. 28 p.

Rogozina E. V. Dikie klubnenosnye vidy roda *Solanum* L. i perspektivy ikh ispol'zovaniya v selektsii kartofelya na ustoichivost' k patogenam [Wild tuber-bearing species of *Solanum* L. and perspectives of their use in potato selection for resistance to pathogens]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg, 2012. 42 p.

Sysoeva M. I., Lavrova V. V., Matveeva E. M., Sherdilo E. G., Topchieva L. V. Kross-adaptatsiya rastenii kartofelya k deistviyu nizkikh temperatur i zarazheniyu kartofel'noi tsistoobrazuyushchei nematodoi [Cross adaptation of potato plants to low temperatures and potato cyst nematode infestation]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2011. Vol. 58, no. 6. P. 853–858.

Udalova Zh. V., Revina T. A., Gerasimova N. A., Zinov'eva S. V. Uchastie ingibitorov proteinaz v zashchite rastenii tomatov ot gallovykh nematod [The participation of protease inhibitors in the protection of tomato plants from root-knot nematodes]. *DAN [Dokl. Biol. Sci.]*. 2014. Vol. 458, no. 6. P. 726–729. doi: 10.7868/S0869565214300264

Zinov'eva S. V., Vasyukova N. I., Ozeretkovskaya O. L. Biokhimicheskie aspekty vzaimodeistviya rastenii s paraziticheskimi nematodami [Biochemical aspects of plant-nematode interaction]. *Prikl. biokhimiya i mikrobiologiya* [Appl. Biochem. Microbiol.]. 2004. Vol. 40, no. 2. P. 133–142.

Aversano R., Contaldi F., Ercolano M. R., Grosso V., Iorizzo M., Tatino F., Xumerle L., Molin A. D., Avanzato C., Ferrarini A., Delledonne M., Sanseverino W., Cigliano R. A., Capella-Gutierrez S., Gabaldón T., Frusciante L., Bradeen J. M., Carputo D. The *Solanum commersonii* Genome Sequence Provides Insights into

Adaptation to Stress Conditions and Genome Evolution of Wild Potato Relatives. *The Plant Cell*. 2015. Vol. 27, no. 4. P. 954–968. doi: 10.1105/tpc.114.135954

Castelli L., Bryan G., Blok V. C., Ramsay G., Phillips M. S. Investigation of resistance specificity amongst fifteen wild *Solanum* species to a range of *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* populations. *Nematology*. 2005. Vol. 7, no. 5. P. 689–699. doi: 10.1163/156854105775143017

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. Vol. 129, no. 3. P. 377–386. doi: 10.1023/A:1022264111096

Contaldi F., Aversano R., Aiese C. R., Bradeen J. M., Buson G., Molin A. D., Delledonne M., Ercolano M. R., Ferrarini A., Frusciante L., Iorizzo M., Sanseverino W., Venturini L., Zamperin G., Carputo D. The draft genome sequence of *Solanum commersonii* Dun., a valuable source of resistant genes for potato breeding. *Proceedings of the 58<sup>th</sup> Italian Society of Agricultural Genetics Annual Congress (Alghero, 15–18 September, 2013)*, Italy 2013. Poster Communication Abstract – 6.15.

Ebrahimi N., Viaene N., Demeulemeester K., Moens M. Observations on the life cycle of potato cyst nematodes, *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*, on early potato cultivars. *Nematology*. 2014. Vol. 16. P. 937–952. doi: 10.1163/15685411-00002821

Folgado R., Panis B., Sergeant K., Renaut J., Swennen R., Hausman J.-F. Differential Protein Expression in Response to Abiotic Stress in Two Potato Species: *Solanum commersonii* Dun and *Solanum tuberosum* L. *Int. J. Mol. Sci.* 2013. Vol. 14, no. 3. P. 4912–4933. doi: 10.3390/ijms14034912

Greco N., Moreno I. L. Development of *Globodera rostochiensis* during three different growing seasons in Chile. *Nematropica*. 1992. Vol. 22, no. 2. P. 175–181.

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*. *Molecular Breeding*. 1996. Vol. 2, no. 1. P. 51–60. doi: 10.1007/BF00171351

Lavrova V. V., Matveeva E. M. Temperature as management strategy for plant-parasitic nematode *Globodera rostochiensis* Woll. Abstracts of the Eleventh International Symposium of the Russian Society of Nematologists (Russia, Cheboksary, 6–11 July, 2015) in *Russian Journal of Nematology*. 2015. Vol. 23, no. 2. P. 160.



Renčo M. Comparison of the life cycle of potato cyst nematode (*Globodera rostochiensis*) pathotype Ro1 on selected potato cultivars. *Biologia*. 2007. Vol. 62. P. 195–200. doi: 10.2478/s11756-007-0029-0

Narancio R., Zorrilla P., Robello C., Gonzalez M., Vilaró F., Pritsch C., Dalla Rizza M. Insights on gene expression response of a characterized resistant genotype of *Solanum commersonii* Dun. against *Ralstonia solanacearum*. *Eur. J. Plant Pathol.* 2013. Vol. 136, no. 4. P. 823–835. doi: 10.1007/s10658-013-0210-y

PM 7/40 (3) *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*. 2013. Vol. 43, no. 1. P. 119–138. doi: 10.1111/epp.12025

Seinhorst J. W. Methods for the extraction of *Heterodera* cysts from not previously dried soil samples. *Nematologica*. 1964. Vol. 10, no. 1. P. 87–94. doi: 10.1163/187529264X00664

Seinhorst J. W. The relationship between population increase and population density in plant-parasitic nematodes. *Nematologica*. 1967. Vol. 13. P. 429–450. doi: 10.1163/187529267X01048

Seppanen M. M., Coleman G. D. Characterization of genotypic variation in stress gene expression and photosynthetic parameters in potato. *Plant, Cell and Environment*. 2003. Vol. 26. P. 401–410.

Trudgill D. L. Resistance to and Tolerance of Plant Parasitic Nematodes in Plants. *Annual Review of Phytopathology*. 1991. Vol. 29. P. 167–192. doi: 10.1146/annurev.py.29.090191.001123

Trudgill D. L., Cotes L. M. Differences in the tolerance of potato cultivars to potato cyst nematodes (*Globodera rostochiensis* and *G. pallida*) in field trials with and without nematicides. *Annals of Applied Biology*. 1983. Vol. 102, no. 2. P. 373–384. doi: 10.1111/j.1744-7348.1983.tb02707.x

Vázquez A., González G., Ferreira F., Moyna P., Kenne L. Glycoalkaloids of *Solanum commersonii* Dun. ex Poir. *Euphytica*. 1997. Vol. 95, no. 2. P. 195–201. doi: 10.1023/A:1002997616784

Williamson V. M., Kumar A. Nematode resistance in plants: the battle underground. *Trends in Genetics*. 2006. Vol. 22, no. 7. P. 396–403. doi: 10.1016/j.tig.2006.05.003

Urek G., Širca S., Geric Stare B., Dolničar P., Strajnar P. The influence of potato cyst nematode *G. rostochiensis* infestation on different potato cultivars. *Journal of Central European Agricultural*. 2008. Vol. 9, no. 1. P. 71–76.

Received March 02, 2017

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Лаврова Виктория Витальевна

научный сотрудник  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: victoria.v.lavrova@gmail.com  
тел.: (8142) 762706

### Матвеева Елизавета Михайловна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: matveeva@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 783622

## CONTRIBUTORS:

### Lavrova, Victoria

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: victoria.v.lavrova@gmail.com  
tel.: (8142) 762706

### Matveeva, Elizaveta

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: matveeva@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 783622